

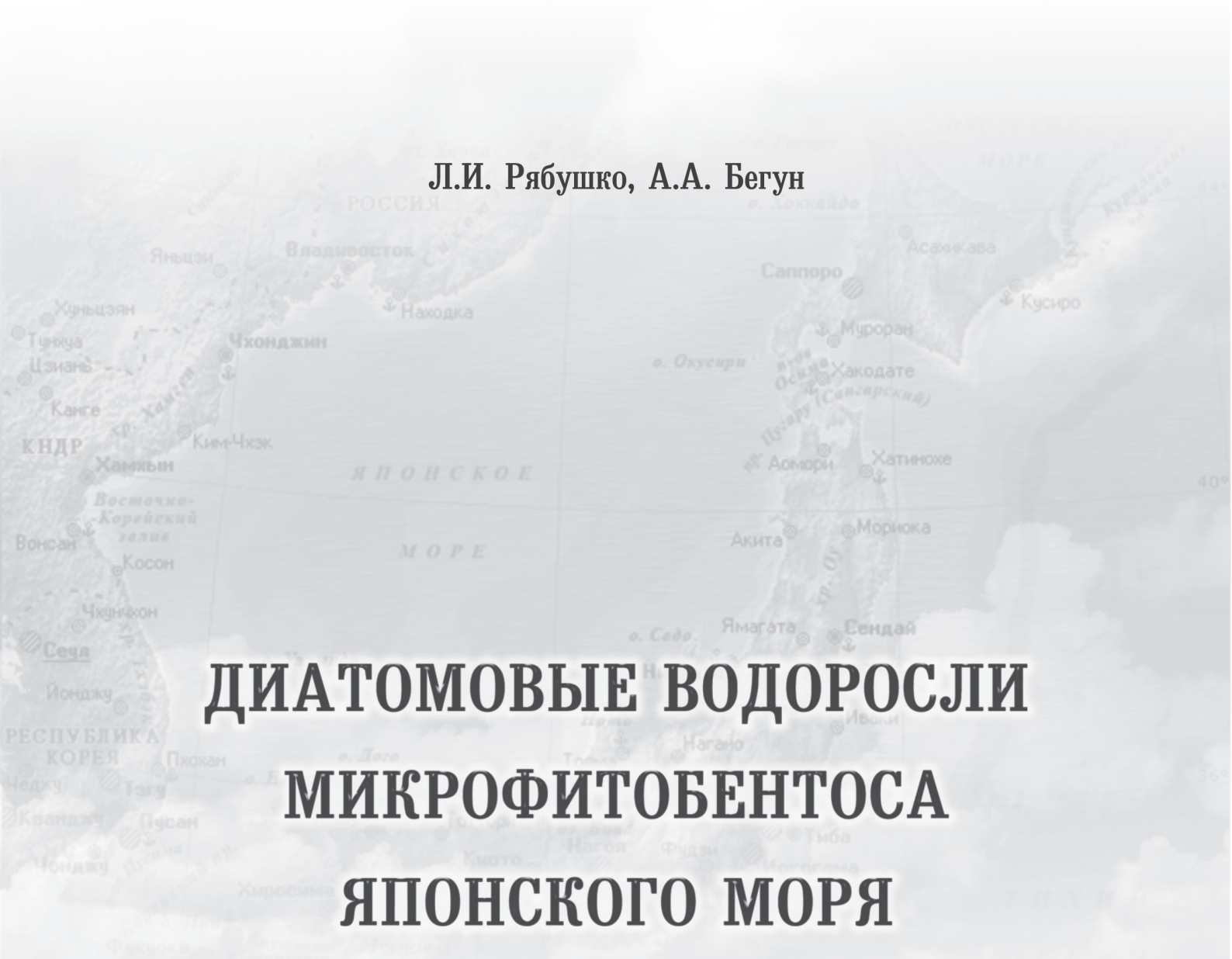
Л.И. Рябушко, А.А. Бегун

**ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ  
МИКРОФИТОБЕНТОСА  
ЯПОНСКОГО МОРЯ**





Л.И. Рябушко, А.А. Бегун



**ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ  
МИКРОФИТОБЕНТОСА  
ЯПОНСКОГО МОРЯ**



RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES  
THE A.O. KOVALEVSKY INSTITUTE OF MARINE  
BIOLOGICAL RESEARCHES  
FAR EASTERN BRANCH  
THE A.V. ZHIRMUNSKY INSTITUTE OF MARINE BIOLOGY

L. I. RYABUSHKO, A. A. BEGUN

DIATOMS  
OF THE MICROPHYTOBENTHOS  
OF THE SEA OF JAPAN

VOLUME 1



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
ИНСТИТУТ МОРСКИХ БИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ  
ИМЕНИ А.О. КОВАЛЕВСКОГО  
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ МОРЯ ИМЕНИ А.В. ЖИРМУНСКОГО

Л. И. РЯБУШКО, А. А. БЕГУН

ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ  
МИКРОФИТОБЕНТОСА  
ЯПОНСКОГО МОРЯ

ТОМ 1



ИМБИ - IMBR



Н.Орианда

Севастополь – Симферополь

2015



УДК 582.26.323 (265.54)

ББК 28.591(942.7)

Р 98

Рецензенты: д-р биол. наук., проф. *О. Г. Миронов*  
д-р биол. наук *А. Ю. Звягинцев*

**Рябушко Л.И., Бегун А.А.**

Р 98

**Диатомовые водоросли микрофитобентоса Японского моря. В 2-х т. Т. 1.** – Симферополь: Н.Орианда, 2015. – 288 с.: 98 ил., 56 табл., библи. 881. ISBN 978-5-9907290-1-8

Монография состоит из 2-х томов. В первом томе впервые обобщены оригинальные и литературные данные о видовом составе, флористике, фитогеографии и экологии диатомовых водорослей микрофитобентоса российских вод Японского моря. Представлены результаты сезонной динамики обилия видов, численности, биомассы, структурных показателей сообщества диатомовых водорослей из разных экотопов прибрежных экосистем моря. Показана роль диатомовых в акваториях с различной степенью антропогенного загрязнения и в биоэнергетике донных сообществ, а также их значение в питании некоторых массовых видов моллюсков и иглокожих.

Во втором томе представлены Синописис с аннотированным списком видов с указанием их экологии, общего распространения, фитогеографии и встречаемости в различных регионах Мирового океана, включая мировую сводку библиографических сведений о встречаемости видов, а также Атлас диатомовых водорослей, иллюстрированный рисунками и фотоснимками, выполненными в световом и электронных микроскопах.

Книга рассчитана на альгологов, гидробиологов, экологов, аспирантов, преподавателей и студентов учебных заведений.

УДК 582.26.323 (265.54)

ББК 28.591(942.7)

**Ryabushko L.I., Begun A.A.**

**Diatoms of Microphytobenthos of the Sea of Japan. In 1-2 volumes. Vol. 1.** – Simferopol: N. Orianda, 2015. – 288 pp.: 98 ill., 56 tabl., bibl. 881. ISBN 978-5-9907290-1-8

Volume I integrates the author's original data on species composition, the floristics, phytogeography and ecology of diatoms present in microphytobenthos in the Russian sector of the Sea of Japan and the relevant evidence from the scientific literature. Seasonal dynamics of species richness, density, biomass and structural characteristics of diatom communities are described based on the observations conducted in different ecotopes of coastal ecosystems of the sea. The role that diatoms play in polluted seawater areas, their contribution to bioenergy of the benthic communities, and the importance these microalgae have as the diet for some mass molluscs and echinoderms are discussed.

Volume II includes Synopsis of the annotated diatom species inventory with information about their ecology, general distribution, phytogeography and occurrence in different regions of the World Ocean and with the globally summarized references about species distribution, and the Atlas of diatoms illustrated with pictures and photos made using light and electronic microscopes.

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

Утверждено к печати Учёным советом ФГБУН Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН

ISBN 978-5-9907290-1-8

© Л.И. Рябушко, А.А. Бегун, 2015  
© «Н.Орианда», 2015

<b>ОГЛАВЛЕНИЕ</b>	Стр.
<b>ВВЕДЕНИЕ</b> .....	7
<b>ГЛАВА 1. МИКРОФИТОБЕНТОС ЯПОНСКОГО МОРЯ: СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ</b> .....	10
<b>ГЛАВА 2. КРАТКИЙ ОЧЕРК ФИЗИКО-ГИДРОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ РАЙОНОВ ИССЛЕДОВАНИЯ</b> .....	17
<b>ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ</b> .....	42
<b>ГЛАВА 4. ФЛОРИСТИЧЕСКИЙ СОСТАВ BACILLARIOPHYTA БЕНТОСА СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЯПОНСКОГО МОРЯ</b> .....	58
4.1. Таксономический и эколого-фитогеографический анализ Bacillariophyta .....	58
4.1.1. Систематический состав диатомовых водорослей бентоса залива Восток .....	85
4.1.2. Диатомовые эпифитона культивируемых макроводорослей... ..	92
4.1.3. Сравнительный анализ диатомовых эпифитона двух видов агарофитовых водорослей из Японского и Чёрного морей .....	98
4.1.4. Bacillariophyta перифитона навигационных буёв в акваториях залива Посьета, прилегающих к Дальневосточному морскому государственному природному биосферному заповеднику .....	103
<b>ГЛАВА 5. ДИНАМИКА ВИДОВОГО СОСТАВА И КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ХАРАКТЕРИСТИК ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ ДОННЫХ СООБЩЕСТВ</b> .....	110
5.1. Сезонная динамика численности и биомассы диатомовых водорослей эпифитона залива Восток .....	111
5.2. Количественное соотношение диатомовых водорослей и бактерий в микронном слое донных осадков бух. Витязь залива Посьета .....	126
5.3. Диатомовые водоросли перифитона антропогенных субстратов в бухтах Золотой Рог и Рында зал. Петра Великого .....	134
5.3.1. Сравнительный анализ диатомовых водорослей перифитона антропогенных субстратов из Японского и Чёрного морей .....	151
5.4. Диатомовые перифитона экспериментальных пластин в разных по степени эвтрофирования бухтах Золотой Рог и Сухопутная .....	163
5.5. Диатомовые водоросли перифитона гиперэвтрофной искусственной лагуны в черте г. Владивостока .....	177
5.6. Диатомовые водоросли эпифитона макрофитов .....	184
<b>ГЛАВА 6. РОЛЬ БЕНТОСНЫХ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ В ПРИБРЕЖНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ЯПОНСКОГО МОРЯ</b> .....	205
6.1. Диатомовые водоросли эпизоона беспозвоночных .....	206
6.1.1. Диатомовые водоросли эпизоона двух видов мидий из Японского и Чёрного морей .....	212
6.2. Диатомовые водоросли в питании донных беспозвоночных .....	217
6.3. Роль диатомовых в биоэнергетике донных сообществ .....	226
<b>ЗАКЛЮЧЕНИЕ</b> .....	235
<b>ЛИТЕРАТУРА</b> .....	238



## CONTENTS

	Стр.
<b>INTRODUCTION</b> .....	7
<b>CHAPTER 1. MICROPHYTHOBENTHOS THE SEA OF JAPAN: THE ACQUIRED KNOWLEDGE OF DIATOMS</b> .....	10
<b>CHAPTER 2. A SHORT PHYSICO-HYDROLOGICAL DESCRIPTION OF THE SEAWATER AREAS</b> .....	17
<b>CHAPTER 3. MATERIALS AND METHODS OF THE RESERCH</b> .....	42
<b>CHAPTER 4. FLORISTIC COMPOSITION OF BACILLARIOPHYTA IN THE BENTHOS OF THE NORTHWESTERN SEA OF JAPAN</b> .....	58
4.1. Taxonomic, ecological and phytogeographic analysis of Bacillariophyta .....	58
4.2. Taxonomic composition of benthic diatoms in the Vostok Bay .....	85
4.3. The diatoms in epiphyton of cultivated macroalgae .....	92
4.4. Comparative analysis of diatoms on epiphyton of agarophyte algae from the Sea of Japan and the Black Sea .....	98
4.5. Bacillariophyta of the periphyton of navigation buoys in the areas of the Posiet Bay adjacent to the marine reserve (DMGNBR) .....	103
<b>CHAPTER 5. THE QUALITATIVE AND QUANTITATIVE DYNAMICS OF DIATOM COMMUNITIES IN THE BENTHOS OF THE GULF OF PETER THE GREAT</b> .....	110
5.1. Seasonal dynamics of the abundance and biomass of diatoms on epilithon of the Vostok Gulf .....	111
5.2. The proportion of diatoms and bacteria in a micron-thick bottom sediment from the Vityaz Bight (Posyet Gulf) .....	126
5.3. The diatoms of periphyton of the artificial substrates located in the bays Golden Horn and Rynda (Gulf of Peter the Great) .....	134
5.3.1. Comparative analysis of diatoms periphyton on the artificial substrates in the Sea of Japan and the Black .....	151
5.4. Diatoms of periphyton experimental plates in the bays of Golden Horn and Sukhoputnaya with the level different eutrophication .....	163
5.5. Diatoms on periphyton of the hypereutrophic artificial lagoon near Vladivostok .....	177
5.6. Diatoms on epiphyton of macrophytes .....	184
<b>CHAPTER 6. THE ROLE OF BENTHIC DIATOMS ON THE COASTAL ECOSYSTEMS OF THE SEA OF JAPAN</b> .....	205
6.1. Diatoms on epizoon of the invertebrates .....	206
6.1.1. Diatoms on epizoon of mussels from the Sea of Japan and from the Black Sea .....	212
6.2. Diatoms in the diet of benthic invertebrates .....	217
6.3. Diatoms as a contributor to the bioenergy of benthic communities .....	226
<b>CONCLUSION</b> .....	235
<b>REFERENCES</b> .....	238

*«Наука безгрешна, но учёные  
постоянно ошибаются».*

Анатолий Франс

## ВВЕДЕНИЕ

Диатомовые водоросли относятся практически к всесветным микроскопическим организмам, встречающимся и на суше, и на море, в горячих водных источниках и холодных водах Арктики и Антарктики, в тропических и умеренных зонах Мирового океана. Эта группа водорослей существует с древних времён, ископаемые и современные виды изучает большое количество учёных во всём мире. Современные виды диатомовых водорослей планктона и бентоса эвфотической зоны морей и океанов достаточно хорошо исследованы. Донные диатомовые водоросли являются ведущим компонентом морских сообществ, отличающиеся от планктонных видов местом обитания, связанным, главным образом, с субстратами. Эти водоросли встречаются в различных экотопах моря: на разнообразных грунтах, поверхностях донной растительности, беспозвоночных и млекопитающих животных, антропогенных субстратах, введённых в воду человеком или случайно попавшим в море. Многие бентосные виды диатомовых водорослей не требовательны к световому режиму, что объясняется их донным образом жизни, способны фотосинтезировать круглый год и давать высокую первичную продукцию (Чербаджи, 1982; Кузнецов, 2002; Рябушко, 2008; Рябушко и др., 2013; Рябушко, 2013).

Несмотря на то, что за последние годы накоплен значительный массив данных по изучению диатомовых водорослей бентоса российских вод Японского моря, до сих пор практически нет ни одной обобщающей и систематизированной сводки для этого региона. Поэтому монография посвящена обобщению собственных и литературных данных по исследованию диатомовых водорослей микрофитобентоса различных типов подводных субстратов в море, оценке эколого-флористических и фитогеографических характеристик, выявлению их роли в донных сообществах водоёма.

Монография состоит из 2-х томов. В первом томе представлены результаты изучения диатомовых водорослей микрофитобентоса Японского моря. В первой главе дан краткий литературный обзор, касающийся состояния изученности диатомовых водорослей дальневосточных морей с акцентом на бентосные диатомовые Японского моря. Бентосные диатомовые водоросли дальневосточных морей, в том числе российских вод, ранее изучали довольно эпизодически, и они исследованы гораздо хуже, чем планктонные виды. В работах наших предшественников были приведены сведения в основном о видовом составе бентосных диатомовых водорослей с указанием субстрата и глубины обитания, изредка упомянута география встречаемости и полностью отсутствовали количественные данные об их распределении в зависимости от типа субстрата и глубины обитания. В главе отражены также результаты последних лет исследования диатомовых водорослей, обитающих в разных экотопах Японского



моря: эпилитоне, эпипсаммоне, эпипелоне, эпифитоне ряда видов-макрофитов, эпизооне отдельных видов беспозвоночных, перифитоне экспериментальных пластин, выполненных из разных искусственных материалов и др..

Во 2-й главе дан краткий обзор физико-гидрологических условий районов исследования северо-западной части Японского моря, включая основные крупные заливы – Петра Великого, Амурского и Уссурийского, а также некоторые прибрежные районы Приморья. В 3-й главе «Материалы и методы» описаны различные методы и особенности отбора проб микрофитобентоса с различных субстратов, качественной и количественной обработки материалов, проанализирован объём выборки клеток диатомовых эпилитона зал. Восток как основы для достоверной оценки его видового разнообразия и количественного распределения в прибрежной зоне моря.

В 4-й главе дано описание таксономического и флористического состава диатомовых водорослей из различных районов Японского моря. Представлены результаты эколого-флористического и фитогеографического анализа флоры диатомовых водорослей моря в целом и по районам исследования. Приведены оригинальные данные по изучению диатомовых обрастаний не только природных, но и культивируемых макрофитов, а также результаты сравнительного анализа видового состава диатомовых эпифитона двух видов агарофитовых водорослей-макрофитов из Японского и Чёрного морей.

В 5-й и главе показаны основные результаты оригинальных многолетних исследований сезонной динамики обилия видов, численности и биомассы популяций и сообществ бентосных диатомовых водорослей на разных типах природных и искусственных субстратов в зависимости от глубины обитания (вертикальная структура). Здесь же описана структура сообществ микроводорослей с применением информационных индексов видового разнообразия Шеннона, общности видов Чекановского-Сёренсена, выровненности видов в сообществе Пиелу, которые полнее отражают и дополняют количественные данные сообществ донных диатомовых водорослей. По особенностям видового разнообразия, количественным и структурным характеристикам и сезонной динамике количественного распределения бентосных диатомовых на разных субстратах сформировано представление о пространственно-временной структуре донных сообществ. В главе впервые представлены результаты сравнительного анализа количественного распределения диатомовых и их соотношение с бактериями в верхнем микронном слое современных донных осадков на разных грунтах и глубинах в бух. Витязь зал. Посьета Японского моря. Проведено сравнение количественных данных диатомовых водорослей эпилитона и перифитона экспериментальных пластин, полученных для прибрежных вод Японского и Чёрного морей.

В главе 6 представлены другие аспекты изучения бентосных диатомовых водорослей. Например, обрастание диатомовыми водорослями поверхностей ряда беспозвоночных в природных условиях; их участие в спектре питания ряда видов моллюсков и иглокожих Японского моря и роль в качестве биоиндикаторов загрязнения прибрежных участков моря и т.д. Оценена роль микрофитобентоса, в том числе диатомовых водорослей прибрежных вод, в биоэнергетике донных сообществ. В конце книги дано общее заключение, в котором отражены основные результаты исследования диатомовых водорослей бентоса российских вод

Японского моря, показаны пути дальнейшего изучения этой важной и ведущей группы водорослей микрофитобентоса морей Мирового океана.

Во второй том монографии включены Синописис и Атлас диатомовых водорослей микрофитобентоса Японского моря. В Синописис вошли аннотации по каждому таксону, включая диапазон размеров, экологическую и фитогеографическую характеристики, а также обширную библиографическую сводку литературных источников и оригинальных данных, в которых показана встречаемость вида в различных морях Мирового океана, в т. ч. в Японском море. Здесь же приведены количественные данные по некоторым видам диатомовых водорослей из разных экотопов моря. В этот том включены иллюстрации (Атлас) диатомовых водорослей из разных регионов российских вод Японского моря в виде оригинальных микрофотографий, выполненных в световых микроскопах как в прижизненном состоянии водорослей, так и постоянных препаратов. Кроме того, представлены фотографии, полученные в электронном сканирующем и электронном трансмиссионном микроскопах, а также при необходимости приведены некоторые авторские рисунки. В конце 2 тома дан Указатель страниц и иллюстраций видов диатомовых водорослей Японского моря, включённых в Синописис и Атлас.

*Благодарности.* Авторы выражают признательность сотрудникам ИБМ ДВО РАН (г. Владивосток) к.б.н. И. И. Чербаджи, осуществлявший сбор проб с помощью водолазного снаряжения, и за совместные работы, Г. Г. Иппалитовой, определявшей содержание органического вещества в пищевом комке морского ежа *Echinocardium cordatum* и пробах песка, к.б.н. Т. Ю. Орловой, к.б.н. М. С. Селиной, к.б.н. И. В. Стоник и Е. В. Левченко – за микрофотографии некоторых видов диатомовых водорослей, консультации и совместные работы с одним из соавторов монографии, к.б.н. И. Р. Левенец – за определение некоторых видов макрофитов; О. С. Белоус (ТИБОХ ДВО РАН) и к.б.н. К. С. Голохвасту (ДВФУ), предоставивших микрофотографии некоторых видов, выполненных в СЭМ и ТЭМ; сотрудникам ИМБИ РАН (г. Севастополь): зав. библиотекой О. А. Акимовой – за поиск редких литературных источников, к.б.н. Д. С. Балычевой и А. В. Ерохину за помощь при подготовке иллюстраций к печати.

Особую благодарность авторы монографии выражают её рецензентам д.б.н., профессору О. Г. Миронову (ИМБИ РАН) и д.б.н. А. Ю. Звягинцеву (ИБМ ДВО РАН), а также д.б.н. В. И. Рябушко (ИМБИ РАН) за поддержку и ценные советы при подготовке рукописи монографии.



## Г Л А В А 1

**МИКРОФИТОБЕНТОС ЯПОНСКОГО МОРЯ:  
СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ**

Дальневосточные моря имеют обширную и крупномасштабную протяжённость, характеризуются довольно слабой изученностью микрофитобентоса. Первые исследования касались в основном ископаемых диатомовых водорослей, которые могут долговременно сохраняться в донных осадках. Методом диатомового анализа были исследованы фитопланктон и донные осадки Тихого океана, морей Дальнего Востока, включая Берингово, Охотское и Японское моря, Амурский лиман, побережья Камчатки, Сахалина, Курильских островов и Приморья (Еленкин, 1914; Киселев, 1931, 1934, 1935, 1947, 1953; Конгисер, 1935; Гайл, 1936, 1949, 1950; Забелина, 1953; Жузе, Сёмина, 1955; Сёмина, 1956, 1967, 1974, 1977, 1981; Жузе, 1957а, б, 1959, 1962, 1977; Сечкина, 1959, 1961; Сёмина, Жузе, 1959; Беляева (Сечкина), 1961; Жузе и др., 1966, 1969; Козлова, Мухина, 1966; Шешукова-Порецкая, 1967, 1968; Моисеева, 1971; Tanimura, 1981; Sancetta, 1982; Van Vaalen, O'Donnel, 1983; Kociolek, 1988; Kazarina, Yushina, 1999; 2009).

Диатомовые водоросли наряду с силикофлагеллятами и радиоляриями, являясь частью морских вод, способны экстрагировать кремний из воды для построения своих панцирей. Метод диатомового анализа достаточно широко используется при описании стратиграфии донных отложений, когда по изменению видового состава, соотношению экологических группировок и фитогеографической принадлежности видов определяют этапы в истории развития морей (Диатомовый анализ, 1949, 1950; Жузе, 1962 и др.; Диатомовые водоросли СССР ..., 1974, 1988). В последние годы с помощью этого метода проведены исследования ископаемого кремнистого микропланктона из пород осадочного чехла Охотского моря и островного склона Курило-Камчатского желоба с целью установления возраста и реконструкции осадконакопления (Цой, Шастина, 2005; Цой, 2011). Детально описаны выделенные микропалеонтологические комплексы видов среднеэоцено-плейстоценового интервала с обоснованием их возраста, приведен таксономический состав с указанием 144 видов диатомовых водорослей (Цой, Шастина, 1999).

Сведения о фитопланктоне Амурского лимана (Киселёв, 1931) пополнились современными данными о его видовом составе с указанием гидрологических параметров среды (Шевченко и др., 2013). Авторами обнаружено 182 вида и ввт микроводорослей, из которых 99 – диатомовые. Обобщены результаты многолетних исследований видового состава современного фитопланктона охотоморского побережья о. Сахалин, авторами указан список из 231 вида и внутривидовых таксонов микроводорослей, из которых 115 – диатомовые (Орлова и др., 2004).

В работах по изучению фитопланктона дальневосточных морей приведены данные о встречаемости некоторых видов современных донных диатомовых водорослей, которые из-за методических особенностей сбора материала на мелководье морей периодически попадают в толщу воды, а затем в планктонные пробы (Киселев, 1934, 1935, 1953; Конгисер, 1935; Гайл, 1936, 1950; Коновалова, 1984а, б, Орлова, 1984; Паутова, 1984, 1990; Стоник, 1999 и др.). Кроме того, в период волновых

возмущений в море происходит взмучивание современных осадочных пород, а также смыв суспензии с поверхности каменистых субстратов и макрофитов, поэтому некоторые виды донных диатомей всплывают в толщу воды. Многие из перечисленных выше работ по фитопланктону тихоокеанского бассейна, в которых отмечены бентосные виды диатомовых водорослей, вполне можно использовать данные о их встречаемости при составлении систематических сводок по микрофитобентосу Японского моря, как это было сделано для Азовского и Чёрного морей (Рябушко, 2006, 2013; Рябушко, Бондаренко, 2011).

Современные донные диатомовые водоросли дальневосточных морей практически не изучены, а две статьи о диатомовых Охотского моря носят предварительный характер (Кашина, 1975; Бондарчук, 1979). Первая из них посвящена изучению перифитона экспериментальных стеклянных пластин в Тауйской губе на разных глубинах, вторая – изучению природного эпифитона водорослей-макрофитов в Тугурском заливе, северного и северо-западного побережий этого моря.

К интересным работам можно отнести комплексное изучение уникальной экосистемы кальдеры Кратерной морского вулкана Ушишир (о. Янкича) на Курильских островах. Исследования флоры и фауны в зоне активного вулканизма показали, что в преобразовании продуктов вулканической деятельности бухты важную роль играют альгобактериальные маты, видимые невооруженным глазом, в местах выхода как горячих, так и холодных вулканических газо-гидротермальных вод (Старынин и др., 1989; Тарасов, Жирмунский, 1989; Тарасов и др., 1989). При исследовании продукционных процессов, происходящих в бентосе бух. Кратерной, было установлено, что валовый фотосинтез в сообществах альгобактериальных матов донных сообществ характеризуется высокими значениями ( $150 \cdot \text{мл O}_2 \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$ ), при этом скорость фотосинтеза ( $25 \text{ мл O}_2 \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$ ) выше потребления кислорода донными сообществами, то есть экосистема способна полностью обеспечить себя энергией за счёт продуцирования сообществ альгобактериальных матов (Тарасов, 1988, 1994).

Первые исследования диатомовых водорослей альгобактериальных матов в сообществах твёрдых и рыхлых грунтов бух. Кратерной в августе-сентябре 1985–1986 гг. на глубинах 3–15 м показали, что не только бактерии, но и диатомовые водоросли совместно с ними формируют мощные альгобактериальные маты (Рябушко, Тарасов, 1989; Ryabushko, 1998). Обнаружено более 50 видов и ввт диатомовых с преобладанием бентосных видов в соответствии с типом тех грунтов, на которых они обитают. Кроме диатомовых водорослей, исследованы донные виды *Suaerogonyata* как дальневосточных морей, в том числе Японского моря (Белякова, 1975, 1989, 2000), так и подводных гидротерм бух. Кратерной, в которых Р.Н. Беляковой (2001) отмечено 14 видов. В горячих источниках Курильских о-вов обнаружены пресноводные и солоноватоводные виды микроводорослей, включая 145 видов *Bacillariophyta* (Никулина, 2010).

Литературный обзор о состоянии изученности современных диатомовых микрофитобентоса морей Мирового океана более подробно представлен ранее (Рябушко, 1986а, 2013), поэтому здесь остановимся лишь на краткой информации об их изученности в Японском море.

К пионерным работам по Японскому морю можно отнести электронные исследования ультраструктуры панцирей диатомовых водорослей (Okuno, 1944, 1957, 1975) и их репродуктивных циклов (Takano, 1967; Mizuno, 1984). В этих



работах показано, что наряду с вегетативным размножением у диатомовых водорослей существует половой процесс – стадия ауксоспорообразования. Кроме того, отмечено, что скорость растворения створок диатомовых в поверхностных и глубинных слоях морской воды зависит от вида водоросли и температуры воды (Kamatani, Riley, 1979; Kamatani, 1982). Представлены сведения о распределении диатомовых в планктоне поверхностных вод Японского моря до начала тайфуна и после его окончания, а также сравнительные количественные данные о распределении диатомовых в области фронтов двух течений – тёплого Куроисио и холодного Оясио (Oyashio) (Kuroda, 1972). Ещё в 50-е годы у северных берегов Японии впервые было отмечено зимнее «цветение» фитопланктона (Magumo, 1954, 1955), которое позже было зарегистрировано и в зал. Восток (Коновалова, 1979; Вышкварцев, Коновалова, 1979). Следует отметить ряд работ по исследованию потенциально опасных микроводорослей дальневосточных морей, включая Японское море. В период увеличения эвтрофикации вод в море были зарегистрированы «красные приливы», вызванные динофитовой водорослью ноктилюкой и другими сопутствующими потенциально опасными видами (Prasad, Yaagamam, 1954; Okaichi, Nishio, 1976; Жирмунский, Коновалова, 1982; Коновалова, 1992а, б). В их число входят некоторые виды диатомовых рода *Pseudonitzschia*, широко встречающихся в морях Мирового океана (Red Tide ..., 1990; EUROHAB..., 1998; GEOHAB..., 2001; Manual ..., 2003; Рябушко, 2003а, б, 2008; Рябушко и др., 2008; Besiktepe et al., 2008), указанные в фитопланктоне Японского моря (Орлова и др., 2011; Стоник, Орлова, 2013; Стоник и др., 2012; Orlova et al., 1996; Shevchenko, Orlova, 2010).

Данные о видовом составе и количественном распределении диатомовых в современных донных отложениях в зависимости от глубины их залегания в заливах Муцу (о. Хонсю), Урунчу и Ураноути (о. Сикоку) у берегов Японии приведены в работах К. Осите (Oshite, 1954, 1955). В донных осадках зал. Ураноути обнаружен 51 вид диатомовых, в т.ч. встречено 24 % планктонных, 10 % бентопланктонных и 66 % бентосных видов, из которых 23 вида встречается в зал. Петра Великого.

В результате исследования диатомовых водорослей эпифитона макрофитов описаны новые виды для Японского моря (Takano, 1961–1964, 1967, 1986, 1987; Tanaka, 1984). Исследованы морфология и экология диатомовых водорослей, обрастающих камни, мидии, макрофиты в бухтах о. Хоккайдо, описаны новые виды (Mizuno, 1977а, б, 1979, 1981, 1982), а также диатомовые эпифитона красных водорослей *Ceramium tenerrimum* (Martens) и *Plocamium telfairiae* (Hooker et Harver) Harver у берегов Японии (Suzuki et al., 1999, 2000). Кроме того, в работе Т. Готоха (Gotoh, 1979) приведены виды донных диатомовых водорослей, прикрепленных к каменистым субстратам в солоноватых водах эстуария р. Йода (о. Хонсю). Описаны диатомовые илистых грунтов южнее о. Кюсю Ариакского моря (Park et al., 2012).

Показана способность клеток морских донных диатомовых водорослей к адгезии, т.е. прилепанию к субстрату с помощью собственной слизи (Chalain, Cook, 1979). Эти данные подтверждены японскими исследователями, которые также считают, что прикрепленные диатомовые вместе с бактериальной плёнкой создают условия на разных типах субстратов в море для дальнейшего заселения макрообрастателями (Ohgai et al., 1984а, б; Tomohiko et al., 1988). Авторы показали, что донные диатомовые способны прикрепляться к субстрату в зависимости от их

видовой принадлежности. Чаще всего к поверхности субстратов прикрепляются типичные виды-обрастатели родов *Licmophora*, *Tabularia*, *Achananthes*, *Melosira* (Ohgai et al., 1984a, b), широко встречающихся в донных сообществах в прибрежье морей (Кашина, 1975; Бондарчук, 1979; Рябушко, 1986а, 1993б, 1994а, б, 2013; Рябушко, Рябушко, 1991б; Бегун и др., 2008а, б).

При изучении глубоководных илов зал. Петра Великого приведены общие сведения о 107 видах диатомовых, в т.ч. 52 формах современных донных водорослях с указанием экологии и частоты встречаемости видов по станциям и горизонтам исследования (Забелина, 1953) (табл. 1).

**Табл. 1.** Состояние изученности диатомовых водорослей микрофитобентоса российских вод Японского моря

Заливы и бухты залива Петра Великого Японского моря	Количество видов и внутривидовых таксонов (ввт)		Литературный источник
	Всего	в том числе бентосные	
До инвентаризации			
Бухта Золотой Рог	132	108	Skvortzow, 1932a, b, c, d
-«-	107	52	Забелина, 1953
Зал. Посьета	273	242	Николаев, 1970
Зал. Восток	148	127	Рябушко, 1986а, б
Зал. Петра Великого	168	148	Адрианов, Кусакин, 1998
Амурский залив	221	120	Цой, Моисеенко, 2014
После инвентаризации			
Зал. Восток	195	170	Рябушко, 2014, см. гл. 4.2
Зал. Посьета	75	47	Рябушко, см. гл. 5.2
-«-	12	12	Бегун, 2012, 2013а
Зал. Славянка	26	25	Бегун, 2012, 2013а
Зал. Находка	26	26	Бегун, 2012, 2013а
-«-	16	16	Бегун, 2012, 2013а
Амурский залив	78	70	Бегун и др., 2009б, 2010а; Бегун, 2012; 2013а
Уссурийский залив	85	78	Бегун и др., 2009а, 2011, Бегун, 2012, 2013а
Бух. Баклан	14	14	Бегун, 2012, 2013а
Бух. Бойсмана	19	19	Бегун, 2012, 2013а
Искусственная гиперэвтрофная лагуна в черте г. Владивостока	79	74	Бегун, Звягинцев, 2013

Следует отметить, что в табл. 1 указано количество видов, установленное авторами до инвентаризации и критического пересмотра списков диатомовых водорослей в связи с последними номенклатурными изменениями. Во многих последних опубликованных работах по Японскому морю в списках видов наряду со старыми названиями, остаются и изменённые новые наименования одних и тех же таксонов. Часто синонимы многих таксонов встречаются как номенклатурный тип, что искусственно увеличивает список видов и значительно затрудняет работу по

составлению современных чек-листов. В связи с этим появилась необходимость провести инвентаризацию и ревизию списков диатомовых водорослей Японского моря с учётом последних изменений, подобно тому, как это было уже сделано для Азовского и Чёрного морей (Рябушко, 2006, 2013; Рябушко, Бондаренко, 2011). В настоящей работе в аннотированные списки диатомовых водорослей (см. т. 2, Синописис) внесены значительные поправки и изменения, приведены дополнительные сведения по их экологии и фитогеографии, многие виды проиллюстрированы в прилагаемом Атласе (см. т. 2).

В поверхностных слоях современных донных осадков российских вод Японского моря были отмечены и сублиторальные виды диатомовых (Беляева (Сечкина), 1961; Гребенникова, 1982), многие из которых встречаются в разных экотопах моря. Комплекс океанических диатомовых насчитывал 25 видов, неритических – 35 и сублиторальных – 44. В обзорной статье о современных диатомовых водорослях и их распределении в поверхностном слое осадков Т.В. Беляевой указано 137 видов, из которых 93 – морские, стеногалинные, 11 – морские, эвригалинные и 33 – пресноводные формы. В последней сводке по изучению диатомовых водорослей в поверхностных донных осадках Амурского залива Японского моря авторами указан 221 вид и ввт, из них более 120 составляют бентосные формы (Цой, Моисеенко, 2014).

Первые работы по изучению диатомовых водорослей бентоса бухт и заливов российских вод Японского моря принадлежат Б.В. Скворцову (Skvortzow, 1929, 1932a, b, c, d). В них мы находим краткие диагнозы видов с указанием субстрата в основном макрофитов и илов, а также микрофотографии некоторых видов. Автором указано 132 вида и ввт диатомовых водорослей, из которых 108 являются бентосными водорослями зал. Петра Великого (табл. 1), в том числе в бентосе близ г. Владивостока им указано 73 вида и ввт, из них 18 описано новых для науки (Skvortzow, 1932b).

Наиболее полно систематический состав флоры донных диатомовых водорослей литорали и сублиторали бухт зал. Посыета был впервые исследован В.А. Николаевым (1966, 1970а, б, в, 1976). На различных типах субстратов обнаружено 273 вида и ввт диатомовых водорослей, из которых 242 – бентосные формы (табл. 1). Им же были описаны новые виды для Японского моря (Николаев, 1969). Эти данные существенно дополнили списки видов и сведения по экологии и вертикальному распределению бентосных диатомовых водорослей в российских водах Японского моря.

Ряд работ отечественных авторов посвящён исследованию диатомовых водорослей эпифитона разнообразных видов донной растительности Японского моря: анфельдии (Чельшева, 1955; Каменский, 1972), ламинарий (Суховеева, 1975; Рябушко, Буянкина, 1982, Рябушко, 1986а), цистозир (Ковалевская, 1982; Рябушко, 1986а), морского льна (Бегун, Рябушко, 2008а; Левченко и др., 2008; Бегун, 2012). Кроме того, отмечено, что морские травы Японского моря также достаточно активно заселяются диатомовыми водорослями (Паймеева, 1975; Tanaka, 1984; Лысенко, 1985; Харламенко, 1985). Ограниченные сведения имеются о бентосных видах диатомовых водорослей, обнаруженных не только в обрастании дальневосточных китов (Кляшторин, 1962), но и пищеварительных трактах иглокожих и моллюсков Японского моря (Бирюлина, 1972; Микулич, Цихон-Луканина, 1981; Левин, 1982; Цихон-Луканина, 1987). Впервые указан видовой



состав и дана количественная оценка бентосных диатомовых водорослей в пищевых комках донных животных (Рябушко, 1986а, 1990б).

Анализ литературных источников показал, что большинство работ по изучению диатомовых имеет в основном ботаническую направленность, а количественные данные по сезонной динамике их развития в Японском море практически отсутствуют. В конце 70-х годов XX ст., благодаря расположенным на его берегах стационарным биологическим станциям (б/с) Института биологии моря ДВНЦ АН СССР (ныне ДВО РАН), впервые была исследована биологическая структура заливов Восток и Посъета. Здесь, в районе б/с "Восток" были получены первые результаты комплексного исследования биологии и экологии донных макросообществ зал. Восток (Кашенко, 1976; Погребов, Кашенко, 1976; Погребов, 1978; Тарасов, 1973, 1982; Пропп, 1982).

К этому времени относятся первые работы по изучению качественных, количественных характеристик, первичной продукции и фотосинтеза микрофитобентоса рыхлых и твёрдых грунтов, хлорофилла фитосестона и пр. (Кузнецов, 1980; Чербаджи и др., 1980; Чербаджи, Тарасов, 1980; Луцик, 1981; Рябушко и др., 1981; Чербаджи, 1982; Рябушко, 1982, 1984, 1986а, 1990а; Чербаджи, Бондарчук, 1985; Рябушко, Рябушко, 1991а, б). Проведены эксперименты по изучению продукционных параметров обрастания очищенных тропических кораллов, экспонированных в зал. Восток (Чербаджи, Пропп, 1981). Впервые оценен валовый фотосинтез микрофитобентоса каменистых грунтов залива, составлявший в среднем 840 и 1977 мл  $O_2 \cdot m^{-2} \cdot сут^{-1}$  - в феврале и августе, соответственно (Чербаджи и др., 1980), а фотосинтез микрофитобентоса песчаных грунтов летом достигал 20 мл  $O_2 \cdot m^{-2} \cdot ч^{-1}$  (Чербаджи, Тарасов, 1980; Рябушко и др., 1981).

В ходе круглогодичных исследований видового состава диатомовых каменистого мелководья зал. Восток обнаружено 148 видов и ввт (табл. 1), впервые для морей СССР указано 6 видов и 41 – для Японского моря (Рябушко, 1986а). Кроме флористического состава, проведено изучение сезонной динамики количественных характеристик диатомовых эпилитона зал. Восток в зависимости от глубины обитания (0,5; 5,0 и 10,0 м). Впервые в марте установлен зимне-весенний максимум численности ( $80 \cdot 10^3$  кл.  $cm^{-2}$ ) бентосных видов диатомовых на глубине 5,0 м (Рябушко, 1986а). Второй пик численности отмечен в августе на глубине 10,0 м, а её значения возрастали на всех глубинах от осени к зиме.

Известно, что диатомовые и бактерии сосуществуют в океане более 200 млн лет. Они участвуют в сложных биогеохимических циклах, оказывая влияние друг на друга, состав питательных веществ при окислительных и восстановительных процессах в океане, концентрацию углекислого газа в атмосфере, глобальный климат планеты, высшие трофические уровни обитателей моря и функционирование морских экосистем (Armbrust, 2009; Amin et al., 2012). Исследование этих важных организмов и ответ на вопрос, как они будут реагировать на быстро изменяющиеся условия жизни в океане, имеет решающее значение для здоровья окружающей водной среды.

Проблема взаимоотношений диатомовых и бактерий на поверхности современных донных осадков в море является по-прежнему актуальной. Кроме изучения диатомовых альгобактериальных матов в бух. Кратерной (Рябушко, Тарасов, 1989), в 1983 г. в бух. Витязь зал. Посъета Японского моря впервые были исследованы одновременно качественный состав, количественное соотношение

бентосных диатомовых водорослей и бактерий в микронном слое современных донных осадков (толщиной от 3 до 490 мкм), находящихся на поверхности коренных твёрдых, илистых и песчаных грунтов на глубине от 1 до 27 м (Рябушко, 1986а; Левин и др., 1991). Авторами показано, что соотношение биомасс диатомовые/бактерии на разных станциях варьирует в пределах 3-х порядков. Средняя численность диатомовых водорослей, рассчитанная на единицу объёма, находилась в обратной зависимости от глубины залегания и толщины осадка, причём на твёрдых грунтах численность в 3 раза была выше, чем в песках. При этом наблюдалось увеличение числа подвижных форм диатомовых с глубиной, по сравнению с малыми глубинами, на которых доминировали прикреплённые формы микроводорослей.

В последние годы значительно расширились работы по изучению видового состава и количественных характеристик, а также экологии и сапробности донных диатомовых водорослей перифитона экспериментальных субстратов в различных локальных местообитаниях, подверженных антропогенному воздействию. Получены данные о роли бентосных диатомовых водорослей как индикаторов антропогенного загрязнения разного типа в заливах и бухтах российских вод Японского моря (Бегун, Рябушко, 2008а, б, в; Бегун и др., 2009а, б, 2010а, б; Бегун, 2012, 2013; Бегун, Звягинцев, 2012, 2013; Бегун и др., 2014, 2015; Begun et al., 2015).

Кроме того, исследованы диатомовые водоросли бентоса в акваториях, примыкающих к Дальневосточному государственному морскому природному биосферному заповеднику. Микроводоросли этих районов ранее практически не были изучены и не вошли в перечень биоты ДВМГПБЗ (Дальневосточный ..., 2004). В связи с экологическим риском появления новых видов-вселенцев в Японское море, вызванных сбросом балластных вод и увеличением водных транспортных средств, крайне важны мониторинговые работы в районе заповедных мест.

Отсутствие сравнительных работ по исследованию водорослей из различных морей дало основание провести анализ собственных данных по видовому составу и количественному распределению бентосных диатомовых Чёрного и Японского морей (Рябушко, 1994, 2013; Рябушко и др., 2011, 2013), чему посвящены некоторые разделы глав настоящей монографии. В результате нами получены представления о сходстве и различии систематического состава и количественных характеристик бентосных диатомовых водорослей из двух географически изолированных морей.

В целом, за последние десятилетия изученность диатомовых водорослей микрофитобентоса Японского моря значительно расширилась, по сравнению с другими морями умеренных широт, но пока ещё находится в стадии развития. Многие субстраты в различных регионах моря практически не охвачены исследованием. До сих пор нет работ о взаимном влиянии микроводорослей планктона и бентоса в мелководных участках Японского моря, что позволило бы выявить важную роль донных диатомовых в функционировании прибрежных экосистем. Поэтому полагаем, что обобщение собственных и литературных данных по изучению бентосных диатомовых водорослей Японского моря даст новые ориентиры для будущих направлений в исследовании этой важной во многих отношениях группы первичных продуцентов моря.

## Г Л А В А 2

### КРАТКИЙ ОЧЕРК ФИЗИКО-ГИДРОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ РАЙОНОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

---

Японское море является полузамкнутым окраинным морем тихоокеанского бассейна, сообщается на юге через Корейский пролив с Восточно-Китайским и Жёлтым морями, на востоке через Сангарский пролив – с Тихим океаном, на севере и северо-востоке через проливы Лаперуза и Невельского – с Охотским морем. Физико-географические особенности моря складываются под влиянием умеренного муссонного климата. Зимой господствует северо-западный муссон, приносящий холодный и сухой воздух с Азии. Летом преобладают слабые неустойчивые ветры юго-восточного муссона, приносящие холодный влажный воздух с Тихого океана. Характерной особенностью климата являются регулярные тайфуны, преобладающие с мая по октябрь и вызывающие сильные штормы, обильные дождевые осадки и туманы. Гидрологический режим Японского моря находится под влиянием холодных вод Охотского и тёплых вод Жёлтого морей. Наличие в центральной части Японского моря циклонического круговорота оказывает влияние на формирование температурного режима водоёма. Характерной особенностью моря является относительно высокое содержание растворённого в воде кислорода от 70 до 95 % во всей его толще (Мокиевская, 1961). Прибрежная зона Приморья находится в умеренном поясе.

Многообразные течения Японского моря создают специфику гидрологических и синоптических условий, определяющих биологические особенности этого водоёма, играют огромную роль в жизни его населения.

#### **Общая характеристика залива Петра Великого**

Залив Петра Великого располагается в северо-западной части Японского моря (42°17' и 42°40' N и 130°41' и 133°02' W), занимающий край материковой отмели от м. Гамова до м. Поворотного и составляет почти 1500 км (Люция..., 1984). Расположен залив на стыке тёплого Цусимского течения, которое через Корейский пролив в Татарском проливе отклоняется на запад и переходит в холодное Приморское течение, следующее на юг по западной части моря (Зенкевич, 1981). На юге Приморское течение отклоняется на восток и замыкает круговорот воды, направленный против часовой стрелки. Зимой южное течение имеет слабую ветвь в Корейском проливе.

Берега залива изрезаны многочисленными бухтами и заливами второго и третьего порядков, из которых наиболее значительными по площади являются заливы Амурский, Уссурийский, Посыета, Стрелок, Находка и Восток (рис. 1).





Рис. 1. Станции отбора проб (обозначены цифрами) в заливе Петра Великого Японского моря.

В заливе прослеживаются две водные массы: глубинная Японского моря и трансформированная водная масса Приморского течения (Бирюлин и др. 1970; Винокурова, 1977). Основные черты гидрологического и гидрохимического режимов зал. Петра Великого определяются свободным водообменом с прилегающей частью Японского моря, активным обменом внутри залива, хорошей аэрацией, обилием растительности и животного мира, интенсивностью прохождения фотосинтеза и окислительных процессов в тёплое время года.

Кроме того, бухты и заливы, включая Уссурийский и Амурский, в разной степени подвержены влиянию интенсивного стока крупных рек, формирующих современные осадки донного и поверхностного слоя заливов (Радзиховская, 1961; Бирюлин и др., 1970; Подорванова и др., 1989; Зуенко, Юрасов, 1995; Ващенко, 2000; Огородникова, 2001).

Полагают, что современные донные осадки зал. Петра Великого, включая заливы Амурский, Уссурийский, Восток, Посьета и множество бухт, изредка встречающиеся и во внешней части шельфа зал. Петра Великого, ниже 60-метровой изобаты образовались за последние 1000 лет и относятся к одному вещественно-генетическому типу – терригенному (Нестерова, Трегубова, 2012). Минимальная мощность современных донных осадков в вершинах Амурского и Уссурийского заливов достигает 5-8 см, максимальная – 30-50 см. Основная масса выносимого реками материала осаждается в узкой прибрежной полосе, в то время как в глубоководных районах потенциально может отлагаться взвешенный и, частично, органический материал взвеси. Максимальные скорости седиментации органического материала отмечаются в вершинах глубоко врезанных в сушу заливов (Амурский, Уссурийский, Находка) и бухтах.

Фациальный тип подводных дельт зал. Петра Великого можно отнести к аккумулятивным ландшафтам, в которых накопление осадков происходит постоянно или с частой периодичностью за счёт речного выноса в основном в

кутовых частях малых заливов Амурский, Уссурийский, Славянка, Восток, Находка (рис. 1–6) и бухт Экспедиции и Суходол (Лихт и др., 1983). В результате осадки в виде тонкой взвеси перекрывают уже сложившиеся донные субстраты и здесь формируются современные биоценозы.



Рис. 2. Бухта Славянка.



Рис. 3. Славянский залив.



Рис. 4. Вид на залив Находка.



Рис. 5. Бухта Находка.

Наибольшие кратко периодические изменения гидрологических и гидрохимических характеристик в прибрежных зонах зал. Петра Великого возникают в результате сгонно-нагонных явлений.

Подповерхностные воды у дна зал. Петра Великого занимают большую часть его акватории, для которой в целом характерны значительные изменения температуры воды, опускающейся зимой ниже  $0^{\circ}\text{C}$ , а летом повышающейся до  $20^{\circ}\text{C}$  и выше. Внутригодовая изменчивость солёности в заливе отличается большим разнообразием, максимальные её значения составляют 33,8–34,1 ‰, что обусловлено минимальным материковым стоком, льдообразованием и вертикальной зимней конвекцией, которая отмечается в январе-феврале и однородна по глубинам (Винокурова, 1977). В тёплый период года в зависимости от величины материкового стока имеют место большие межгодовые колебания солёности. Наибольшая многолетняя флуктуация солёности воды в это время в заливах Посыета и Восток составляет 9–15 ‰.

Содержание органического вещества и характер его распределения по акватории указанных водоёмов зависит от поступления аллохтонного вещества с фитомассой суши и гумусом почв (Нестерова, Трегубова, 2012). Огромную роль в

переносе органической массы, и заключенных в ней биогенных элементов, из зоны фотосинтеза в глубины вод играют вертикальные миграции организмов, которые являются одними из основных поставщиков органического вещества из поверхностного слоя на дно. Взвешенное органическое вещество, независимо от его генезиса, перерабатывается планктонными и бентосными организмами, поступает также на поверхность донных осадков в виде фекальных пеллет. В последние десятилетия большое значение приобретает прогрессирующее загрязнение морских акваторий техногенным органическим веществом.

Концентрация биогенных элементов в зал. Петра Великого находится под влиянием сезонных, многолетних и кратких периодичных колебаний. Максимальные концентрации фосфора в осенне-зимний период достигают 50–60, кремния – 700–1000 и нитритов – 40–50 мкг·л<sup>-1</sup>. В весенне-летний период содержание их снижается соответственно до 7–16, 200–300 и 4–10 мкг·л<sup>-1</sup> (Винокурова, 1977). Отмечено, что в прибрежье, в зависимости от величины материкового стока и обилия осадков, концентрация кремния повышается до 3000–4000 мкг·л<sup>-1</sup>.

Остановимся на краткой характеристике более мелких заливов и бухт Приморья, в которых были проведены наши исследования.

**Залив Восток** (рис. 6) расположен в юго-восточной части зал. Петра Великого между мысами Пещурова и Подосенова.



**Рис. 6.** Вид на залив Восток в районе б/с «Восток».

Протяжённость залива по береговой линии 34 км, его площадь составляет 81 кв. км (Кашенко, 1976). Залив сравнительно мелководен и открыт к морю, глубина на выходе достигает 1–31 м. Западный берег возвышенный, скалистый, окаймлённый камнями и кекурами. К вершине залива глубина постепенно уменьшается. Берег низкий, песчаный, образующий широкую полосу пляжей, прорезанных устьями рек. В северо-западной части залива впадают реки Волчанка и Литовка. Восточный берег низкий и постепенно повышается с севера на юг, образуя утёсы с осыпями. В средней части залива располагаются илы различных фракций. Твёрдые грунты, представленные галькой, щебнем, валунами, скальной плитой, располагаются на глубине до 20 м.



Суммарная солнечная радиация на поверхности зал. Восток изменяется от 1960 ккал·м<sup>-2</sup>·сут<sup>-1</sup> в феврале до 4520 ккал·м<sup>-2</sup>·сут<sup>-1</sup> – августе. С увеличением глубины до 10,0 м освещённость воды понижается до 5–8 % от поверхностной (Чербаджи, Тарасов, 1980). Гидрологические и гидрохимические характеристики зал. Восток довольно полно исследованы, в отличие от других российских вод Японского моря, благодаря круглогодичным наблюдениям, которые были проведены сотрудниками ИБМ ДВНЦ АН СССР на биологической станции "Восток" (Степанов, 1976; Пропп, Пропп, 1981; Пропп, 1982).

Зал. Восток является типичной морской акваторией с солёностью 31–34 ‰. Многолетние наблюдения показали, что иногда в него проникают глубинные воды открытого моря, верхняя граница которых располагается на глубине 10–15 м и ниже (Степанов, 1976). Зимой солёность в заливе, как и во всём Японском море, однородная от поверхности до дна и составляет 34 ‰ (Панфилова, 1961). Это явление связано с конвективным перемешиванием вод в результате своеобразия метеорологических и морфометрических условий. При образовании льда солёность поверхностного слоя воды увеличивается до 34,5–35 ‰ и выше (Степанов, 1976). Весной, когда температура на поверхности вод залива начинает медленно повышаться, солёность на глубине 0–3 м в среднем достигает 31–33 ‰. Концентрация солей на глубине 10,0 м колеблется в пределах 32,5–33,5 ‰. За счёт дождей и стока рек, а также при таянии льдов наблюдается некоторое распреснение поверхностных вод, солёность снижается до 10–20 ‰.

Кроме того, следует учитывать и динамические процессы, происходящие в северо-западной части Японского моря. После зимы в период весеннего прогрева верхних слоёв воды, когда море становится трехслойным с достаточно прогретым поверхностным слоем (от 0 до 100 м), промежуточный слой постоянного зимнего охлаждения имеет отрицательную температуру и третий слой, под промежуточным, имеет положительную температуру, а в некоторых случаях холодные воды примыкают непосредственно ко дну (Бирюлин, 1955).

Подобный подход в исследовании некоторых гидрологических характеристик был применён В.В. Степановым (1976) на примере вод зал. Восток. Наиболее отчётливо солёностная стратификация вод в заливе выражена летом, поэтому им выделено три типа вод, различающихся по значениям температуры и солёности: поверхностный – от 0 до 2–4 м, характеризуется значительными колебаниями солёности от 0 до 32 ‰ при температуре в июле-августе 20–25°C; промежуточный – от 2–4 до 10–15 м, имеет солёность 31–33 ‰ и температуру воды 15–20°C; донный – от 10–15 до 30 м, выделяется резким изменением температуры воды в августе от 3 до 15°C с солёностью 33–33,5 ‰. Осенью солёность в слое воды 0–3 м колеблется от 31 до 33,5 ‰ на глубине 3–5 м, в сентябре солёность бывает приблизительно такой же, но температура воды в ноябре снижается с 16–18 до 0–3°C. В конце ноября-декабря зимняя конвекция вод проникает до самого дна.

Годовой диапазон температуры воды зал. Восток составляет от -1,9°C в январе до +23 – +25°C – в июле-августе (Степанов, 1976). Зимой водная масса в заливе однородная, температура воды по всей глубине изменяется незначительно – от -1,0°C до -1,9°C, на поверхности переходит через 0°C в конце марта, а в нижних горизонтах – в апреле. В мае поверхностные воды прогреваются до 10–13°C, а на глубине ниже 20 м – до 4–6°C. С апреля по сентябрь в заливе устанавливается температурная стратификация вод. Весной и летом в вершине залива вода

прогревается сильнее, чем в открытой части. Летом наиболее отчётливо выражена стратификация вод. В сентябре образуется гомотермический слой воды, который сохраняется в течение всего осеннего сезона. Температура воды в заливе снижается с 16–18°C в сентябре до 0–3°C в ноябре.

Динамика биогенных элементов в водах залива также имеет сезонный характер (Пропп, Пропп, 1981). Зимой по всей толще воды их распределение относительно равномерное, а к осени концентрация кислорода и биогенных элементов изменяется с глубиной. В зимние месяцы отмечено высокое содержание в воде аминокислот, указывающих на интенсивный метаболизм гидробионтов. Аммиак почти всегда присутствует в придонном слое, кроме периодов максимального развития фитопланктона, так же как и мочевины, которая в малых концентрациях всегда отмечалась в этом слое. В летние и зимние месяцы в придонном слое зал. Восток нитриты составляют основную форму растворённого неорганического азота, а весной и летом основная часть растворённого азота находится в органической форме. Концентрация нитритов в течение года сохраняется почти постоянной с небольшим повышением в период летнего развития фитопланктона.

Ортофосфаты в больших концентрациях в придонном слое залива прослеживаются на протяжении большей части года (Пропп, Пропп, 1981). Отмечено, что наибольшее зимнее развитие фитопланктона вызывает резкое снижение ортофосфатов в воде, которое сохраняется до осени. В заливе содержание растворённого фосфора характеризуется двумя максимумами, совпадающими с зимними и летними пиками численности фитопланктона. Количество растворённого в воде органического фосфора на протяжении года сравнительно постоянно с небольшим увеличением весной и летом. Концентрация кремния в воде во время зимней вспышки фитопланктона обычно снижается (Пропп, Пропп, 1981). Однако, на наш взгляд, это касается не только фитопланктона, но также и связано с зимне-весенним массовым развитием донных диатомовых водорослей. Подобная тенденция характерна не только для зал. Восток, но и для Чёрного моря (Рябушко, 1986а, 2013). В это время в результате стратификации вод, придонные и поверхностные слои обогащены кремнием и за счёт впадающих в залив рек, значительно пополняющих его запасы. Кроме того, магматические породы, такие как гранит, базальт, габбро до 50 % состоят из кремнезема (Лисицын, Богданов, 1968), а эти породы в основном слагают побережье залива и составляют часть его основания.

Содержание растворённого органического углерода в заливе сравнительно низкое и меняется с глубиной: на 0; 1,0; 3,0; 5,0 и 10,0 м соответственно составляет 3; 4; 1,9; 1,6 и 2,1 мг·л<sup>-1</sup>. В апреле насыщение вод кислородом близко к равновесному, а перенасыщение кислородом отмечено после зимней вспышки фитопланктона за исключением придонного слоя (Пропп, Пропп, 1981; Пропп, 1982).

**Бухта Рифовая** лежит в зоне южного Приморья и находится юго-западнее зал. Восток, почти примыкая к нему. По своим гидрологическим и гидрохимическим параметрам бухта находится ближе к зал. Восток и бухтам зал. Находка.

**Залив Посьета** (рис. 1, 7, 8) расположен в юго-западной части зал. Петра Великого с многочисленными мелководными бухтами Рейд Паллады, Витязь, Троицы (рис. 7, 8).



**Рис. 7, 8.** Виды бухты Троицы зал. Посьета.

Количество падающей солнечной энергии здесь характеризуется значительной и межгодовой изменчивостью, связанной с муссонным климатом Приморья. Максимальное количество солнечной энергии приходится на весну, в середине лета оно уменьшается до  $593 \text{ дж} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ , незначительно увеличивается осенью и к зиме достигает минимума. Зимой солёность вод в зал. Посьета близка к океанической, достигая 32–33 ‰, летом может понижаться до 12–18 ‰. Изменение концентрации биогенных элементов в заливе имеет сезонный характер (Вышкварцев, 1984) так же как и в зал. Восток. Концентрации нитритов, нитратов и неорганического фосфора характеризуются максимумом зимой и минимумом летом. При этом пространственное распределение неорганических соединений азота и фосфора различается неравномерностью в зависимости от места отбора проб. В полузакрытых бухтах, к которым относится бух. Витязь, максимальное содержание кремния отмечено осенью, а в открытых частях залива – зимой.

В целом, гидрологические и гидрохимические параметры вод заливов Восток и Посьета имеют близкое сходство. Но вместе с тем, воздействие тёплого Восточно-Корейского течения ветви Цусимского течения оказывает существенное влияние на тепловой режим мелководных бухт зал. Посьета.

**Бухта Витязь** – одна из крупных и открытых в зал. Посьета – вдаётся в восточный берег зал. Китовый между мысами Таранцева и Шульца. Северный и юго-восточный берега её высокие, каменистые и окаймлены песчано-галечными пляжами. Берег вершины бухты низкий и песчаный, образован перешейком, соединяющим п-ов Гамова с материком, к нему прилегает долина реки, впадающая в бухту (Лоция ..., 1984). Глубины в бухте постепенно уменьшаются по направлению к берегам; у открытых скалистых берегов на глубинах (от 1,0–1,5 м до 10–12 м) грунт представлен скалистой плитой с отдельными крупными валунами. На выходе из бух. Витязь на глубинах 30–40 м простираются песчанисто-илистые грунты. Камни Клыкова лежат в северо-восточной части бухты к востоку от м. Таранцева на оконечности каменистой гряды (см. рис. 41). Глубина достигает при выходе из бухты 27 м. Гидрологический и гидрохимический



режим бух. Витязь обусловлен влиянием тёплого Восточно-Корейского течения, которое имеет направление с юго-запада на северо-восток (Вышкварцев, 1984). Циркуляция вод зал. Посыета определяется, главным образом, приливно-отливными и сгонно-нагонными течениями и конвекцией. Бухта открыта ветрам и волнению моря западного и юго-западного направления, а северного и юго-восточного направления проникают в бухту в виде сильных шквалов, срывающихся с гор. Зимой, благодаря муссонному климату с преобладанием сгонных ветров с материка, ноль глубин располагается на 23–25 см ниже, чем летом (Скарлато и др., 1967). Самая низкая температура воды ( $-1,2^{\circ}\text{C}$ ) наблюдается в феврале. К концу марта она переходит через  $0^{\circ}\text{C}$ , а в августе достигает максимума –  $22\text{--}23^{\circ}\text{C}$  (Вышкварцев, 1984). Температура воды на поверхности несколько выше, чем у дна. К осени происходит постепенное выравнивание температуры придонной и поверхностной вод, заканчивающееся в декабре гомотермией. С декабря по март залив покрыт льдом.

**Амурский залив** (рис. 9–13) расположен на северо-западе зал. Петра Великого и входит в его состав, подразделяясь на три части: северную мелководную, среднюю и южную открытую.



Рис. 9, 10. Амурский залив в районе п-ова Де-Фриз.

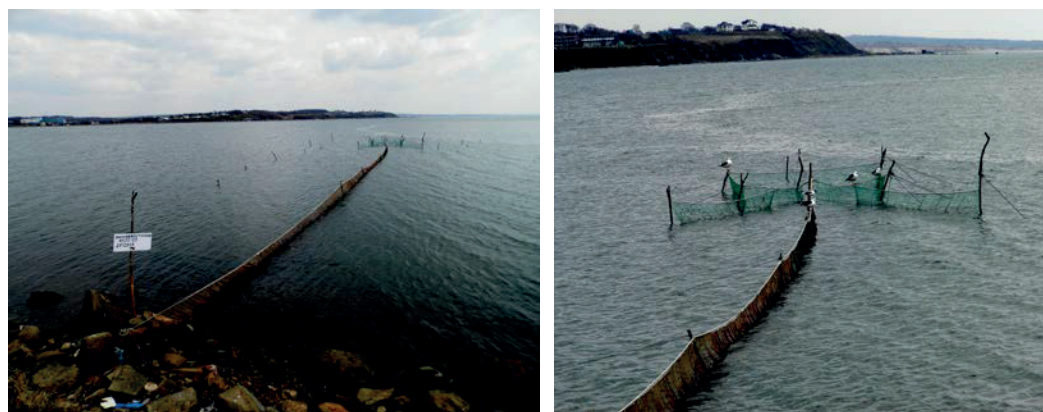


Рис. 11, 12. Тавричанский лиман.



**Рис. 13.** Остров Речной Тавричанского лимана.

С запада залив ограничен континентальным побережьем, с востока – п-овом Муравьева-Амурского с продолжающимися его островами Русский, Попова, Рейнике, Рикорда и др. Южная граница залива проходит по линии, соединяющей м. Брюса и о-ва Циволько и Желтухина. Площадь залива составляет  $1,8 \cdot 10^6$  м<sup>2</sup> с объёмом вод  $2 \cdot 10^7$  м<sup>3</sup> (Подорванова и др., 1989). Глубина в северной части залива не превышает 10,0 м, а по мере продвижения к югу в средней части достигает 15–20 м, южной – 30–50 м.

Донные осадки Амурского залива характеризуются преобладанием пелитовой фракции (81–89 %), хотя в прибрежье встречаются редкие включения гравия, а донные отложения срединной части представлены алевритовыми илами с включением песков. В пелитах преобладают фракции размером менее 0,01 мм, которые в среднем составляют 79,5 %. Самое высокое содержание этой фракции отмечено в кутовой части Амурского залива вблизи Раздольненского лимана, при этом материал наиболее однороден из-за выноса р. Раздольной около половины объёма всего речного стока в зал. Петра Великого. Содержание псаммитовой фракции достигает 1 %. Южнее, на широте п-ова Песчаный – м. Грозный, количество песчаных частиц в илах возрастает почти до 5 %. Для алевритовых пелитов характерно высокое содержание пелитовых частиц (в среднем до 55 %) и присутствие в прибрежной части крупно псаммитовой фракции и гравия (до 3,5 %). Алевриты пелитовые – подгруппа осадков, которая отнесена к илам. В заливе содержание алевритовых фракций может достигать 80 %, пелитовой – до 35 %. Обычно эти осадки серые и тёмно-серые с зеленоватым оттенком, иногда желтовато-серые, жидкие и мягкие (Отчет ..., 2002).

Среди других крупных водотоков, впадающих в Амурский залив, следует отметить реки Амба, Шмидтовка, Богатая и Пионерская. Годовой суммарный сток рек Раздольная и Амба составляет около 2,5 км<sup>3</sup>, а максимальный наблюдается с апреля по сентябрь. Реки бассейна Амурского залива, как и всего зал. Петра Великого, характеризуются неравномерностью стока в течение года. В многоводный период в залив поступает 70–95 % всего годового стока, а в маловодный – 50–85 % (Подорванова и др., 1989). Наибольшее поступление вод в реки наблюдается, как правило, летом в периоды прохождения тайфунов, что вызывает паводки. Интенсивный сток в периоды паводков определяет существенные колебания химических и физических свойств воды (солёности,

плотности, мутности, температуры). Основными факторами, влияющими на распространение загрязняющих веществ в заливе, являются ветровые и приливные течения, а также процессы турбулентной диффузии. При северном ветре большая часть примесей, поступающей из р. Раздольной, относится к центру залива и даже достигают противоположного берега. При южном ветре примеси прижимаются к устью реки с заметным осаждением на её берегах (Зайцев, Ярош, 1986).

Годовой ход температуры поверхностного слоя вод в Амурском заливе описывается одновершинной кривой с максимумом в июле-августе, что характерно для прибрежных вод Японского моря. Средняя летняя температура воды на 3–6°C превышает соответствующие значения открытой части залива. Летом в связи со значительной вертикальной устойчивостью водных масс и интенсивным прогревом верхних слоёв воды, наблюдается резкое расхождение значений температуры между поверхностными и придонными слоями достигает 3,7–4,2°C в кутовой части залива, 7,6–8°C – его средней части и 1,5–3,6°C – в открытой части. Наиболее высокие значения температуры воды летом у поверхности составляют 21–24°C, а в полузакрытых бухтах достигают 28°C с максимумом в августе. Температуру воды ниже 0°C отмечали с конца декабря по февраль, а минимальную среднемесячную (от -1,6 до -1,9°C) на всей акватории залива наблюдали в январе-феврале (Стоник, 1999). Процесс охлаждения воды на 2–3°C начинается с конца августа – в начале сентября, а в октябре снижается до 12–13°C. Дальнейшее охлаждение поверхностного слоя воды в результате вертикального перемешивания приводит к снижению термического расслоения вод.

В течение всего года воды Амурского залива хорошо аэрированы. Среднегодовые концентрации кислорода в водной толще превышают степень его насыщения, а у дна превышают 90 % (Ежегодник..., 1990). Нарушение кислородного режима наблюдается периодически в мелководных, хорошо прогреваемых участках, когда насыщение придонных вод кислородом падает ниже 30 %. Содержание растворённого кислорода в придонном горизонте изменяется от 3,4 до 4,6 мл·л<sup>-1</sup> (Отчет ..., 2002).

В зависимости от влияния речного стока и погодных условий солёность в Амурском заливе испытывает значительные зональные, вертикальные и сезонные колебания (Подорванова и др., 1989). В целом, характерно повышение солёности с севера на юг. В северной его части у поверхности воды она значительно ниже, чем к югу, а летом ниже, чем в придонном слое. Аналогичное распределение солёности сохраняется и в придонных горизонтах, но здесь эта разница проявляется в меньшей степени. В мае солёность уменьшается и её минимальные значения отмечены в период выпадения наибольшего количества осадков.

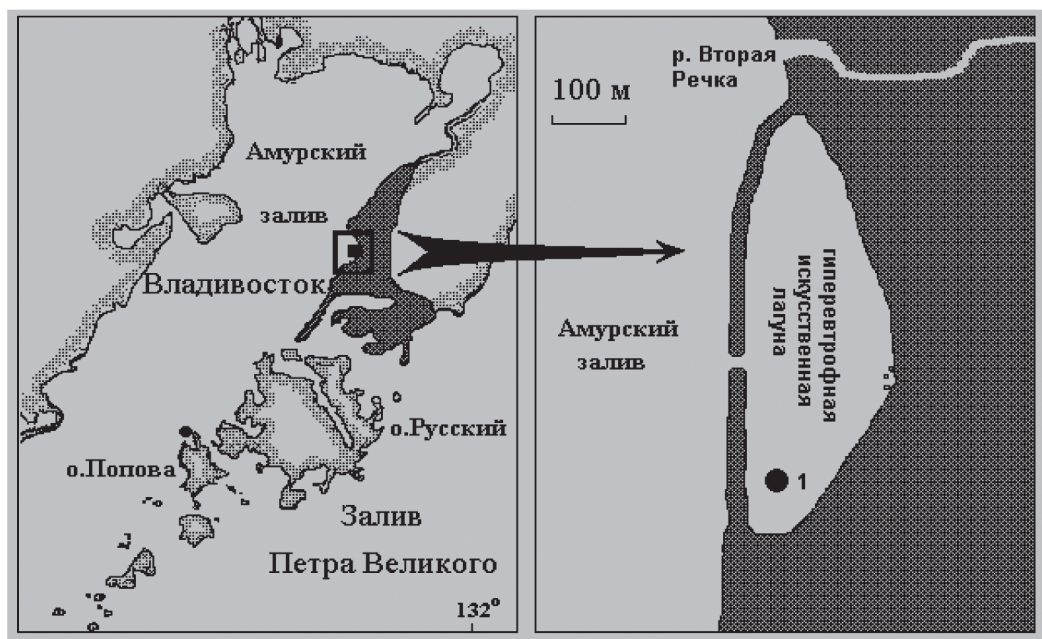
На большей части акватории залива разность значений солёности между поверхностными и придонными водами превышает 3 ‰. Максимальные значения отмечены в северной мелководной части залива, минимальные – в открытой, глубоководной части. Во время обильных осадков колебания солёности в течение дня в зависимости от приливо-отливных течений составляют 3–22 ‰ (Звягинцев, Кондратьева, 2002). По данным И.В. Стоник (1999), летом и осенью 1991 г. солёность вод в Амурском заливе изменялась от 7 до 34,7‰ у поверхности воды и от 28 до 35,5‰ у дна. Минимальная солёность в поверхностных и придонных горизонтах зарегистрирована в кутовой части залива в начале августа, максимальная отмечена в придонном слое открытых участков в конце сентября и



начале октября. Абсолютные значения солёности варьировали на поверхности воды (от 7 до 33 ‰), у дна (от 23 до 34 ‰), в кутовой части залива (от 11 до 34 ‰), в средней его части (от 30 до 34,5 ‰) и в открытой части (от 31 до 35,5 ‰).

Наибольшие различия в солёности между поверхностным и придонным горизонтами отмечены в конце июля – начале августа, составляли в кутовой части залива 21 ‰, центральной части – 19 ‰ и в южной открытой части – 1 ‰ (Стоник, 1999). В августе 2001 г. в период исследования перифитона экспериментальных пластин солёность на поверхности воды варьировала от 1,8 ‰ в кутовой части Амурского залива до 29,7 ‰ в южной его части (Отчет ..., 2002).

**Искусственная лагуна** в черте г. Владивостока представляет собой полузакрытый мелководный гиперэвтрофированный водоём, сообщаящийся с Амурским заливом Японского моря через неглубокий канал (0,5 м) (рис. 14–16). Лагуна площадью около 70 тыс. кв. м отгорожена от Амурского залива бухтой Кирпичного завода (рис. 15) дамбой из каменной наброски в виде большой береговой «ванны». Донные осадки лагуны представлены илистыми песками, а в его кутовых мелководных участках – илами. В лагуну с её восточного берега впадает небольшой ручей, а в радиусе нескольких метров от него вода сильно опреснена до 2–4 ‰.



**Рис. 14.** Станция (1) отбора проб в искусственной лагуне Амурского залива в черте г. Владивостока.

Температура воды (при максимальной 31°C) превышает её значения в открытой части залива в среднем на 5–6°C. В период наших исследований температура воды варьировала от -1,8°C в январе-феврале до +25°C – в августе (рис. 17). В период обильных осадков колебания солёности воды в лагуне в течение дня в зависимости от приливо-отливных течений могут достигать 3–22 ‰.



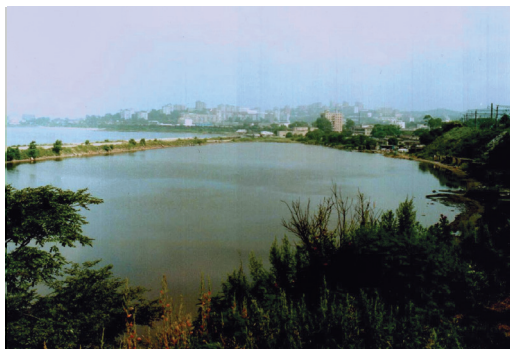


Рис. 15. Бухта Кирпичного завода в черте города Владивостока.



Рис. 16. Искусственная лагуна в период «красного прилива», вызванного динофитовой *Oxyrrhis marina* Dujardin 8 июля 2002 г.

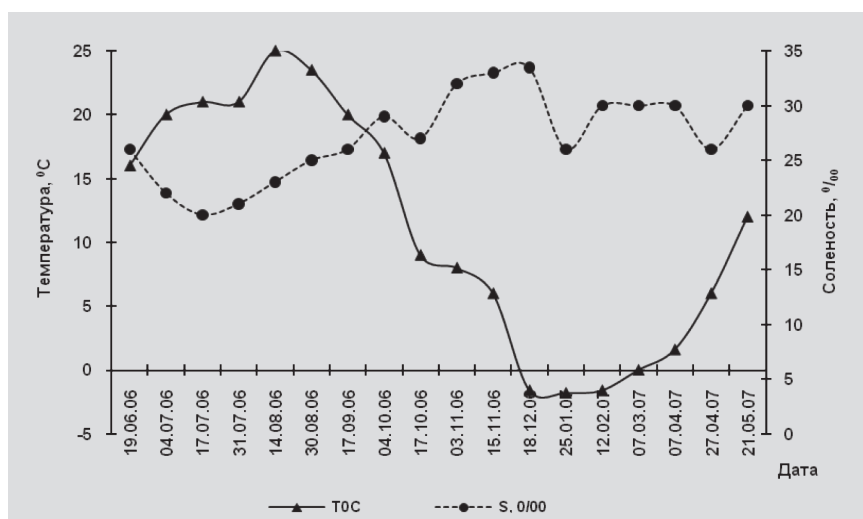


Рис. 17. Сезонная динамика температуры и солёности у поверхности воды в искусственной лагуне в черте г. Владивостока, 2006–2007 гг.

Экологическая ситуация водоёма крайне осложнена воздействием канализационных сточных вод, сбрасываемых в р. Вторая Речка, устье которой находится всего в 500 м от канала (Звягинцев, Кондратьева, 2002). Поэтому загрязнённые сточные воды беспрепятственно проникают в лагуну. Изолированность этого водоёма от морских вод Амурского залива обеспечивает стабилизацию водной толщи, которая рассматривается как важнейший физический фактор, благоприятствующий массовому развитию микроводорослей. Объясняя возможные причины «гиперцветения» воды, следует, прежде всего, отметить специфические условия, которые создаются в летнее время в исследуемом водоёме, а некоторая изолированность бух. Золотой Рог обеспечивает стабилизацию водной толщи, благоприятствующую возникновению «красных приливов» подобно искусственной лагуне в районе г. Владивостока (рис. 16).

Кроме того, донные отложения в лагуне, представленные илами, можно рассматривать как «депо» биогенных веществ с высокой их концентрацией в воде, усиливающих вторичное загрязнение водных масс, что благоприятствует массовому развитию микроводорослей (Коновалова, 1999; Бегун и др., 2004). Именно стабильность водной толщи, наряду с обилием биогенных минеральных и растворенных органических веществ, поступающих с канализационными стоками в течение года, способствует повышению трофности вод подобных лагун до гиперэвтрофного уровня (Polge et al., 2010).

Концентрация аммонийного азота и биохимическое потребление кислорода (БПК) постоянно превышают санитарные нормы (Огородникова и др., 1997). Содержание аммонийного азота ( $730 \text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$ ), нитритов ( $48 \text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$ ) и кремния ( $1260 \text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$ ) превышают ПДК на фоне относительно низкой солёности, что указывает на высокое содержание растворенных органических веществ (РОВ) в воде. Здесь в воде и донных осадках отмечено повышенное содержание нефтепродуктов и других токсичных соединений (хлорорганические пестициды, детергенты) (Отчет..., 1994). В районе Амурского залива существует зона с постоянно высоким уровнем химического загрязнения сточных вод от р. Вторая Речка. Последние исследования процессов эвтрофикации залива также показали наличие аномально высоких концентраций неорганических форм азота, фосфора, кремния в воде, а также придонную гипоксию в приустьевом районе р. Вторая Речка (Звалинский и др., 2012).

**Бухта Золотой Рог** (рис. 18–20) вдаётся в северный берег от пролива Босфор Восточный (рис. 21, 22) между м. Тигровый и находящимся в 1,2 мили от него м. Голдобина. Здесь находится крупнейший порт России – г. Владивосток.



**Рис. 18.** Станции (№№ 1, 2) отбора проб в бухте Золотой Рог Японского моря.



Рис. 19, 20. Вид на бухту Золотой Рог залива Петра Великого.



Рис. 21, 22. Пролив Босфор Восточный.

С северо-запада бух. Золотой Рог ограничена п-вом Шкота. Северный, южный и восточный берега бухты возвышены, на некоторых участках обрывисты и окаймлены узкой низкой прибрежной полосой, искусственно выровненной и местами расширенной для портовых сооружений. Берега бухты почти на всем своём протяжении укреплены стенками, оборудованы причалами и пирсами. На её берегах расположены многочисленные промышленные предприятия, которые вместе с многочисленным флотом вносят существенный вклад в загрязнение вод. Берег вершины бухты низкий, к нему выходит долина, по которой протекает река Объяснения (рис. 19). Бухта хорошо защищена от ветра. Летом здесь преобладают южные и юго-восточные ветры, отмечены частые дожди и туманы. Осенью и зимой дуют преимущественно северные и северо-западные ветры, сопровождающиеся сухой и ясной погодой, значительным понижением температуры и повышением атмосферного давления. В это время ветры бывают продолжительными и достигают скорости  $6-8 \text{ м}\cdot\text{с}^{-1}$  и более. Приливы, наблюдаемые в бух. Золотой Рог, неправильные полусуточные, в среднем глубина составляет 8 м, максимальная – около 25 м (Лоция..., 1984).

Донные осадки в основном представлены алевритовыми илами, в которых отмечены экстремально высокие концентрации загрязняющих веществ. Бухта Золотой Рог загрязнена городскими бытовыми и промышленными стоками. Максимальное количество биогенных элементов наблюдается в её кутовой части, благодаря влиянию стока р. Объяснения. Здесь же отмечается сероводородное загрязнение донных осадков.

Наблюдения последних лет свидетельствуют о том, что данная акватория является наиболее загрязнённой в прибрежной зоне моря (Обзор ..., 1990; Отчет ..., 2002). В бухте обнаружены «мёртвые зоны», в которых живые организмы не встречаются (Белан и др., 2003). Среднегодовая солёность воды составляет 32 ‰, а минимальная достигает в июне-августе 23,4 ‰. Содержание кислорода в водной толще на различных станциях варьирует от 67 до 98 ‰, а для бухты в целом находится в пределах 80–95 ‰. Минимальное насыщение придонных вод кислородом, зарегистрированное в кутовой части бухты, составляет 10–20 ‰ (Ежегодник ..., 1990). При отсутствии осадков солёность воды в водоёме почти не отличается от этого показателя для Амурского залива (Звягинцев, Кондратьева, 2002).

Воды бух. Золотой Рог характеризуются более низкой прозрачностью и высокой концентрацией всех форм органического вещества (в 2–2,5 раза) по сравнению с бух. Рында, в которой определены максимальные концентрации растворённого в воде кислорода, величин рН и самое низкое значение БПК<sub>5</sub>. (Корякова и др., 2002). Наиболее загрязнённой из 2-х исследованных станций можно отнести зону 44-го причала, расположенную ближе к кутовой части бух. Золотой Рог. Здесь отмечены наименьшее значение растворённого кислорода в воде и самая высокая численность сапрофитов – 63,7 тыс. кл.·мл<sup>-1</sup>, а также нефтеокисляющих бактерий – 14,1 тыс. кл.·мл<sup>-1</sup>, что в 2 раза превышает их содержание у 42-го причала и в 8–14 раз – в фоновой бух. Рында.

На распределение температуры воды оказывает существенное влияние сброс подогретых вод с промышленных предприятий, что приводит к её повышению на 2–7°C. По данным администрации ВТЭЦ-2, температура сбрасываемой воды из системы охлаждения электростанции находится в пределах 18,4–30,8°C. За счёт «термального загрязнения» (с момента пуска ВТЭЦ-2 бух. Золотой Рог зимой перестаёт замерзать) температура воды в бухте зимой не опускается ниже 0°C (Звягинцев, Будникова, 2003). В период исследования перифитона экспериментальных пластин в бух. Золотой Рог (2001–2002 гг.) наблюдалось стандартное повышение температуры воды в среднем на 5–6°C, что характерно для термальных сбросных вод электростанций Европы (Звягинцев, Мощенко, 2010). Максимальная среднемесячная температура воды составляла 23,7°C.

Содержание хлоридов в сбросных водах ВТЭЦ-2 в апреле-июне было значительно ниже, чем в водозаборном ковше. С августа значения этого показателя в двух точках выравниваются при общей тенденции к возрастанию до 21 мг·дм<sup>-3</sup>, стабилизируясь зимой. При этом прослеживается снижение содержания хлоридов после прохождения системы охлаждения. Значения рН в водозаборном ковше в весенние и летние месяцы колеблются в пределах нормы (7,8–8,2), а их величины в р. Объяснения несколько превышали этот показатель для водозаборного ковша. Значения БПК на двух станциях с апреля по сентябрь практически совпадали. Концентрация нефтеуглеводородов (НУ) в сбросных водах ТЭЦ была в несколько раз выше, чем в Уссурийском заливе, и на несколько порядков превышала ПДК (Огородникова, 2001).

Для бух. Золотой Рог зарегистрирован рекорд превышения суммарного ПДК загрязнителей различного происхождения, превосходящий (41 %) соответствующий показатель даже для наиболее загрязнённых заливов Амурский (5,9 %) и Находка (4,4 %) (Огородникова, 2001).



Уровень трофности вод в бух. Золотой Рог соответствует экстремально-эвтрофному типу вод, в то время как воды прилегающей части залива оценивались как эвтрофные (Бегун и др., 2004). При исследовании диатомовых водорослей перифитона экспериментальных пластин в качестве фоновой была выбрана бух. Рында, которая считается одной из относительно чистых акваторий зал. Петра Великого по основным гидрохимическим показателям.

**Бухта Рында** (рис. 1, 23, 24) вдаётся в западный берег о. Русский между мысами Кошелева и Михайловского более чем на 1,5 км. Ширина бухты, составляющая у входа 720 м, в середине увеличивается до 1080 м (Лоция ..., 1984).



**Рис. 23, 24.** Бухта Рында (о. Русский).

Глубина, равная у входа 13 м, к вершинной части бухты постепенно уменьшается. Берега бухты возвышенные, каменистые, за исключением южного – низменного, песчаного, окаймлённого пляжем. Грунт в бухте преимущественно илесто-песчаный. Бухта характеризуется отсутствием стока пресных вод больших рек и практически отсутствием антропогенного загрязнения. Ручей, впадающий с восточного берега, активен только в периоды таяния снега и ливневых дождей, заметного влияния на гидрохимические показатели бухты не оказывает. Восходящее течение с юга вдоль побережья Амурского залива порождает в бух. Рында антициклоническое движение вод (Бирюлин и др., 1970).

Направленность и скорость перемешивания приповерхностных вод в бухте находится в полной зависимости от ветров. В тихую погоду также бывает заметно движение воды за счёт приливного течения. Воды бух. Рында характеризуются выраженными сезонными изменениями температуры, солёности и содержания растворенного кислорода. В зимние месяцы, когда бухта со второй половины декабря покрывается льдом, толщина которого к январю достигает 60–80 см, температура воды ниже 0°C. Период таяния и освобождения бухты от льда может длиться в течение 3–5 сут, а иногда и более продолжительный срок и в это время вся его толща пропитывается талой пресной водой, опресняющей и морскую воду, так что солёность может снижаться до 28,5 ‰. В весенне-летний период температура воды возрастает, достигая максимума 22–23°C (в вершинной части бухты до 24–28°C) в середине августа. После сентября в течение двух месяцев происходит снижение температуры до 0°C (Корякова, 1987). В период наших исследований максимальная температура воды отмечена в августе (24°C), минимальная – в первой половине июня и начале октября (12°C).

Солёность воды в бухте в зимние месяцы составляет 33–35,6 ‰, а с апреля по октябрь наблюдается её снижение до 31–33 ‰. В период таяния льда (конец марта–апрель) и летних ливневых дождей солёность воды на горизонте 1,0–1,5 м может снижаться до 27–28 ‰. В ноябре и декабре её значения на всей акватории бухты близки и составляют в среднем 33 ‰ (Корякова, 1987).

Исследование годичной динамики содержания кислорода в воде показало, что его максимальная концентрация ( $14,3 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$ ) наблюдалась в январе. В последующие месяцы до конца весны показатели по кислороду в различных районах бухты заметно снижаются, но наиболее низкие значения отмечены в эстуарной зоне ручья. Начиная с июня по октябрь содержание растворенного кислорода в воде находится в пределах  $7,15\text{--}9,30 \text{ мг}\cdot\text{л}^{-1}$ , при этом его насыщение достигает уровня 90–110 %. В ноябре–декабре концентрация кислорода в воде снова повышается, приближаясь к максимуму.

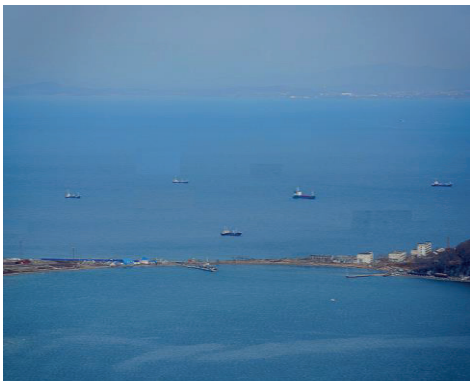
**Бухта Сухопутная** (рис. 25, 26) вдаётся в берег непосредственно к северо-востоку от бух. Соболев (рис. 27, 28) между высокими скалистыми и обрывистыми мысами (Люция ..., 1984).



**Рис. 25.** Бухта Сухопутная. Водозаборный ковш ТЭЦ-2, июнь 2001 г.



**Рис. 26.** Вход (канал) в водозаборный ковш.



**Рис. 27, 28.** Вид на бухту Соболев летом (27) и зимой (28).

Южный мыс бух. Сухопутной образован наклонными пластами горных пород, а северный – горизонтальными. Берега южной и северной частей бухты обрывистые, скалистые и окаймлены камнями. К берегу вершины бухты выходит небольшая долина, заканчивающаяся у залива песчано-галечным пляжем. Глубины

в бухте составляют 2,5–3,5 м и постепенно уменьшаются по направлению к её вершине. Грунт в бухте песчаный или каменистый. Бухта Сухопутная открыта юго-восточным ветрам.

Водозаборный ковш ВТЭЦ-2 расположен у берега вершины бухты и защищён от волнения к юго-востоку насыпной дамбой. Вход в ковш имеет ширину 30 м и обращён к северо-востоку. В бухтах Золотой Рог и Сухопутной содержание синтетических поверхностно-активных веществ (СПАВ) превышало ПДК в среднем в 5 раз, а взвешенных веществ находилось в пределах нормы, и лишь в февралье их значения значительно возросли.

Концентрация железа оставалась в допустимых пределах, при этом прослеживается тенденция к увеличению его уровня после прохождения воды через стальные трубы в системе охлаждения станции (Огородникова, 2001).

В распределении сульфатов, напротив, отмечено снижение их концентрации после прохождения системы охлаждения. Концентрация фенолов в несколько раз превышает ПДК в обеих бухтах. Таким образом, значительной разницы в некоторых гидрохимических показателях воды до и после прохождения системы охлаждения ВТЭЦ-2 не отмечено. Исключение составляют нефтяное загрязнение, концентрация железа и температура воды.

К особо охраняемым территориям России относятся акватории Дальневосточного государственного морского природного биосферного заповедника (ДВМГПБЗ), близ которого были проведены исследования микрофитобентоса (рис. 29).



**Рис. 29.** Станции отбора проб в бухтах, примыкающих к акваториям Дальневосточного морского государственного природного биосферного заповедника (ДВМГПБЗ).



**Бухта Бойсмана** (рис. 29–31) расположена в западной части зал. Петра Великого и вдается в берег между м. Красный Утес ( $42^{\circ}45' \text{N}$ ,  $131^{\circ}16' \text{E}$ ) и м. Клерка и в 4,7 милях от м. Красный Утёс (Люция ..., 1984).



**Рис. 30, 31.** Бухта Бойсмана

Побережье бухты представляет собой один большой пляж, местами сложен галечником или песками. Южная часть бухты, где расположены многочисленные базы отдыха пос. Рязановка, более холмистая. Западный берег возвышенный, а северо-восточный – образован крутым юго-западным берегом п-ова Клерка. Берега бухты отмелье и местами окаймлены рифами. Грунты – песчаные, местами каменистые. Глубины в бухте постепенно уменьшаются к берегам.

**Бухта Баклан** (Маньчжур) (рис. 29, 32, 33) расположена в западной части зал. Петра Великого и вдается в берег между полого спускающимся к воде мысом, представляющим собой восточную оконечность п-ова Клерка и м. Чирок, находящимся в 4,3 мили к северо-востоку от этой оконечности (Люция ..., 1984).



**Рис. 32, 33.** Бухта Баклан

Перед входом в бухту лежат острова Сибирякова и Антипенко. Юго-западный берег бухты образован северо-восточным берегом п-ова Клерка. Южная его часть холмистая, а северная – низкая и представляет собой перешеек, соединяющий п-ов Клерка с материком. Далее простирается низкий песчаный берег вершины бухты, прорезанный устьем р. Пойма. Этот берег окаймлен песчаной отмелью с глубинами менее 5 м, которые в бух. Баклан по направлению к берегам постепенно уменьшаются. Грунты в бухте в основном песчаные, изредка



каменистые. Береговая линия, изгибаясь, образует множество средних и мелких бухт, излучина бухты – это один непрерывный пляж с многочисленными лагунами, косами, протоками и озерами. Почти на всем протяжении бух. Баклан вплотную к берегу подходят старицы с пресной водой и тянутся вдоль него так, что образуется уникальный песчаный пляж шириной от 30 до 100 м, с одной стороны которого – морская вода, с другой – пресная речная. Здесь же на старицах находятся гнездовья уток и цапель. Приливы незначительны, в среднем 16–17 см, максимум – 50 см. Летом вода у побережья и на отмелях может прогреваться до 26°C и выше, среднее значение температуры в августе 21–22°C. Зимой с января по середину марта бухта покрыта льдом.

Бухты Бойсмана и Баклан открыты для преобладающего летом юго-восточного волнения, влияющего на стратификацию вод и обуславливает наличие двух слоёв, граница которых проходит на глубине 20 м и, очевидно, определяется глубинным пределом волнового перемешивания. В эти бухты впадают реки Рязановка и Пойма, которые оказывают незначительное влияние на химический состав морских вод. Только в период интенсивных ливней, особенно при прохождении циклонов, происходит сильное кратковременное перемешивание вод (Подорванова и др., 1989).

Характер распределения температуры воды в открытых частях бухт Бойсмана и Баклан тесно связан с температурными условиями вод зал. Петра Великого (средняя температура в августе достигает +21°C). Поэтому в августе и сентябре в глубоководных частях залива наблюдается довольно низкая, но положительная температура воды (изотерма 3–4°C). В вершинных частях этих бухт слой воды с температурой +20°C распространяется от глубин 10–18 м на расстояние свыше 2,5 км от берега. Связано это с большой изолированностью этих бухт от общей циркуляции вод в зал. Петра Великого.

Солёность вод в западной части зал. Петра Великого в летне-осенний сезон изменяется в пределах 32,0–33,8 ‰, однако для мелководных бухт Бойсмана и Баклан, подверженных влиянию речного стока, солёность составляет до 30‰. Солёность воды от уреза вод до изобат 5,0 м в бух. Бойсмана и до 10,0 м в бух. Баклан, то есть ниже, чем в акваториях западной части зал. Петра Великого. Поверхностный слой воды в этих бухтах однороден, тогда как у придонного слоя солёность воды возрастает с увеличением глубины.

В бух. Бойсмана на глубине 4,5–6,7 м в летнее время придонные слои воды характеризуются наименьшим содержанием кислорода (69–70 % насыщения) для всей западной части зал. Петра Великого. На всей остальной акватории бухты концентрация кислорода выше и сравнима с прилегающими водами (90–100 % насыщения). В летне-осенний период воды бух. Баклан имели почти одинаковое содержание растворенного кислорода, лишь в придонном слое её значения выше средней величины в зоне лучшего водообмена при высокой фотосинтетической активности водорослей (Подорванова и др., 1989).

Значения концентрации фосфатов (7,0 мкг·л<sup>-1</sup> – для поверхностного слоя и 12,0 мкг·л<sup>-1</sup> – для придонного) в бухтах Бойсмана и Баклан одинаковые или ниже таковой для вод западной части зал. Петра Великого. Концентрация кремния в поверхностном слое воды бух. Бойсмана довольно равномерная и варьировала в пределах 240–580 мкг·л<sup>-1</sup>. В придонном слое концентрация кремния (среднее значение 570 мкг·л<sup>-1</sup>) выше, чем за пределами бухты по направлению к её вершине.

**Уссурийский залив** – самая крупная акватория зал. Петра Великого, занимающая его северо-восточную часть (рис. 1). С северо-запада залив ограничен п-вом Муравьева-Амурского и его островным продолжением (острова Русский, Попова, Рейнеке, Рикорда и др.), с востока – материковым берегом и о. Аскольд (Лочия ..., 1984). Берега залива обрывистые, преимущественно абразионно-денудационные, сложенные прочными скальными породами: конгломератами, гранитами, эффузивными образованиями и пр. Лишь на северном побережье Уссурийского залива по долинам рек Артёмовки, Шкотовки, Суходола, Петровки расположены низкие аккумулятивные равнины. Береговая зона залива на большей части имеет крутые подводные склоны. Наиболее распространенным типом осадков в заливе являются алевроито-пелитовые илы, которые залегают в средней и центральной частях бухт Суходол и Муравьиная. Узкой полосой вдоль залива тянутся мелкоалевритовые илы и пески.

Мелководье занимает значительные площади и окантовывает залив узким поясом. Вершина залива и вторичные бухты восточного побережья открыты господствующим в летнее время юго-восточным и южным ветрам. В зимний период преобладают ветры северных и северо-западных румбов. Течения здесь незначительные. В тихую погоду вдоль северо-западного берега залива они имеют южное направление. Зимой до начала марта вершина Уссурийского залива покрывается льдом.

В Уссурийский залив впадает большое количество водотоков (небольшие речки и ручьи), часто возникающие в период ливневых дождей. Наиболее крупные из них реки Артёмовка и Шкотовка впадают в бух. Муравьиную (рис. 34), а также реки Петровка и Каменка – в бух. Суходол. Суммарный объём твёрдого стока рек в Уссурийский залив составляет 265 тыс. т в год и приходится на тёплую часть года. В период муссонных дождей в отдельные годы за месяц выносятся до 70 % годового стока (Подорванова и др., 1989).



**Рис. 34.** Бухта Муравьиная Уссурийского залива.

Воды залива хорошо аэрированы, среднегодовая величина относительного содержания кислорода составляет 93 % насыщения у дна. Однако в отдельные периоды наблюдается снижение уровня растворённого кислорода в придонных слоях воды до 50 %. Среднемесячные концентрации кислорода у дна варьируют от 3,67 до 12,05 мг·л<sup>-1</sup>, а минимальное насыщение в придонном слое (53,6 %) отмечено в центральной части залива (Ежегодник ..., 1990). Содержание растворенного кислорода в придонном слое воды изменяется от 2,6 до 5,5 мг·л<sup>-1</sup> (Отчет ..., 2002).

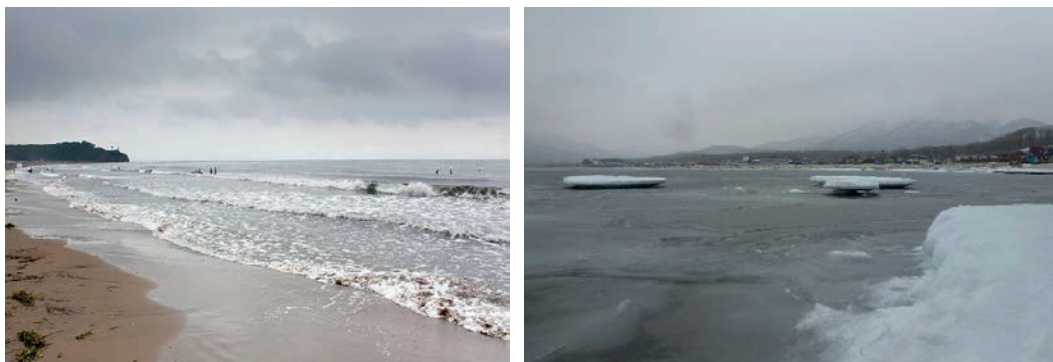
Температура воды в северной части Уссурийского залива в августе достигает в поверхностном слое воды 21,4°C (максимум – 22,9°C), придонном слое – до 15,5°C, повышаясь до 20,9°C в прибрежной зоне и снижается до 4,4°C на глубинах 25–40 м. В бух. Суходол средняя температура придонного слоя воды достигает 14,3°C, а у дна в августе варьирует в пределах 14,1–20,6°C, что соответствует средним многолетним значениям (Подорванова и др., 1989).

Летом и осенью в северной части залива солёность воды находится в пределах от 25,50 до 33,46 ‰ при средних значениях 32,30 ‰ на поверхности воды и от 31,45 до 34,50 ‰ (при средней 33,10 ‰) у дна. У северо-западного побережья между мысами Зелёным и Вилково солёность воды при средних значениях (31 ‰) существенно изменяется к северу от м. Вилково: в поверхностном слое воды до 25,50 ‰, придонном слое до 31,45 ‰. Разность между максимальной и минимальной солёностью на поверхности воды составляет 7,84 ‰, а у дна – 3,05‰. В устье р. Артёмовки солёность поверхностного слоя воды составляет 9,23 ‰. На большей части акватории в поверхностном слое воды солёность ниже, чем у дна. Разность солёности между дном и поверхностью воды составляет в центральной части залива 0,45–0,70 ‰, бух. Суходол – 0,7–1 ‰, у южного побережья – 0,2–0,3 ‰, в центральной части бух. Муравьиной – 1,5 ‰, у восточного побережья возрастает от 2,2 до 7,5 ‰, у северо-западного побережья залива солёность воды близка на всех горизонтах глубин.

В целом, для Уссурийского залива характерна более низкая солёность, чем для открытой части зал. Петра Великого (Подорванова и др., 1989). Уссурийский залив занимает последнее место в ряду индексов превышения ПДК (0,3 %) и характеризуется как одна из условно чистых акваторий зал. Петра Великого (Огородникова, 2001).

**Бухта Лазурная** (рис. 35, 36) входит в состав Уссурийского залива и вдаётся в берег между мысами Зелёный, Трёх Камней и Крутой (Лоция ..., 1984). Входные мысы бухты обрывистые, скалистые, окаймлены рифами. На 1,5 кбт к северо-западу от северо-восточного входного мыса вдоль берега бухты тянется риф. Берега бухты песчаные, а прилегающая к ним местность представляет собой окаймлённую горами низменность. Западный и северо-восточный берега скалистые, а берег вершины бухты низкий и состоит из желтоватой мелкой гальки и песка. В вершину бухты впадает р. Лазурная. К берегам вершины бухты выходит долина, по которой в бухту стекают два ручья, и здесь расположено селение.

В середине юго-западной части бухты глубины составляют 4–7 м, по мере приближения к её берегам они постепенно уменьшаются. Грунт в основном песчаный или каменистый, с юго-востока при подходе к бух. Горностаи становится приметным её северо-восточный входной мыс.



**Рис. 35, 36.** Летний пляж (35) и зимний пейзаж (36) бух. Лазурной Уссурийского залива.

**Бухта Горностай (Щитовая)** (рис. 37) входит в состав Уссурийского залива, вдаётся в берег на 5 км к северо-востоку от бух. Промежуточной. Берега бухты окаймлены отмелью шириной 10–20 м (Люция ..., 1984). Глубина на входе в бухту достигает 6–7 м, а по направлению к её берегам она постепенно уменьшается. Грунты: илистый песок, песчаный и местами каменистый.

С 1967 до 2009 гг. на берегу бухты располагалась городская свалка с полигоном бытовых отходов площадью 8,9 га. В связи с решением саммита АТЭС, проходившего во Владивостоке в 2012 г., о дальнейшей рекультивации этого полигона, свалка была удалена.



**Рис. 37.** Бухта Горностай.



**Бухта Валентин** (рис. 38, 39) принадлежит Лазовскому району Приморского края. Бухта была открыта 30.07.1860 г. экспедицией В.М. Бабкина на шхуне «Восток» и названа в честь святого великомученика Св. Валентина. Берега её гористые, сложены песчано- и песчано-галичными, скальными грунтами, а пляжи являются одни из самых чистых на юго-востоке Приморья. На берегу бухты находится одноимённый посёлок и рыбзавод «Валентин». В бухте расположены плантации марихозьяства по промышленному выращиванию бурой водоросли ламинарии японской или морской капусты.



**Рис. 38, 39.** Бухта Валентин.

**Бухта Кит** (Северное Приморье) расположена северо-восточнее зал. Петра Великого между мысами Кит и Красный. Протяжённость бухты составляет 4,5 км к северо-востоку от м. Кит (Лоция ..., 1984). Западный берег бухты сравнительно низкий, песчано-галечный, а северный берег на большем протяжении является скалистым и обрывистым, окаймлённый камнями. Западная часть бухты более глубоководная, чем северная.

Средняя глубина в бухте достигает 15 м, а максимальная – 20 м. Бухты Кит и Валентин открыты со стороны моря. Преобладают ветры юго-западного и северо-западного направлений.

**Залив Опричник** (Северное Приморье) расположен в северо-восточной части от зал. Петра Великого между двумя заливами Владимира и Рында. Воды зал. Петра Великого, бух. Кит и зал. Опричник находятся в зоне трансформированной водной массы холодного Приморского течения, когда температура воды в летнее время не поднимается выше 18–20°C. В тёплый период года, в зависимости от величины материкового стока, имеют место межгодовые колебания солёности воды в море.

Сильные течения (30–53 см·сек<sup>-1</sup>) обеспечивают приток достаточного количества биогенных веществ, создающих в заливе наиболее оптимальные условия для промышленного выращивания ценных и перспективных объектов для культивирования, в т.ч. для ламинарии (морской капусты) по сравнению с бух. Рифовой (Мальцев, Моисеенко, 1979).

**Бухта Рудная** (пос. Рудная Пристань, среднее Приморье) расположена севернее г. Владивостока, имеет ширину у входа 2,7 км, глубину до 18 м. Западный берег преимущественно низкий и песчаный. Южное и северное побережья бухты высокие, местами обрывистые, каменистые. В бухту впадает р. Рудная. На западном побережье бухты находится пос. Рудная Пристань. Здесь расположен металлургический цех Дальневосточного горно-металлургического комбината, оказывающий неблагоприятное влияние на экологическую обстановку. Согласно исследованию Института Блэксмита (США), по уровню загрязнения почв соединениями тяжёлых металлов, пос. Рудная Пристань входит в список одного из пяти самых загрязнённых населённых пунктов России.

Бухты Рифовая, Кит и зал. Опричник – районы, открытые к морю, являются перспективными местами промышленного культивирования в природных условия ценных видов бурых водорослей – ламинарии японской и цистозире толстоногой, которые в определённые сезоны года интенсивно обрастают донными диатомовыми водорослями, способные ухудшать качество агар-агара, получаемого из ламинарии.

Таким образом, краткий обзор районов исследования северо-западной части Японского моря показал, что акватории имеют широкую протяженность и разнообразие климатических, гидрологических и гидрохимических условий, многообразие субстратов для поселения донных диатомовых водорослей.

## Г Л А В А 3

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

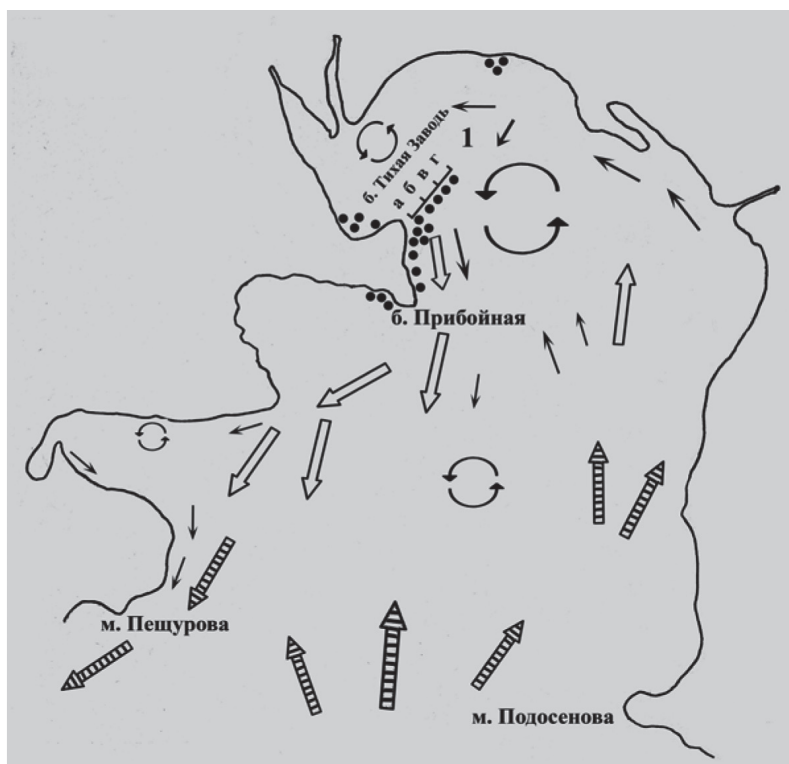
Исследования диатомовых водорослей микрофитобентоса верхней сублиторали северо-западной части Японского моря проводили в различные сезоны с 1978 по 1984 гг. и с 2000 по 2014 гг. на глубинах от 0 до 27 м. Основное внимание в работе уделено изучению видового состава и количественного распределения диатомовых водорослей на каменистых грунтах зал. Восток (см. рис. 6). Объектами исследования были также диатомовые в пробах, собранных в экотопах песка бух. Прибойной зал. Восток и верхнего микрослоя современных донных осадков с различных типов грунта в бух. Витязь зал. Посъета (см. рис. 9). Кроме того, были выполнены работы по изучению диатомовых водорослей эпифитона цистозеры толстоногой и сахарины японской (ламинарии японской) с плантаций, расположенных в бухтах Рифовая, Кит и заливе Опричник (см. гл. 2). У массовых видов беспозвоночных животных из зал. Восток исследовали качественный и количественный состав диатомовых водорослей, содержащихся в пищевом комке и фекалиях животных. Оценена роль микрофитобентоса в биоэнергетике донных сообществ зал. Восток на твёрдых и рыхлых грунтах. В дальнейшем в различных бухтах и заливах Приморья были продолжены исследования диатомовых водорослей перифитона разного типа антропогенных субстратов, а также эпизоона беспозвоночных и эпифитона макрофитов.

В связи с тем, что методы исследования микрофитобентоса различных субстратов различаются между собой, рассмотрим некоторые методические особенности отбора и обработки качественных и количественных проб в зависимости от экотопов обитания диатомовых водорослей.

**Методы отбора и обработки проб микрофитобентоса**

**Твёрдые грунты** в зал. Восток представлены галечником и щебнем размером от 5 до 10 см, которые собирали в течение 1978–1983 гг. в прибрежной части залива на глубинах до 10,0 м. Количественные пробы отбирали ежемесячно в течение 1979–1980 гг. на постоянных станциях на глубинах 0,5, 5,0 и 10,0 м, а также летом 1980 г. с глубины 1,0 м (рис. 40).

Материал собирали водолазы в одни и те же часы с 10 до 11.30. С каждой глубины отбирали по три камня и помещали в отдельные ёмкости с минимальным количеством придонной воды. В лаборатории поверхность каждого камня очищали от оброста жёсткой синтетической щёткой и ополаскивали морской фильтрованной водой. После окончания этой процедуры смыв собирали, щётку тщательно прополаскивали, смывая в пробу оставшиеся на кисти клетки микроводорослей. Пробу фиксировали 2–4 % формалином и отстаивали в зависимости от объёма пробы. После осаждения осадка жидкость в пробе аккуратно декантировали стеклянной трубкой, оставляя определённый объём пробы для количественной обработки. Затем пробу переносили в мерный цилиндр, измеряли и сливали в специальные ёмкости.



**Рис. 40.** Схема расположения станций исследования микрофитобентоса залива Восток. Условные обозначения: 1 – разрез, а–г – постоянные станции отбора проб на глубинах 0,5; 1,0; 5,0 и 10,0 м, точки – места отбора проб. Скорость придонных течений по данным В.Г. Тарасова (1980): стрелки – скорость течений от 2 до 15  $\text{см}\cdot\text{сек}^{-1}$  (мелкие стрелки), от 10 до 30  $\text{см}\cdot\text{сек}^{-1}$  (крупные стрелки).

После тщательного перемешивания пробы пипеткой отбирали определённую часть раствора для подсчёта клеток диатомовых водорослей методом прямого микроскопирования на микроскопе фирмы Zeiss-Jena с объективом 40xК, 90xК и окуляром x10 в камере Горяева объёмом 0,9  $\text{мм}^3$  в трёх повторностях.

#### **Анализ объёма выборки диатомовых водорослей для количественной оценки структуры сообщества диатомовых водорослей**

Для оценки репрезентативности объёмов выборки проб в ходе изучения количественных характеристик эпилитических сообществ диатомовых водорослей была предварительно проанализирована репрезентативность выборки микроводорослей. При этом использовали методический подход, разработанный для фитопланктона (Кольцова и др., 1971), но модифицированный для изучения микрофитобентоса (Рябушко, 1986а).

Для этого в зал. Восток было собрано и обработано 33 пробы с 12 камней, изъятых с глубины 1,0 м. Смыв обрастания с этих камней был просчитан в камере Горяева в 2–4 повторностях. Всего было просмотрено более 2300 клеток и определено число видов диатомовых водорослей в выборке. Среднее число клеток в каждой пробе составляло  $71\pm 15$ . Из генеральной совокупности клеток



диатомовых водорослей определено минимальное число, которое наиболее полно отражает видовой состав и численность водорослей в выборках.

Для анализа использовали показатель видового разнообразия Маргалефа (Margalef, 1958), рассчитанный по формуле (1):

$$d = \frac{S - 1}{\ln N} \quad (1),$$

где  $N$  – количество подсчитанных клеток;  $S$  – число обнаруженных видов;  $d$  – угловой коэффициент прямой, характеризующий возрастание числа видов в зависимости от объёма выборки. Для этого уравнение (1) необходимо представить прямой в системе полулогарифмических координат:  $S = 1 + d \cdot \ln N$ .

Анализ показал, что после просмотра под микроскопом 16 проб с 6 камней выявлены все виды диатомовых в выборке, а при дальнейшей обработке проб новые виды обнаружены не были. Индекс видового разнообразия ( $d$ ) при этом достигал максимального значения и был равен 2,5. Из полученных данных следует, что необходимо учитывать не менее 1300–1500 клеток диатомовых, чтобы получить репрезентативную выборку для обнаружения всех видов. Для подсчёта более 90 % клеток общей численности диатомовых можно ограничиться просмотром примерно 500 клеток с трёх камней в трёх повторностях, т. е. оценено количество проб, которое необходимо для получения количественных характеристик сообществ диатомовых водорослей эпилитона. Следовательно, при обработке 9 проб или при просмотре проб с 3 камней в трёх повторностях выявляются основные доминирующие виды как по численности, так и по биомассе, составляющие более 90 % всей пробы. Для количественного анализа учитывали только живые клетки водорослей, о чём судили по состоянию их хлоропластов. Биомассу диатомовых определяли по средним размерам их клеток методом подобия геометрических фигур, приравнивая форму клеток к соответствующим геометрическим фигурам, либо использовали номограммы Л.Л. Численко (1968), принимая удельный объём клеток для бентосных диатомовых водорослей  $1,2 \cdot 10^{-9}$  мг·мкм<sup>3</sup> (Оксинок, Юрченко, 1971).

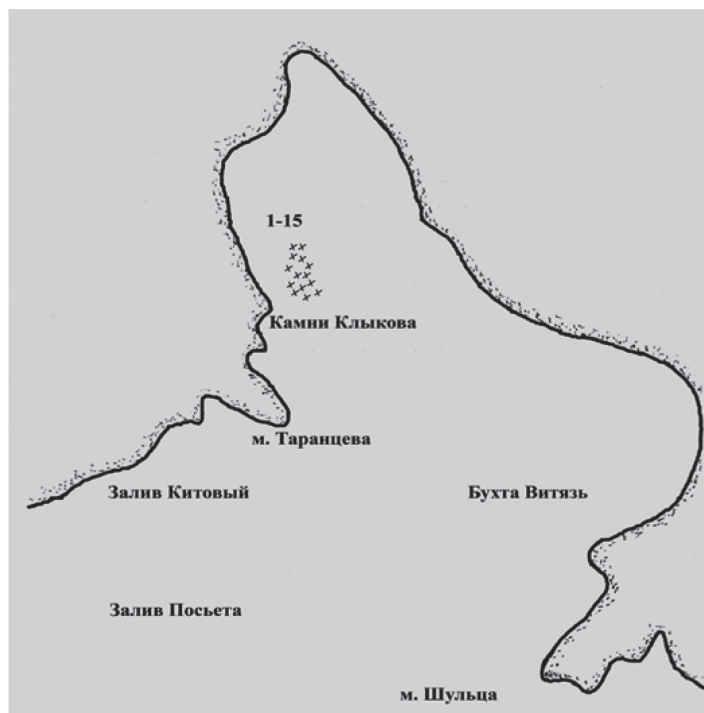
Чтобы убедиться в тщательности очистки камней от микроводорослей, использовали следующую методику (Методы ..., 1979). Очищенные щёткой и обсушенные фильтровальной бумагой камни помещали в полиэтиленовые мешки и заливали 90 % раствором ацетона. Пробы выдерживали в холодильнике в течение суток. Затем камни снова очищали, а экстракт сливали в мерный цилиндр и доводили 90 % ацетоном до постоянного объёма. В центрифужные пробирки отбирали 10–15 мл экстракта, закрывали пробирки фольгой и центрифугировали в течение 5–10 мин при скорости 5000–6000 об/мин. Экстракт осторожно переливали в кювету и регистрировали спектры поглощения хлорофилла на спектрофотометре СФ-18. Если спектр поглощения в экстрактах с очищенных камней был равен нулю, то это свидетельствовало о том, что камни достаточно тщательно очищены от микроводорослей. Отмытые камни обсушивали фильтровальной бумагой и измеряли наибольшую длину и наибольший периметр каждого камня для определения площади поверхности по П. Кэлоу (Calow, 1972).

**Рыхлые грунты** в зал. Восток были представлены мелкозернистым песком со средним диаметром фракций от 0,25 до 0,1 мм и пелитовыми фракциями ила. Для изучения видового состава пробы отбирали в бухтах Прибойная, Тихая заводь

и в районе биостанции «Восток» с глубины до 10,0 метров. Отбор песчаного и илистого грунтов осуществляли стеклянными трубками диаметром 5 см, которые водолаз вдавливал в грунт на глубину 10–15 см, затем трубки закрывали с обоих концов резиновыми пробками. Площадь поверхности трубки составляла 7,06 см<sup>2</sup>. Пробы ила были собраны осенью 1976 г. И.И. Чербаджи, песка летом 1979–1983 гг. в бух. Прибойной зал. Восток (Рябушко и др., 1981; Рябушко, 1986а).

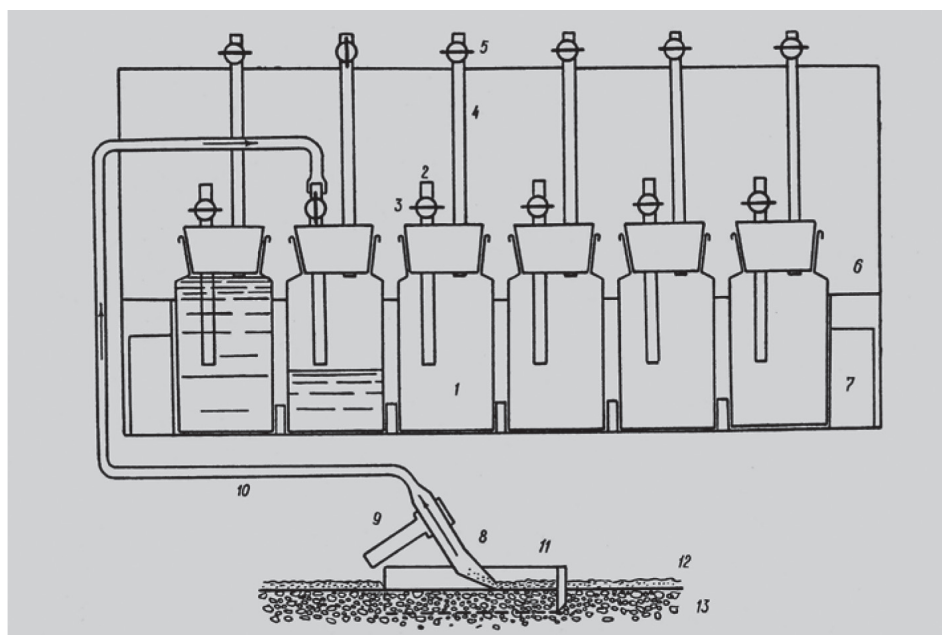
В лаборатории верхний 1,5-см слой рыхлого грунта выдавливали поршнем из стеклянных трубок и аккуратно переносили в мерный цилиндр, прибавляя дистиллированную воду до определённого объёма, фиксируя 2–4 % раствором формалина. В дальнейшем пробу обрабатывали в камере Горяева по описанной выше методике.

При исследовании взаимодействия донных диатомовых водорослей и бактерий в верхнем микронном слое современных донных осадков пробы отбирали 26 августа и 29 сентября 1983 г. в кутовой и центральной частях бух. Витязь зал. Посьета на 15 станциях, расположенных в районе Камней Клыкова на глубинах 1–27 м (рис. 41).



**Рис. 41.** Схема расположения станций (1–15) в бух. Витязь зал. Посьета Японского моря в районе Камней Клыкова.

Пробы отбирали с помощью всасывающего устройства (рис. 42), сконструированного В.С. Левиным (Левин и др., 1991), работающего по принципу эрлифта, сходного с описанным ранее М.В. Проппом (1971). Это устройство для отбора проб позволяет всасывать верхний слой осадка, лежащего на поверхности твёрдых и рыхлых грунтов, послойно в непроточные сосуды, что полностью исключает его потери.



**Рис. 42.** Устройство для послойного отбора проб поверхностного слоя осадка в бух. Витязь зал. Посыета: 1–6 – сосуды для сбора осадка, 2 – входной патрубков, 3 – входной кран, 4 – патрубков для выпуска воздуха, 5 – выходной кран. 6 – корпус, 7 – груз, 8 – всасывающий мундштук, 9 – ручка, 10 – всасывающий шланг, 11 – направляющая П-образная рама, 12 – поверхностный и хлопьевидный слой осадка, 13 – консолидированный осадок (по: Левин и др., 1991).

Кассета для отбора проб состоит из шести сосудов объёмом 500 мл каждый с проходящими через пробку двумя патрубками, снаряжёнными кранами. Патрубки для выхода воздуха не доводили до поверхности воды, как это требуется при использовании илососа Перфильева, а ограничивали высотой 300 мм, что делает независимой скорость всасывания осадка от глубины. Общая площадь сбора проб, определяемая по укладываемой на дно рамки, составляла 25–200 см<sup>2</sup>. Средняя толщина поверхностного слоя осадка зависела от характера грунта и варьировала от 3 до 490 мкм (табл. 2). В соответствии с типом коренных пород грунта, на которых осаждались современные донные осадки, рассмотрим особенности отбора проб с поверхности твёрдых и рыхлых грунтов в районе Камней Клыкова бух. Витязь.

**Твёрдые грунты.** С поверхности грунтов (камни, валуны и бетонные плиты) отбирали пробы на 6 станциях на глубине до 10,0 м (табл. 2) с помощью устройства (рис. 42), в сосуды которого всасывались все осажённые частицы осадка без отделения оброста. Наибольшая толщина осадка альгобактериальной плёнки отмечена на валуне с углублением. Валуну с гладкой горизонтальной поверхностью имели толщину осадка меньше в 30–150 раз, чем валун с углублением, и в 3–4 раза, чем песчаные грунты. Отмечено, что толщина слоя осадка на поверхности песка в зарослях морской травы *Zostera marina* L. в 3–4 раза больше, чем на гладкой поверхности валунов. Над илами толщина слоя на порядок выше по сравнению с песками, но сходная с таковой на валуне с углублением.

**Табл. 2.** Характеристика субстратов бухты Витязь залива Посьета, 1983 г.

№ станции	Дата отбора проб	Глубина, м	Характеристика субстрата	Толщина микрослоя осадка, мкм
1	26.08	2	Валун с углублением	490
2	-«-	1	Валун с наклонной поверхностью	14
3	-«-	4	Валун с горизонтальной поверхностью	5
4	-«-	5	-«-«-	3
5	-«-	8	-«-«-	17
6	-«-	10	-«-«-	12
7	-«-	27	Бетонный блок с горизонтальной поверхностью	20
8	-«-	14	Ил	160
9	-«-	10	Ил с примесью листьев мёртвой zostеры	230
10	-«-	2	Ил у основания куста zostеры	300
11	-«-	2	Песок с ракушей среди zostеры	15
12	29.09	2	Песок в зарослях zostеры	28
13	-«-	5	Песок среди zostеры	50
14	-«-	7	Заиленный песок с листьями мёртвой zostеры	20
15	-«-	10	Ил	360

**Рыхлые грунты** в бух. Витязь представлены песком с примесью ракуши, заиленным песком и мелкоалевритовыми фракциями диаметром 0,05–0,01 мм. Пробы микрослоя осадка с поверхности рыхлых грунтов отбирали в августе-сентябре 1983 г. на 3-х станциях на глубине 2–10 м с помощью того же устройства (рис. 42), описанного выше. С песков собирали плёнку хлопьевидной взвеси до границы визуально хорошо отличающегося слоя относительно уплотнённых частиц осадка. Наибольшую трудность представлял сбор проб с илистых фракций, где граница раздела поверхностной плёнки и субстрата выражена нечётко. В этом случае приходилось ориентироваться исключительно на степень лёгкости увлечения частиц током воды при стабильной силе всасывания.

**Перифитон антропогенных субстратов.** В бухтах Золотой Рог (см. рис. 18–20) и Рында (см. рис. 23, 24) зал. Петра Великого проведены исследования диатомовых водорослей перифитона экспериментальных пластин. В акватории портовой гавани Золотой Рог, подверженной хроническому антропогенному загрязнению, сотрудниками лабораториями морской коррозии Института химии ДВО РАН и экологии шельфовых сообществ ИБМ ДВО РАН проведено в летне-осенний период изучение влияния различного рода загрязнений на сукцессию микро-, мейо-, макрообрастания, зоо- и фитопланктона, а также на биокоррозию высоколегированной стали Х18Н10Т. В качестве фоновой акватории была выбрана бух. Рында (о. Русский), воды которой по основным гидрохимическим показателям соответствуют открытым водам Японского моря (Корякова, 1987).

При изучении количественных характеристик диатомовых водорослей перифитона использовали экспериментальные пластины (размером 80x40x1,5 мм), выполненные из оргстекла, древесины и высоколегированной стали Х18Н10Т. Пластины экспонировали на вертикально опущенных в море стендах с борта двух судов, пришвартованных к 42 и 44 причалам бух. Золотой Рог на глубине 2 м от поверхности воды в течение 15 сут, одновременно отбирали пробы в бух. Рында.



Пластины, выполненные из аналогичных материалов, экспонировали в бухтах Золотой Рог и Рында с нарастающим сроком экспозиции в течение 134 и 143 сут, соответственно. После каждой экспозиции пластин в море микрообрастание снимали целиком при помощи лезвия, затем их снова зачищали наждачной бумагой до получения матовой поверхности, протирали этиловым спиртом и снова выставляли их для экспозиции в море.

Для статистической оценки изменчивости количественных показателей микроводорослей в октябре 2000 г. были выполнены дополнительные сборы проб с одновременным изъятием 3-х пластин на трёх станциях. Параллельно были отобраны пробы морской воды для определения концентрации растворённого и биохимически поглощаемого кислорода (БПК<sub>5</sub>), pH, количества сапрофитов, нефтеокисляющих и сульфатредуцирующих бактерий (СРБ) по стандартной методике (Методы..., 1978).

Кроме того, отбор проб проводили в водозаборном ковше ВТЭЦ-2 в районе сбросного канала, расположенного в бух. Сухопутной Уссурийского залива (см. рис. 25, 26), которую рассматривали в качестве фоновой (Белан, 2001), одновременно отбирали пробы в кутовой части бух. Золотой Рог в районе 44-го причала (импактный район). Материалом для изучения микроводорослей перифитона послужили количественные сборы, выполненные синхронно в двух исследуемых акваториях в период с июня по ноябрь 2001 г. Стенды с пластинами из асбоцемента (размером 20 x 20 см<sup>2</sup>) экспонировали на глубине 1,0 м с последующим изъятием по одной пластине на каждой станции дважды в месяц и заменой их на новые.

Для статистической оценки изменчивости количественных показателей микроводорослей в июне 2001 г. были выполнены дополнительные сборы проб с одновременным изъятием 3-х пластин в обоих районах.

Перифитон гиперэвтрофной искусственной лагуны, расположенной в черте Владивостока (рис. 15–17). Материалом послужили качественные и количественные сборы диатомовых водорослей перифитона на экспериментальных пластинах из асбоцемента (размером 80 x 40 x 1,5 мм), которые экспонировали в лагуне за период с июня 2006 по май 2007 гг. на глубине 1,0 м. Отбор проб производили ежемесячно при 15-суточной экспозиции. Перед постановкой каждого эксперимента пластины зачищали наждачной бумагой до получения матовой поверхности и протирали этиловым спиртом.

Перифитон навигационных буёв. Пробы отбирали из акваторий, прилегающих к Дальневосточному морскому государственному природному биосферному заповеднику (ДВМГПБЗ) (см. рис. 29): о. Большой Пелис, архипелаг Римского Корсакова, бухты зал. Посъета (Ред Паллада, Троицы и Витязь) и остров Фуругельма, который расположен в зал. Посъета, является «эталон» фоновой акватории (Белан, 2001).

Материалом для исследования послужили качественные пробы микроводорослей, собранные в акваториях зал. Посъета, прилегающих к западному и восточному участкам ДВМГПБЗ. Субстратом для отбора проб послужили буи плавучего навигационного ограждения, выставленные в апреле 2011 г. перед открытием навигации маломерного флота, на глубине 0,5–2,0 м от поверхности воды, и демонтированные в ноябре (рис. 43, 44, табл. 3). Отбор материала произведен 22 ноября 2011 г. на борту гидрографического судна тихоокеанского

флота "ГС-84". Буи, находящиеся в бухтах Рейд Паллада, Экспедиции, Новгородская, Портовая, Порт-Посъет, Витязь, не испытывали влияния источников антропогенного загрязнения, а бухты рассматривались в качестве фоновых, кроме бух. Троицы (см. рис. 7, 8), которая была в зоне воздействия хронического загрязнения со стороны морского порта «Зарубино» и соседствующего рыбокомбината (Белан, 2001; Кобзарь, Христофорова, 2012).



**Рис. 43, 44.** Общий вид обросших буёв плавучего навигационного ограждения в акваториях, прилегающих к ДВМГПБЗ, в период их демонтажа в ноябре 2011 г.

Пробы обрастания с поверхности навигационных буёв отбирали площадью 50 x 50 мм<sup>2</sup> специальным скребком-сачком с режущим краем длиной 10 см и с острым углом наклона к поверхности. Весь комплекс макрообрастаний навигационных буёв был представлен макрофитами с доминированием *Ulva linza* Linnaeus, различными беспозвоночными – мидией *Mytilus trossulus* Gould, 1850, полихетами *Hydroides ezoensis* Okuda, 1934, *Nereiphylla hera* Kato & Mawatari, 1999, балянусами *Chthamalus challengerii* Hoek, 1883, *Amphibalanus reticulatus* (Utinomi, 1967), гидроидами *Turritopsis nutricula* (Mc Grady, 1856), *Sertularella inabai* Stechow, 1913, а также колониальными асцидиями рода *Asciadiaceae*.

С каждого из буёв отбирали по 4 качественных проб перифитона с пояса зелёных водорослей-макрофитов, обрастающих верхнюю и среднюю части буёв, трубы буёв и якорные цепи. Полученные суспензии со смывами микроводорослей пропускали через капроновые фильтры «Nitex» («Sefar», Швейцария) с диаметром пор 20 и 80 микрон, соответственно. Фракции этих смывов концентрировали методом осаждения до 4–5 мл. Пробы фиксировали 4 % раствором формалина и Утермёля.

**Табл. 3.** Характеристика районов исследования буёв плавучего навигационного ограждения в акваториях зал. Посъета, прилегающих к ДВМПБЗ

№№ буёв	Координаты	Районы исследования	Акватории
1	42°37,8'01N 130°47,9'50 E	Коса Назимова, отделяющая бух. Рейд Паллада от бух. Экспедиции	фоновая
4	42°38,04" N 130°47,95"E		
2	42°37,94"N 130°48,04"E	Остров Черкасского, бух. Рейд Паллада	-«-
3	42° 38,82"N 130°48,78"E	Риф бух. Новгородской	-«-
5	42°38,70"N 130°48,053"E	Мыс Рязанова, разделяющий бух. Портовую и Порт-Посъет	-«-
6	42°33,82"N 130°54,89"E	Банка Клыкова у входа в бух. Рейд Паллада	-«-
7	42°38,1"N 131°05,7"E	Остров Браузера, бух. Троицы	импактная
8	42°38,5"N 131°05,4"E		
9	42°38,325"N 131°05,13"E		
10	42°38,6"N 131°05,1"E	Мыс Шульца, вход в бух. Витязь	фоновая

**Эпифитон водорослей-макрофитов.** Образцы цистозеры *Cystoseira crassipes* (Turn.) S. Agardh, одного из перспективных промысловых видов водорослей дальневосточных морей, были собраны в бух. Валентин (см. рис. 38, 39) с глубины 5–8 м в 1979–1980 гг. сотрудницей ТИНРО Р.А. Ковалевской (Ковалевская, 1982). Талломы *Saccharina japonica* (Aresch.) Lane, Mayes, Druehl et Saunders (= *Laminaria japonica* Aresch.) с водорослевых плантаций Приморья, расположенных в бухтах Рифовая, Кит и заливе Опричник собраны в различные сезоны 1974–1977 и 1981–1984 гг. сотрудницей ТИНРО С.К. Буянкиной. Видовой состав диатомовых водорослей эпифитона цистозеры и ламинарии был определён Л.И. Рябушко (1986а). Образцы водорослей высушивали вместе с канатами, которые используются для выращивания морской капусты. Светло-матовый налёт на пластинах макрофитов и канатах-субстратах хорошо сохраняется в сухом виде, в частности, в гербарии. Суспензию с водорослей счищали скальпелем в чашку Петри, а в отдельных случаях часть таллома водоросли опускали в дистиллированную воду, размачивали, делали соскоб, после чего каплю суспензии микроскопировали.

Кроме указанных макрофитов, материалом для исследования диатомовых водорослей послужили качественные и количественные пробы эпифитона 25 видов макрофитов, собранных на 22-х станциях в период гидрологического лета (июль–сентябрь) 2009 г. на глубине 1,5–2,0 м в Уссурийском, Амурском заливах и в акваториях зал. Петра Великого (табл. 4), имеющих разный тип антропогенного загрязнения. Станции отбора проб были условно разделены на 3 группы в зависимости от уровня антропогенной нагрузки на акватории.

Табл. 4. Районы исследования макрофитов в акваториях зал. Петра Великого

Районы исследования	Макрофиты, экз.				Дата отбора проб	Тип грунта в местах отбора макрофитов	Температура воды, °С	Солёность воды, ‰
	Magnoliophyta	Chlorophyta	Phaeophyta	Rhodophyta				
Уссурийский залив								
Бухта Соболев	1	3	11	23	25.10.2005 19.06.2006 08.08.2006 02.10.2006 29.10.2006	Пески	-	-
Бухта Горностаев	-	1	1	1	27.08.2010	Пески	21,5	30,5
Бухта Лазурная	-	1	-	2	11.08.2009	Пески	22,5	32,8
	-	1	-	2	17.08.2010		21,0	30,5
Бухта Муравьиная, устье реки Шкотовка	-	-	1	1	23.09.2010	Ил, песок	19,0	22,0
Амурский залив								
Бухта Кирпичного завода	-	2	-	-	09.07.2009	Пески	18,0	31,0
У здания ИБМ ДВО РАН	1	1	1	-	16.07.2009	Пески	18,0	25,0
Бухта Новик (о. Русский)	-	1	1	-	14.09.2010	Пески	18,0	31,5
Бухта Спортивная гавань	-	2	1	-	13.07.2009	Пески	17,0	32,5
Устье реки Вторая Речка	-	2	-	-	04.08.2009	Илистые пески	19,0	16,0
	-	2	-	-	14.08.2010		22,0	14,0
Тавричанский лиман	-	1	-	2	09.08.2009	Илы	24,0	10,0
	-	1	-	1	14.09.2010		20,0	17,0
Район выпуска сточных вод	-	1	-	1	04.09.2010	Ил, песок	20,5	22,0
Залив Петра Великого								
Пролив Босфор Восточный	1	-	1	1	15.09.2009	Пески	17,0	33,0
Бухта Золотой Рог, 44 причал	-	2	-	-	28.08.2010	Илы	23,0	24,0
Искусственная лагуна в черте г. Владивостока	-	2	-	-	04.08.2009	Илы	22,5	24,0
	-	1	-	-	14.08.2010		23,0	20,0
Залив Угловой	2	1	-	1	01.09.2009	Илы	23,5	17
Залив Восток, бухта Прибойная	-	-	1	1	16.09.2010	Пески	19	28
Залив и бухта Находка	-	1	1	-	06.08.2008	Пески	22	32
	-	-	-	2	07.10.2010		12	24
Залив Находка, устье реки Каменка	1	-	-	1	06.08.2009	Илистые пески	21,5	28
Залив Славянка, бухта Славянка	-	2	1	-	31.07.2009	«	20	25
Бухта Бойсмана	1	1	1	-	04.07.2009	Пески	14	32,5
Бухта Баклан	-	1	1	1	30.07.2009	Пески	17	28
Бухта Северная, остров Фуругельма	-	-	1	2	16.09.2010	Пески	17	33,5



К первой группе станций, условно обозначенных как «сильно загрязнённые», акватории которых испытывают хроническое антропогенное загрязнение вод и донных осадков из-за неконтролируемого сброса неочищенных канализационных вод и различных загрязнителей техногенного происхождения – нефтеуглеводородов (НУ), тяжёлых металлов (ТМ), поверхностно-активных веществ (ПАВ), фенолов, а также подверженных термальному загрязнению, непосредственному влиянию промышленных и бытовых сточных вод, или иных источников антропогенного загрязнения отнесены: ст. № 1 – Тавричанский лиман (см. рис. 11, 12); ст. № 2 – выпуск очистных сооружений г. Владивостока, п-ов Де-Фриз (см. рис. 9, 10); ст. №№ 3, 4 – зал. Угловой; ст. № 6 – канализационный выпуск р. Вторая Речка; ст. № 7 – бухта Кирпичного завода (см. рис. 15); ст. 8 – искусственная лагуна в черте г. Владивостока (см. рис. 16); ст. № 11 – бух. Золотой Рог (см. рис. 18–20); ст. № 13 – бух. Славянка (см. рис. 2, 3); ст. № 17 – бух. Муравьиная, см. рис. 34); ст. № 19 – бух. Горностаи (см. рис. 37); ст. № 22 – бух. Находка (зал. Находка) (см. рис. 4, 5).

Во вторую группу станций («умеренно загрязнённые») вошли акватории зал. Петра Великого, в которых источники антропогенного загрязнения вод находились в удалении от мест отбора проб: ст. № 5 – м. Красный (Амурский залив); ст. № 9 – бух. Спортивная гавань (Амурский залив); ст. № 10 – мыс Токаревского, пролив Босфор Восточный (см. рис. 21, 22); ст. № 12 – бух. Рында, Амурский залив, о. Русский (см. рис. 23, 24); ст. № 18 – бух. Лазурная Уссурийского залива (см. рис. 35, 36); ст. № 20 – бух. Соболи, Уссурийский залив (см. рис. 27, 28); ст. № 21 – бух. Прибойная (зал. Восток).

В третью группу станций («условно чистые», или фоновые) включены акватории, расположенные в юго-западной части зал. Петра Великого, испытывающие минимальную антропогенную нагрузку, а по основным гидрологическим и гидрохимическим показателям соответствуют открытым водам Японского моря (Ващенко, 2000; Огородникова, 2001): ст. № 14 – бух. Баклан (см. рис. 32, 33), ст. №15 – бух. Бойсмана (см. рис. 30, 31) и ст. № 16 – остров Фуругельма (см. рис. 29), расположенный в зал. Посыета.

Степень обрастания макрофитов микроводорослями в значительной степени зависит от формы водоросли-базифита, поэтому отбирали преимущественно по 3 вида макрофита как с осевым типом талломов, так и с пластинчатым. Численность микроэпифитона рассчитывали на 1 г сырой массы макрофита-базифита. Камеральная и микроскопическая обработка проб диатомовых эпифитона подробно описана ранее (Левченко, Бегун, 2008).

**Диатомовые эпизоона беспозвоночных.** Для исследования диатомовых водорослей зал. Петра Великого на коллекторных моллюсках, выращиваемых в подвесной культуре в зал. Восток и бух. Алексеева (о. Попов), пробы были собраны в августе 1986 г. на глубине от 0 до 10 м (табл. 5).

С экспериментальных коллекторных установок радиального типа (Брыков и др., 1986), расположенных в зал. Восток, для анализа отбирали образцы мидии на втором году выращивания, предположительно близких по возрасту, длиной 5,5–6,6 и шириной 2,5–3,0 см.

**Табл. 5.** Объекты исследования по заселению диатомовыми водорослями эпизоона моллюсков, грунтов и объём собранного материала

Двустворчатые моллюски и грунт	Место отбора проб	Глубина, м	Количество проб
<i>Mytilus trossulus</i> Gould	Зал. Восток, Бух. Алексеева	0–6	66
<i>Mizunopecten yessoensis</i> (Jay)	Бух. Алексеева	2–6	14
<i>Crassostrea gigas</i> (Thunberg)	Зал. Восток	1	5
Илисто-песчаный грунт под коллекторами моллюсков	Зал. Восток, Бух. Алексеева	8–10	7
Всего:			92

Образцы приморского гребешка отбирали с коллекторов марихозияства, расположенного в бух. Алексеева, в августе 1986 г. с глубины 2–6 м, а также несколько экземпляров моллюска собрано с грунта под установкой с коллекторами на глубине 8 м. Образцы Гигантской устрицы отбирали в устье р. Таудеми бух. Подсобной зал. Восток на глубине 1,0 м.

Для количественной оценки диатомовых отбирали илисто-песчаный грунт стеклянными трубками диаметром отверстия 38 мм под коллекторами с Приморским гребешком в бух. Алексеева и с мидией в зал. Восток с глубин 8–10 м одновременно с отбором проб моллюсков. Всего собрано 92 пробы. Для качественного и количественного анализов обработано 115 препаратов диатомовых водорослей. Количественный учёт клеток диатомовых проводили в камере Горяева объёмом 0,9 мм<sup>3</sup> в 3-х повторностях в световом микроскопе типа «БИОЛАМ 212» при увеличении до  $\times 2500$ .

Для исследования микроводорослей эпизоона 46 видов беспозвоночных, обрастающих разные типы антропогенных субстратов, пробы собраны в период комплексного исследования динамики фито- и зоопланктона, микро-, мейо- и макрообрастаний в бухтах Сухопутной (Уссурийский залив) и Золотой Рог (зал. Петра Великого) в системе охлаждения электростанций (табл. 6).

**Состав пищевых комков** некоторых бентосных беспозвоночных. При изучении спектров питания микроводорослями беспозвоночных Японского моря в бух. Прибойной зал. Восток были отобраны следующие массовые виды: двустворчатые моллюски *Macra sulcatararia* Reeve и *Mercenaria stimpsoni* (Gould), брюхоногий моллюск *Niveotectura pallida* (Gould, 1859) (= *Acmaea pallida*), плоский морской ёж *Echinarachnius parma* (Lamarck), сердцевидный морской ёж *Echinocardium cordatum* (Pennant), дальневосточный трепанг *Apostichopus japonicus* (Selenka) (= *Stichopus japonicus* var. *armatus* Selenka), обитающие на песчаных и каменистых грунтах. Пробы животных отбирали водолазы с глубины 5,0 м одновременно с грунтом, на котором они находились, в июле и августе 1979, 1981–1983 гг.

Для количественного учёта диатомовых водорослей песчаный грунт отбирали с помощью стеклянного пробоотборника. Затем пробу грунта переносили в ёмкость, замеряя его объём. Для анализа содержимого пищеварительных трактов морских животных, из их тела извлекали кишечник, а его содержимое микроскопировали. Обработка песчаного и каменистого грунтов, беспозвоночных и диатомовых водорослей осуществляли по методике, описанной ранее (Рябушко, 1984, 1986а, 1990б).

**Табл. 6.** Состав беспозвоночных перифитона экспериментальных пластин в бухтах Сухопутная и Золотой Рог, июнь-ноябрь 2001 г.

Таксон	Бух. Сухопутная	Бух. Золотой Рог
1	2	3
Coelenterata		
<i>Obelia longissima</i> (Pallas)	+	+
<i>Bougainvillia ramosa</i> (van Beneden)	+	-
Polychaeta		
<i>Chrysopetalum occidentale</i> Johnson	+	-
<i>Halosydna brevisetosa</i> Kinberg	+	-
<i>Hydroiodes ezoensis</i> Okuda	+	+
<i>Neodexiospira alveolata</i> (Zachs, 1933)	+	-
<i>Nereis vexillosa</i> Grube	-	+
<i>Nereis</i> sp.	+	-
<i>Platynereis bicanaliculata</i> Baird	+	-
<i>Polydora limicola</i> Annekova	+	+
<i>Typosyllis nipponica</i> Imajima	+	-
<i>Typosyllis</i> sp.	-	+
Cirripedia		
<i>Amphibalanus improvisus</i> (Darwin)	+	+
<i>Balanus amphitrite</i> Darwin	-	+
<i>B. crenatus</i> Bruguiere	+	+
Decapoda		
<i>Hemigrapsus sanguineus</i> (de Haan)	+	+
<i>Pugettia quadridens</i> (de Haan)	+	-
<i>Palaemon macrodactylus</i> Rathbun	+	-
Isopoda		
<i>Gnorimosphaeroma ovatum</i> (Gurjanova)	+	-
Amphipoda		
<i>Caprella cristibrachium</i> (Mayer, 1903)	+	-
<i>Caprella</i> sp.	+	-
<i>Corophium acherusicum</i> Costa	-	+
<i>Ichyrocerus</i> sp.	+	-
<i>Jassa falcata</i> Montagu	+	-
<i>J. marmorata</i> Holmes	+	-
<i>Parhyale zibellina</i> Derzhavin	+	-
<i>Pontogeneia rostratan</i> Gurjanova	+	-
<i>Pontogeneia</i> sp.	+	-
Pantopoda		
<i>Lecythorhynchus hilgendorfi</i> Bohm	-	+
Gastropoda		
<i>Ephera turrita</i> (A. Adams)	+	-
<i>Littorina mandschurica</i> Schrenck	+	-
<i>Mitrella burchardi</i> (Dunken)	+	-
<i>Pussilina plicosa</i> (Verrill, 1882)	+	-
Bivalvia		
<i>Arca boucardi</i> Jousseaume	+	-
<i>Crassostrea gigas</i> Thunberg	+	-

Продолж. табл. 6

1	2	3
<i>Mizuhopecten ezoensis</i> (Jay)	+	-
<i>Mya</i> sp.	+	-
<i>Mytilus trossulus</i> Gould	+	+
Bryozoa		
<i>Bugula pacifica</i> Androsova	+	+
<i>Bugula</i> sp.	+	-
<i>Conopeum seurati</i> (Canu)	+	-
Echinodermata		
<i>Amphiodia fissa</i> Lutken	+	-
Tunicata		
<i>Aplidium tenuicaudum</i> (Beniaminson)	+	-
<i>Diplosoma mitsukurii</i> Oka	-	+
<i>Molgula manhattensis</i> (De Kay)	-	+
<i>Styela clava</i> Herdman	+	-

У сердцевидного морского ежа *E. cordatum* извлечённый кишечник делили на три равные части: на входе, средняя часть и на выходе для подсчёта клеток диатомей в каждой из них. Идентификацию видового состава и подсчёт клеток диатомей проводили в каждом отделе кишечника методом прямого микрофотографирования. Для оценки роли диатомовых водорослей в питании морского ежа при подсчёте клеток диатомей учитывали отдельно пустые створки и клетки с хлоропластами. Определяли также содержание органического вещества в двух отделах кишечника (на входе и на выходе), в фекалиях и песчаном грунте, в котором животные обитают.

Содержание органического вещества в пищевом комке морского ежа и пробах песка определяли методом бихроматного окисления в модификации, разработанной в лаборатории экспериментальной гидробиологии ИБМ ДВНЦ АН СССР (Методы ..., 1979). Метод основан на окислении органического вещества горячим раствором хромовой кислоты. Окисляемость определяли по разности титрования восстановителем контрольной пробы после нагревания.

Методы световой и электронной микроскопии. Для идентификации некоторых видов диатомовых водорослей изготавливали постоянные препараты по методам пробоподготовки материала, согласно стандартных рекомендаций диатомового анализа (Диат. ан. ..., 1949; Диатомовые ..., 1974). На образцах диатомовых водорослей из Японского моря был использован «холодный» способ очистки их панцирей от органики в кислотах по методу Р.В. Кольбе (1916) в оригинальной модификации Л.И. Рябушко (1986а, 1993б, 2013), который показал прекрасные результаты (рис. 45).

«Холодный» способ обработки для некоторых тонкопанцирных форм диатомовых водорослей является более предпочтительным по сравнению с «горячим» способом очистки панцирей с помощью кипячения проб в кислотах. Иногда для данной процедуры необходим дифференцированный подход при выборе метода, либо следует использовать сочетание разных методик. Применяя «горячий» и «холодный» способы обработки, в обоих случаях использовали концентрированную серную и 10 % соляную кислоты, а также перекись водорода.



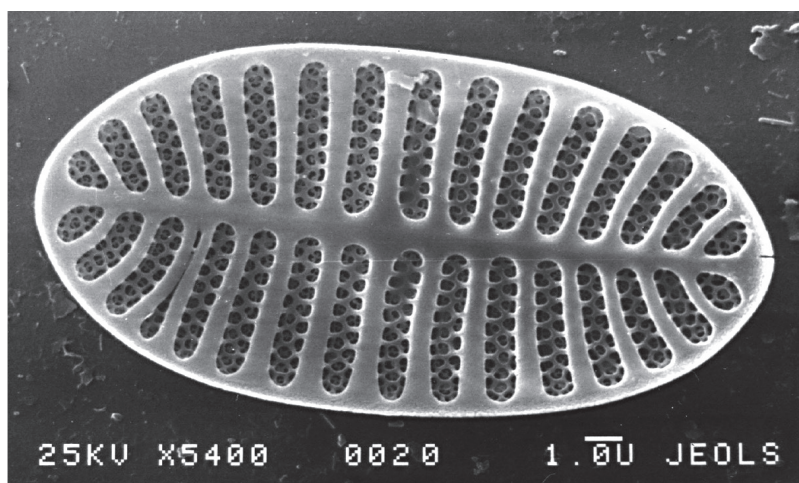


Рис. 45. Структура панциря *Cocconeis costata* после «холодного» способа обработки в кислоте при увеличении 5400 (СЭМ, фото Л.И. Рябушко)

Для приготовления постоянных препаратов необходимо предварительно провести подготовку предметных и покровных стёкол, промывая их хромовой смесью, дистиллированной водой, а затем хранить в специальной стеклянной закрытой посуде. Каплю отмытой пробы помещали на чистое покровное стекло и слегка подсушивали. На предметное стекло наносили каплю среды (канадский бальзам, среда Эляшева) с индексом светопреломления выше 1,6, а затем размягчали её над пламенем горелки и накрывали покровным стеклом с исследуемым материалом, осторожно надавливая и разравнивая среду для получения тонкого равномерного слоя диатомовых водорослей. Излишки среды снимали с помощью ксилола. Исследования очищенных панцирей диатомовых водорослей в постоянных препаратах проводили на световых микроскопах разного типа. Для расширения пределов увеличения изображения диатомовых водорослей использовали иммерсионный объектив для масляной иммерсии.

Водные очищенные от органики препараты диатомовых водорослей изучали в электронной сканирующем микроскопе типов JEOLS и Leo-430 по стандартной методике, включающей в себя промывание проб дистиллированной водой, их дегидратацию серией спиртовых растворов (25, 50, 75, 96 и 100%) и сушку на воздухе (Truby, 1997). На поверхность образцов в вакуумном посту «Edwards, AUTO 306» наносили электропроводящее покрытие из золота.

**Количественная обработка материалов.** Количественный учёт клеток диатомовых водорослей эпилитона, эпипсаммона, эпифитона, эпизоона и перифитона антропогенных субстратов производили в счётной камере типа Горяева в трёх повторностях.

Численность клеток диатомовых рассчитывали на один квадратный сантиметр поверхности субстрата (кл.·см<sup>-2</sup>), для эпифитона – на один грамм сырой массы макрофита, а биомассу – в миллиграммах на один квадратный сантиметр.

При определении численности и биомассы диатомовых водорослей вычисляли площадь поверхности камней по формуле, предложенной П. Кэлоу (Calow, 1972):

$$Y = (2.22 \pm 0.26) \times L \times P,$$

где  $Y$  – площадь поверхности камня, см<sup>2</sup>;  $L$  – наибольшая длина камня, см;  $P$  – наибольший периметр камня, см. Однако позже появилась другая формула определения площади поверхности камней (Graham et al., 1988), которую использовали при определении каменистых грунтов Чёрного моря (Рябушко, 2013):

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

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

Для определения численности диатомовых водорослей на единицу поверхности раковин мидии ( $S$ , см<sup>2</sup>) площадь моллюска рассчитывали по формуле (Михайлова и др., 1987):

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

где  $L$  – расстояние от макушки до заднего края (высота) раковины.

Видовое разнообразие диатомовых водорослей оценивали с помощью индекса Шеннона-Вивера ( $H$ ) (Shannon, 1948; Shannon, Weaver, 1949):

$$H = - \sum P_i \log_2 P_i,$$

где  $P_i$  – доля  $i$ -го вида в суммарной численности (UNEP, 1995). Индекс выровненности видов в сообществе Пиелу ( $e$ ) вычисляли по формуле (Pielou, 1966):

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

где  $S$  – общее число видов в пробе.

При оценке сходства качественного состава микроводорослей использовали коэффициент Сёрнсена-Чекановского (Sørensen, 1948):

$$K_S = 2N_{(A+B)} / (N_A + N_B),$$

где  $N_{A+B}$  – общее число видов в описаниях А и В;  $N_A$  и  $N_B$  – число видов соответственно в описаниях А и В.

Сапробиологическую характеристику микроводорослей оценивали по литературным источникам (Макрушин, 1977; Гусяков и др., 1992; Никулина, 2003; Барина и др., 2006; Герасимюк, Ковтун, 2007; Герасимюк и др., 2011; Sladecsek, 1986; Vukhtiyarova, 1999). Для статистической обработки данных применяли различные процедуры и тесты, предлагаемые ППП STATISTICA 5.1 (Боровиков, Боровиков, 1998).

Сопряженность оседания различных видов микроводорослей определяли методами кластерного и факторного анализа. Кластеризацию видовых списков выполняли методами Уорда, единичной и средней связи (метрики – коэффициенты видового сходства Брея-Кертиса и корреляции Пирсона, евклидово расстояние и его квадрат). Факторы выделяли методами главных компонент; для упрощения их структуры и получения, легко интерпретируемых решений, применяли различные способы вращения осей (Афифи, Эйзен, 1982; Ким и др., 1989; Кулаичев, 1996). Число факторов выбирали с соблюдением принципа экономии на основе критериев Кайзера и «каменистой осыпи». Тест «каменистой осыпи» предполагает выбор числа факторов, приходящихся на область наибольшей кривизны линии зависимости собственного числа от своего номера. Ортогональность искомым факторов проверяли иерархическим анализом косоугольных факторов.

## ГЛАВА 4

**ФЛОРИСТИЧЕСКИЙ СОСТАВ BACILLARIOPHYTA  
БЕНТОСА СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЯПОНСКОГО МОРЯ**

Анализ видовой структуры диатомовых водорослей бухт и заливов российских вод северо-западной части Японского моря за период исследований (1975–2015 гг.) представлен в соответствующих разделах главы. В связи с тем, что в данной работе во 2-ом томе приведен аннотированный список найденных видов (Синописис) с указанием морфологических, экологических и фитогеографических данных, остановимся вначале на краткой общей таксономической характеристике диатомовой флоры всего региона в целом, а затем по районам и экотопам исследования.

4.1. Таксономический и эколого-фитогеографический анализ  
Bacillariophyta

В результате инвентаризации списков видов бентосных диатомовых водорослей Японского моря составлен чек-лист таксономической структуры видов, обнаруженных нами в районах исследования северо-западной части моря. На основе классификационной системы Ф. Раунда и соавторов (Round et al., 1990) с дополнениями других литературных источников установлено, что отдел Bacillariophyta включает 3 класса, 31 порядок, 53 семейства, 89 родов и 260 видов и ввт, из них класс Coscinodiscophyceae составляет 12 порядков, 17 семейств, 21 род, 27 видов и ввт; класс Fragilariophyceae – 8 порядков, 8 семейств, 19 родов, 37 видов и ввт; класс Bacillariophyceae объединяет 11 порядков, 28 семейств, 49 родов, 196 видов и ввт (табл. 7). Это в основном донные виды, характерные для микрофитобентоса морей.

Из класса Coscinodiscophyceae большинство видов, включённых в список, является либо типичными представителями фитопланктона, либо до 10 % встречается в бентали моря. Обычными из них среди обрастаний каменистых грунтов и макрофитов являются виды двух семейств Melosiraceae и Hyalodiscaceae одного порядка Melosirales – *Melosira moniliformis* и *Hyalodiscus scoticus*, соответственно.

Из порядка Coscinodiscales сем. Aulacodiscaceae представляет особый интерес вид *Aulacodiscus amoenus*, обнаруженный в современных донных осадках бух. Витязь зал. Посыета в сентябре 1983 г. на глубине 3 м (Рябушко, 1986а), хотя ранее он был отнесён к вымершим видам (Диатомовый ..., 1949). Летом 1928 г. этот вид указан Б.В. Скворцовым (Skvortzow, 1932b) в эпифитоне *Sargassum* sp. и на раковинах устриц у м. Басаргина бух. Золотой Рог, также в обрастании разных типов субстратов бух. Витязь (Николаев, 1970а). Таким образом, наши данные и литературные сведения показывают, что этот вид принадлежит к современной флоре Японского моря. Другой вид *Bellerochea spinifera*, ныне *Extubocellulus spinifer* (порядок Cymatosirales, сем. Cymatosiraceae), впервые обнаружен у берегов Канады (Hargraves, Guillard, 1974).

Табл. 7. Таксономическая структура микрофитобентоса Японского моря

<b>Отдел BACILLARIOPHYTA</b>	
<b>Класс Coscinodiscophyceae</b>	
	Порядок Thalassiosirales Glezer et Makarova, 1986
	Семейство Thalassiophyceae M. Lebour, 1930
	Род <i>Thalassiosira</i> P.T. Cleve, 1873
<i>Th. eccentrica</i> (Ehrenb.) Cleve, 1904	
	Семейство Stephanodiscaceae Glezer et Makarova, 1986
	Род <i>Cyclotella</i> (Kützing) Brébisson, 1838
<i>C. choctawhatcheeana</i> Prasad, 1990	
	Порядок Melosirales R.M. Crawford, 1990
	Семейство Melosiraceae Kützing, 1844
	Род <i>Melosira</i> C. Agardh, 1824
<i>M. lineata</i> (Dillwyn) C. Agardh, 1824	
<i>M. moniliformis</i> (O.F. Müller) C.A. Agardh, 1824 var. <i>moniliformis</i>	
<i>M. moniliformis</i> var. <i>subglobosa</i> (Grunow) Hustedt, 1927	
	Семейство Hyalodiscaceae
	Род <i>Hyalodiscus</i> Ehrenberg, 1845
<i>H. scoticus</i> (Kützing) Grunow, 1879	
	Порядок Aulacoseirales Crawford, 1990
	Семейство Aulacoseiraceae Crawford, 1990
	Род <i>Aulacoseira</i> Thwaites, 1848
<i>A. granulata</i> (Ehrenberg) Simonsen, 1979	
	Порядок Paraliales R.M. Crawford, 1988
	Семейство Paraliaceae R.M. Crawford, 1988
	Род <i>Paralia</i> Heiberg, 1863
<i>P. sulcata</i> (Ehrenberg) Cleve, 1873	
	Порядок Coscinodiscales Round et Crawford, 1990
	Семейство Coscinodiscaceae Kützing, 1844
	Род <i>Coscinodiscus</i> Ehrenberg, 1839
<i>C. oculus-iridis</i> (Ehrenberg) Ehrenberg, 1840	
<i>C. radiatus</i> Ehrenberg, 1840	
	Семейство Hemidiscaceae N.I. Hendeby, 1937
	Род <i>Azpeitia</i> M. Peragallo, 1912
<i>A. nodulifera</i> (A.W.F. Schmidt) G.A. Fryxell et P.A. Sims, 1986	
	Семейство Aulacodiscaceae (Schütt) Lemmermann, 1903
	Род <i>Aulacodiscus</i> C.G. Ehrenberg, 1844
<i>A. amoenus</i> Greville, 1864	
	Семейство Heliopeltaceae H.L. Smith, 1872
	Род <i>Actinoptychus</i> Ehrenberg, 1843
<i>A. senarius</i> Ehrenber (Ehrenberg), 1843	
	Порядок Arachnoidiscales Round, 1990
	Семейство Arachnoidiscaceae Round, 1990
	Род <i>Arachnoidiscus</i> H. Deane ex G. Shadbolt, 1852
<i>A. ehrenbergii</i> J.W. Bailey ex Ehrenberg, 1849	
	Порядок Triceratiales Round et Crawford, 1990
	Семейство Triceratiaceae (Schütt) Lemmermann, 1899
	Род <i>Odontella</i> C.A. Agardh, 1832
<i>O. aurita</i> (Lyngbye) C.A. Agardh, 1832	
<i>O. granulata</i> (Roper) R. Ross, 1986	
	Род <i>Auliscus</i> Ehrenberg, 1844
<i>A. sculptus</i> (W. Smith) Brightwell, 1860	



Продолж. табл. 7

- Семейство Plagiogrammaceae De Tony, 1890  
**Род *Plagiogramma* Greville, 1859**  
*Pl. staurophorum* (W. Gregory) Heiberg, 1863  
 Род ***Dimeregramma*** Ralfs in Pritchard, 1861  
*D. minor* (Gregory) Ralfs ex Pritchard, 1861  
 Порядок Biddulphiales Krieger, 1954  
 Семейство Biddulphiaceae Kutzing, 1844  
 Род ***Biddulphia*** S.F. Gray, 1821  
*B. arctica* f. *balaena* (Ehrenberg) E.H. Jørgensen, 1905  
*B. biddulphiana* (J.E. Smith) Boyer, 1900  
 Род ***Isthmia*** C. Agardh, 1832  
*I. nervosa* Kützing, 1844  
 Род ***Neohuttonia*** O. Kuntze, 1898  
*N. reichardtii* (Grunow) O. Kuntze, 1898  
 Порядок Hemiaulales Round et Crawford, 1990  
 Семейство Bellerocheaceae Crawford, 1990  
 Род ***Bellerochea*** Van Heurck, 1885  
*B. maleus* (Brightwell) Van Heurck, 1885  
 Порядок Anaulales Round et Crawford, 1990  
 Семейство Anaulaceae (Schütt) Lemmermann, 1899  
 Род ***Anaulus*** Ehrenberg, 1844  
*A. maritimus* V.A. Nikolaev, 1969  
*A. vallus* V.A. Nikolaev, 1969  
 Порядок Cymatosirales Round et R.M. Crawford, 1990  
 Семейство Cymatosiraceae Hasle, Stosch et Syvertsen, 1983  
 Род ***Extubocellulus*** Hasle, Stosch et Syvertsen, 1983  
*E. spinifer* (Hargreaves et Guillard) Hasle, Stosch et Syvertsen, 1983  
 Род ***Plagiogrammopsis*** Hasle, Stosch et Syvertsen, 1983  
*Pl. vanheurckii* (Grunow) Hasle, Stosch et Syvertsen, 1983  
**Класс Fragilariophyceae**  
 Порядок Fragilariales Silva, 1962  
 Семейство Fragilariaceae Greville, 1833  
 Род ***Fragilaria*** Lyngbye, 1819  
*Fr. capucina* Desmazières, 1825  
*Fr. crotonensis* Kitton, 1869  
*Fr. hyalina* (Kützing) Grunow ex Van Heurck, 1880  
*Fr. striatula* Lyngbye, 1819  
 Род ***Diatoma*** Bory de St-Vincent, 1824  
*D. tenuis* C. Agardh, 1812  
 Род ***Meridion*** C. Agardh, 1824  
*M. circulare* (Greville) C. Agardh, 1831  
 Род ***Synedra*** Ehrenberg, 1830  
*S. curvata* Proschkina-Lavrenko, 1951  
*S. toxoneides* Castracane 1880  
 Род ***Ctenophora*** (Grunow) D.M. Williams et Round, 1986  
*C. pulchella* (Ralfs ex Kützing) D.M. Williams et Round, 1986  
 Род ***Neosynedra*** D.M. Williams et Round, 1986  
*N. provincialis* (Grunow) D.M. Williams et Round, 1986  
 Род ***Tabularia*** (F.T. Kützing) D.M. Williams et Round, 1986  
*T. fasciculata* (C. Agardh) D.M. Williams et Round, 1986  
*T. parva* (Kützing) D.M. Williams et Round, 1990

Продолж. табл. 7

- T. tabulata* (Agardh) Snoeijs, 1992  
Род *Opephora* Petit, 1888
- O. marina* (Gregory) Petit, 1888  
Род *Falcula* M. Voigh, 1960
- F. media* Voigt var. *subsalina* Proschkina-Lavrenko, 1963  
Порядок Tabellariales Round, 1990  
Семейство Tabellariaceae Kützing, 1844  
Род *Tabellaria* Ehrenberg ex Kützing, 1844
- T. fenestrata* (Lyngbye) Kützing, 1844  
Род *Tetracyclus* Ralfs, 1843
- T. rupestris* (A. Braun) Grunow, 1881  
Порядок Licmophorales Round, 1990  
Семейство Licmophoraceae Kützing, 1844  
Род *Licmophora* C.A. Agardh, 1827
- L. abbreviata* C.A. Agardh, 1831
- L. communis* (Heiberg) Grunow, 1881
- L. dalmatica* (Kützing) Grunow, 1867
- L. flabellata* (Greville) C.A. Agardh, 1830
- L. juergensii* C. Agardh, 1831
- L. oedipus* (Kützing) Grunow, 1881  
Порядок Rhapsoneidales Round, 1990  
Семейство *Rhapsoneidaceae* Forti, 1912  
Род *Rhapsoneis* Ehrenber, 1844
- Rh. amphiceros* (Ehrenberg) Ehrenberg, 1844
- Rh. nitida* (Gregory) Grunow, 1867
- Rh. ovalis* O. Korotkevich, 1960  
Род *Delphineis* G.W. Andrews, 1977
- D. minutissima* (Hustedt) Simonsen, 1987
- D. surirella* (Ehrenberg) G.W. Andrews, 1981  
Порядок Ardissonales Round, 1990  
Семейство Ardissonaceae Round, 1990  
Род *Ardissona* De Notaris, 1870
- A. crystallina* (C. Agardh) Grunow in Cleve et Grunow, 1880  
Порядок Thalassionematales Round, 1990  
Семейство Thalassionemataceae Round, 1990  
Род *Thalassionema* Grunow ex Mereschkowsky, 1902
- Th. nitzschoides* (Grunow) Mereschkowsky, 1902  
Порядок Rhabdonematales Round et Crawford, 1990  
Семейство Rhabdonemataceae  
Род *Rhabdonema* Kützing, 1844
- Rh. adriaticum* Kützing, 1844
- Rh. arcuatum* (Lyngbye) Kützing, 1844
- Rh. minutum* Kützing, 1844  
Порядок Striatellales Round, 1990  
Семейство Striatellaceae Kützing, 1844  
Род *Striatella* C. Agardh, 1832
- St. delicatula* (Kützing) Grunow ex Van Heurck, 1885
- St. unipunctata* (Lyngbye) C.A. Agardh, 1832  
Род *Grammatophora* Ehrenberg, 1840
- Gr. marina* (Lyngbye) Kützing, 1844
- Gr. serpentina* (Ralfs) Ehrenberg, 1844

Продолж. табл. 7

**Класс Bacillariophyceae**

Порядок Eunotiales P.C. Silva, 1962

Семейство Eunotiaceae Kutzing, 1844

Род *Eunotia* Ehrenberg, 1837*E. arcus* Ehrenberg, 1837

Порядок Lyrellales D.G. Mann, 1990

Семейство Lyrellaceae D.G. Mann, 1990

Род *Lyrella* N.I. Karajeva, 1978*L. abrupta* (Gregory) D.G. Mann, 1990*L. clavata* (Gregory) D.G. Mann, 1990*L. hennedyi* (W. Smith) A.J. Stickle et D.G. Mann, 1990*L. impercepta* (Hustedt) Moreno, 1996*L. lyra* (Ehrenberg) N.I. Karajeva, 1978 var. *lyra**L. lyra* var. *subelliptica* (Cleve) L.I. Ryabushko, 1986*L. lyroides* (Hendey) D.G. Mann, 1990*L. spectabilis* (Gregory) D.G. Mann, 1990Род *Petronis* A.J. Stickle et D.G. Mann, 1990*P. granulata* (Bailey) D.G. Mann, 1990*P. marina* (Ralfs in Pritchard) D.G. Mann, 1990*P. monilifer* (Cleve) A.J. Stickle et D.G. Mann, 1990

Порядок Mastogloiales D.G. Mann, 1990

Семейство Mastogloiaceae Mereschkovsky, 1903

Род *Mastogloia* Thwaites ex Smith, 1856*M. lacustris* (Grunow) Grunow in van Heurck, 1880*M. pumila* (Cleve et Möller) Cleve, 1895*M. smithii* Thwaites ex W. Smith, 1856

Порядок Cymbellales D.G. Mann 1990

Семейство Cymbellaceae Greville

Род *Cymbellafalsa* Lange-Bertalot et Metzeltin, 2009*C. diluviana* (Krasske) Lange-Bertalot et Metzeltin, 2009

Семейство Rhoicospheniaceae Topachevskiy et Oksiyuk, 1960

Род *Rhoicosphenia* Grunow, 1860*Rh. marina* (W. Smith) M. Schmidt, 1889*Rh. pullus* M. Schmidt, 1899Род *Campylopyxis* L.K. Medlin, 1985*C. ampilopyxis garkeana* (Grunow) L.K. Medlin, 1985Род *Gomponemopsis* L.K. Medlin, 1986*G. pseudexigua* (Kützing) L.K. Medlin, 1986

Семейство Cymbellaceae Greville, 1833

Род *Encyonema* Kützing, 1834*E. prostratum* (Berkeley) Kützing, 1844*E. silsiacum* (Bleisch) D.G. Mann, 1990

Порядок Achnanthesales Silva, 1962

Семейство Achnanthesaceae Kutzing, 1844

Род *Achnanthes* Bory de Saint-Vincent, 1822*A. brevipes* C.A. Agardh, 1824 var. *brevipes**A. brevipes* var. *angustata* (Greville) Cleve, 1894*A. brevipes* var. *intermedia* (Kützing) Cleve, 1895*A. groenlandica* (Cleve) Grunow in Cleve et Grunow, 1880*A. inflata* (Kützing) Grunow, 1880*A. longipes* C.A. Agardh, 1824

Продолж. табл. 7

- A. parvula* Kützing, 1844  
*A. septata* A. Cleve-Euler, 1853  
 Семейство Cocconeidaceae Kützing, 1844  
 Род **Cocconeis** Ehrenberg, 1837
- C. costata* Gregory, 1855  
*C. disculus* (Schumann) Cleve, 1882  
*C. distans* W. Gregory, 1855  
*C. heteroidea* Hantzsch, 1863  
*C. pellucida* Hantzsch, 1863  
*C. pinnata* W. Gregory, 1859  
*C. placentula* Ehrenberg, 1838 var. *placentula*  
*C. placentula* var. *euglypta* (Ehrenberg) Grunow, 1884  
*C. placentula* var. *intermedia* (Héribaud-Joseph et M. Peragallo) Cleve, 1895  
*C. pseudomarginata* Gregory, 1857  
*C. scutellum* Ehrenberg, 1838 var. *scutellum*  
*C. scutellum* var. *japonica* (A.W.F. Schmidt) Skvortzov, 1929  
*C. scutellum* var. *ornata* Grunow, 1870  
*C. scutellum* var. *parva* Grunov ex V.H. 1880 – 1885  
*C. speciosa* Gregory, 1855  
*C. stauroneiformis* (Van Heurck) Okuno, 1957  
 Порядок Cocconeidales E.J. Cox, 2015  
 Семейство Cocconeidaceae Kützing, 1844  
 Род **Psammococconeis** Garcia, 2001
- Ps. discoloides* (Hustedt) Garcia, 2001  
 Семейство Achnanthidiaceae Kützing, 1844  
 Род **Planothidium** F.E. Round et L. Bukhtiyarova, 1996
- Pl. hauckianum* (Grunov) F.E. Round et L. Bukhtiyarova, 2008  
*Pl. hauckianum* var. *rhombicus* (Zabelina) L.I. Ryabushko comb. nov.  
 Порядок Naviculales Bessey, 1907 *sensu emend.*  
 Семейство Berkeleyaceae D.G. Mann, 1990  
 Род **Parlibellus** E.J. Cox, 1988
- P. delognei* (Van Heurck) E.J. Cox, 1988  
*P. delognei* var. *pararhombicus* (Proschk.-Lavr.) L.I. Ryabushko 2006  
*P. hamulifer* (Grunow) E.J. Cox, 1988  
*P. rhombicus* (Gregory) E.J. Cox, 1988  
 Род **Berkeleya** Greville, 1827
- B. obtusa* (Greville) Grunow, 1880  
*B. rutilans* (Trentepohl) Grunow, 1880  
*B. scopulorum* (Brébisson ex Kützing) E.J. Cox, 1979  
 Семейство Cosmionidaceae D.G. Mann, 1990  
 Род **Cosmioneis** D.G. Mann et A.J. Stickle, 1990
- C. pusilla* (W. Smith) D.G. Mann et A.J. Stickle, 1990  
 Семейство Amphipleuraceae Grunov, 1862  
 Род **Halamphora** Levkov, 2009
- H. coffeiformis* (C. Agardh) Levkov, 2009  
*H. costata* (W. Smith) Levkov, 2009  
*H. cuneata* (Cleve) Levkov, 2009  
*H. cymbifera* (Gregory) Levkov, 2009  
*H. granulata* (Gregory) Levkov, 2009  
*H. exigua* (Gregory) Levkov, 2009  
*H. terroris* (Ehrenberg) P. Wang, 2014



Продолж. табл. 7

- Семейство Sellaphoraceae Mereschkowsky, 1902  
 Род **Fallacia** A.J. Stickle et D.G. Mann, 1990  
*F. pygmaea* (Kützing) A.J. Stickle et D.G. Mann, 1990  
*F. subforcipata* (Hustedt) D.G. Mann, 1990  
 Семейство Pinnulariaceae D.G. Mann, 1990  
 Род **Pinnularia** Ehrenberg, 1843  
*P. abaujensis* var. *linearis* (Hustedt) R.M. Patrick, 1966  
*P. quadratarea* (A. Schmidt) Cleve, 1895  
 Род **Diatomella** Greville, 1855  
*D. salina* var. *septata* (Nikolaev) I.V. Makarova, 1968  
 Семейство Sellaphoraceae  
 Род **Sellaphora** Mereschowsky, 1902  
*S. perhibita* (Hustedt) H. Lange-Bertalot et M. Cantonati, 2010  
 Семейство Diploneidaceae  
 Род **Diploneis** Ehrenberg ex Cleve, 1894  
*D. bombus* (Ehrenberg) Cleve, 1894  
*D. chersonensis* (Grunov) Cleve, 1894  
*D. fusca* (Gregory) Cleve, 1894  
*D. interrupta* (Kützing) Cleve, 1894  
*D. lineata* (Donkin) Cleve, 1894  
*D. littoralis* (Donkin) Cleve, 1894  
*D. smithii* (Brébisson) Cleve, 1894 var. *smithii*  
*D. smithii* var. *rhombica* Mereschkowsky, 1902  
*D. splendida* (Gregory) Cleve, 1894  
*D. subcincta* (A. Schmidt) Cleve, 1894  
*D. suborbicularis* (Gregory) Cleve, 1894  
 Семейство Naviculaceae Kützing, 1844  
 Род **Navicula** Bory, 1822 emend. E.J. Cox, 1988  
*N. ammophila* var. *intermedia* Grunow, 1882  
*N. cancellata* Donkin, 1873 var. *cancellata*  
*N. cryptocephala* Kützing, 1844  
*N. directa* (W. Smith) Ralfs ex Pritchard, 1861  
*N. distans* (W. Smith) Ralfs ex Pritchard, 1861  
*N. dumontiae* Baardseth et Taasen, 1973  
*N. gastrum* (Ehrenberg) Kützing 1844  
*N. johanrossii* Giffen, 1966  
*N. menisculus* Schumann, 1867  
*N. palpebralis* Brébisson ex W. Smith, 1853  
*N. pennata* A. Schmidt, 1874  
*N. perrhombus* F. Hustedt ex Simonsen, 1962  
*N. ramosissima* (Agardh) Cleve, 1895  
*N. salinarum* Grunow, 1880  
*N. tripunctata* (O.F. Müller) Bory de Saint-Vincent, 1824  
*N. tripunctata* var. *schizonemoides* (Van Heurck) R.M. Patrick, 1959  
*N. ulvoides* (Ralfs) L.I. Ryabushko, 1986  
 Род **Trachyneis** P.T. Cleve, 1894  
*T. aspera* (Ehrenberg) Cleve, 1894  
 Род **Seminavis** D.G. Mann, 1990  
*S. ventricosa* (Gregory) M. Garcia-Baptista, 1993  
 Род **Haslea** Simonsen, 1974  
*H. ostrearia* (Gaillon) Simonsen, 1974

Продолж. табл. 7

- H. subagnita* (Proschk.-Lavrenko) I.V. Makarova et N.I. Karajeva, 1985  
Род **Caloneis** P.T. Cleve, 1894
- C. subsalina* (Donkin) Hendey, 1951  
*C. formosa* var. *densestriata* Proschk.-Lavrenko, 1963  
*C. liber* (W. Smith) Cleve, 1894  
*C. musca* var. *stauroneiformis* Zabelina  
Род **Fogedia** Witkow., Lange-Bert., Metzelt. et G. Bafana, 1997
- F. finmarchica* (Cleve et Grunow) Witkow., Metzelt. et Lange-Bert., 1997  
Семейство Pleurosigmataceae Mereschkowsky, 1903  
Род **Pleurosigma** W. Smith, 1852
- Pl. aestuarii* (Brébisson et Kützing) W. Smith, 1853  
*Pl. angulatum* (Queckett) W. Smith, 1853  
*Pl. clevei* Grunow, 1880  
*Pl. elongatum* W. Smith, 1852  
*Pl. formosum* W. Smith, 1852  
*Pl. inflatum* Shadbolt, 1853  
*Pl. intermedium* W. Smith, 1853  
*Pl. marinum* Donkin, 1858  
*Pl. normanii* Ralfs ex Pritchard, 1861  
*Pl. peragalii* var. *gracillior* Cleve, 1894  
*Pl. salinarum* (Grunow) Grunow 1880  
Род **Donkinia** Ralfs in Pritchard, 1861 emend. E.J. Cox, 1983
- D. carinata* (Donkin) Ralfs in Pritchard, 1861  
Род **Carinasigma** G. Reid, 2012
- C. rectum* (Donkin) G. Reid, 2012  
Род **Gyrosigma** Hassall, 1845
- G. balticum* (Ehrenberg) Rabenhorst, 1853  
*G. fasciola* (Ehrenberg) Griffith et Henfrey, 1856 var. *fasciola*  
*G. fasciola* var. *prolongatum* (W. Smith) P.T. Cleve, 1864  
*G. tenuissimum* (W. Smith) Griffith et Henfrey, 1856  
Семейство Plagiotropidaceae D.G. Mann, 1990  
Род **Plagiotropis** Pfitzer, 1871
- Pl. elegans* (W. Smith) Grunow ex Van Heurck, 1885  
*Pl. lepidoptera* (Gregory) Kuntze, 1898  
*Pl. maxima* var. *dubia* (Cleve et Grunow) L.I. Ryabushko, 1986  
Семейство Stauroneidaceae D.G. Mann, 1990  
Род **Stauroneis** C.G. Ehrenberg, 1843
- S. anceps* Ehrenberg, 1843  
Семейство Proschkiniaceae D.G. Mann, 1990  
Род **Proschkinia** N.I. Karajeva, 1978
- P. complanata* (Hustedt) L.I. Ryabushko, 1986  
*P. poretzkae* (Korotkevich) D.G. Mann, 1990  
Порядок Thalassiophysales  
Семейство Catenulaceae Mereschkowsky, 1902  
Род **Amphora** Ehrenberg ex Kützing, 1844
- A. angusta* W. Gregory, 1857  
*A. arcus* W. Gregory 1857  
*A. copulata* (Kützing) Schoeman et R.E.M. Archibald, 1986  
*A. crassa* Gregory, 1857  
*A. cruciata* E.V. Östrup, 1910  
*A. hyalina* Kützing, 1844

Продолж. табл. 7

- A. laevissima* Gregory, 1857  
*A. marina* W. Smith, 1857  
*A. ocellata* Donkin 1861  
*A. ovalis* (Kützing) Kützing, 1844  
*A. parvula* Proschkina-Lavrenko, 1963  
*A. perpusilla* (Grunow) Grunow, 1884  
*A. proteus* Gregory, 1857  
*A. spectabilis* Gregory, 1857  
 Род **Undatella** Paddock, P.A. Sims, 1980  
*U. anomala* (Proschkina-Lavrenko) L.I. Ryabushko nov. comb.  
*U. lineolata* (Ehrenberg) L.I. Ryabushko, 2006  
*U. quadrata* (Brébisson ex Kützing) T.B.B. Paddock, P.A. Sims, 1980  
 Семейство Thalassiophysaceae  
 Род **Thalassiophysa** Conger, 1954  
*Th. hyalina* (Greville) Paddock et P.A. Sims, 1981  
 Порядок Bacillariales Hendey, 1937  
 Семейство Bacillariaceae Ehrenberg, 1831  
 Род **Bacillaria** Gmelin, 1791  
*B. paxillifera* (O.F. Müller) T. Marsson, 1901  
 Род **Hantzschia** Grunow, 1877  
*H. marina* (Donkin) Grunow, 1880  
*H. spectabilis* (Ehrenberg) Hustedt  
 Род **Psammodictyon** D.G. Mann, 1990  
*P. constrictum* (W. Gregory) D.G. Mann, 1990  
*P. panduriforme* (W. Gregory) D.G. Mann, 1990 var. *panduriforme*  
*P. panduriforme* var. *delicatulum* (Grunow) M. Poulin, 1991  
*P. panduriforme* var. *minor* (Grunow) L.I. Ryabushko, 2006  
 Род **Tryblionella** W. Smith, 1853  
*T. acuminata* W. Smith, 1853  
*T. coarctata* (Grunow) D.G. Mann, 1990  
*T. gracilis* W. Smith, 1853  
*T. hungarica* (Grunow) J. Frenguelli, 1942  
*T. jelineckii* (Grunow) D.G. Mann, 1990  
*T. littoralis* (Grunow) D.G. Mann, 1990  
*T. marginulata* (Grunow) D.G. Mann, 1990  
 Род **Nitzschia** Hassal, 1845  
*N. acicularis* (Kützing) W. Smith, 1853  
*N. angularis* W. Smith, 1853  
*N. bilobata* W. Smith, 1853  
*N. distans* Gregory, 1857  
*N. gracilis* Hantzsch, 1860  
*N. hybrida* f. *hyalina* Proschkina-Lavrenko, 1963  
*N. laevissima* Grunow, 1880  
*N. lanceolata* W. Smith, 1853  
*N. longissima* (Brébisson) Grunow, 1862  
*N. lorenziana* var. *incerta* Grun., 1880  
*N. lorenziana* var. *subtilis* Grunow, 1880  
*N. macilenta* W. Gregory, 1859  
*N. rupestris* Proschkina-Lavrenko, 1963  
*N. scalpelliformis* Grunow, 1880  
*N. sigma* (Kützing) W. Smith, 1853 var. *sigma*

Продолж. табл. 7

- N. sigma* var. *intercedens* Grunow, 1878  
*N. sigmoidea* (Nitzsch) W. Smith, 1852  
*N. sigmatiformis* var. *subrecta* Proschkina-Lavrenko, 1963  
*N. spathulata* W. Smith, 1853  
*N. tenuirostris* Mereschkowsky, 1901  
*N. thermalis* var. *minor* Hilse, 1862  
*N. vermicularis* (Kützing) Hantzsch, 1860  
*N. vidovichii* (Grunow) Grunow  
 Род *Cylindrotheca* Rabenh., 1859 emend. Reim. et Lewin, 1964  
*C. closterium* (Ehrenberg) Reimann et Lewin, 1964  
 Род *Giffenia* F.E. Round et P.W. Basson, 1997  
*G. cocconeiformis* (Grunow) Round et Basson, 1997  
 Порядок Rhopalodiales D.G. Mann, 1990  
 Семейство Rhopalodiaceae (Karsten) Topachevs'kyj et Oksiyuk, 1960  
 Род *Rhopalodia* O.F. Müller, 1895  
*Rh. gibberula* (Ehrenberg) O.F. Müller, 1895  
*Rh. musculus* (Kützing) O.F. Müller, 1899  
 Порядок Surirellales D.G. Mann, 1990  
 Семейство Entomoneidaceae Reimer in Patrick et Reimer, 1975  
 Род *Entomoneis* Ehrenberg, 1845  
*E. alata* (Ehrenberg) Ehrenberg, 1845  
*E. gigantea* var. *decussata* (Grunow) Nizamuddin, 1982  
*E. paludosa* (W. Smith) Reimer, 1975  
 Семейство Surirellaceae Kützing, 1844  
 Род *Surirella* Turpin, 1828  
*S. fastuosa* (Ehrenberg) Kützing, 1843  
 Род *Campylodiscus* Ehrenberg ex Kützing, 1844  
*C. fastuosus* Ehrenberg, 1845

Вид *A. amoenus* впервые указан для морей СССР и Японского моря, обнаружен в эпилимне зал. Восток зимой, летом и осенью на глубине 0,5 м, а также найден в микронном верхнем слое современных донных осадков бух. Витязь зал. Посыта в августе и сентябре 1983 г. на глубине 5,0 и 27,0 м (Рябушко, 1986а).

Многие планктонные виды: *Basteriastrum delicatulum*, *Thalassiosira eccentrica*, *Th. nordenskioldii*, *Skeletonema costatum*, *Proboscia alata*, *Dactyliosolen mediterraneus*, *Coscinodiscus radiatus*, *C. curvatulus*, *Hemiaulus hauckii*, *Chaetoceros didymus*, споры *Ch. socialis* и другие, характерные для фитопланктона северо-западной части Японского моря, оседают на дно, поэтому периодически обнаружены на разных типах субстратов. Некоторые из них встречены в прижизненном состоянии в микронном слое осадков бух. Витязь осенью. Судя по данным Т. Ю. Орловой (1984), в это время года указанные виды являются обычными для фитопланктона этой бухты. Планктонный вид *Actinoptychus senarius* сем. Heliopeltaceae указан в зал. Восток (Коновалова, 1984), обнаружен в песчаных грунтах бух. Прибойной (Рябушко, 1984).

Как правило, после отмирания планктонных видов, либо в период взмучивания поверхностных донных осадков на мелководье морей, их можно встретить на поверхности донных организмов, макрофитов и донных осадков, либо на экспериментальных пластинах, экспонируемых в толще воды.



Поэтому большинство из типичных фитопланктонных видов, упомянутых в соответствующих разделах монографии, не включены в Синописис. Из сем. Triceratiaceae пор. Triceratiales 5 видов, принадлежащих к 4 родам: *Odontella*, *Auliscus*, *Plagiogramma* и *Dimeregramma*, а также 4 вида из сем. Biddulpiaceae порядка Biddulphiales: *Biddulphia arctica* f. *balaena*, *B. biddulphiana*, *Isthmia nervosa* и *Neohuttonia reichardtii* периодически встречаются в микрофитобентосе моря (табл. 7). Последний из них (см. табл. V, 1–8) впервые обнаружен в российских водах в августе 2010 г., отмечен в эпифитоне бурых водорослей *Sargassum pallidum* зал. Восток и *Coccophora langsdorfii* – зал. Посъета, а также в эпифитоне красной водоросли *Symphiocladia latiuscula*, произрастающей на рыхлых грунтах бух. Баклан (Бегун, 2012, 2013).

Бентопланктонный вид *Arachnoidiscus ehrenbergii* из порядка Arachnoidiscales сем. Arachnoidiscaceae (см. табл. I, 5, 6; LXXIII, 2) впервые обнаружен в 1923 г. в илах зал. Петра Великого (Забелина, 1953). Этот вид указан в эпифитоне и эпифитоне заливов Посъета и Восток (Николаев, 1976; Рябушко, 1986а), в том числе в обрастании красной водоросли анфельции (Чельшева, 1955; Каменский, 1972), перифитоне антропогенных субстратов в заливах Уссурийский, Амурский, Находка, Славянка, бухтах Бойсмана, Баклан, проливе Босфор Восточный, Тавричанском лимане и искусственной лагуне в черте г. Владивостока (Бегун, Рябушко, 2008а, б; Бегун и др., 2009а, Бегун, 2012; Бегун, Звягинцев, 2013).

Порядок Anaulales с единственным семейством Anaulaceae представлен двумя видами рода *Anaulus* – *A. maritimus* и *A. vallus*, впервые обнаруженными в обрастаниях макрофитов бух. Валентин (Николаев, 1969), бурой водоросли цистозире толстоногой из той же бухты и эпифитоне зал. Восток (Рябушко, 1986а). Планктонные виды рода *Bellerochea* – *B. malleus* и *B. spinifera* в настоящее время находятся в разных порядках и семействах. Первый вид из пор. Nemialiales сем. Bellegocheaceae обнаружен единожды в бентосе зал. Восток (Рябушко, 1986а). Второй вид – *Extubocellulus spinifer* – отнесён к другому роду пор. Суматосираles сем. Суматосираceae, впервые был описан из проб, собранных у берегов Тихого и Атлантического океанов (Hargraves, Guillard, 1974), а также обнаружен в микрофитобентосе зал. Восток и микрослое донных осадков бух. Витязь (Рябушко, 1986а). Экология очень мелкого вида *E. spinifer* (длина 0,5–13 мкм) изучена слабо. Подобные мелкоклеточные формы одни авторы относят к ультрапланктонным (Strickland, Parsons, 1965), другие – к нанопланктонным видам (Sieburth et al., 1978). Возможно, что из-за своих мелких размеров вид ранее не был указан в морях бывшего СССР.

К семействам Суматосираceae и Plagiogrammaceae принадлежат соответственно два вида *Plagiogrammopsis vanheurckii* и *Dimeregramma staurophorum*, встречающиеся на разных субстратах и глубинах в заливах Петра Великого и Уссурийском. Вид *D. staurophorum* впервые указан для бентоса Японского моря Б.В. Скворцовым (Skvortzow, 1932), а затем был найден в песках бух. Прибойной, летом и осенью на каменистых грунтах зал. Восток на глубине от 1,0 до 10,0 м (Рябушко, 1986а).

Бентопланктонные виды *Auliscus sculptus* (см. табл. I, 7–10; LXXIX, 1–4), *Odontella aurita* (см. табл. I, 11, 12; LXXIV, 1–8) и *O. granulata* (см. табл. LXXIV, 9, 10) принадлежат сем. Triceratiaceae. Вид *A. sculptus* отмечен летом в поверхностной плёнке ила зал. Посъета (Николаев, 1970а), песках бух. Прибойной зал. Восток на

глубине 3–5 м, кишечнике сердцевидного морского ежа *Echinocardium cordatum* и двусторчатого моллюска *Mercenaria stimpsoni* (Рябушко, 1984, 1986а, 1990б), перифитоне экспериментальных пластин из асбоцемента (Бегун и др., 2010а) и эпифитоне донной растительности Уссурийского залива (Бегун, 2012, 2013).

В результате детальных исследований ультраструктуры панциря *Biddulphia aurita* в электронном сканирующем микроскопе (СЭМ) вид переведен в род *Odontella* (Hoban et al., 1980). В микрофитобентосе исследованных акваторий, в том числе зал. Восток, *O. aurita* широко встречается круглогодично, достигая своего массового развития на разных типах субстратов зимой.

К классу *Fragilariophyceae* принадлежат бесшовные виды, ведущие в основном прикрепленный образ жизни на дне водоёмов, но чаще встречаются в толще воды. Среди них есть одиночноживущие и колониальные формы. В микрофитобентосе районов исследования обнаружено 37 видов и ввт, что составляет 14 % всех видов (табл. 7). Представители порядка *Fragilariales* сем. *Fragilariaceae* объединяют 15 видов, относящихся к 11 родам. Род *Fragilaria* представлен 4 видами и ввт, из них колониальный вид *Fr. striatula* встречается в планктоне моря, поэтому в массе был обнаружен в толще воды в перифитоне экспериментальных пластин (см. табл. VI, 3–5; VII, 1–4; LXXVI, 1–3, 5–7).

Вид *Tetracyclus rupestris* из сем. *Tabellariaceae* порядка *Tabellariales* обнаружен в бентосе зал. Посыета В.А. Николаевым (1970а), а также на поверхности илистого грунта зал. Восток (Рябушко, 1986а). Род *Synedra* Ehrenb. представлен двумя видами, впервые указанными для микрофитобентоса зал. Петра Великого: *S. curvata* найден летом на каменистых грунтах на глубинах 0,3–1,0 м в зал. Восток (Рябушко, 1986а), *S. toxoneides* обнаружен в бух. Золотой Рог в перифитоне экспериментальных пластин (Бегун, 2009а). Вид *Neosynedra provincialis* впервые найден в бух. Золотой Рог и Амурском заливе в перифитоне экспериментальных пластин (Бегун, Рябушко, 2008в; Бегун 2009а).

Представители родов *Tabularia* и *Licmophora* относятся к типичным обрастателям разнообразных донных субстратов в море, часто образуют массовые обрастания на макрофитах и прибрежных твёрдых субстратах. Это в основном колониальные виды диатомей *T. fasciculata* (см. табл. X, 4–12; LXXV, 4; XCVII, 6–10), *T. parva* (см. табл. X, 1–3) и *T. tabulata* (XI, 1–8; LXXV, 5–8), но иногда их отдельные клетки прикрепляются к слизистым тлам других колониальных видов диатомей рода *Berkeleya*.

В Японском море род *Licmophora* насчитывает 12 видов, зал. Петра Великого – 6, зал. Восток – 4 вида: *L. abbreviata*, *L. flabellata*, *L. dalmatica* и *L. juergensii*, два последних указаны в бух. Астафьева зал. Посыета на камнях осенью на глубине 0,5 м и в обрастании макрофитов (Николаев, 1970а).

Виды *Plagiogramma staurophorum* из сем. *Plagiogrammaceae* и *Delphineis surirella* из сем. *Rhaphoneidaceae* доминировали летом в биотопе песчаного грунта бух. Прибойной зал. Восток (Рябушко и др., 1981). Эпифитные виды *Grammatophora marina* и *G. serpentina* достаточно часто найдены в эпифитоне макрофитов, первый из них встречался в массе весной и осенью, другой вид отмечен в зал. Восток реже, чем *G. marina*. Род *Phabdoneta* представлен 3 видами – *Rh. adriaticum* (см. табл. LXXV, 11, 12), *Rh. arcuatum* (см. табл. XIX, 1–7; LXXV, 13–16; XC, 1–6; XCVI, 16) и *Rh. minutum*, отмеченными в эпифитоне зал. Восток и эпифитоне цистозеры толстоногой бух. Валентин.

Род *Striatella* представлен двумя видами: *S. unipunctata* (см. табл. XX, 1–6) указан на каменистых грунтах летом в зал. Восток и зимой зал. Посъета. Второй вид *S. delicatula* встречался реже в основном весной и осенью в эпифитоне бурой водоросли *Sassharina japonica* при культивировании в бух. Рифовая и в природных условиях её обитания зал. Восток. Бентопланктонные виды родов *Thalassionema nitzschioides* и *Opephora marina* в бентосе залива довольно редки.

К классу Bacillariophyceae принадлежат в основном шовные виды водорослей, составляя 75 % всех встреченных видов. В подавляющем большинстве это свободноживущие, способные к активному движению по субстрату, одиночные и колониальные формы. В связи с тем, что в микрофитобентосе морей представители этого класса занимают ведущую место, остановимся на краткой характеристике некоторых значимых видов бентосных диатомовых водорослей, обнаруженных в районах исследования.

Порядок Lyrellales, сем. Lyrellaceae представлены двумя новыми родами *Lyrella* N.I. Karajeva, 1978 и *Petroneis* Strickle et D.G. Mann 1990, виды которых принадлежали роду *Navicula*. *Lyrella* объединяет группу видов, имеющих чёткую морфологическую особенность – наличие гиалиновых боковых полей. В районах исследования нами выявлено 8 видов *Lyrella* и 3 вида *Petroneis* (табл. 7), которые являются типичными обитателями рыхлых грунтов, большинство из них обнаружено в илах и песках бух. Прибойной зал. Восток.

Из пор. Cymbellales сем. Rhoicospheniaceae включает 3 рода: *Rhoicosphenia* (2 вида), *Campyloporxis* и *Gomphonemopsis* (по 1 виду). Эпифитные виды *Rh. marina* и *Rh. pullus* встречались в основном на каменистых грунтах и водорослях-макрофитах, образуя массовые скопления.

Другим достаточно представительным является порядок Achnanthales с двумя семействами Achnanthaceae и Cocconeidaceae, включающими два рода *Achnanthes* (8 видов и ввт) и *Cocconeis* (16). Большинство представителей рода *Achnanthes* являются колониальными – это виды *A. brevipes* и его разновидности, а также *A. longipes*, *A. groenlandica*, *A. inflata* (редкий) (см. Синописис и Атлас). Род *Cocconeis* насчитывает до 20 видов, зарегистрированных в зал. Посъета (Николаев, 1970а), из них 9 видов отмечено в зал. Восток, остальные встречены в других акваториях северо-западной части Японского моря. К массовым видам можно отнести *C. costata*, *C. scutellum*, *C. placentula*, *C. speciosa* и др.

Одним из самых крупных, представленных большим количеством видов, является пор. Naviculales, насчитывающий 12 семейств, 22 рода и 81 вид и ввт (табл. 7). К разным его семействам принадлежат виды родов *Navicula* (17 видов и ввт), *Diploneis* и *Pleurosigma* (по 11 видов и ввт), *Halamphora* (7), *Parlibellus* и *Gyrosigma* (по 4 вида), *Berkeleya* и *Plagiotropis* (по 3 вида), которые повсеместно встречаются в зал. Петра Великого. Семейство Naviculaceae включает 6 родов, из них самым объёмным является *Navicula*, который в Японском море насчитывал более 40 видов, но в связи с его таксономической ревизией в Синописисе оставлено 17 видов и ввт. Из них наиболее встречаемыми в различных акваториях исследования являются виды *N. cancellata*, *N. directa*, *N. ramosissima*, *N. ammophila* var. *intermedia*. Мелкоразмерные виды навикулоидного типа (от 14 до 25 мкм длиной) часто трудно идентифицировать в световом микроскопе (СМ). Однако с помощью электронной микроскопии (СЭМ, ТЭМ) удалось установить принадлежность одного из них – *Navicula dumontiae* (см. табл. LXXXVII, 1–3).

Этот вид впервые обнаружен у берегов Норвегии как эпифит красной водоросли *Dumontia uncrassata* (Baardseth, Taasen, 1973), а затем впервые отмечен для морей России, встречен в зал. Восток на камнях и рыхлых грунтах на глубинах от 0,5 до 10,0 м (Рябушко, 1986а, б).

Виды *Trachynis aspera* (см. табл. XLVII, 1–10) и *Carinosigma rectum* (см. табл. LXII, 1–7) довольно часто встречаются на разных субстратах в море. Вид *Fogedia finmarchica* (см. табл. LXXXIII, 5), в прошлом принадлежавший роду *Navicula*, отмечен редко. Два вида из бывшего рода *Navicula* – *Haslea ostrearia* (см. табл. XLV, 1–9) и *H. subagnita* (см. табл. XLV, 10, 11; L, 1–7; LXXXVII, 4, 9–11) найдены на разных субстратах. Оба вида известны в Чёрном море (Прошкина-Лавренко, 1963б; Bodeanu, 1988-1989; Рябушко, 2006, 2013), однако первый из них отличается от второго тем, что его клетки имеют хлоропласты голубого цвета. Как отмечал ещё в 1908 г. С.А. Зернов, на устричниках близ Севастополя устрицы обрастали диатомовой водорослью *Navicula fusiformis*, ныне *H. ostrearia*, поэтому створки и мясо моллюска имели голубой оттенок.

В Японском море этот вид впервые обнаружен в бух. Рында в разные сезоны 2010 г. на экспериментальных пластинах, выполненных из стали и древесины. Другой вид *H. subagnita* впервые найден в зал. Восток зимой на каменистых грунтах на глубине 10,0 м, в эпифитоне *S. japonica* в бухтах Рудная Пристань, Витязь, Кит и в обрастании камней на глубине 1,0 м (Рябушко, 1984, 1986а), а также в заливах Амурский, Уссурийский, Восток (Бегун, Рябушко, 2008б, в; Бегун и др., 2009 и др.).

Семейство *Berkeleyaceae* включает два рода колониальных видов: *Parlibellus* (4 вида и ввт) и *Berkeleya* (3 вида), из них *B. rutilans*, обнаруженный на каменистых грунтах зал. Восток (Рябушко, 1986а, 2014), указан достаточно широко в литорали и сублиторали морей северных и умеренных широт (Короткевич, 1960; Прошкина-Лавренко, 1963б; Бондарчук, 1970; Николаев, 1970а; Караева, 1972; Рябушко, 1986, 2006; Гусяков и др., 1992; Рябушко, Бондаренко, 2011; Aleem, 1950; Сох, 1975а, б; Mizuno, 1977; и др.). Другой вид *B. obtusa* является малоизвестным в морях, описан из обрастаний макрофитов у берегов Японии (Mizuno, 1979), нами впервые обнаружен в бух. Кит зимой в обрастании *S. japonica* (Рябушко, 1986а). Вид *B. scopulorum* впервые найден в бухтах Рында и Баклан в эпифитоне бурой водоросли *Sargassum miyabei* и перифитоне экспериментальных пластин (Бегун и др., 2010; Бегун, 2012).

В настоящее время в результате проведенной таксономической ревизии рода *Amphora* многие виды были переведены в другой род *Halamphora* сем. Amphipleuraceae (Levkov, 2009). Чаще всего в районах исследования встречался вид *H. coffeiformis* (см. табл. XLII, 8–10; XCVIII, 1), которого относят к потенциально опасным, способным продуцировать домоевую кислоту и вызывать у человека амнезийное моллюсковое отравление (ASP) (Maranda et al., 1990). Вид *H. costata* (см. табл. XV, 6, 7; XCVII, 2) обнаружен зимой и летом в песках, эпифитоне зелёных и бурых водорослей, перифитоне экспериментальных пластин в заливах Петра Великого и Уссурийском (см. Синописис). Вид *H. cuneata* (см. табл. LXXXVI, 10, 11) впервые указан для моря, обнаружен летом в песках бух. Прибойной зал. Восток на глубине 5,0 м. *H. exigua* (см. табл. LXXXVI, 9) встречался чаще других видов, указан в зал. Посыета (Николаев, 1970а), бух. Прибойной зал. Восток осенью на илистых грунтах на глубине до 10,0 м (Рябушко, 1984, 1986а).



Сем. Pinnulariaceae представлено двумя родами – *Pinnularia* и *Diatomella* (табл. 7). Вид *P. quadratarea*, известный во многих морях северных и умеренных широт, в зал. Восток отмечен зимой на глубине 10,0 м, а *P. abaujensis* var. *linearis* указан осенью, возможно, занесен со стоками рек. Единственный представитель рода – вид *D. salina* var. *septata* (см. табл. ХСVI, 13, 14) впервые обнаружен в обрастании макрофитов бух. Валентин и на каменистых грунтах зал. Посьета (Николаев, 1966, 1976), а также в массе и часто в эпилитоне зал. Восток в различные сезоны года (Рябушко, 1986б).

Из сем. Diploneidaceae род *Diploneis* насчитывает около 20 видов, обнаруженных в зал. Петра Великого, нами отмечено 11 (табл. 7), из них 9 видов указано для зал. Посьета (Николаев, 1970а), 7 видов – зал. Восток, в т. ч. два вида являются новыми для районов исследования: *D. interrupta* и *D. bombus*. Наиболее распространённым в море является вид *D. smithii* (см. табл. XXXIX, 7–9; LXXXIII, 4).

Сем. Pleurosigmataceae включает 4 рода, из них наиболее представительными являются *Pleurosigma* (11 видов и ввт) и *Gyrosigma* (3 вида и разновидности). *P. elongatum* встречался на различных субстратах чаще других, а виды *Pl. aestuarii* и *P. intermedium*, ранее указанные в зал. Посьета (Николаев, 1970а), как и виды *Gyrosigma* были найдены нами в различных районах исследования. К сем. Plagiotropidaceae принадлежат 3 вида и одна разновидность, из них *Plagiotropis elegans* впервые обнаружен в российских водах Японского моря, отмечен в зал. Петра Великого, Амурском и Уссурийском заливах в перифитоне экспериментальных пластин (Бегун, Рябушко, 2008б).

Род *Proschkinia* N.I. Karajeva (Караева, 1975, 1978) представлен 2 видами, из них колониальный вид *P. complanata*, клетки которого расположены в слизистых тяжах, но иногда встречаются и одиночно вне колоний, обнаружен впервые в эпифитоне макроводоросли *S. japonica* в зал. Восток и бух. Кит (Рябушко, 1986а).

К пор. Thalassiophysales с двумя семействами Catenulaceae и Thalassiophysaceae принадлежат 3 рода: *Amphora* (14 видов и ввт), *Undatella* (3 вида) и *Thalassiophysa* (один вид). Некоторые из них наиболее часто встречаются в районах исследования – *A. parvula*, *A. marina*, *A. proteus* и др.

Пор. Bacillariales с одним семейством Bacillariaceae объединяет 7 родов: *Bacillaria*, *Cylindrotheca* и *Giffenia* по одному виду, *Hatzschia* (2 вида), *Psammodictyon* (4), *Tryblionella* (7), *Nitzschia* (23) (табл. 7). Из них Род *Nitzschia* – один из многочисленных, виды которого часто достигают массового развития. Как правило, это подвижные, одиночноживущие особи, но некоторые виды, например *N. rupestris* и *N. vidovichii*, встречаются на донных субстратах в трубчатых колониях.

Клетки бентопланктонного и колониального вида *Bacillaria paxillifera* отмены на разных субстратах в течение года. Наиболее часто в микрофитобентосе песчаных, каменистых и илистых грунтов бух. Прибойной отмечены в течение года *Tryblionella acuminata*, *T. jelineckii*, *T. coarctata*, *T. marginulata*, *Cylindrotheca closterium*, *Nitzschia distans*, *N. sigmatiformis* var. *subrecta*, *Udantella anomala*, *Psammodictyon panduriforme*. Порядок Surirellales представлен двумя семействами – Surirellaceae с единственным видом *Surirella fastuosa* и Entomoneidaceae, включающего 4 рода с 5 видами, которые отмечены в летние месяцы в небольших количествах в зал. Восток. В целом, нами обнаружено 146 видов и ввт – новых для микрофитобентоса российских вод Японского моря, из них классу Bacillariophyceae

принадлежит 82 % видов, Fragilariophyceae и Coscinodiscophyceae соответственно 9,5 и 8,5 %, 8 % составляли планктонные виды. Для более широкого представления о флоре Японского моря, кроме анализа таксономической структуры Bacillariophyta, нами проведен анализ экологической и фитогеографической характеристик бентосных диатомовых водорослей (табл. 8–10).

Эколого-флористическая характеристика диатомовых водорослей. Как отмечено во 2-й главе, гидрологические и гидрохимические условия районов исследования Японского моря весьма разнообразны. Это обусловлено муссонным климатом и влиянием течений разной термической природы – тёплого Цусимского и холодного Приморского. Абиотические факторы среды, такие как характер субстрата, солёность, температура воды, сезонность, биогенные элементы, глубина обитания, оказывают существенное влияние на численность и видовое разнообразие флоры диатомовых водорослей. Кроме того, для бентосных диатомовых водорослей важным элементом является тип субстрата, на котором они поселяются, а также глубина их обитания. Одним из наиболее важных экологических факторов среды, оказывающих влияние на систематический состав диатомовых и их пространственное расселение в морях Мирового океана, является солёность воды.

Следуя классификации солоноватых вод, принятой на Симпозиуме международного лимнологического объединения (1958), заливы и бухты северо-западной части Японского моря можно отнести к эвгалинным водоёмам (т.е. при солёности воды в пределах 30–40 ‰). Используя шкалу галобности Колбе-Хустедта (Kolbe, 1927; Hustedt, 1953), а также данные ряда авторов о встречаемости видов в различных диапазонах солёности в разных морях, обнаруженные виды диатомовых были разнесены по группам – эвгалобы (87 %) и олигогалобы (13 %).

Среди эвгалоных видов выделены полигалобные (59 %) – виды морского происхождения, мезогалобные (28 %), включающие виды солоноватоводные и солоноватоводно-морские, а также олигогалобные виды (13 %), включающие пресноводные (5 %) и индифферентные (пресноводно-солоноватоводные) формы диатомовых, составляющие 8 % (табл. 8, 9). По данным В.А. Николаева (1970), для зал. Посьета характерны полигалобные виды (62 %) и небольшой процент олигогалобных форм (10 %), т. е. здесь, как и в зал. Восток, преобладают морские формы. Многие из встреченных видов являются эвригалинными, широко распространенными в различных морях в диапазоне солёности воды 16–34 ‰. В кутовых частях заливов во время таяния льда и в период летних дождей, а также в местах впадения рек наблюдается временное опреснение поверхностного слоя воды, который быстро перемешивается с водами нормальной солёности (Степанов, 1976; Вышкварцев, 1984).

Все олигогалобные виды в основном указаны для заливов Посьета (Николаев, 1970а) и Восток (Рябушко, 2014), которые подвержены опреснению из-за впадающих в них рек. Из массовых видов можно отметить те, которые наиболее часто встречались в районах исследования: *Amphora cruciata*, *A. marina*, *A. ocellata*, *Achnanthes groenlandica*, *Cocconeis costata*, *C. distans*, *Delphineis surirella*, *Dimeregramma minor*, *Grammatophora marina*, *Gyrosigma fasciola*, *Licmophora abbreviata*, *Melosira moniliformis*, *Plagiogramma staurophorum*, *Rhoicosphenia marina*, *Rh. pullus*, *S. ventricosa*, *Synedra curvata*, *S. toxoneides*, *Trachyneis aspera*, виды родов *Plagiotropis*, *Pleurosigma* и др. (табл. 8).

**Табл. 8.** Эколого-фитогеографические элементы диатомовых водорослей микрофитобентоса Японского моря

ТАКСОН	ЭК	ФГ
1	2	3
<i>Achnanthes 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. groenlandica</i> (Cleve) Grunow, 1880	М	АБ
<i>A. inflata</i> (Kützing) Grunow, 1880	П	БТ нот
<i>A. longipes</i> C.A. Agardh, 1824	М	АБТ нот
<i>A. parvula</i> Kütz., 1844	С	АБ
<i>A. septata</i> A. Cleve, 1953	М	АБ
<i>Actinoptychus senarius</i> (Ehrenb.) Ehrenb., 1843	М	К
<i>Amphora angusta</i> Greg., 1857	М	АБТ нот
<i>A. arcus</i> W. Greg., 1857	М	АБ
<i>A. copulata</i> (Kütz.) Schoeman et R. Archibald, 1986	ПС	АБТ
<i>A. crassa</i> Greg., 1857	М	АБТ
<i>A. cruciata</i> Østrup, 1910	М	АБТ
<i>A. hyalina</i> Kütz., 1844	СМ	АБТ нот
<i>A. laevis</i> Greg., 1857	СМ	К
<i>A. marina</i> W. Smith, 1857	М	БТ
<i>A. ocellata</i> Donkin, 1861	М	БТ нот
<i>A. ovalis</i> (Kütz.) Kütz., 1844	ПС	АБТ нот
<i>A. parvula</i> Proschk.-Lavr., 1963	СМ	Б
<i>A. perpusilla</i> (Grunow) Grunow, 1884	ПС	Б
<i>A. proteus</i> Greg., 1857	МС	К
<i>A. spectabilis</i> Greg., 1857	М	БТ нот
<i>Anaulus maritimus</i> Nikolaev, 1969	М	Б
<i>Anaulus vallus</i> Nikolaev, 1969	М	Б
<i>Arachnoidiscus ehrenbergii</i> J.W. Bail. ex Ehrenb., 1849	М	АБ
<i>Ardissonia crystallina</i> (C.A. Agardh) Grunow, 1880	СМ	БТ
<i>Aulacodiscus amoenus</i> Grev., 1864	М	Б нот
<i>Aulacoseira granulata</i> (Ehrenb.) Simonsen, 1979	С	К
<i>Auliscus sculptus</i> (W. Sm.) Ralfs ex Pritch., 1861	М	БТ нот
<i>Azpeitia nodulifera</i> (A.W.F. Schm.) G.A. Fryxell et P.A. Sims, 1986	М	БТ нот
<i>Bacillaria paxillifera</i> (O.F. Müll.) T. Marsson, 1901	СМ	К
<i>Bellerocha maleus</i> (Brightw.) Van Heurck, 1885	М	БТ
<i>Berkeleya obtusa</i> (Grev.) Grunow, 1880	М	Б
<i>B. rutilans</i> (Trent.) Grunow, 1880	СМ	АБТ нот
<i>B. scopulorum</i> (Bréb. et Kütz.) E.J. Cox, 1982	СМ	АБТ
<i>Biddulphia arctica</i> f. <i>balaena</i> (Ehrenb.) E.H. Jörg., 1905	М	АБ
<i>Biddulphia biddulphiana</i> (J.E. Smith) Boyer, 1900	М	БТ нот
<i>Caloneis subsalina</i> (Donkin) Hendey, 1951	С	АБТ нот
<i>C. formosa</i> var. <i>densestriata</i> Proschk.-Lavr., 1963	СМ	Б
<i>C. liber</i> (W. Smith) Cleve, 1894	М	К
<i>C. musca</i> var. <i>stauroneiformis</i> Zabelina	М	Б
<i>Campylodiscus fastuosus</i> Ehrenb., 1845	М	АБТ нот
<i>Campylopyxis garkeana</i> (Grun.) L.K. Medlin, 1985	М	АБ

Продолж. табл. 8

1	2	3
<i>Carinasigma rectum</i> (Donk.) G. Reid, 2012	М	БТ нот
<i>Cocconeis costata</i> Greg., 1855	М	К
<i>C. disculus</i> (Schum.) Cleve, 1882	ПС	БТ нот
<i>C. distans</i> Greg., 1857	М	АБТ
<i>C. heteroidea</i> Hantzsch, 1863	М	БТ нот
<i>C. pellucida</i> Hantzsch, 1863	М	БТ нот
<i>C. pinnata</i> Greg., 1859	М	АБТ
<i>C. placentula</i> Ehrenb., 1838 var. <i>placentula</i>	С	К
<i>C. placentula</i> var. <i>euglypta</i> (Ehrenb.) Grun., 1884	С	АБТ
<i>C. placentula</i> var. <i>intermedia</i> (Hérib.-Joseph et M. Perag.) Cl., 1895	ПС	АБ
<i>C. pseudomarginata</i> Greg., 1857	М	АБТ нот
<i>C. scutellum</i> Ehrenb., 1838 var. <i>Scutellum</i>	СМ	К
<i>C. scutellum</i> var. <i>japonica</i> (A. Schmidt) Skvortzov, 1929	М	Б
<i>C. scutellum</i> var. <i>ornata</i> Grun., 1870	М	БТ
<i>C. scutellum</i> var. <i>parva</i> (Grun. ex V.H.) Cleve, 1895	СМ	БТ
<i>C. speciosa</i> Greg., 1855	М	БТ нот
<i>C. stauroneiformis</i> (V.H.) Okuno, 1957	М	АБ нот
<i>Coscinodiscus oculus-iridis</i> (Ehrenb.) Ehrenb., 1840	М	АБТ нот
<i>C. radiatus</i> Ehrenb., 1841	М	К
<i>Cosmioneis pusilla</i> (W. Smith) Mann et A.J. Stick., 1990	ПС	Б нот
<i>Ctenophora pulchella</i> (Ralfs ex Kütz.) Will. et Round, 1986	ПС	К
<i>Cyclotella choctawhatcheeana</i> Prasad, 1990	М	БТ нот
<i>Cylindrotheca closterium</i> (Ehrenb.) Reim. et Lewin, 1964	СМ	К
<i>Cymbella falsata diluviana</i> (Krasske) Lange-Bert. et Metzeltin, 2009	П	Б
<i>Delphineis minutissima</i> (Hustedt) Simonsen, 1987	М	БТ
<i>D. surirella</i> (Ehrenb.) G.W. Andrews, 1981	М	БТ нот
<i>Diatoma tenuis</i> C. Agardh, 1812	ПС	К
<i>Diatomella salina</i> var. <i>septata</i> (Nik.) I.V. Makar., 1968	СМ	Б
<i>Dimeregramma minor</i> (Greg.) Ralfs ex Pritch., 1861	М	АБТ нот
<i>Diploneis bombus</i> (Ehrenb.) Cleve, 1894	М	БТ
<i>D. chersonensis</i> (Grunow) Cleve, 1894	М	АБТ нот
<i>D. fusca</i> (Greg.) Cleve, 1894	М	АБ нот
<i>D. interrupta</i> (Kütz.) Cleve, 1894	С	АБ нот
<i>D. lineata</i> (Donk.) Cleve, 1894	М	БТ
<i>D. littoralis</i> (Donkin) Cleve, 1894	М	АБТ нот
<i>D. smithii</i> (Bréb.) Cleve, 1894	СМ	К
<i>D. smithii</i> var. <i>rhombica</i> Mereschkowsky, 1902	СМ	БТ нот
<i>D. splendida</i> (Greg.) Cleve, 1894	М	АБТ
<i>D. subcincta</i> (A. Schmidt) Cleve, 1894	М	АБ
<i>D. suborbicularis</i> (Greg.) Cleve, 1894	М	БТ нот
<i>Donkinia carinata</i> (Donk.) Ralfs in Pritch., 1861	М	БТ
<i>Encyonema prostratum</i> (Berk.) Kütz., 1844	ПС	АБТ
<i>E. silsiacum</i> (Bleisch) D.G. Mann, 1990	П	К
<i>Entomoneis alata</i> (Ehrenb.) Ehrenb., 1845	С	АБ нот
<i>E. gigantea</i> var. <i>decussata</i> (Grunow) Nizamuddin, 1982	М	Б
<i>E. paludosa</i> (W. Smith) Reimer, 1975	СМ	АБТ нот
<i>Eunotia arcus</i> Ehrenb., 1837	П	Б нот



Продолж. табл. 8

1	2	3
<i>Extubocellulus spinifer</i> (Hargr. et Guill.) Hasle, Stosch et Syvert., 1983	М	АБ
<i>Falcula media</i> var. <i>subsalina</i> Proschk.-Lavr., 1963	М	Б
<i>Fallacia pygmaea</i> (Kütz.) A.J. Stick. et D.G. Mann, 1990	С	БТ нот
<i>F. subforcipata</i> (Hust.) D.G. Mann, 1990	СМ	Б нот
<i>Fogedia finmarchica</i> (Cleve et Grunow) Witk., Metz. et Lange-Bert., 1997	М	Б
<i>Fragilaria capucina</i> Desm., 1825	ПС	АБТ нот
<i>F. crotonensis</i> (Edw.) Kitton, 1869	ПС	АБТ нот
<i>F. hyalina</i> (Kützing) Grunow ex Van Heurck, 1880	М	АБ
<i>F. striatula</i> Lyngb. 1819	М	К
<i>Giffenia cocconeiformis</i> F.E. Round et P.W. Basson, 1997	С	БТ нот
<i>Gomphonemopsis pseudexigua</i> (Simonsen) Medlin, 1986	М	АБТ нот
<i>Grammatophora marina</i> (Lyngb.) Kütz., 1844	М	К
<i>Gr. serpentina</i> (Ralfs) Ehrenb., 1844	М	АБТ нот
<i>Gyrosigma balticum</i> (Ehrenb.) Rabenhorst, 1853	СМ	АБТ нот
<i>G. fasciola</i> (Ehrenb.) Griff. et Henfr., 1856	М	К
<i>G. fasciola</i> var. <i>prolongatum</i> (W. Smith) P.T. Cleve, 1894	М	АБ
<i>G. tenuissimum</i> (W. Smith) Griff. et Henfr., 1856	СМ	БТ нот
<i>Halamphora coffeiformis</i> (C. Agardh) Levkov, 2009	СМ	АБТ
<i>H. costata</i> (W. Smith) Levkov, 2009	М	БТ
<i>H. cuneata</i> (Cleve) Levkov, 2009	М	БТ
<i>H. cymbifera</i> (Gregory) Levkov, 2009	М	БТ нот
<i>H. exigua</i> (Greg.) Levkov, 2009	СМ	АБТ
<i>H. granulata</i> (Greg.) Levkov, 2009	М	Б нот
<i>H. terroris</i> (Ehrenb.) P. Wang, 2014	М	АБ нот
<i>Hantzschia marina</i> (Donkin) Grunow, 1880	М	БТ нот
<i>H. spectabilis</i> (Ehrenb.) Hustedt	С	Б нот
<i>Haslea ostrearia</i> (Gaillon) Simonsen, 1974	М	БТ
<i>H. subagnita</i> (Proschk.-Lavr.) I.V. Makar. et N.I. Kar., 1985	СМ	Б
<i>Hyalodiscus scoticus</i> (Kütz.) Grunow ex V.H., 1880	СМ	К
<i>Isthmia nervosa</i> Kütz., 1844	М	АБТ нот
<i>Licmophora abbreviata</i> C.A. Agardh, 1831	М	АБ
<i>L. communis</i> (Heiberg) Grunow, 1881	М	АБ нот
<i>L. dalmatica</i> (Kütz.) Grunow, 1867	М	Б
<i>L. flabellata</i> C.A. Agardh, 1830	М	БТ нот
<i>L. juergensii</i> C.A. Agardh, 1831	М	БТ нот
<i>L. oedipus</i> (Kütz.) Grunow, 1881	М	АБ
<i>Lyrella abrupta</i> (Greg.) D.G. Mann, 1990	М	БТ
<i>L. clavata</i> (Greg.) D.G. Mann, 1990	М	БТ
<i>L. hennedyii</i> (W. Smith) A.J. Stick. et D.G. Mann, 1990	М	АБТ нот
<i>L. impercepta</i> (Hustedt) Moreno, 1996	М	БТ
<i>L. lyra</i> (Ehrenb.) N.I. Kar., 1978 var. <i>Lyra</i>	М	БТ нот
<i>L. lyra</i> var. <i>subelliptica</i> (Cleve) Ryabushko, 1986	М	АБТ
<i>L. lyroides</i> (Hendey) D.G. Mann, 1990	М	Б
<i>L. spectabilis</i> (Greg.) D.G. Mann, 1990	М	АБТ
<i>Mastogloia lacustris</i> (Grunow) Grunow in van Heurck, 1880	С	АБТ нот
<i>M. pumila</i> (Grunow in V.H.) Cleve, 1895	ПС	БТ
<i>M. smithii</i> Thwaites ex W. Smith, 1856	МС	Б

Продолж. табл. 8

1	2	3
<i>Melosira lineata</i> (Dillw.) C.A. Agardh, 1824	СМ	АБТ нот
<i>M. moniliformis</i> (O.F. Müll.) C.A. Agardh, 1824 var. <i>moniliformis</i>	М	АБТ нот
<i>M. moniliformis</i> var. <i>suboglosa</i> Grunow, 1878	СМ	АБ
<i>Meridion circulare</i> (Grev.) C.A. Agardh, 1831	П	АБТ
<i>Navicula ammophila</i> var. <i>intermedia</i> Grunow, 1822	СМ	АБ
<i>N. cancellata</i> Donkin, 1873 var. <i>Cancellata</i>	М	К
<i>N. cryptocephala</i> Kütz., 1844	ПС	К
<i>N. directa</i> (W. Sm.) Ralfs ex Pritch., 1861	М	К
<i>N. distans</i> (W. Sm.) Ralfs ex Pritch., 1861	М	АБТ
<i>N. dumontiae</i> Baardseth et Taasen, 1973	М	Б
<i>N. gastrum</i> (Ehrenberg) Kützing 1844	ПС	АБТ нот
<i>N. johanrossii</i> Giffen, 1966	М	БТ
<i>N. menisculus</i> Schum., 1867	ПС	АБТ
<i>N. palpebralis</i> Bréb.	М	АБТ нот
<i>N. pennata</i> A. Schmidt, 1874	М	БТ нот
<i>N. perrhombus</i> Hust. ex Simonsen, 1962	М	БТ
<i>N. ramosissima</i> (C. Agardh) Cleve, 1895	МС	АБТ
<i>N. salinarum</i> Grunow, 1880	С	АБ нот
<i>N. tripunctata</i> (O.F. Müll.) Bory, 1822	ПС	АБ
<i>N. tripunctata</i> var. <i>schizonemoides</i> (V. H.) R.M. Patrick, 1959	ПС	Б
<i>N. ulvoides</i> (Ralfs) L.I. Ryabushko, 1986	М	Б
<i>Neohuttonia reichardtii</i> (Grunow) O. Kuntze, 1898	М	БТ нот
<i>Neosynedra provincialis</i> (Grunow) Will. et Round, 1986	М	Б
<i>Nitzschia acicularis</i> (Kützing) W. Smith, 1853	МС	К
<i>N. angularis</i> W. Smith, 1853	М	К
<i>N. bilobata</i> W. Smith, 1853	М	БТ нот
<i>N. distans</i> Greg., 1857	МС	БТ нот
<i>N. gracilis</i> Hantzsch, 1860	ПС	АБТ нот
<i>N. hybrida</i> f. <i>hyalina</i> Proschk.-Lavr., 1963	СМ	Б
<i>N. laevissima</i> Grun., 1880	М	АБ
<i>N. lanceolata</i> W. Sm., 1853	С	БТ нот
<i>N. longissima</i> (Bréb.) Ralfs ex Pritch., 1861	СМ	К
<i>N. lorenziana</i> var. <i>incerta</i> Grun., 1880	МС	Б
<i>N. lorenziana</i> var. <i>subtilis</i> Grunow, 1880	С	АБ
<i>N. macilenta</i> Greg., 1859	М	Б нот
<i>N. rupestris</i> Proschk.-Lavr., 1963	СМ	Б
<i>N. scalpelliformis</i> Grunow, 1880	С	БТ нот
<i>N. sigma</i> (Kütz.) W. Smith, 1853 var. <i>sigma</i>	С	АБТ
<i>N. sigma</i> var. <i>intercedens</i> Grun., 1878	М	Б нот
<i>N. sigmoidea</i> (Nitzsch) W. Smith 1852	ПС	Б
<i>N. sigmatiformis</i> var. <i>subrecta</i> Proschk.-Lavr., 1963	СМ	Б
<i>N. spathulata</i> Bréb. in W. Smith, 1853	М	БТ
<i>N. tenuirostris</i> Mereschk., 1902	С	Б
<i>N. thermalis</i> var. <i>minor</i> Hilse, 1862	ПС	АБ
<i>N. vermicularis</i> (Kütz.) Hantzsch in Rabenh., 1860	С	БТ нот
<i>N. vidovichii</i> (Grunow) Peragallo, 1897-1908	М	Б
<i>Odontella aurita</i> (Lyngb.) C. Agardh, 1832	М	К

Продолж. табл. 8

1	2	3
<i>O. granulata</i> (Roper) R. Ross, 1986	М	БТ нот
<i>Opephora marina</i> (Greg.) Petit, 1888	М	АБТ
<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. hamulifer</i> (Grunow) E.J. Cox, 1988	С	Б
<i>P. rhombicus</i> (Greg.) E.J. Cox, 1988	МС	БТ
<i>Petroneis granulata</i> (Bailey) D.G. Mann, 1990	М	АБТ нот
<i>P. marina</i> (Ralfs ex Pritchard) D.G. Mann, 1990	М	Б нот
<i>P. monilifera</i> (Cleve) A.J. Stickle et D.G. Mann, 1990	М	БТ
<i>Pinnularia abaujensis</i> var. <i>linearis</i> (Hust.) R.M. Patrick, 1966	П	Б нот
<i>P. quadratarea</i> (A. Schmidt) Cleve, 1895	М	К
<i>Plagiogramma staurophorum</i> (Greg.) Heib., 1863	М	АБТ
<i>Plagiogrammopsis vanheurckii</i> (Grunow) Hasle, Stosch et Syvert., 1983	М	БТ нот
<i>Plagiotropis elegans</i> (W. Smith) Grun. ex V.H., 1885	М	Б
<i>P. lepidoptera</i> (Greg.) Kuntze, 1898	М	АБТ
<i>P. maxima</i> var. <i>dubia</i> (Cleve et Grun.) L.I. Ryab., 1986	М	АБ
<i>Planothidium hauckianum</i> (Grun.) Round et Bukht. in Bukhtiyarova, 2008 var. <i>hauckianum</i>	П	БТ нот
<i>Pl. hauckianum</i> var. <i>rhombicus</i> (Zabelina) L.I. Ryab. comb. nov.	М	Б
<i>Pleurosigma aestuarii</i> (Bréb. et Kütz.) W. Sm., 1853	М	АБ
<i>Pl. angulatum</i> (Quek.) W. Smith, 1852	М	К
<i>Pl. clevei</i> Grunow, 1880	М	АБ
<i>Pl. elongatum</i> W. Smith, 1852	МС	К
<i>Pl. formosum</i> W. Smith, 1852	М	АБТ нот
<i>Pl. inflatum</i> Shadbolt, 1853	М	БТ нот
<i>Pl. intermedium</i> W. Smith, 1853	М	АБТ нот
<i>Pl. marinum</i> Donkin, 1858	М	БТ нот
<i>Pl. normanii</i> Ralfs ex Pritch., 1861	М	К
<i>Pl. peragallii</i> var. <i>gracilior</i> Cleve, 1894	М	Б
<i>Pl. salinarum</i> (Grunow) Grunow, 1880		
<i>Proschkinia complanata</i> L.I. Ryab., 1986	М	БТ
<i>Pr. poretzkiae</i> (Korotkevich) D.G. Mann, 1990	М	АБ
<i>Psammococconeis disculoides</i> (Hustedt) Garcia, 2001	М	БТ
<i>Psammodyctyon 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>delicatulum</i> (Grunow) M. Poulin, 1991	М	АБ
<i>P. panduriforme</i> var. <i>minor</i> (Grunow) L.I. Ryab., 2006	М	Б
<i>Rhabdonema adriaticum</i> Kütz., 1844	М	БТ нот
<i>Rh. arcuatum</i> (Lyngb.) Kütz., 1844	М	К
<i>Rh. minutum</i> Kütz., 1844	М	К
<i>Rhaphoneis amphiceros</i> (Ehrenb.) Ehrenb., 1844	МС	АБТ
<i>Rh. nitida</i> (Greg.) Grunow, 1868	М	Б
<i>Rh. ovalis</i> O. Korotkevich, 1960	М	Б
<i>Rhoicosphenia marina</i> (W. Smith) M. Schmidt, 1889	М	АБ
<i>Rh. pullus</i> M. Schmidt, 1899	М	АБ
<i>Rhopalodia gibberula</i> (Ehrenb.) O.F. Müll., 1899	ПС	АБТ

Продолж. табл. 8

1	2	3
<i>Rh. musculus</i> (Kütz.) O.F. Müll., 1899	МС	АБТ нот
<i>Sellaphora perhibita</i> (Hust.) H. Lange-Bert. et M. Cantonati, 2010	П	Б
<i>Seminavis ventricosa</i> (Gregory) M. Garcia-Baptista, 1993	М	К
<i>Stauroneis anceps</i> Ehrenberg, 1843	ПС	АБТ
<i>St. gracilis</i> Heiden, 1928	М	БТ
<i>Striatella delicatula</i> (Kütz.) Grunow ex V.H., 1885	МС	АБ
<i>St. unipunctata</i> (Lyngb.) C.A. Agardh, 1832	М	БТ нот
<i>Surirella fastuosa</i> Ehrenb., 1840	МС	АБТ нот
<i>Synedra curvata</i> Proschk.-Lavr., 1951	М	Б
<i>S. toxoneides</i> Castracane, 1880	М	Б
<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngbye) Kützing, 1844	П	БТ нот
<i>Tabularia fasciculata</i> (Agardh) Will. et Round, 1986	СМ	К
<i>T. parva</i> (Kütz.) Will. et Round, 1990	С	АБ нот
<i>T. tabulata</i> (Agardh) Snoeijs, 1992	СМ	К
<i>Tetracyclus rupestris</i> (A. Braun) Grunow, 1881	П	Б
<i>Thalassionema nitzschioides</i> (Grunow) Mereschk., 1902	М	К
<i>Thalassiosphaera hyalina</i> (Grev.) Paddock et Sims, 1981	М	БТ
<i>Thalassiosira eccentrica</i> (Ehrenb. Cleve, 1904	М	К
<i>Trachyneis aspera</i> (Ehrenb.) Cleve, 1894	М	К
<i>Tryblionella acuminata</i> W. Smith, 1853	МС	АБ
<i>T. coarctata</i> (Grunow) D.G. Mann, 1990	МС	БТ
<i>T. gracilis</i> W. Smith, 1853	ПС	Б
<i>T. hungarica</i> (Grunow) D.G. Mann, 1990	С	К
<i>T. jelineckii</i> (Grunow) D.G. Mann, 1990	М	БТ
<i>T. littoralis</i> (Grunow) D.G. Mann, 1990	М	АБТ нот
<i>T. marginulata</i> (Grunow) D.G. Mann, 1990	М	АБТ нот
<i>Undatella anomala</i> (Proschk.-Lavr.) L.I. Ryab. nov. comb.	М	Б
<i>U. lineolata</i> (Ehrenb.) L.I. Ryab., 2006	МС	АБТ
<i>U. quadrata</i> (Bréb. ex Kütz.) T.B.B. Padd. et P.A. Sims, 1980	МС	Б

У словные обозначения: экологические формы (ЭК): М – морской, СМ – солоноватоводно-морской, С – солоноватоводный, П – пресноводный, ПС – пресноводно-солоноватоводный; фитогеографические элементы (ФГ): Б – бореальный, АБ – аркто-бореальный, БТ – бореально-тропический, АБТ – аркто-бореально-тропический, К – космополит.

Наряду с эвригалинными видами, отметим водоросли, не способные переносить резкую смену солёности, обитающие в узких её пределах (34–36 ‰) – это стеногалинные виды. К ним относится небольшое число диатомовых водорослей, отмеченных в Японском море – *Campylopyxis garkeana*, *Navicula johanrosii*, *Donkinia carinata*, *Arachnoidiscus ehrenbergii* и др., но указанных в зал. Восток гораздо реже, чем эвригалинные виды, что объясняется сильным распреснением прибрежных вод в период летних муссонных осадков и из-за увеличения стока рек. Мезогалобов в исследованных акваториях отмечено вдвое меньше, чем полигалобов (табл. 9).



**Табл. 9.** Отношение бентосных диатомовых водорослей Японского моря к солёности воды

Группы водорослей	Количество форм	%
Эвгалобы		
Полигалобы (морские виды)	154	59
Мезогалобы (солонатоводно-морские и солонатоводные)	73	28
	50	20
	22	8
Олигогалобы		
Галофилы (пресноводные)	12	5
Индифферентные (пресноводно-солонатоводные)	21	8
Всего:	260	100

К наиболее массовым из них относятся *Achnanthes brevipes* и его разновидности, *Amphora proteus*, *Bacillaria paxillifera*, *Cocconeis scutellum*, *Diatomella salina* var. *septata*, *Haslea subagnita*, *Hyalodiscus scoticus*, *Pleurosigma elongatum*, *Tryblionella gracilis* и др. К индифферентным видам принадлежат *Cocconeis disculus*, *Encyonema prostratum*, *Cosmioneis pusilla*, *Ctenophora pulchella*, *Stauroneis anceps*, которые встречаются редко. К галофильным формам и довольно редким можно отнести 3 % встреченных видов – *Achnanthes inflata*, *Encyonema ventricosum*, *Eunotia arcus*, *Tetracyclus rupestris*, *Meridion circulare*, *Tabellaria fenestrata*, *Planothidium hauckianum*, *Pl. hauckianum*, var. *rhombicus*.

В распределении диатомовых водорослей в море важное место принадлежит температурному режиму водоёма, который, в свою очередь, зависит от глубины. Исследования показали, что динамика изменения температуры воды в море оказывает влияние на сезонное распределение бентосных видов, особенно по глубинам. Показано влияние глубины и температуры воды на вертикальное распределение диатомовых водорослей перифитона экспериментальных пластин в Охотском море. В летне-осенний сезон на глубинах от 0 до 10,0 м при температуре воды 3,5–13,5°C наблюдалось увеличение количества видов (Кашина, 1975).

При изучении микрофитобентоса каменистых грунтов зал. Восток отмечено увеличение видового разнообразия диатомовых в летний сезон на больших глубинах, а также в перифитоне экспериментальных пластин и для других экотопов Японского и Чёрного морей (Рябушко, 1986а, 1994а, 2009, 2013).

Большинство эвритермных и космополитных видов, встречающихся круглогодично на разных типах субстратов при широком диапазоне изменения температуры и солёности воды в море, подвержено колебаниям численности в течение года, в том числе за счёт конвективного перемешивания вод. Среди них можно отметить некоторые массовые виды: *D. salina* var. *septata*, *N. cancellata*, *C. costata*, *A. proteus* и др. Встречаются холодноводные виды, хорошо переносящие перепады температуры воды, которые способны вегетировать зимой под кромкой льда – это *Navicula directa*, *N. distans*, *T. tabulata*, *E. paludosa*, *F. hyalina*, *O. aurita* и др. Эти же виды указаны как организмы, участвующие в "цветении" полярных льдов (Порецкий, 1939; Усачёв, 1946).

К теплолюбивым видам относятся водоросли, встречающиеся в летние месяцы, когда температура воды достигает 19–25°C. Некоторые авторы отмечали наличие тепловодных видов в фитопланктоне заливов и бухт северо-западной части Японского моря (Коновалова, 1984а, б; Орлова, 1984; Паутова, 1984), что объясняется проникновением тёплых циклонических вихрей Цусимского течения, которым зал. Восток подвержен в меньшей степени по сравнению с зал. Посьета. Тепловодные виды пенистых водорослей *Parlibellus hamulifer*, *Navicula johanrosii*, *Synedra curvata*, так же как и некоторые центрические диатомеи *Auliscus sculptus*, *Bacteriastrium delicatulum*, *Bellerochea malleus*, *Dactyliosolen mediterraneus*, встречаются в фитопланктоне и микрофитобентосе заливов Восток и Посьета. Присутствие планктонных видов в бентосе объясняется оседанием на дно водоёма отмершего фитопланктона, либо вымыванием из осадков покоящихся спор планктонных водорослей, как было отмечено для илистых грунтов Чёрного моря (Згуровская, 1978, 1979).

Сезонная смена видов в сообществе микрофитобентоса и их расселение на разных типах субстратов тесно связано как с температурой, так и освещённостью воды в море. Несмотря на важную роль света в жизнедеятельности автотрофных организмов, изучению распределения бентосных диатомовых в зависимости от освещённости в природных условиях уделено недостаточно внимания. Визуальные наблюдения позволяют условно разделить диатомовые водоросли по их отношению к свету на светолюбивые и тенелюбивые формы. К светолюбивым видам можно отнести многие водоросли верхнего яруса обитания, которые обильно покрывают поверхности макрофитов и каменистых грунтов. Эти виды поселяются на небольших глубинах и в хорошо освещённых местах.

К светолюбивым видам относятся виды родов *Licmophora*, *Tabularia*, *Rhoicosphenia*, *Gomphonemopsis*, создающие вертикальные колонии, прикреплённые к субстрату. К эпифитным тенелюбивым видам, образующим нижний, подстилающий слой на субстратах, особенно на поверхности макрофитов, принадлежат разнообразные виды, например, рода *Cocconeis*. Летом на отдельных камнях, особенно в присутствии растительного детрита, отмечено массовое развитие некоторых из них, образующих почти монокультуру. Так, в августе 1980 г. в зал. Восток из 10 обследованных камней с одного и того же места три камня были сплошь покрыты *Cocconeis scutellum* с примесью единичных особей других видов.

Тенелюбивые виды диатомовых водорослей характерны также и для рыхлых грунтов. Это в основном одиночные подвижные формы, способные мигрировать с поверхности грунта в толщину рыхлых грунтов. Многие из них встречаются среди ризоидов макрофитов и обитают на значительных глубинах. Хлоропласты у этих видов крупные и имеют более интенсивную окраску. К таким видам можно отнести виды зимнего комплекса: *Amphora cruciata*, *A. crassa*, *Achnanthes groenlandica*, которые встречаются в массе на глубине 5,0 и 10,0 м, а также типичные виды рыхлых грунтов родов *Diploneis*, *Lyrella*, *Dimeregramma*, *Delphineis*, *Rhaphoneis* и разные виды *Amphora*, колонии ленточного типа, принадлежащие *Plagiogramma staurophorum* и *Dimeregramma minor*.

В природных условиях у морских диатомовых водорослей, вероятно, существует взаимная связь с базифитом макрофитов, которая имеет у наземных растений (форофит) с их эпифитами. Как правило, это прикреплённые виды,

поселяющиеся на твёрдых субстратах и на макрофитах, к которым они прикрепляются с помощью слизистых подушечек, например, *Tabularia tabulata*, *Licmophora abbreviata*, *Achnanthes longipes*, *Rhoicosphenia marina*, *Gomphonemopsis pseudexigua* и прочие. Некоторые виды диатомей образуют на субстратах слизистые колонии разного типа, видимые иногда невооружённым глазом. Колонии трубчатого типа образуют *Parlibelus delognei*, *Nitzschia rupestris* и др., кустистые разветвлённые колонии – *Berkeleya rutilans* и *B. obtusa*.

При сравнении систематического состава диатомовых водорослей зал. Восток и верхнего микрослоя осадка на границе раздела вода-грунт бух. Витязь установлено, что существует общая закономерность в распределении диатомовых водорослей в зависимости от типа субстрата. На твёрдых грунтах преобладают диатомеи родов *Diatomella*, *Rhoicosphenia*, *Achnanthes*; на рыхлых грунтах (песок, ил) – виды родов *Diphoneis*, *Amphora*, *Lyrella*, *Delphineis*, *Rhaphoneis*, *Dimeregramma* и др. Иногда на рыхлых грунтах присутствуют эпифитные диатомеи, которые, как считала О.С. Короткевич (1960), отрываются от макрофитов и попадают на грунт. Многие исследователи полагали, что у диатомовых нет строгой приуроченности к определённому виду макрофита (Короткевич, 1960; Куваева, 1962; Бондарчук, 1970; Main, McIntire, 1974; Караева, 1975 и др.), так же как нет избирательности к определённому типу твёрдого субстрата, поскольку в эпифитоне, эпилитоне и перифитоне морей поселяются сходные виды диатомей (Рябушко, 1986а; 2013). Анализ видового состава диатомовых эпифитона разных видов макрофитов в Чёрном море при одновременном отборе проб показал, что однозначного ответа нет, поскольку у разных видов макрофитов при сходных условиях среды на их поверхностях могут быть разные доминирующие виды (Рябушко, 2013; Рябушко и др., 2013а).

Фитогеографическая характеристика флоры бентосных диатомовых водорослей тесно связана с экологической характеристикой видов. Экологические факторы: свет, температура, прозрачность и солёность воды, наличие биогенных элементов и др. могут изменяться в зависимости от климатических условий и быть неоднородными в водоёмах даже в пределах одной географической зоны. Виды и группы видов относятся по-разному к этим факторам, которые влияют на их развитие и распространение в одном пространстве, что даёт возможность микроводорослям занимать определённую экологическую нишу и иметь свой географический ареал (Макарова, 1974). Поэтому географический метод исследования существенно дополняет экологическую характеристику видов и внутривидовых таксонов диатомовых, даёт возможность сравнить их встречаемость в локальных местообитаниях и расселение в различных водоёмах Мирового океана.

При анализе фитогеографической характеристики видов бентосных диатомовых водорослей (табл. 10) нами использованы собственные и литературные данные, в которых имелись указания на их географическое распространение и встречаемость в Мировом океане (см. т. 2. Синописис).

Так, большинство диатомовых водорослей, обнаруженных в исследованных акваториях, принадлежит к бореальному комплексу (21 %) со значительным вкладом элементов тропической флоры (табл. 10). Эти виды обитают в литорали и сублиторали Чёрного, Каспийского, Баренцева, Балтийского и других морей умеренных широт.

**Табл. 10.** Фитогеографические элементы флоры диатомовых водорослей бентоса северо-западной части Японского моря

Элементы флоры	Количество видов	%
Бореальные	45	21
Бореально-нотальные	9	
Аркто-бореальные	29	14
Аркто-бореально-нотальные	8	
Бореально-тропические	28	26
Бореально-тропические-нотальные	40	
Аркто-бореально-тропические	26	23
Аркто-бореально-тропическо-нотальные	33	
Космополитические	42	16
Всего:	260	100

Аркто-бореальные виды составляют 14 %. К ним относятся *Entomoneis alata*, *E. paludosa*, *Rhoicosphenia marina*, *Rh. pullus*, *Gyrosigma fasciola*, *Berkeleya rutilans*, *Diploneis interrupta*, *Fragilaria hyalina* и др. виды, широко встречающиеся в морях арктических и умеренных широт (табл. 8). По ранним представлениям (Рябушко, 1986а), бореально-тропический комплекс диатомовых зал. Восток составлял всего 5 %. Однако последний анализ флоры залива показал, что по мере расширения изучения видов морей различных географических зон, у многих из них эта характеристика изменилась.

В связи с этим возросло количество видов БТ до 23 % (табл. 10). Это виды, редко встречающиеся в исследованных акваториях – *Diploneis bombus*, *D. lineata*, *D. suborbicularis*, *C. heteroidea*, *Ardissonea crystallina*, *Striatella unipunctata*, *Licmophora flabellata*, *Tryblionella jelineckii*, *Lyrella impercepta*, *L. lyra* и др. К этому комплексу относится вид *Navicula johanrossii*, отмеченный как массовый на каменистых грунтах зал. Посыета (Николаев, 1970а). Довольно редкий вид *Giffenia cocconeiformis*, встреченный лишь один раз единично в зал. Восток (см. табл. ХСV, 11), указан у берегов Кувейта, Китая, Кореи, Сингапура, Бразилии, Новой Зеландии и в Каспийском море (см. Синописис).

Аркто-бореально-тропические виды, включая нотальные, составляют 24 % (табл. 10). Раньше эти элементы флоры составляли всего 4 вида. Из них *Amphora cruciata* (см. табл. LXXXV, 1, 2), обнаруженная впервые в морях бывшего СССР (Рябушко, 1986а, б), а также в Средиземном море и у берегов Гренландии. Этот вид является одним из массовых в эпилимне зал. Восток, обитает преимущественно на глубинах до 10,0 м. Другой вид *Berkeleya scopulorum* впервые указан в российских водах Японского моря, обнаружен летом в бух. Рында в перифитоне экспериментальных пластин из оргстекла (Бегун и др., 2010; Бегун, Звягинцев, 2010), бух. Баклан в эпифитоне бурой водоросли *Sargassum miyabei* (Бегун, 2012). Вид *Navicula distans*, отмеченный в полярных льдах Арктики, встречается в морях умеренных широт довольно редко, что характерно и для других бентосных видов



диатомей: *Cocconeis distans*, *Pl. staurophorum*, *Melosira lineata*, *M. moniliformis*, представителей рода *Amphora* – *A. copulata*, *A. crassa*, *A. cruciata*, *A. hyalina*, *Grammatophora serpentina*, *Plagiotropis lepidoptera*, *Tryblionella marginulata*.

В Японском море космополиты составляют 16 % всех обнаруженных видов (табл. 10), в отличие, например, от Каспийского моря, в котором эти элементы занимают 50 % (Караева, 1979). Из них отметим массовые, которые встречаются во многих морях: *T. tabulata*, *T. fasciculata*, *C. costata*, *C. scutellum*, *Rhabdonema adriaticum*, *Rh. arcuatum*, *A. proteus*, *Gr. marina*, *D. smithii*, *Navicula directa*, *Trachyneis aspera*, *C. closterium*, *B. paxillifera*, *O. aurita*, *S. ventricosa* и др. Вид *Thalassionema nitzschioides*, обитающий в основном в планктоне, но иногда встречается на разных субстратах зал. Восток и в других районах исследования.

Следует отметить большое количество (91 таксон) нотальных видов диатомовых (табл. 10), которые входят во все типы ареалов южного полушария, что свидетельствует о достаточно хорошей приспособляемости этой группы водорослей к различным факторам среды обитания. Фитогеография диатомовых водорослей связана с такими природными факторами, как течения и циркуляция вод в морях Мирового океана.

Как отмечено ранее (см. гл. 2), эти факторы оказывают существенное влияние на проникновение тепловодной фауны и флоры в юго-западную часть заливов Петра Великого, Посъета и Восток, а также в заливы и бухты Приморья. Несмотря на сходные черты в развитии флоры и фауны зал. Петра Великого (Животные и растения ..., 1976), по данным диатомового анализа, в фитогеографической принадлежности бентосных диатомовых водорослей отмечены различия в соотношении количества тепловодных видов между заливами Посъета и Восток (Николаев, 1970а; Рябушко, 1986а).

В целом, для исследованных акваторий северо-западной части Японского моря большую долю флоры диатомовых занимают эвгалобные формы (87 %), а по фитогеографической принадлежности – бореально-тропические (69 видов и ввт) с высоким вкладом нотальных элементов флоры и видов-космополитов. Следовательно, диатомовые водоросли принадлежат к широкобореальному комплексу, что определяется физико-географическим положением исследованных акваторий. Эти данные также согласуются с тем положением, что Японское море входит в состав бореальной тихоокеанской области нижнебореальной подобласти (Кусакин, 1971) с высоким процентом тепловодных и нотальных фитогеографических групп.

Ниже остановимся на исследовании особенностей заселения диатомовыми водорослями разнообразных природных и экспериментальных антропогенных субстратов в разных акваториях зал. Петра Великого.

#### 4.1.1. Систематический состав диатомовых водорослей бентоса залива Восток

Первые исследования диатомовых водорослей микрофитобентоса зал. Восток, входящего в зал. Петра Великого, начаты в 1975 г. и продолжены на протяжении ряда лет (Чербаджи и др., 1980; Рябушко и др., 1981; Чербаджи, 1982; Рябушко, 1984, 1986а, 1990, 2014; Чербаджи, Бондарчук, 1985; Рябушко, Рябушко, 1991а, б; Бегун, 2009а; 2012, 2013). За этот период исследования диатомовых водорослей в северо-западной части Японского моря обнаружено 148 видов и ввт, из них впервые для морей СССР отмечено 6 видов, для Японского моря – 41 вид (Рябушко, 1986а, б). К сожалению, полученные данные по изучению таксономической структуры диатомовых водорослей бентоса залива Восток не были опубликованы в полном виде, кроме предварительного списка видов (Рябушко, 1984). Однако часть видов из этого списка вошла в таксономический каталог биоты зал. Петра Великого Японского моря (Адрианов, Кусакин, 1998).

В настоящее время с накоплением знаний в области изучения флористики бентосных диатомовых водорослей, их систематики, экологии и биогеографии, а также в связи с ревизией многих таксонов Bacillariophyta проведена инвентаризация бентосных диатомовых водорослей зал. Восток, включая заказник «Восток», в соответствии с последними номенклатурными изменениями (Рябушко, 2014). К настоящему времени список видов диатомовых водорослей бентоса зал. Восток дополнился новыми сведениями.

Ниже представлен систематический состав Bacillariophyta зал. Восток с указанием сезона года, типа субстрата, температуры воды и глубины встречаемости каждого вида (табл. 11). Чек-лист диатомовых водорослей залива включает 195 видов и ввт, представленных 3 классами, 31 порядком, 50 семействами, 80 родами. В класс Coscinodiscophyceae входят 12 порядков, 17 семейств, 23 рода, 25 видов и ввт; Fragilariophyceae – 8 порядков, 8 семейств, 15 родов, 27 видов и ввт; Bacillariophyceae – 11 порядков, 25 семейств, 42 родов, 143 видов и ввт.

Из аннотированного списка бентосных диатомовых водорослей зал. Восток видно, что они встречаются на разных типах грунтов и разнообразных видах макрофитов, в пищевых комках двустворчатых моллюсков *Mercenaria stimpsoni*, *Maetra sulcataria*, гастроподы *Acmaea pallida*, сердцевидного морского ежа *Echinocardium cordatum*, плоского морского ежа *Echinarachnius parma*, дальневосточного трепанга *Apostichopus japonicus* (Рябушко, 1986а, 1990б). Видовой состав диатомовых водорослей пищевых комков указанных гидробионтов близок к составу водорослей, найденных на соответствующих грунтах, на которых обитали моллюски и иглокожие (см. гл. 6).

Исследования диатомовых водорослей перифитона экспериментальных стеклянных пластин проводили в районе б/с «Восток» в июле 1981 г. на глубине 0,5 м при разной длительности их экспозиции: с 21 по 26 июля и с 23 по 30 июля. Обнаружено 20 видов диатомовых, среди которых отмечены в основном донные и бентопланктонные виды, включая и осевшие на субстрат планктонные формы. Видовой состав близок к видам каменистых грунтов залива (табл. 11).

**Табл. 11.** Систематический состав, встречаемость и эколого-фитогеографическая характеристика Bacillariophyta микрофитобентоса зал. Восток**Отдел BACILLARIOPHYTA****Класс Coscinodiscophyceae**

1. *Cyclotella choctawhatcheeana*; камни, редко; М; БТ.
2. *Melosira lineata*; макрофиты; МС; АБТ.
3. *M. moniliformis*; камни, макрофиты, 0,5–5 м; МС; АБТ.
4. *Hyalodiscus scoticus*; камни, макрофиты; М; К.
5. *Paralia sulcata*; камни, макрофиты; М; АБТ.
6. *Coscinodiscus oculus-iridis*; на разных субстратах; М; АБТ.
7. *C. radiatus*; бух. Прибойная, пески, лето, 5 м; М; К.
8. *Azpeitia nodulifera*; камни, макрофиты; М; БТ.
9. *Actinoptychus senarius*; камни, пески, макрофиты, лето, 0,5–10 м; бух. Прибойная, пески, кишечник плоского морского ежа *Echinarachnius parma*, 5 м; М; К.
10. *Arachnoidiscus ehrenbergii*; водоросли-макрофиты, лето, осень, 0,5 м; М; АБТ.
11. *Odontella aurita*; камни, макрофиты, круглогодично, но преимущественно зимой, иногда летом, 0,5–10 м; бух. Прибойная, пески, кишечник плоского морского ежа *E. parma* и дальневосточного трепанга *Apostichopus japonicus*, 5 м; М; К.
12. *O. granulata*; впервые найден в эпифитоне макрофитов; М; БТ.
13. *Auliscus sculptus*; бух. Прибойная, пески, кишечники плоского морского ежа *E. parma* и сердцевидного морской ежа *Echinocardium cordatum*, лето, 5 м; М; БТ.
14. *Plagiogramma staurophorum*; б/с «Восток», камни; бух. Прибойная, пески, пищевые комки двустворчатых моллюсков *Macra sulcataria* и *Mercenaria stimpsonii*, кишечник плоского морского ежа *E. parma*; 0,5–10 м; М; АБ.
15. *Dimeregramma minor*; бух. Прибойная, пески, лето, 5 м, б/с «Восток», камни, осень, 1,0–10 м; М; АБТ.
16. *Biddulphia arctica* f. *balaena*; на разных субстратах и макрофитах; М; АБ.
17. *B. biddulphiana*; камни; М; БТ.
18. *Isthmia nervosa*; водоросли-макрофиты, лето, осень; М; АБТ.
19. *Neohuttonia reichardtii*; зал. Восток, впервые найден в августе 2010 г., эпифитон бурой водоросли *Sargassum pallidum*; М; БТ.
20. *Bellerochea maleus*; бух. Прибойная, пески, лето, 5 м; М; БТ.
21. *Anaulus maritimus*; камни, зима, 10 м; М; Б.
22. *A. vallus*; камни, зима, 10 м; М; Б.
23. *Extubocellulus spinifer*; камни, зима, лето, осень, 0,5 м; М; АБ нот.
24. *Plagiogrammopsis vanheurckii*; бух. Прибойная, пески, лето, 5 м; М; Б.
25. *Bacteriastrum delicatulum*; камни, пески, кишечники *M. stimpsonii* и *M. sulcataria*, морских ежей *E. parma* и *E. cordatum*; трепанга *A. japonicus*, август, 0,5–5 м; М; БТ.

**Класс Fragilariophyceae**

26. *Fragilaria hyalina*; камни, 0,5 м; М; АБ.
  27. *Fr. striatula*; на макрофитах; М; К.
  28. *Synedra curvata*; камни, лето, 0,3–1,0 м; М; Б.
  29. *Ctenophora pulchella*; бух. Прибойная, пески, лето, 3–5 м; ПС; К.
  30. *Tabularia fasciculata*; бух. Прибойная, ил, лето, 3–5 м; МС; К.
  31. *T. parva*; на макрофитах; С; АБ.
  32. *T. tabulata*; камни, 0,5–10 м, круглогодично; МС; К.
  33. *Opephora marina*; камни, пески, зима, осень, 0,5–10 м; М; АБТ.
- Продолж. табл. 11
34. *Tabellaria fenestrata*; на макрофитах (Бегун, 2012); П; БТ.
  35. *Tetracyclus rupestris*; бухты Прибойная и Тихая Заводь, камни, ил, осень, 10 м; П; Б.

Продолж. табл. 11

36. *Licmophora abbreviata*; бух. Прибойная и б/с «Восток» на различных грунтах и глубинах; М; АБТ.  
 37. *L. dalmatica*; различные типы грунта, круглогодично; М; Б.  
 38. *L. flabellata*; макрофиты; М; БТ.  
 39. *L. juergensii*; камни, осень, 0,5 м; М; БТ.  
 40. *Rhaphoneis amphicerus*; бух. Прибойная, пески, лето, 5 м; в фекалиях сердцевидного морского ежа; МС; БТ.  
 41. *Rh. nitida*; бух. Прибойная, пески, лето, 5 м; М; Б.  
 42. *Rh. ovalis*; бух. Прибойная, пески, лето, 4–5 м; М; АБ.  
 43. *Delphineis surirella*; б/с «Восток», камни, зима, лето, осень, 5–10 м; бух. Прибойная, пески, кишечники плоского морского ежа *E. parma* и сердцевидного морского ежа *E. cordatum*, лето, 5 м; МС; БТ.  
 44. *Ardissonea crystallina*; на макрофитах; МС; БТ.  
 45. *Thalassionema nitzschioides*; камни, 10 м; М; К.  
 46. *Rhabdonema adriaticum*; камни, пески, зимой при  $t = -1,5^{\circ}\text{C}$ , осень; М; БТ.  
 47. *Rh. arcuatum*; камни, пески, зимой при  $t = -1,5^{\circ}\text{C}$ , осень; М; К.  
 48. *Rh. minutum*; бух. Прибойная, пески, июль 1979 г., 5 м; М; К.  
 49. *Striatella delicatula*; камни, лето; 0,5 м; МС; АБ.  
 50. *St. unipunctata*; камни, зима, лето, 0,5 м; М; БТ.  
 51. *Grammatophora marina*; б/с «Восток», разные субстраты, кругло-годуично, 0,2–10 м; в кишечнике трепанга *A. japonicus*; бух. Прибойная, пески, М; К.  
 52. *Gr. serpentina*; камни, 0,5 м, редко; М; АБТ.

#### Класс Bacillariophyceae

53. *Eunotia arcus*; макрофиты; П; Б.  
 54. *Lyrella abrupta*; бух. Прибойная, пески, лето, осень, 5,0–10 м; М; БТ.  
 55. *L. clavata*; макрофиты; М; БТ.  
 56. *L. impercepta*; бух. Прибойная, пески, осень,  $t = 5^{\circ}\text{C}$ , 10 м; М; БТ.  
 57. *L. lyra* var. *lyra*; бух. Прибойная, пески, пищевые комки двустворчатых моллюсков *M. sulcataria* и *M. stimpsonii*, лето, 5 м; М; БТ.  
 58. *L. lyra* var. *subelliptica*; бух. Прибойная, пески, осень, 5,0–10 м; М; АБТ.  
 59. *L. lyroides*; бух. Прибойная, пески, весна, лето, осень, 1,5–10 м; М; Б.  
 60. *L. spectabilis*; бух. Прибойная, пески, эпифитон *S. pallidum*, 5,0 м; М; АБТ.  
 61. *Petronis granulata*; бух. Прибойная, пески, лето, 5 м; М; АБТ.  
 62. *P. marina*; бух. Прибойная, пески, лето, 5 м; МС; Б.  
 63. *P. monilifera*; макрофиты; М; БТ.  
 64. *Mastogloia lacustris*; бух. Тихая Заводь, ил, осень,  $t = 5,2^{\circ}\text{C}$ , 10 м; МС; Б.  
 65. *M. pumila*; камни, ил, лето, 0,5–10 м; МС; БТ.  
 66. *M. smithii*; бух. Тихая Заводь, ил, осень,  $t = 5,2^{\circ}\text{C}$ , 10 м; б/с «Восток», камни, 5 м; М; АБ.  
 67. *Rhoicosphenia marina*; камни, пески, 0,5–10 м; М; АБ.  
 68. *Rh. pullus*; камни, пески, 5–10,0 м; М; АБ.  
 69. *Gomponemopsis pseudexigua*, 1986; на макрофитах; М; АБТ.  
 70. *Encyonema prostratum*; бух. Прибойная, пески, лето, 5,0 м; ПС; АБТ.  
 71. *Achnanthes brevipes*; камни, лето, 0,5–1,0 м; МС; К.  
 72. *A. brevipes* var. *intermedia*; камни; МС; К.  
 73. *A. groenlandica*; камни, осень, зима, 0,5–10,0 м; М; АБТ.  
 74. *A. inflata*; бух. Прибойная, камни, 5,0; П; БТ.  
 75. *A. longipes*; камни, макрофиты, лето, 0,5–1,0 м; М; АБТ.  
 76. *A. parvula*; камни, зима, 10 м; С; АБ.  
 77. *A. septata*; камни, зимой и летом, 0,5–1,0 м; М; АБ.  
 78. *Cocconeis costata*; камни, зима, лето, 0,3–10,0; М; К.  
 79. *C. disculus*; камни, зима, 10,0; ПС; БТ.



Продолж. табл. 11

80. *C. distans*; пески, камни, круглогодично, 5,0–10,0 м; М; АБТ.
81. *C. heteroidea*; камни, пески, лето, 0,5–3,0 м; М; БТ.
82. *C. pellucida*; все типы грунта, круглогодично, 0,5–5,0 м; М; БТ.
83. *C. pinnata*; камни, лето, 0,5 м; М; АБТ.
84. *C. scutellum* var. *scutellum*; все типы грунта, макрофиты, разные глубины; МС; К.
85. *C. scutellum* var. *ornata*; камни, 0,5 м; М; Б.
86. *C. scutellum* var. *parva*; камни, лето; МС; Б.
87. *C. speciosa*; камни, пески, лето, 5,0–10,0 м; БТ.
88. *C. stauroneiformis*; камни, лето, осень, 0,5 м; М; АБ.
89. *Psammococconeis disculoides*; б/с «Восток», рыхлый грунт, лето, 2 м; М; БТ.
90. *Planothidium hauckianum*; илы зал. Петра Великого; ПС; АБТ.
91. *Pl. hauckianum* var. *rhombicus*; камни, пески, зима, лето, 5,0–10,0 м; М; Б.
92. *Parlibellus delognei*; камни, макрофиты, зима, весна, 0,5–10,0 м; М; АБТ.
93. *P. delognei* var. *pararhombicus*; камни, пески, зима, весна, 3,0–10,0 м; МС; Б.
94. *P. hamulifer*; камни, 10 м; М; БТ.
95. *P. rhombicus*; разные субстраты; М; АБТ.
96. *Berkeleya rutilans*; камни, 0,5 м; МС; АБ.
97. *Cosmioneis pusilla*; камни, пески, лето, осень, 0,5–5,0 м; ПС; Б.
98. *Halamphora coffeiformis*; камни, пески, лето; М; АБТ.
99. *H. costata*; бух. Прибойная, пески, лето, 5,0 м; М; Б.
100. *H. cuneata*; бух. Прибойная, пески, лето, 5,0 м; М; Б.
101. *H. exigua*; бух. Прибойная, ил, осень,  $t = 5,2^{\circ}\text{C}$ , 10 м; МС; АБТ.
102. *H. granulata*; б/с «Восток» камни, лето; М; Б.
103. *H. terroris*; камни, пески, илы, лето, зима, 3,0–5,0 м; М; АБТ.
104. *Fallacia pugmaea*; бух. Прибойная, пески, лето, 5,0 м; С; БТ.
105. *F. subforcipata*; бух. Прибойная, пески, пищевые комки *M. sulcataria* и *M. stimpsonii*, лето, 5,0 м; б/с «Восток», камни, зима, 10,0 м; МС; Б.
106. *Pinnularia abaujensis* var. *linearis*; бух. Прибойная, пески, осень,  $t = 5^{\circ}\text{C}$ , 10 м; П; Б.
107. *P. quadratarea*; камни, зима, 10,0 м; М; К.
108. *Diatomella salina* var. *septata*; Зал. Восток, камни, часто, круглогодично, кишечник трепанга *A. japonicus*, лето, 0,5–10,0 м; МС; Б.
109. *Sellaphora perhibita*; бух. Прибойная, пески, осень,  $t = 5^{\circ}\text{C}$ , 10,0 м; П; Б.
110. *Diploneis bombus*; пески, илы, лето, 0,5–10,0 м; М; БТ.
111. *D. chersonensis*; разные субстраты; М; АБТ.
112. *D. fusca*; бух. Прибойная, пески, осень,  $t = 5,2^{\circ}\text{C}$ ; М; АБ.
113. *D. interrupta*; камни, лето, 0,5 м; С; АБТ.
114. *D. lineata*; пески, осень, 5,0–10,0 м; М; БТ.
115. *D. littoralis*; бух. Прибойная, пески, апрель, 1,5 м; М; АБТ.
116. *D. smithii*; камни, пески, круглогодично, 3,0–10,0 м; МС; К.
117. *D. subcincta*; камни, пески, зима, лето, 3,0–10,0 м; М; АБ.
118. *D. suborbicularis*; бух. Прибойная, илы, пески, осень при температуре воды  $5,2^{\circ}\text{C}$ , лето, 5,0–10,0 м; М; БТ.
119. *Navicula ammophila* var. *intermedia*; камни, пески, 0,5–10,0 м; МС; АБ.
120. *N. cancellata*; камни, зима, лето, осень, 0,5 м; М; К.
121. *N. cryptocephala*; разные субстраты; ПС; АБТ.
122. *N. directa*; повсеместно, разные субстраты, круглогодично, 2,0–10,0 м; МС; К.
123. *N. distans*; камни, пески, лето; МС; АБТ.
124. *N. dumontiae*; камни, зима, весна, 0,5–10,0 м, эпифитон красной водоросли *Gracillaria verrucosa*, май, 1,5–2,0 м; М; Б.
125. *N. gastrum*; песок, лето, 0,5 м; ПС; АБТ.
126. *N. johanrossii*; камни, 1 м; М; БТ.

Продолж. табл. 11

127. *N. menisculus*; камни, 5 м; ПС; АБТ.
128. *N. palpebralis*; камни, лето, 0,5 м; М; АБТ.
129. *N. pennata*; бух. Тихая Заводь, ил, осень, 10,0 м; М; БТ.
130. *N. perrhombus*; камни, пески, зима, лето, 5,0–10,0 м; МС; БТ.
131. *N. ramosissima*; камни, лето, 5,0 м; МС; АБТ.
132. *N. salinarum*; камни, зима, 0,5 м; С; АБТ.
133. *N. tripunctata*; камни, зима, лето, 5,0–10,0 м; ПС; АБ.
134. *N. tripunctata* var. *schizonemoides*, 1959; камни, зима, лето, 5,0–10,0 м; ПС; Б.
135. *N. ulvoides*; камни, август, 1,0 м; М; Б.
136. *Trachyneis aspera*; камни, пески, лето, часто, 0,3–10,0 м; кишечник дальневосточного трепанга *A. japonicus*; М; К.
137. *Seminavis ventricosa*; камни, зима, лето, до 10,0 м; М; К.
138. *Haslea subagnita*; камни, зима, 10,0 м; С; Б.
139. *Caloneis formosa* var. *densestriata*; макрофиты; МС; Б.
140. *C. liber*; разные типы субстратов; М; К.
141. *C. musca* var. *stauroneiformis*; песок, лето, 3,0 м; М; Б.
142. *Fogedia finmarchica*; бух. Прибойная, пески, лето, 5,0 м; б/с «Восток», камни, зима, 5,0–10,0 м; М; Б.
143. *Pleurosigma aestuarii*; камни, пески, водоросли-макрофиты, 0,5–10,0 м; М; АБ.
144. *Pl. elongatum*; камни, пески, илы, макрофиты, М; К.
145. *Pl. inflatum*; бух. Прибойная, пески, лето, фекалии морского ежа *E. cordatum*, 5 м; М; БТ.
146. *Pl. intermedium*; камни, зима, 10,0 м; М; АБТ.
147. *Pl. marinum*; перифитон эксперимент. пластин, макрофиты; М; БТ.
148. *Pl. normanii*; бух. Прибойная, пески, лето, 5,0 м; М; К.
149. *Donkinia carinata*; бух. Прибойная, пески, 5,0 м; М; Б.
150. *Gyrosigma fasciola*; макрофиты; М; АБ.
151. *G. tenuissimum*; перифитон экспериментальных пластин, макрофиты; МС; БТ.
152. *Plagiotropis lepidoptera*; бух. Прибойная, пески, лето, 5,0 м; М; АБТ.
153. *Pl. maxima* var. *dubia*; бух. Прибойная, пески, лето, 5,0 м; М; АБ.
154. *Stauroneis anceps*; камни, зима, 10,0 м; ПС; АБТ.
155. *Amphora arcus*; бух. Прибойная, камни, пески, лето, 10 м,  $t = 18-19,6^{\circ}\text{C}$ ; М; АБ.
156. *A. copulata*; камни, пески, илы, лето, осень, 5,0–10,0 м; ПС; АБТ.
157. *A. crassa*; камни, зима, 5,0 м; М; АБТ.
158. *A. cruciata*; камни, обилен зимой, 0,5–10,0 м; М; АБТ.
159. *A. hyalina*; камни, зима, 0,5 м; МС; АБТ.
160. *A. laevisima*; камни, лето, 0,5 м; МС; К.
161. *A. marina*; бух. Прибойная, пески, кишечник морского ежа *E. parma*; б/с «Восток», камни, 5,0 м; М; Б.
162. *A. ovalis*; камни, пески, лето, осень, 5,0–10,0 м; ПС; АБТ.
163. *A. parvula*; камни, круглогодично, 5,0–10,0 м; МС; Б.
164. *A. perpusilla*; бух. Прибойная, илы, осень, 10,0 м; МС; Б.
165. *A. proteus*; бух. Прибойная, пески, лето; б/с «Восток», камни, илы, круглогодично, 0,5–10,0 м; МС; К.
166. *Undatella anomala*; бух. Прибойная, пески, кишечник *E. cordatum*; б/с «Восток», камни, зима, лето, 5,0–10,0 м; кишечник трепанга *A. japonicus*; 0,5 м; СМ; Б.
167. *U. quadrata*; макрофиты; М; Б.
168. *Bacillaria paxillifera*; камни, в разное время года, 0,5–10,0 м; МС; К.
169. *Psammodictyon constrictum*; камни, зима, 10,0 м; М; АБТ.
170. *P. panduriforme* var. *panduriforme*; камни, зима, 5,0 м; М; БТ.
171. *P. panduriforme* var. *delicatulum*; камни, зима, 5,0 м; М; АБ.

Продолж. табл. 11

172. *P. panduriforme* var. *minor*; камни, 0,5 м; МС; Б.
173. *Tryblionella acuminata*; бух. Прибойная, пески, лето, 5,0 м; МС; АБ.
174. *T. coarctata*; бух. Прибойная, пески; зал. Восток, эпифитон водорослей-макрофитов, 0,5–5,0 м; МС; Б.
175. *T. gracilis*; бух. Прибойная, пески, лето, осень, 3,0–10,0 м; ПС, Б.
176. *T. jelineckii*; бух. Прибойная, пески, илы, лето, осень, 5,0–10,0 м; б/с «Восток», камни, осень, зима, 10,0 м; М; БТ.
177. *T. marginulata*; камни, пески, илы, 5,0–10,0 м; М; АБТ
178. *Nitzschia distans*; ил, осень, 10,0 м; МС; БТ.
179. *N. gracilis*; б/с «Восток», камни, зима, 10 м, П; АБТ.
180. *N. hybrida* f. *hyalina*; зал. Восток, камни, лето, 0,3–0,5 м; С; Б.
181. *N. longissima*; б/с «Восток», камни, перифитон экспериментальных пластин, лето, 0,5 м; бух. Прибойная, пески, осень,  $t = 5,2^{\circ}\text{C}$ , 5,0 м; М; БТ.
182. *N. lorenziana* var. *subtilis*; бух. Прибойная, пески, осень,  $t = 5,2^{\circ}\text{C}$ , 5 м; С; АБ.
183. *N. rupensis*; камни, зима, 1,0 м; С; Б.
184. *N. sigma*; макрофиты; С; АБТ.
185. *N. stigmatiformis* var. *subrecta*; камни, лето, кишечник трепанга *A. japonicus*, 0,5–5 м; МС; Б.
186. *N. spathulata*; бух. Прибойная, пески, лето, 5,0 м; М; БТ.
187. *N. thermalis* var. *minor*; камни, лето, 0,5 м; ПС; АБ.
188. *N. vermicularis*; макрофиты; С; БТ.
189. *N. vidovichii*; камни, весна, лето, 0,5–1,0 м; М; Б.
190. *Cylindrotheca closterium*; повсеместно, круглогодично, 0,5–10,0 м; МС; К.
191. *Giffenia cocconeiformis*; камни, зима, 10 м; С; БТ.
192. *Rhopalodia gibberula*; камни, лето, 0,5 м; МС; АБТ.
193. *Entomoneis alata*; на макрофитах; С; АБ.
194. *E. paludosa*; камни, пески, 0,5–5,0 м, редко; МС; АБ.
195. *Surirella fastuosa*; бух. Прибойная, пески, лето, 3,0 м; МС; АБТ.

По сравнению с пластинами из зал. Восток, здесь отмечено обилие бентосных форм диатомовых. Доминирующее положение занимают виды рода *Navicula*, а также *Diatomella salina* var. *septata*, *O. aurita*, *Rh. marina*, *T. tabulata* и представители родов *Amphora*, *Pleurosigma*, *Achnanthes*. Бентопланктонный вид *Cylindrotheca closterium* оседал практически на любые природные субстраты в зал. Петра Великого, в том числе часто отмечен в перифитоне экспериментальных пластин, выполненных из разных искусственных материалов (Бегун и др., 2009). Анализ экологической характеристики видового состава диатомовых бентоса зал. Восток по их отношению к солёности воды показал, что преобладают виды морского происхождения (эвгалобы), составляя 89 % и олигогалобы – 11 % (табл. 12). К полигаломам в заливе относится 59 % видов общего их количества, мезогаломам – 29 %, индифферентным – 8% и галофильным формам – 4 %.

Следует отметить, что при исследовании микрофитобентоса твёрдых грунтов зал. Восток, наряду с основным его компонентом – диатомовыми водорослями, отмечен 31 вид Суанопрокарыота (Белякова, 1975, 1989), из которых нами встречены представители двух родов – *Oscillatoria* и *Anabaena*, составляющие летом на малых глубинах 30–50 % суммарного микрофитобентоса.

Сравнение эколого-фитогеографических элементов флоры диатомовых (I) и цианобактерий (II) бентоса зал. Восток показало их относительное сходство (Белякова, 1975, Рябушко, 1986а). Преобладали морские формы, составлявшие

соответственно 59 % (I) и 44 % (II), а также бореально-тропическо-нотальные формы цианобактерий (51 %), бореальные (21 %) и аркто-бореально-тропические (26 %) группы диатомовых водорослей (табл. 12, 13).

**Табл. 12.** Экологические группы бентосных диатомовых водорослей залива Восток по их отношению к солёности воды в море

Группы водорослей	Количество форм	%
Эвгалобы		
Полигалобы (морские виды)	115	59
Мезогалобы (морские и солоноватоводные, солоноватоводные)	57	29
	44	23
	13	6
Олигогалобы		
Галофилы (пресноводные)	8	4
Индифферентные (пресноводно- солоноватоводные)	15	8
Всего:	195	100

**Табл. 13.** Фитогеографические элементы флоры диатомовых водорослей бентоса зал. Восток Японского моря

Элементы флоры	Количество видов	%
Бореальные	40	21
Аркто-бореальные	28	14
Бореально-тропические	44	23
Аркто-бореально-тропические	52	26
Космополитические	31	16
Всего:	195	100

По фитогеографической принадлежности большинство диатомовых водорослей зал. Восток относится к аркто-бореально-тропическому комплексу видов (26 %) со значительным количеством бореально-тропических (23 %), а также видов-космополитов (16 %) (табл. 14), встречающихся во всех типах ареалов Мирового океана.

В связи с малой изученностью морского микрофитобентоса вообще, и российских вод Японского моря в частности, остановимся на результатах исследования диатомовых водорослей эпифитона водорослей-макрофитов из природных местообитаний и при их культивировании, а также в перифитоне искусственных субстратов в районе Дальневосточного морского государственного природного биосферного заповедника (ДМГПБЗ).



## 4.1.2. Диатомовые эпифитона культивируемых макроводорослей

Некоторые виды морских водорослей-макрофитов являются ценным пищевым продуктом. Природные запасы этих промысловых видов испытывают значительные колебания, поэтому некоторые из них широко культивируют в разных странах мира. Причём из 3-х млн т промысловых морских водорослей, добываемых в мире, 70–80 % получают с помощью искусственного выращивания (Промысловые ..., 1987). Многолетний опыт культивирования ламинарии в Китае, КНДР, Японии и на Дальнем Востоке показал, что она растёт быстрее, чем в естественных условиях (Цзэн-Чэн-куй, У Чжао-юань, 1956; Крупнова, 1984 и др.).

Буряя водоросль *Saccharina japonica* (Aresch.) C.E. Lane et al., 2006 (= *Laminaria japonica* Aresch., ламинария японская, или морская капуста) – низкороборальный вид, произрастает в тепловодных и холодноводных районах Приморья на каменистых и скалистых грунтах в сублиторальной зоне на глубинах 0–25 м (Возжинская и др., 1971). В природных условиях спорангии ламинарии после созревания выбрасывают споры в морскую воду, и те сразу же ищут опору, к которой могли бы прикрепиться. Несмотря на огромное количество производимых ламинарией гамет, размножение осложняется тем, что большое количество всех спор поедается как простейшими, так и рыбами (Цзэн Чэн-куй, У Чжао-юань, 1956; Мальцев, 1977; Петров, 1982 и др.).

В 70-е годы XX ст. в Приморском крае были созданы три опытно-промышленные водорослевые хозяйства марикультуры по промышленному выращиванию ламинарии на плантациях, расположенных в различных эколого-климатических зонах (южное, среднее и северное Приморье). Ламинарию выращивали в двухгодичном цикле, который соответствует скорости её вегетации в природных условиях. Однако была разработана биотехника культивирования этой водоросли в одногодичном цикле (Макиенко и др., 1981; Крупнова, 1984). Обычно ламинарию выращивали с контролируемым циклом развития на специальных установках в море (Буянкина, 1975; Бабенко, 1981). В качестве дополнительного искусственного субстрата для заселения её спор обычно используют капроновые канаты диаметром 5,6 мм и длиной 5,4 м, которые в сентябре–начале октября опускают в воду вместе с прикрепленными спорами макрофита (рис. 46).

Одной из основных проблем при культивировании морской капусты является то, что пластины, стволики и её ризоиды, а также поводцы обрастают многими гидробионтами (гидроиды, полихеты, мшанки, молодь двустворчатых моллюсков и др.), используя их в качестве субстрата для своего поселения, а морские ежи рода *Strongilocentrotus*, не являясь эпифитами *S. japonica*, активно поедают её талломы (Суховеева, 1975). Различные гидробионты-обрастатели конкурируют за свет, биогенные вещества и субстрат, часто мешают прорастанию спор и развитию спорофита, угнетающе действуют на молодые побеги ламинарии.

Среди альгообрастателей плантационных сооружений для выращивания ламинарии японской в бух. Кит обнаружено 65 видов водорослей-макрофитов, из них Rhodophyta – 29, Phaeophyta – 22, Chlorophyta – 14 (Паймеева, 1987). Автором отмечено, что если не убирать всех обрастателей с плантации в осенне-зимний период, то они отрицательно сказываются на качестве и количестве выращиваемого посадочного материала из ламинарии.

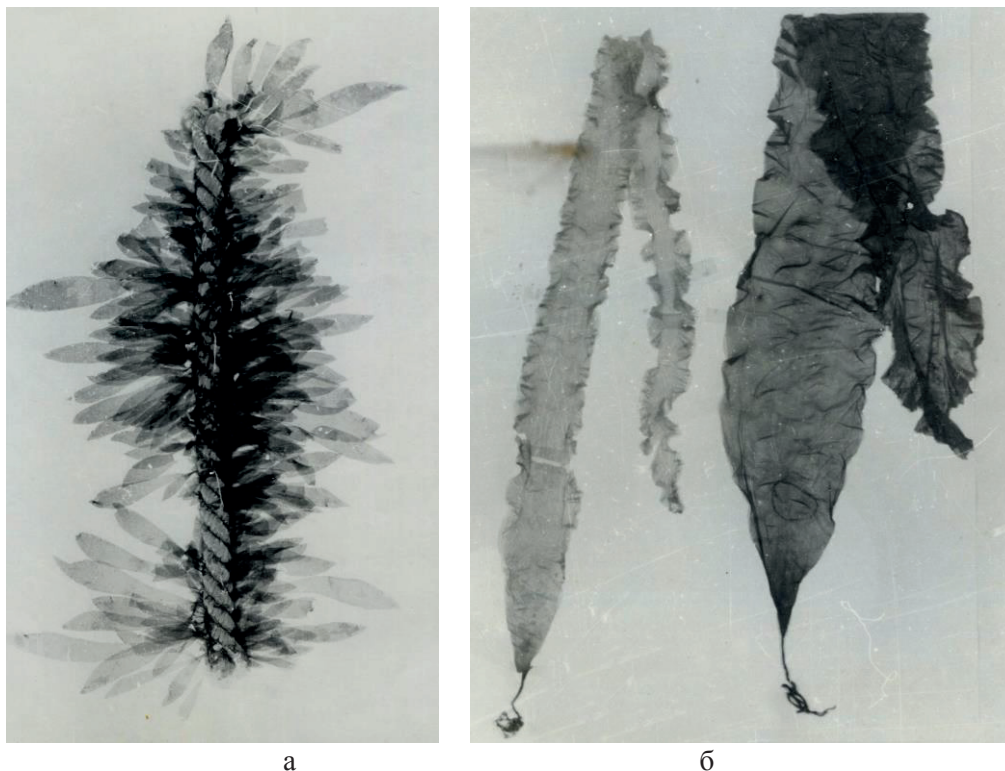


Рис. 46. Оспоренная верёвка первого месяца выращивания *Saccharina japonica* (а) и её спорофиты (б) третьего месяца выращивания (фото С.К. Буянкиной, 1982 г.).

Специалистами-практиками было замечено, что пластины, ризоиды ламинарии и поводцы, служившие дополнительным субстратом для прикрепления её спор, обрастают микроводорослями особенно сильно зимой, когда их масса достигает 170–300 г с одного поводца, а толщина их слоя в несколько раз превосходит диаметр самого поводца (Буянкина, Паймеева, 1987).

Однако, несмотря на такое обилие микроводорослей, данные об их видовом составе отсутствуют, а разработка методов борьбы с ними не проводилась. Поэтому было начато изучение видового состава микроальгообрастаний поводцов и талломов ламинарии на первом и втором году её выращивания в море в разные сезоны и годы (1974–1977 и 1981–1984 гг.) на промышленных плантациях в районе рыбзаводов (р/з). Это водорослевые хозяйства в бухтах Рифовая (р/з «Анна», южное Приморье), Кит (р/з «Валентин», среднее Приморье) и зал. Опричник (р/з «Каменский», северное Приморье). Бух. Рифовая лежит в относительно теплой зоне, южнее бух. Кит и зал. Опричник, недалеко от зал. Восток со сходными с ним гидролого-гидрохимическими условиями.

Как правило, оспоривание канатов-субстратов ламинарии проводят в разное время года: в бух. Кит в первой декаде сентября, бух. Рифовая – третьей декаде сентября. Как было отмечено, наиболее благоприятные условия для воспроизводства *S. japonica* в Приморье имеются в зал. Опричник и бух. Кит, поскольку их плантации расположены в зоне холодного Приморского течения;

здесь температура воды не поднимается выше 18–20°C (Буянкина, 1975; Мальцев, 1977; Мальцев, Моисеев, 1979; Крупнова, 1984).

Эти районы открыты к морю, а наличие сильных течений (30–53 см·сек<sup>-1</sup>) обеспечивает приток биогенных веществ в достаточном количестве для её культивирования. В летнее время температура воды прогревается до 24–25°C и держится до середины сентября, но уже в октябре снижается до 14–12°C. В это время оспоренные верёвки-субстраты опускают в воду на глубину 1–3 м. Уже через две недели они заселяются бактериями и диатомовыми водорослями, конкурируя с проростками макрофита за субстрат. Образуется первичная слизистая пленка, которая играет важную роль в морских сообществах и служит субстратом для дальнейшего поселения гидробионтов. В октябре-ноябре первыми из диатомовых поселяются одиночные и колониальные виды, которые являются типичными эпифитами ламинарии: *L. abbreviata*, *Rhoicosphenia marina*, *C. speciosa*, *Gr. marina*, *C. scutellum* и др. (табл. 14).

В конце октября – начале декабря в районе плантаций ламинарии наблюдали постепенное увеличение количества видов диатомовых водорослей, представленных 20 видами (Рябушко, Буянкина, 1982). Доминирующее положение на талломах водоросли и на поводцах занимали виды диатомовых водорослей зимнего комплекса. При дальнейшем понижении температуры воды к концу декабря в результате зимней конвекции вод изменяются гидрологические и гидрохимические показатели в море. В это время наступают наиболее благоприятные условия для развития спорофитов макроводоросли и обрастания плантаций многочисленными колониями диатомовых с доминированием видов *B. obtusa*, *Gr. marina*, *O. aurita*, *L. abbreviata*, *Pr. complanata*, *P. delognei*, *M. moniliformis*, *Rh. arcuatum*, которые угнетающе действуют на проростки *S. japonica*. В январе-феврале второго года выращивания талломы и поводцы ламинарии сильнее обрастают колониями диатомей, чем на первом году, при этом биомасса микрофитов достигает порою более 1 г·см<sup>-2</sup> (Рябушко, Буянкина, 1982). Кроме указанных выше видов, отмечены и одиночноживущие *Nitzschia bilobata*, *C. speciosa*, *C. costata* и др. В это время колонии *B. obtusa* (см. табл. LXXXIII, 1–4; LXXIV, 1–6) доминировали в эпифитоне *S. japonica* и на поводцах, а в апреле почти совсем исчезали. Этот вид диатомей обнаружен также в зимне-весенний сезон в обрастании трёх видов макрофитов *Rhodomella larix*, *Sargassum confusum* и *S. thunbergii* у берегов о. Хоккайдо в Японском море (Mizuno, 1977, 1979).

Для прорезживания спорофитов макрофита и улучшения условий их роста в феврале водоросль и верёвки-субстраты обычно переводят с глубины 2,0–3,0 м на меньшую глубину до одного метра. Здесь в большом количестве развивались колонии вида *P. delognei*, видимые невооружённым глазом, внутри его слизи найден другой вид *C. closterium*, хотя обычно цилиндротека живёт как свободноживущий вид в планктоне и бентосе морей, подобный случай отмечен Е. Кокс (Cox, 1988). По нашим наблюдениям, вид *P. delognei* достигает своего пика развития зимой, поэтому в это время встречается в эпифитоне разных районов северо-западной части Японского моря (бухты Рудная Пристань, 1980 г.; Рифовая, 1981 г., Витязь, 1983 г.).

Массовое развитие диатомовых водорослей в зимнее время отмечено и в эпифитоне *Zostera marina* рядом авторов (Main, McIntire, 1974; Jacobs, Noten, 1980; Харламенко, 1985).

**Табл. 14.** Видовой состав диатомовых водорослей эпифитона *Saccharina japonica* и *Cystoseira crassipes* из Японского моря

Таксон	<i>Saccharina japonica</i>								<i>Cystoseira crassipes</i>	
	месяцы									
	I	II	III	IV	V	X	XI	XII	I	X
<i>Amphora proteus</i>	+	+	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Anaulus maritimus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>A. vallis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Achnanthes</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Berkeleya obtusa</i>	+	+	+	-	-	-	-	+	+	+
<i>B. rutilans</i>	+	+	+	-	-	-	-	-	+	-
<i>Campylodiscus</i> sp.	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cocconeis scutellum</i>	-	+	-	+	+	+	+	+	+	-
<i>C. speciosa</i>	+	+	-	-	-	-	+	+	-	-
<i>C. costata</i>	+	+	-	-	-	-	+	+	-	-
<i>Cylindrotheca closterium</i>	+	+	-	-	-	+	-	-	+	-
<i>Fragilaria hyalina</i>	+	-	-	-	+	-	-	+	+	+
<i>Grammatophora marina</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Haslea subagnita</i>	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hyaloisicus scoticus</i> *	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Licmophora abbreviata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>L. dalmatica</i>	+	+	-	+	-	+	-	-	+	-
<i>Melosira moniliformis</i>	+	+	+	+	-	+	+	+	+	-
<i>Navicula directa</i>	+	+	+	-	+	-	-	-	+	-
<i>Nitzschia bilobata</i>	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>N. longissima</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>N. rupestris</i>	+	+	-	-	-	-	-	+	+	-
<i>Nitzschia</i> sp.	-	+	-	-	-	-	+	+	+	-
<i>Odontella aurita</i>	+	+	+	-	+	-	-	+	+	-
<i>Parlidellus delognei</i>	+	+	+	-	+	-	-	+	-	-
<i>Proschkinia complanata</i>	+	+	+	-	-	-	+	+	-	-
<i>Pleurosigma elongatum</i>	+	+	+	+	+	-	+	-	+	-
<i>Pleurosigma</i> sp.	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rhabdonema arcuatum</i>	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+
<i>Rhoicosphenia marina</i>	+	+	-	+	+	-	+	+	+	-
<i>Skeletonema costatum</i> *	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Striatella delicatula</i>	-	-	-	+	-	+	+	+	-	-
<i>S. unipunctata</i>	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Tabularia tabulata</i>	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+
Итого:	31								22	

(\*) – планктонные виды, осевшие на талломы водорослей-макрофитов.

Следовательно, при культивировании объектов марикультуры специалисты часто приближая в это время года макрофит и поводцы ближе ко дну, не зная биологии донных диатомовых, тем самым способствуют увеличению микрообрастаний поводцов и талломы самого макрофита. Анализ проб, взятых в январе 1981 г. с плантации бух. Кит, удалённой от берега и находящейся ближе к



открытой части моря, показал более слабое диатомовое обрастание по сравнению с мелководьем у берега бухты. Вероятно, это связано с лучшим прогревом воды зимой, чем на большей глубине в открытой части моря. Особенно обильно развивались колонии *M. moniliformis* с сопутствующими видами – это *L. abbreviata*, *O. aurita*, *P. complanata*. На мелководье на глубине 4 м количественно преобладали те же виды: *B. obtusa*, *Gr. marina* и *L. abbreviata*. В марте вершины пластин *S. japonica* первого года выращивания обрастают слабее, чем на втором году. Отмечено, что молодые проростки водоросли меньше обрастают эпифитами по сравнению со старыми талломами. Интеркалярная зона роста обрастанию почти не подвергалась. Подобная картина отмечена для эпифитов зостеры Японского моря, т. е. отмирающие водоросли, как менее жизнеспособные, заселяются эпифитами интенсивнее, чем более молодые листья (Паймеева, 1975).

В это время года завершается развитие зимнего комплекса диатомовых в эпифитоне *S. japonica*, в котором доминирующее положение занимают виды, отмеченные в бухтах Рифовой, Кит и зал. Опричник: *Berkeleya rutilans*, *B. obtusa*, *Pl. elongatum*, *L. abbreviata*, *P. delognei*. В апреле многие из них встречаются в пробах единично (много пустых панцирей), а талломы макрофита и верёвки-субстраты обрастают слабее. Вероятно, это связано и с общим спадом в интенсивности развития диатомовых после зимнего «цветения» с пиком в марте, как это было отмечено в эпифитоне зал. Восток (Рябушко, 1986а, б). В апреле и мае в бух. Кит преобладали диатомеи с круглогодичным сроком их вегетирования в Японском море: *L. abbreviata*, *G. marina*, *C. scutellum* и др. В зал. Опричник на глубинах 2–4 м доминировал вид *Rhicosphenia marina*, а обрастание диатомовых было сильнее в мае, чем зимой, и по сравнению с бух. Кит. В летний период массового обрастания талломов *S. japonica* диатомовыми водорослями не отмечено. В июне обычно проводят сбор урожая морской капусты (Буянкина, Паймеева, 1987).

В целом, видовой состав диатомовых водорослей эпифитона *S. japonica* первого и второго года культивирования и субстратов-поводцов по сезонам года был сходным. Обнаружен 31 вид, из них бентосные виды составляют 82 % всех видов, а планктонные – 18 % (табл. 14). При сравнении видовой состава диатомовых водорослей, обрастающих родственные виды ламинариевых водорослей с Мурманского побережья Баренцева моря (Короткевич, 1960), Северного (Aleem, 1950) и Японского морей, выявлено семь общих бентосных видов: *C. costata*, *C. scutellum*, *N. directa*, *T. tabulata*, *Rh. marina*, *P. delognei*, *Rhabdonema arcuatum*, которые относятся в основном к морским, эвритермным и эвригалинным видам, принадлежащим к бореальному, аркто-бореальному и космополитическому ареалам их распространения в Мировом океане.

Следует отметить, что талломы *S. japonica* при её культивировании обрастают не только различными видами гидробионтов, перечисленные выше, и диатомовыми водорослями, но и заселяются высшими морскими грибами (Рындина, 1988). При этом отмечено сходство микобиоты макрофита, произрастающем в «условно» чистых природных условиях, и на плантациях. В акватории Амурского залива, наиболее подверженного антропогенному загрязнению промышленными и бытовыми стоками, отмечалось увеличение видовой обилия факультативно морских грибов с доминированием потенциально патогенных видов и уменьшение облигатно морских микромицетов. Однако в условиях монокультуры опасность заражения и распространения инфекции грибами возрастает. Кроме того,

на плантациях часто отмечены обильные поселения многощетинковых червей (Багавеева, 1991). Эти биотические факторы необходимо особенно учитывать при культивировании макрофитов.

Бурая водоросль *Cystoseira crassipes* (Turn.) C. Agardh. Для сравнения видового состава диатомовых эпифитона культивируемой водоросли *S. japonica* проведено исследование цистозеры толстоногой *C. crassipes* из природных её популяций (табл. 14). Этот вид произрастает в бух. Валентин севернее бух. Кит, недалеко от зарослей ламинарии. Талломы цистозеры располагаются от уреза воды до глубины 10,0 м на валунах среди песчаного грунта (Ковалевская, 1982). Установлено, что массового развития эпифиты на слоевищах цистозеры здесь достигают в осенне-зимний период на глубинах 5–8 м. Ведущее положение в альгообрастаниях принадлежит донным диатомовым водорослям.

В эпифитоне цистозеры бух. Валентин обнаружено 22 вида Bacillariophyta (табл. 14), которые отмечены в январе, но в октябре многие из них отсутствовали. В январе преобладали те же виды зимнего комплекса, которые были отмечены в это же время года и в эпифитоне *S. japonica*. Виды *Anaulus maritimus* и *A. vallus* обнаружены нами только в обрастании цистозеры, а в эпифитоне ламинарии эти виды отсутствовали. Вид *B. rutilans* найден на обоих видах макроводорослей. В августе происходит элиминация ветвей цистозеры, а в ноябре колонии диатомовых обрастают даже молодые её талломы (Ковалевская, 1982). Осенью на обоих макрофитах доминировали диатомеи *Rh. adriaticum* и *Gr. marina*. Это широко распространённые виды, обитающие в микрофитобентосе Японского, Чёрного, Каспийского, Баренцева и др. морей (Гаевская, 1954, 1956; Короткевич, 1960; Маккавеева, 1960, 1979; Караева, 1972; Рябушко, 1986а, 2013).

Всего в эпифитоне *S. japonica* и *C. crassipes* обнаружено 33 вида диатомовых водорослей со сходным видовым составом, который изменяется в зависимости от сезона года, глубины и района отбора проб. На обоих видах водорослей отмечено 19 общих видов диатомовых, что объясняется сходством экологических факторов среды и близостью мест обитания.

Максимального развития диатомовые водоросли в эпифитоне двух видов макроводорослей достигают в зимний период, когда увеличивается количество колониальных зимних форм, образующих высокую биомассу (Рябушко, Буянкина, 1982). Из анализа флоры эпифитона двух макрофитов следует, что хозяйствам марикультуры надо осуществлять биотехнические меры, направленные на уменьшение отрицательного воздействия эпифитов на рост макрофита. Исходя из знаний динамики развития диатомовых водорослей, можно рекомендовать зимой, в период интенсивного их развития, поводцы с культивируемым видом макрофита помещать в более низкие горизонты моря, либо в открытые его участки, в которых обрастание диатомовых менее выражено, чем на мелководье. Весной и летом, когда активность обрастания той же морской капусты эпифитами уменьшается, конструкции необходимо поднимать выше к поверхности воды, где многие виды диатомовых из-за повышенной инсоляции не образуют массовых скоплений.

К сожалению, часто в работах не учитывается и такой важный, но малоизученный экологический фактор, как движение воды (Ковардаков, 1983; Мощенко, 2006). Так, при исследовании отклика макроморфологических параметров слоевищ двух видов макрофитов *Cystoseira crinita* (из Чёрного моря) и *Laminaria japonica* (из зал. Петра Великого Японского моря) на градиент

подвижности воды установлено, что движение воды формирует морфологию макрофитов, а через неё и внешний химический обмен водорослей со средой обитания (Ковардаков, 1983). Особенно хорошо адаптируется к этому градиенту ламинария, благодаря высокой пластичности простых морфологических признаков. Кроме того, было показано, что движение воды влияет на интенсивность фотосинтеза и экскрецию углерода, которые, в свою очередь, определяют скорость роста массы макрофита. Популяция *L. japonica* в местах обитания при медленном движении воды представлена короткими слоевищами с широкой пластиной, а в местах с быстрым движением воды преобладают длинные слоевища с узкой пластиной. Эти выводы важны при выборе оптимальных условий для её промышленного культивирования.

#### 4.1.3. Сравнительный анализ диатомовых эпифитона двух видов агарофитовых водорослей из Японского и Чёрного морей

Сравнительный анализ диатомовой флоры из сходных экотопов их обитания и из разных морей необходим для поиска общих закономерностей их экологии и фитогеографии. Подобное сравнение, как правило, затруднено по техническим причинам. Собрать для таких целей материал одновременно из разных морей одним исследователем практически невозможно. Поэтому для трактовки своего материала приходится использовать работы других авторов, у которых разные методологические подходы и методы исследования, что в итоге затрудняет сравнительный анализ и сопоставление результатов исследований, выполненных в разное время и разными методами. Однако подобные работы необходимы, и в известной степени информативны. Первая попытка исследования бентосных диатомовых водорослей каменистых субстратов была сделана на основе одной и той же методики обработки материала – это сравнение систематического состава и количественных характеристик диатомовых водорослей зал. Восток Японского моря и Карантинной бухты Чёрного моря (Рябушко, 1986а, 1994а).

Настоящая работа выполнена для сравнительного анализа видового состава диатомовых водорослей эпифитона двух видов красных водорослей Японского и Чёрного морей, благодаря параллельно собранным пробам в июле 1988 г. Следует отметить, что красные водоросли являются ценным сырьём для получения агара, широко используемого в пищевой, текстильной и микробиологической промышленности. Поэтому изучение видов-агароносов и сопутствующих им гидробионтов, особенно кремнезёмок (диатомовых водорослей), обрастающих базифит и влияющих на качество агара, является весьма важным.

Водоросли анфельция тобучинская (*Ahnfeltia tobuchiensis* (Kanne et Matsubara) Makijenko) из пролива Старка зал. Петра Великого Японского моря, а также грацилярия бородавчатая (*Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf.) из Казачьей бухты Чёрного моря по морфологии, физиологии и экологии имеют много общих черт, но обитают в географически изолированных друг от друга морях, различающихся следующими экологическими условиями.

Пролив Старка находится в зоне смешения холодного Приморского и теплого Восточно-Корейского (ветви Цусимского) течений, накладывающих отпечаток на состав фитопланктона (Паутова, Коновалова, 1982). Воды пролива прогреваются в августе до 20–24°C, июле до 13–14°C. Солёность воды в зависимости от сезона

года варьирует от 32,8 до 34 % (Титлянов и др., 1986). Анфельция тобучинская является холодолюбивым растением и произрастает в зал. Петра Великого в защищенных бухтах до глубины 4 м. Это многолетнее растение образует пласты на илистом и илисто-песчаном грунте на глубинах от 2–3 до 25–38 м (Перестенко, 1976). В проливе Старка она растет на глубине 7–17 м, а толщина пласта колеблется от 10 до 150 см (Титлянов и др., 1986). Максимального морфологического развития анфельция достигает в июне-августе при температуре 14°C, а биомасса увеличивается к концу лета более чем в 4 раза (Гайл, 1949). В прол. Старка анфельция в основном обитает при пониженных температурах воды в море (менее 10°C), а температурный оптимум фотосинтеза лежит в пределах 20–25°C (Звалинский, 1980).

Неприкрепленные слоевища анфельции переносятся течениями и волнами в более защищенные участки моря. В зал. Петра Великого анфельция находится ближе к южной границе своего распространения (Кизеветтер, 1952). Вид указан в заливах и бухтах не только Японского моря, но и у берегов о. Сахалин и Курильских о-вов. В отдельном сборнике «Биология анфельции» (1980), изданном сотрудниками ИБМ ДВНЦ АН СССР, отражены сведения об экономическом потенциале и практической значимости анфельции для морей Дальнего Востока (Титлянов и др., 1999). Основные запасы отмечены в прол. Старка, составляющие от 42,6 до 97,8 % её биоценоза (Цурпало и др., 1988).

Сведения о диатомовых обрастаниях анфельции известны ещё с 30-х годов XX ст., исследования которых носили в основном эпизодический характер (Гайл, 1936, 1949; Чельшева, 1955; Каменский, 1972). Авторами указано, что кремнезёмки приводят к угнетению макрофит, на котором они поселяются, и ухудшают качество агара (Кизеветтер, 1952). Наибольшее обрастание анфельции диатомовыми указано в прибрежной зоне, особенно в бухтах Приморья, по сравнению с открытыми участками моря.

Казачья бухта. В летнее время вода в бухте прогревается до 17–20°C, а в июле достигает 20°C и более. Солёность воды колеблется от 17,65 до 18,24 ‰ с незначительным распреснением в северо-восточной части бухты (Калугина-Гутник и др., 1987). Основные скопления грацилярии бородавчатой располагаются в восточной части бухты свободнолежащими пластами на илисто-песчаных и песчаных грунтах. Черноморская популяция грацилярии достигает максимального морфологического развития в августе-сентябре при температуре воды 20–23°C (Миронова, 1979, 2000а). Сравнительный анализ флористического состава диатомовых водорослей эпифитона водорослей-базифитов из двух морей выполнен с учётом анализа их экологической и фитогеографической принадлежности.

Всего в эпифитоне двух видов водорослей-макрофитов найдено 54 видов и ввт Bacillariophyta, из них 47 идентифицировано до вида, принадлежащих к трём классам Coscinodiscophyceae, Fragilariophyceae и Bacillariophyceae, 16 порядкам, 5 семействам и 30 родам (табл. 15). На слоевищах грацилярии отмечен 31 вид, анфельции – 22, из них 5 общих видов: *Cocconeis costata*, *C. scutellum* (в массе), *Psammodictyon constrictum*, *P. panduriforme* и *Achnanthes longipes* (единично).



**Табл. 15.** Встречаемость и эколого-фитогеографическая характеристика диатомовых водорослей эпифитона *Ahnfeltia tobuchiensis* и *Gracilaria verrucosa* из Японского и Чёрного морей

Диатомовые водоросли	Водоросли-макрофиты		Характеристика	
	<i>Ahnfeltia</i>	<i>Gracilaria</i>	экологич.	фитогеограф.
1	2	3	4	5
<i>Achnanthes longipes</i>	+	+	М	АБТ нот
<i>A. septata</i>	-	+	М	АБ
<i>Amphora cruciata</i>	+	-	М	АБТ
<i>A. hyalina</i>	-	+	СМ	АБТ нот
<i>A. parvula</i>	-	+	СМ	Б
<i>A. proteus</i>	-	+	МС	К
<i>Ardissonaea crystallina</i>	-	+	СМ	БТ
<i>Azpeitia nodulifera</i> *	+	-	М	БТ нот
<i>Bacillaria paxillifera</i> **	-	+	СМ	К
<i>Berkeleya rutilans</i>	-	+	СМ	АБТ нот
<i>Carinasigma rectum</i>	-	+	М	БТ нот
<i>Cocconeis costata</i>	+	+	М	К
<i>C. pellucida</i>	+	-	М	БТ нот
<i>C. placentula</i> var. <i>intermedia</i>	+	-	С	АБ
<i>C. pseudomarginata</i>	+	-	М	АБТ нот
<i>C. scutellum</i>	+	+	СМ	К
<i>Craticula halophila</i> var. <i>convergens</i>	-	+	С	Б
<i>Cylindrotheca closterium</i> **	-	+	СМ	К
<i>Diploneis smithii</i>	+	-	МС	К
<i>D. subcincta</i>	-	+	М	АБ
<i>Fallacia subforcipata</i>	-	+	СМ	Б нот
<i>Grammatophora marina</i>	+	-	М	К
<i>Halamphora coffeiformis</i>	-	+	СМ	АБТ
<i>H. granulata</i>	-	+	М	Б нот
<i>Hyalodiscus scoticus</i> **	-	+	СМ	К
<i>Licmophora abbreviata</i>	-	+	М	АБ
<i>L. flabellata</i>	-	+	М	БТ нот
<i>Melosira moniliformis</i> **	-	+	М	АБТ нот
<i>Navicula directa</i>	+	-	М	К
<i>Nitzschia distans</i>	+	-	МС	БТ нот
<i>N. lanceolata</i>	-	+	С	БТ нот
<i>N. rupestris</i>	-	+	СМ	Б
<i>N. sigma</i> **	+	-	С	АБТ
<i>N. tenuirostris</i> **	-	+	С	Б
<i>Plagiogrammopsis vanheurckii</i> *	+	-	М	БТ нот
<i>Pleurosigma elongatum</i>	-	+	МС	К
<i>Pl. peragalii</i> var. <i>gracilior</i>	+	-	М	Б
<i>Podosira hormoides</i> var. <i>adriatica</i> *	+	-	М	АБ
<i>P. montagnei</i> *	+	-	М	Б
<i>Psammodictyon constrictum</i>	+	+	М	АБТ
<i>P. panduriforme</i>	+	+	М	БТ нот

Продолж. табл. 15

1	2	3	4	5
<i>Rhabdonema arcuatum</i>	-	+	М	К
<i>Striatella unipunctata</i>	-	+	М	БТ нот
<i>Surirella fastuosa</i>	+	-	МС	АБТ нот
<i>Tabularia fasciculata</i>	+	-	СМ	К
<i>Toxarium undulatum</i>	-	+	М	АБТ
<i>Trachyneis aspera</i>	-	+	М	К
<i>Tryblionella coarctata</i>	+	-	МС	БТ
Всего: 47	22	31	-	-

У словные обозначения. (\*) – планктонные и (\*\*) – бентопланктонные виды; (+) – вид присутствует, (-) – вид отсутствует; М – морской, МС – морской и солоноватоводный, СМ – солоноватоводно-морской, С – солоноватоводный, ПС – пресноводно-солоноватоводный; Б – бореальный, АБ – аркто-бореальный, БТ – борельно-тропический, АБТ – аркто-бореально-тропический, К – космополит, нот – нотальный.

Сопоставление видового состава диатомовых, найденных на поверхности двух видов красных водорослей, с двумя видами бурых водорослей (ламинария и цистозира) показало, что для видов ламинария + цистозира + грасилария обнаружено 6 общих видов микрофитов, а для ламинария + цистозира + анфельция – 2 общих вида, и только один вид *C. scutellum* встречен на всех указанных макроводорослях. Этот вид является облигатным эпифитом, заселяющим предпочтительно разные виды макрофитов, особенно летом.

Из класса Coscinodiscophyceae обнаружено 4 вида и одна разновидность диатомовых, принадлежащих к 5 семействам, из них в эпифитоне грацилярии отмечено два бентопланктонных вида *M. moniliformis* и *H. scoticus*, широко встречающихся на макрофитах и твердых грунтах Чёрного и Японского морей. В эпифитоне анфельции обнаружено три планктонных вида и одна разновидность: *Azpeitia nudulifera*, *Podosira montagnei*, *P. hormoides* var. *adriatica* и *Plagiogrammopsis vanheurckii* (табл. 15). Первые два вида впервые указаны в российских водах Японского моря, но известные в северных морях – первый вид в Баренцевом море, второй – Каспийском море и у берегов Британии (Короткевич, 1960; Караева, 1972; Hendeу, 1974).

Ранее на талломах анфельции из заливов Петра Великого и Посыета в разные сезоны и годы указан один и тот же вид диатомовой водоросли *Arachoidiscus ehrenbergii* (Гайл, 1936, 1950; Чельшева, 1955; Каменский, 1972). Данные этих авторов можно трактовать так, что независимо от места обитания и сезона года в эпифитоне анфельции встречается специфический, монодоминантный вид. Наши исследования показали, что в эпифитоне этого вида макрофита встречается большое разнообразие микрофитов, а у отдельных видов диатомовых водорослей избирательная приуроченность к определенному виду макрофита встречается довольно редко. Этот вид указан и в фитопланктоне прол. Старка (Паутова, 1984, 1990), а также летом и осенью в эпифитоне некоторых видов водорослей-макрофитов зал. Восток.

Бентосные диатомовые водоросли на обоих видах макрофитов представлены также двумя классами Fragilariophyceae и Bacillariophyceae,

составляющие более 80 % всех встреченных видов водорослей, относящиеся к 2 порядками, 4 семействами, 25 родам, 38 видам. Из них 50 % видов относится к эпибентосным формам, типичным для макрофитов и твёрдых грунтов.

Бесшовные диатомовые водоросли, обычно встречающиеся в эпифитоне водорослей-макрофитов, представлены 7 родами, 8 видами, составляя 17 % всех донных водорослей. Ряд видов, известных в бентосе Чёрного и Японского морей, встречены летом единично. Это *Ardissonaea crystallina*, *Toxarium undulatum*, *Rhabdonema arcuatum*, *Licmophora abbreviata*, *L. flabellata*, найденные на талломах грацилярии, а виды *Cocconeis pseudomarginata*, *C. costata*, *C. pellucida*, *C. placentula* var. *intermedia*, *D. smithii*, *Gr. marina*, *N. directa*, *Nitzschia distans*, *Psammodictyon constrictum*, *P. panduriforme*, *Surirella fastuosa*, *Tabularia fasciculata*, *Tryblionella coarctata* летом отмечены только в эпифитоне анфельции.

Шовные диатомовые водоросли занимают ведущее место в микрофитобентосе морей и встречаются на разнообразных грунтах и макрофитах. Здесь они представлены 14 родами и 27 видами, составляя 57 % общего количества обнаруженных видов, из них на талломах грацилярии найдено 18 видов, анфельции – 13. Родовое обилие представлено для обоих макрофитов: *Nitzschia* (5 видов), *Amphora* (4), *Cocconeis* (5), виды которых являются типичными обитателями микрофитобентоса морей умеренных широт в летний сезон.

В эпифитоне анфельции и грацилярии встречены единично грунтовые формы родов *Diploneis*, *Surirella*, *Pleurosigma*, *Carinasigma*, *Fallacia*. Они попадают на поверхность каменистых грунтов, талломов водорослей-макрофитов вместе с примесью илистых и песчаных фракций во время штормов. Иногда эти виды указывают и в фитопланктоне морей, но основное их местообитание – рыхлые грунты. Обнаружение этих видов в эпифитоне макрофитов можно объяснить влиянием подстилающих рыхлых грунтов под пластинами анфельции и свалами грацилярии.

Сравнение флористического состава микроводорослей эпифитона агароносных водорослей показало, что летом, независимо от вида макрофита, наблюдается снижение доли колониальных водорослей и преобладание одиночных свободноживущих форм диатомей родов *Cocconeis*, *Nitzschia*, *Amphora*. Эта тенденция отмечена нами и для эпифитона зал. Восток, эпифитона *S. japonica* в северо-западной части Японского моря, а также для бентоса крымского и прикавказского побережий, Филлофорного поля Зернова Чёрного моря (Рябушко, Буянкина, 1982; Рябушко, 1986а, 1988а, б, 1990а, 1991а, б, 1992, 1994б, 2013; Рябушко, Рябушко, 2001). Несмотря на различие гидролого-гидрохимических показателей вод Чёрного и Японского морей, на талломах обоих видов макрофитов преобладали морские и солоноватоводно-морские эвригалинные формы, способные обитать в широком диапазоне солёности (табл. 16).

Из фитогеографических элементов диатомовой флоры летом в обоих морях доминировали в основном космополитные виды (более 30 %) со значительным вкладом аркто-бореально-тропических форм (около 30 %). Анализ видового состава диатомовых водорослей эпифитона макрофитов в Чёрном море при одновременном отборе проб показал, что на разных видах макрофитов, хотя и нет строгой приуроченности определённых видов диатомовых к их поверхности, могут быть разные доминирующие виды микрофитов.

**Табл. 16.** Экологические и фитогеографические элементы флоры диатомовых водорослей эпифитона агароносных водорослей *Ahnfeltia tobuchiensis* и *Gracilaria verrucosa* из Японского и Чёрного морей

Элементы флоры диатомовых водорослей	Эпифитон водорослей-макрофитов	
	<i>Ahnfeltia tobuchiensis</i>	<i>Gracilaria verrucosa</i>
Экологические группы, %		
Морские	72,0	52,0
Солоноватоводно-морские	18,0	42,0
Солоноватоводные	5,0	6,0
Пресноводно-солонатоводные	5,0	–
Фитогеографические элементы, %		
Космополиты	33,0	32,0
Аркто-бореально-тропические	28,0	26,0
Бореальные	19,0	13,0
Бореально-тропические	10,0	16,0
Аркто-бореальные	10,0	13,0
Всего:	100 %	100 %

Таким образом, несмотря на определённые черты общего сходства диатомовой флоры Чёрного и Японского морей, летом отмечено минимальное сходство видового состава диатомовых эпифитона анфельции и грацилярии, что можно объяснить различием экологических условий локальных местообитаний.

#### 4.1.4. Bacillariophyta перифитона навигационных буёв в акваториях зал. Посьета, прилегающих к Дальневосточному морскому государственному природному биосферному заповеднику

В связи с началом проведения ИБМ ДВО РАН работ по оценке экологических рисков и мониторинга видов-вселенцев на шельфе дальневосточных морей России, вызванных сбросом балластных вод (Звягинцев и др., 2012), возникла необходимость изучения биоты в акваториях (о. Большой Пелис, архипелаг Римского Корсакова, бухты зал. Посьета: Рейд Паллада, Троицы и Витязь), прилегающих к Дальневосточному морскому государственному природному биосферному заповеднику (ДВМГПБЗ).

Согласно последней сводки по инвентаризации биоты ДМГПБЗ, проведенной в 1984–2003 гг., в её состав входит более 5000 видов растений и животных (Дальневосточный ..., 2004). Из альгофлоры довольно полно исследованы морской фитопланктон (260 видов), пресноводные водоросли (1032) и макрофиты (170), в то время как данные по изучению диатомовой флоры микрофитобентоса зал. Посьета (Николаев, 1970а, б, 1976; Рябушко, 1986а) не вошли в эту сводку, а диатомовые водоросли микрофитобентоса практически не исследованы. Поэтому были проведены работы по изучению видового состава диатомовых водорослей перифитона навигационных буёв в разных акваториях Японского моря, прилегающих к ДВМГПБЗ (см. рис. 29, 43, 44).

По данным В.А. Николаева (1970а, б, 1976), в микрофитобентосе различных типов природных субстратов (макрофиты, камни и рыхлые грунты) зал. Посьета зарегистрировано 295 видов и ввт диатомовых, однако после ревизии списка видов



их количество составляет около 280 (Рябушко 1986б). В верхнем микронном слое осадков на поверхности разных субстратов бух. Витязь на глубинах от 4 до 27 м найдено 76 видов и ввт отдела Bacillariophyta, из которых 47 видов относится к бентосным, 21 – планктонным и 7 – бентопланктонным формам (см. разд. 5.2).

В акватории зал. Посьета (бухты Рейд Паллада, Экспедиции, Новгородская, Портовая, Порт-Посьет, Витязь) в перифитоне навигационных буёв зарегистрировано 94 вида и ввт диатомовых водорослей, принадлежащих к классам *Bacillariophyceae* – 63 %, *Coscinodiscophyceae* – 28 %, *Fragilariophyceae* – 9 %, из них впервые зарегистрировано 43 вида и ввт (табл. 17).

**Табл. 17.** Видовой состав и эколого-фитогеографическая характеристика диатомовых водорослей перифитона навигационных буёв в зал. Посьета, 2011 г.

ТАКСОНЫ	Экологическая характеристика			Фитогеографическая характеристика
	Жизненная форма	Отношение к солёности	Сапробность	
1	2	3	4	5
BACILLARIOPHYTA				
Coscinodiscophyceae, Coscinodiscales, Coscinodiscaceae				
<i>Coscinodiscus granii</i> *	П	М	–	Б
<i>C. oculus-iridis</i> *	П	М	β	БТ
<i>C. radiatus</i>	П	М	-	К
Chaetocerotales, Chaetocerotaceae				
<i>Chaetoceros affinis</i> Lauder	П	М	-	БТ
<i>C. curvisetus</i> Cleve	П	М		БТ
Rhizosoleniales, Rhizosoleniaceae				
<i>Dactyliosolen fragilissimus</i> *	П	М	-	К
<i>Guinardia striata</i> *	П	М	-	К
<i>Rhizosolenia setigera</i> *	П	М	-	К
Aulacoseirales, Aulacoseiraceae				
<i>Aulacoseira granulata</i>	П	П	β	К
Leptocylindrales, Leptocylindraceae				
<i>Leptocylindrus danicus</i>	П	М	-	К
Arachnoidiscales, Arachnoidiscaceae				
<i>Arahnodiscus ehrenbergii</i>	БП	М	-	К
Heliopeltaceae				
<i>Actinoptychus senarius</i>	БП	М	-	К
<i>Skeletonema costatum</i>	П	МС	α	К

Продолж. табл. 17

1	2	3	4	5
Thalassiosiraceae				
<i>Thalassiosira gravida</i>	П	М	-	К
Stephanodiscaceae				
<i>Cyclotella choctawhatcheeana</i> *	П	С	-	БТ
Biddulphiales, Biddulphiaceae				
<i>Biddulphia arctica</i> f. <i>balaena</i> *	П	М		АБ
<i>B. biddulphiana</i> *	БП	М	-	Б
<i>Neohuttonia reichardtii</i> *	БП	М	-	БТ
Triceratiales, Triceratiaceae				
<i>Auliscus sculptus</i>	П	М	-	БТ
<i>Odontella aurita</i>	БП	М	-	К
<i>O. granulata</i> *	БП	М	-	Б
Plagiogrammaceae				
<i>Dimeregramma minor</i> *	Б	М	-	АБТ
<i>Plagiogramma staurophorum</i>	БП	М	-	К
Cymatosirales, Cymatosiraceae				
<i>Plagiogrammopsis vanheurckii</i> *	БП	М	-	Б
Melosirales, Melosiraceae				
<i>Melosira lineata</i>	БП	МС	$\alpha$	АБТ
<i>M. moniliformis</i> var. <i>subglobosa</i> *	БП	МС	$\alpha$	Б
Fragilariophyceae, Fragilariales, Fragilariaceae				
<i>Diatoma tenuis</i> *	П	ПС	$\chi$ - $\sigma$	Б
<i>Falcula media</i> Voigt var. <i>subsalina</i> *	БП	М	-	Б
<i>Fragilaria capucina</i> *	БП	ПС	$\sigma$ - $\beta$	К
<i>F. crotonensis</i> *	БП	П	-	АБ
<i>Neosynedra provincialis</i> *	Б	М	-	Б
<i>Synedra toxoneides</i> *	БП	М	-	Б
<i>Tabularia fasciculata</i>	Б	МС	$\alpha$	К
Licmophorales, Licmophoraceae				
<i>Licmophora abbreviata</i> *	Б	М	$\beta$	АБ
<i>L. flabellata</i>	Б	М	$\beta$	БТ
Bacillariophyceae, Achnanthales, Achnanthaceae				
<i>Achnanthes brevipes</i> var. <i>intermedia</i> (Kütz.) Cleve *	Б	МС	$\beta$	К
<i>A. groenlandica</i> (Cl.) Grun.	Б	М	-	АБ
<i>A. longipes</i> C. Agardh	Б	М	$\beta$	АБТ
Cocconeidaceae				
<i>Cocconeis costata</i>	Б	М	$\beta$	К
<i>C. placentula</i>	Б	ПС	$\sigma$	К
<i>C. scutellum</i>	Б	МС	$\beta$	К
Naviculales, Berkeleyaceae				
<i>Berkeleya rutilans</i>	Б	МС	-	АБ
<i>Parlibellus delognei</i>	Б	М	-	АБТ
<i>P. rhombicus</i> *	Б	МС	-	БТ
Diploneidaceae				
<i>Diploneis chersonensis</i>	Б	М	-	АБТ
<i>D. interrupta</i> *	Б	МС	$\sigma$	АБТ
<i>D. lineata</i>	Б	М		БТ

Продолж. табл. 17

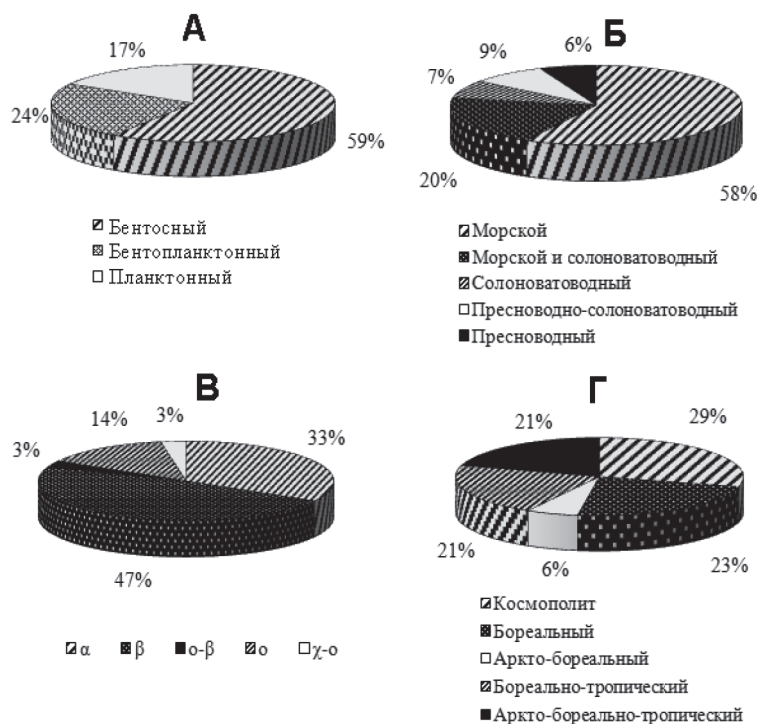
1	2	3	4	5
<i>D. smithii</i>	Б	MC	-	К
<i>D. splendida</i>	Б	М	-	АБТ
Amphipleuraceae				
<i>Halamphora cymbifera</i> *	Б	М	$\alpha$	БТ
Naviculaceae				
<i>Caloneis liber</i>	Б	М	-	К
<i>Haslea subagnita</i> *	Б	MC	-	Б
<i>Navicula cancellata</i> *	Б	ПC	-	АБ
<i>N. cryptocephala</i> *	Б	ПC	$\alpha$	АБТ
<i>Seminavis ventricosa</i>	Б	М	$\beta$	К
<i>Trachyneis aspera</i>	Б	М	$\beta$	АБТ
Lyrellales, Lyrellaceae				
<i>Lyrella clavata</i> *	Б	М	-	БТ
<i>L. hennedyi</i>	Б	М	-	АБТ
Plagiotropidaceae				
<i>Plagiotropis elegans</i> *	Б	М	o	Б
<i>P. lepidoptera</i>	Б	М	o	АБТ
Pleurosigmataceae				
<i>Carinasigma rectum</i> *	БП	М	-	БТ
<i>Gyrosigma tenuissimum</i>	Б	MC	-	БТ
<i>Pleurosigma intermedium</i> *	Б	MC	-	АБТ
<i>P. naviculaceum</i> *	Б	М	-	БТ
Thalassiophysales, Catenulaceae				
<i>Amphora crass</i>	Б	М	-	БТ
<i>A. hyalina</i>	Б	М	$\beta$	АБТ
<i>A. proteus</i>	Б	М	$\beta$	К
<i>Undatella lineolata</i> *	Б	MC	$\beta$	АБТ
Thalassiophysaceae				
<i>Thalassiophysa hyalina</i> *	БП	М	-	БТ
Bacillariales, Bacillariaceae				
<i>Cylindrotheca closterium</i>	БП	MC	$\beta$	К
<i>Hantzschia amphioxys</i>	Б	ПC	$\alpha$	АБТ
<i>Nitzschia acicularis</i> *	П	П	$\alpha$	Б
<i>N. angularis</i>	Б	М	$\alpha$	К
<i>N. hybrida</i> f. <i>hyalina</i> . *	Б	MC	$\beta$	Б
<i>N. lanceolata</i>	Б	С	-	БТ
<i>N. longissima</i>	БП	MC	-	К
<i>N. palea</i> *	Б	ПC	$\alpha$	К
<i>N. scapelliformis</i> *	Б	С	-	БТ
<i>N. sigma</i>	Б	С	o	АБТ
<i>N. spathulata</i> *	Б	М	-	БТ
<i>N. vermicularis</i> *	Б	MC	o	БТ
<i>Tryblionella apiculata</i>	Б	ПC	$\alpha$	-
<i>T. hungarica</i> *	Б	С	$\alpha$	К
Rhopalodiales, Rhopalodiaceae				
<i>Rhopalodia gibberula</i>	Б	С	-	АБТ
Surirellales, Surirellaceae				
<i>Campylodiscus fastuosus</i> *	Б	М	-	АБТ

Продолж. табл. 17

1	2	3	4	5
<i>Surirella fastuosa</i>	Б	М	–	АБТ
Entomoneidaceae				
<i>Entomoneis alata</i>	БП	С	–	АБТ
Tabellariales, Tabellariaceae				
<i>Tabellaria fenestrata</i> *	БП	П	β	К
Anaulales, Anaulaceae				
<i>Anaulus vallus</i>	Б	М	-	Б
Ardissoneales, Ardissonaceae				
<i>Ardissonea crystallina</i>	Б	МС	β	БТ
Striatellales, Striatellaceae				
<i>Grammatophora marina</i>	Б	М	β	К
<i>Striatella unipunctata</i>	БП	М	–	БТ
Rhabdonematales, Rhabdonemataceae				
<i>Rhabdonema arcuatum</i>	БП	М	–	К
Thalassionematales, Thalassionemataceae				
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	БП	МС	–	АБТ
<p>У с л о в н ы е о б о з н а ч е н и я. Приуроченность к местообитанию: Б – бентосный, БП – бентопланктонный, П – планктонный; отношение видов к солености воды: М – морской, МС – морской и солоноватоводный, С – солоноватоводный, ПС – пресноводно-солоноватоводный, П – пресноводный; сапробиологическая характеристика: α – альфа-мезосапробионт, β – бета-мезосапробионт, γ-о – ксено-олигосапробионт, о – олигосапробионт; фитогеографические элементы флоры: К – космополит, Б – бореальный, АБ – аркто-бореальный, АБТ – аркто-бореально-тропический, БТ – бореально-тропический вид; * – виды, впервые указанные для зал. Посьета.</p>				

Сопоставление состава диатомовых водорослей, обнаруженных в перифитоне макрообрастания навигационных буёв, с данными микрофитобентоса природных субстратов зал. Посьета, показало, что около 30 видов являются общими (Бегун и др., 2015; Begun et al., 2015). Кроме того, при сравнении списков видов, обнаруженных в бухтах Троицы (Николаев, 1970а) и Витязь (Рябушко, 1986б), нами отмечено значительное различие, но около десятка видов были общими. Видовой состав диатомовых водорослей зал. Посьета имеет сходные черты с микрофитобентосом других акваторий зал. Петра Великого. Однако из 76 видов и ввт диатомовых водорослей, встреченных в микрослое современных донных осадков на поверхности природных субстратов бух. Витязь, отмечено 29 видов общих с перифитонем навигационных буёв из зал. Посьета. Из всех видов 59 % относится к бентосным формам, 24 % – бентопланктонным и 17 % – планктонным, попавшим на субстрат в период взмучивания вод (рис. 47А). Большинство видов ранее отмечали в перифитоне экспериментальных пластин из различных материалов (Бегун и др., 2009, 2010) и эпифитоне макрофитов (Бегун, 2012). Диатомовая флора микрофитобентоса Японского моря имеет много общих черт с морями умеренных широт – Чёрным (Рябушко, 2013), Азовским (Рябушко, Бондаренко, 2011), Белым (Бондарчук и др., 2001) и Охотским (Кашина, 1975), что выражается в наличии общих видов и в сходстве некоторых эколого-фитогеографических элементов.

Во флоре диатомовых перифитона навигационных буёв из зал. Посыета преобладали морские (58 %) и солоноватоводно-морские (20 %) виды, но отмечены также пресноводные и пресноводно-солоноватоводные формы (47Б). Ранее в микрофитобентосе зал. Посыета указано 62 % морских видов диатомовых, то есть большинство видов принадлежит к морской флоре (Николаев, 1970а), многие из них являются эвритермными, встречающимися круглогодично независимо от температуры воды в море, которая подвержена здесь значительным изменениям в течение года за счёт конвективного перемешивания вод и штормов.



**Рис. 47** А–Г. Эколого-фитогеографическая характеристика диатомовых водорослей перифитона навигационных буёв в акваториях, прилегающих к ДВМГПБЗ: А – жизненные формы, Б – отношение видов к солёности воды, В – сапробиологическая характеристика ( $\alpha$  – альфа-мезосапробионт,  $\beta$  – бета-мезосапробионт,  $o-\beta$  – олиго-бета-мезосапробионт,  $o$  – олигосапробионт,  $\chi-o$  – ксено-олигосапробионт), Г – фитогеографическая принадлежность.

Выявлено 36 видов-индикаторов органического загрязнения вод, среди них 47 % занимают виды  $\beta$ -мезосапробионты – индикаторы умеренного органического загрязнения вод и  $o$ -сапробионты (14 %),  $o-\beta$ -мезосапробионты (3 %) и  $\chi-o$ -сапробионты (3 %) – индикаторы условно чистых вод (рис. 47В).

В осенний период в большинстве мелководных бухт зал. Посыета отмечены максимальные концентрации нитритов, нитратов, фосфатов и кремния, являющиеся важнейшими биогенными элементами (Вышкварцев, 1984), лимитирующими развитие диатомовых водорослей. Исследования различных групп макробентоса также свидетельствуют о том, что многие акватории залива характеризуются



высоким видовым разнообразием бентофауны и являются на сегодняшний день одними из эталонов фоновых акваторий (Belan et al., 2003).

В летне-осенний период воды залива подвержены влиянию теплой ветви Восточно-Корейского течения, что во многом определяет здесь обнаружения значительной доли тепловодных видов диатомовых. В связи с этим интересно отметить, что в перифитоне навигационных буёв из зал. Посыета преобладали виды-космополиты (29 %), бореальные (23 %), аркто-бореально-тропические и бореально-тропические (по 21 %) элементы диатомовой флоры (рис. 47Г), что заметно выше, чем в близлежащих бухтах Сухопутная (6 %) и Рында (10 %).

Для сравнения с более чистыми, фоновыми водами залива отметим, что в импактной бух. Троицы видовое богатство (24 вида) диатомовых было почти в 3 раза ниже. В бухте преобладали  $\alpha$ -мезосапробионты (33 %) – индикаторы сильного органического загрязнения вод по сравнению с  $\beta$ -мезосапробионтами, что в значительной степени обусловлено хроническим воздействием антропогенного фактора со стороны морского порта Зарубино и рыбокомбината, находящегося на берегу бухты. Среди  $\alpha$ -мезосапробионтов отмечены виды *H. cymbifera*, *T. fasciculata* и *M. moniliformis*, доминирующие в наиболее загрязненных органикой бухтах зал. Петра Великого. Неочищенные сточные воды, поступающие в бухту, а также нефтепродукты, попадающие в акваторию из морского порта, определяют количественное развитие толерантных таксонов микроводорослей.

Помимо нефтепродуктов, эпизодически происходит выброс в воду различных токсикантов, в т. ч. тяжёлых металлов, значительно превышающих допустимые концентрации (Кобзарь, Христофорова, 2012). В результате этого экологическая структура сообщества микроводорослей значительно упрощается, «аборигенные» виды замещаются «антропогенными», обладающими высокой толерантностью к загрязнению среды. Кроме того, соседство крупного морского порта, в акватории которого происходит постоянный слив огромного объема неочищенных балластных вод с судов дальнего плавания (Белан, 2001), может оказывать негативное влияние на биоту ДВМГПБЗ.

Распространение диатомовых водорослей во многом связано с течениями и циркуляцией вод, оказывающим существенное влияние на проникновение тепловодной фауны и флоры в заливы и бухты Приморья. Поэтому при исследовании микроводорослей необходимо учитывать возможность переноса морских организмов в зал. Петра Великого с помощью морского транспорта, поскольку здесь действуют 2 вектора течений переноса видов – приазиатский и транстихоокеанский, представляющие собой потенциальную возможность переноса экзотических видов и в акватории ДВМГПБЗ (Звягинцев и др., 2012).

Говоря о перспективах успешного решения современных задач мониторинга биоты в морском заповеднике и прилегающих к нему акваторий, на начальном этапе необходимо создать научный фундамент – по возможности полную базу данных по видовому составу и количественному распределению его населения. Учитывая слабый уровень изученности микрофитобентоса этих акваторий, необходимо дальнейшее расширение флористических и гидробиологических исследований, включая мониторинг не только видового состава, но и данные по изучению сезонной динамики количественных показателей микроводорослей и анализу параметров водной среды.

## Г Л А В А 5

**ДИНАМИКА ВИДОВОГО СОСТАВА И КОЛИЧЕСТВЕННЫХ  
ХАРАКТЕРИСТИК ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ  
ДОННЫХ СООБЩЕСТВ**

Морской микрофитобентос представляет многовидовое сообщество с преобладанием диатомовых водорослей. Согласно Уиттекеру (1980), сообщество – это «живая система взаимодействующих, дифференцированных по экологическим нишам, частично конкурирующих друг с другом видов». Сообщество характеризуется видовой структурой, то есть набором видов и количеством особей каждого вида (Левич, 1977).

Хотя о сообществе можно судить по списку видов, эта характеристика будет не полной. В ряде работ по исследованию микрофитобентоса Японского и Чёрного морей показано, что наряду с изучением таксономической структуры сообществ микроводорослей, необходимо учитывать их количественные и продукционные характеристики (Кучерова, 1973; Рябушко и др., 1981; Чербаджи, 1982; Рябушко, 1986б, 2009, 2013; Левин и др., 1991; Кузнецов, 2002; Алеев и др., 2005; Витченко, 2005; Бегун, 2007; Рябушко и др., 2008, 2013, 2014; Бегун и др., 2009а, б; Балычева, 2014; Balicheva, 2014).

Однако для установления общих закономерностей формирования видового состава и оценки количественного распределения донных микроводорослей в разных экотопах моря, необходимо также проводить и экспериментальные исследования. Для этих целей используют метод экспериментальных пластин, выполненных из разных антропогенных материалов (Кашина, 1975; Bangqin et al., 1989; Рябушко, Завалко, 1992; Бегун и др., 2009а, б, 2010; Brandini et al., 2001; Рябушко и др., 2013). Идеально подходят стеклянные поверхности (предметные стёкла) со стандартной площадью, применение которых позволяет достаточно точно дать качественную и количественную оценку сообщества микроводорослей. При этом экспонируемые в море субстраты можно изучать в разные сезоны годового цикла развития водорослей – кратковременно или долговременно, в зависимости от целей и задач исследования.

Диатомовые водоросли, как первичные продуценты органического вещества и начальные звенья биопродукционных процессов в море, играют важную роль в функционировании прибрежных экосистем. Они быстро реагируют на изменения среды обитания и служат надёжными индикаторами состояния водоёмов. Эта группа микроводорослей является наиболее изученной, а данные диатомового анализа широко используются для оценки экологического состояния пресноводных местообитаний, но ещё довольно ограниченно – для морской среды. Несмотря на относительную изученность флоры диатомовых водорослей современных донных осадков зал. Петра Великого (см. гл. 1), данные о сезонной динамике состава и количественного распределения современных бентосных диатомовых водорослей ранее отсутствовали, что послужило основанием для более широкого их исследования.

### 5.1. Сезонная динамика численности и биомассы диатомовых водорослей эпилимнина зал. Восток

Залив Петра Великого является самой обширной акваторией северо-западной части Японского моря с большим количеством заливов второго и третьего порядков, разнообразием экологических условий, а также наиболее интересной модельной акваторией для изучения влияния его вод с различным уровнем антропогенного загрязнения на состояние морской биоты.

Первые комплексные работы по изучению продукционных показателей микрофитобентоса разных экотопов были начаты в 70-е годы XX ст. в зал. Восток, входящего в состав зал. Петра Великого (Тарасов, Чербаджи, 1976; Чербаджи и др., 1980а, б; Рябушко и др., 1981; Чербаджи, Пропп, 1981; Чербаджи, 1982). Кроме экспериментальных работ, проведено изучение видового состава и количественного распределения диатомовых водорослей на разных грунтах и глубинах этого же залива (Чербаджи, 1982; Чербаджи, Бондарчук, 1985). Благодаря этим исследованиям, были установлены высокие значения первичной продукции микрофитобентоса каменистых грунтов, значительно превышающие аналогичные данные, полученные для рыхлых грунтов зал. Восток (Пропп, 1982; Чербаджи, 1982). Поэтому необходимо было изучить более подробно систематический состав бентосных диатомовых водорослей и их количественное распределение в микрофитобентосе каменистых грунтов.

С декабря 1979 по ноябрь 1980 гг. исследована сезонная динамика видового состава, обилия видов, численности, биомассы и структурных показателей сообщества донных диатомовых водорослей эпилимнина зал. Восток на постоянных станциях на глубинах 0,5; 5,0 и 10,0 м (см. рис. 6, 40). Анализ видового состава и количественных характеристик показал, что в сообществе микроводорослей эпилимнина в течение года происходит сезонная смена видов. На основе этих данных нами выделены сезонные комплексы видов диатомовых водорослей, слагающих сообщества каменистых субстратов, а также доминирующие и субдоминирующие виды по численности и биомассе (табл. 18–20). К доминирующим видам отнесены водоросли, составляющие по численности или биомассе свыше 20 % общего количества видов, встреченных в пробе, к субдоминирующим – от 10 до 19 % и к остальным – менее 10 %.

В течение 1978–1982 гг. на указанных глубинах обнаружено более 100 видов и ввт Bacillariophyta, из которых более 90 % составляют бентосные формы (Рябушко, 1990). В течение годового цикла на каменистых грунтах залива отмечено 26 видов, доминирующих по сезонам года и глубинам обитания (табл. 18). В течение года отмечено приблизительно одинаковое обилие видов: зимой – 16 видов, весной – 15, летом – 13, осенью – 14, так же как и по глубинам.

Зимний комплекс (декабрь – начало марта) видов сообщества диатомовых водорослей на каменистых грунтах залива формируется в конце ноября – начале декабря и по биомассе достигает своего максимума в январе ( $2576 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-2}$ ) на глубине 0,5 м при отрицательной температуре воды до  $-1,2^\circ\text{C}$  при образовании ледового покрова (табл. 19).

**Табл. 18.** Сезонные комплексы доминирующих видов диатомовых водорослей эпилимниона зал. Восток по глубинам

Таксон	Глубина, м		
	0,5	5,0	10,0
1	2	3	4
Зима (декабрь-март)			
<i>Achanathes groelandica</i>	-	+	+
<i>Planothidium hauckianum</i> var. <i>rhombicus</i>	-	+	+
<i>Amphora crassa</i>	-	-	+
<i>A. cruciata</i>	-	+	+
<i>A. proteus</i>	-	+	+
<i>Cocconeis costata</i>	-	+	+
<i>C. scutellum</i>	-	-	+
<i>Diatomella salina</i> var. <i>septata</i>	+	+	+
<i>Navicula ammophila</i> var. <i>intermedia</i>	+	-	-
<i>N. directa</i>	+	+	+
<i>N. dumontiae</i>	-	+	-
<i>Odontella aurita</i>	+	+	+
<i>Rhoicosphenia marina</i>	-	+	+
<i>Rh. pullus</i>	-	+	-
<i>Tabularia tabulata</i>	+	-	-
<i>Trachyneis aspera</i>	+	-	-
Итого: 16	6	11	11
Весна (апрель, май)			
<i>A. groenlandica</i>	-	-	+
<i>Amphora angusta</i>	+	-	-
<i>Berkeleya rutilans</i>	+	-	-
<i>C. costata</i>	-	-	+
<i>D. salina</i> var. <i>septata</i>	+	+	+
<i>Licmophora abbreviata</i>	-	+	-
<i>N. ammophila</i> var. <i>intermedia</i>	+	+	+
<i>N. dumontiae</i>	-	+	+
<i>Cylindrotheca closterium</i>	+	+	+
<i>O. aurita</i>	-	-	-
<i>Rh. marina</i>	-	-	-
<i>Rh. pullus</i>	-	+	-
<i>T. tabulata</i>	+	+	+
<i>T. aspera</i>	+	-	-
<i>Tryblionella coarctata</i>	+	-	-
Итого: 15	8	7	7
Лето (июнь-август)			
<i>A. groenlandica</i>	+	+	-
<i>A. cruciata</i>	-	-	+
<i>A. proteus</i>	-	+	+
<i>C. scutellum</i>	-	+	+
<i>D. salina</i> var. <i>septata</i>	+	+	-
<i>L. abbreviata</i>	+	+	+
<i>N. ammophila</i> var. <i>intermedia</i>	+	+	+
<i>Pleurosigma elongatum</i>	+	-	-

Продолж. табл. 18

1	2	3	4
<i>Rh. marina</i>	-	+	+
<i>Seminavis ventricosa</i>	-	-	+
<i>T. tabulata</i>	+	+	-
<i>T. aspera</i>	+	-	-
<i>T. coarctata</i>	+	+	+
Итого: 13	8	9	8
Осень (сентябрь-ноябрь)			
<i>A. groenlandica</i>	-	+	-
<i>A. cruciata</i>	+	-	+
<i>A. parvula</i>	-	-	+
<i>A. proteus</i>	-	+	+
<i>C. costata</i>	+	+	-
<i>D. salina</i> var. <i>septata</i>	+	+	+
<i>Diploneis smithii</i>	-	+	-
<i>N. ammophila</i> var. <i>intermedia</i>	+	-	-
<i>Nitzschia</i> sp.	+	+	+
<i>Rhabdonema arcuatum</i>	+	-	-
<i>Rh. marina</i>	-	+	-
<i>Rh. pullus</i>	+	-	+
<i>S. ventricosa</i>	-	+	-
<i>T. aspera</i>	+	-	-
Итого: 14	8	8	6

На глубине 0,5 м в течение всего зимнего периода наблюдений наиболее обильными и основными видами, достигающими своего массового развития, были типичные холодноводные, круглогодичные виды диатомей (табл. 19).

**Табл. 19.** Средняя численность и биомасса доминирующих видов диатомовых водорослей эпилитона зал. Восток в разные сезоны года на глубине 0,5 м

Месяц	Таксон	Численность, $N$		Биомасса, $B$	
		$N \cdot 10^3$ кл. · см <sup>-2</sup>	%	$B$ , мг · см <sup>-2</sup>	%
1	2	3	4	5	6
Декабрь	<i>Tabularia tabulata</i>	6,0	20	0,016	13
	<i>Odontella aurita</i>	3,2	11	0,066	51
	<i>Licmophora abbreviata</i>	3,0	10	*	*
	<i>Diatomella salina</i> var. <i>septata</i>	9,6	33	*	*
	<i>Navicula ammophila</i> var. <i>intermedia</i>	*	*	0,013	10
	Остальные	7,7	26	0,328	26
Всего:		29,5	100	0,423	100
Январь	<i>T. tabulata</i>	11,1	24	0,024	9
	<i>D. salina</i> var. <i>septata</i>	6,06	13	*	*
	<i>Navicula directa</i>	8,31	18	0,033	13
	<i>O. aurita</i>	6,91	15	0,152	59
	Остальные	14,3	30	0,048	19
	Всего	46,7	100	0,258	100



Продолж. табл. 19

1	2	3	4	5	6
Февраль	<i>T. tabulata</i>	10,2	18	0,021	11
	<i>O. aurita</i>	5,8	10	0,096	47
	<i>L. abbreviata</i>	18,6	33	0,037	18
	Остальные	21,4	39	0,049	24
Всего:		56,0	100	0,203	100
Март	<i>L. abbreviata</i>	25,8	47	0,034	23
	<i>T. tabulata</i>	6,31	12	0,017	12
	<i>O. aurita</i>	*	*	0,042	29
	<i>Trachyneis aspera</i>	*	*	0,019	13
	Остальные	33,0	41	0,037	23
Всего:		65,11	100	0,148	100
Апрель	<i>Berkeleya rutilans</i>	3,35	37	0,002	19
	<i>Nitzschia</i> sp.	2,33	25	0,001	13
	<i>Cylindrotheca closterium</i>	1,46	16	*	*
	<i>T. aspera</i>	*	*	0,003	30
	<i>Amphora angusta</i>	*	*	0,002	19
	Остальные	2,04	22	0,002	19
Всего:		9,18	100	0,0114	100
Май	<i>D. salina</i> var. <i>septata</i>	5,35	12	*	*
	<i>N. amnophila</i> var. <i>intermedia</i>	22,0	47	0,033	42
	<i>T. tabulata</i>	12,8	28	0,035	43
	Остальные	6,25	13	0,012	15
Всего:		46,4	100	0,081	100
Июнь	<i>T. tabulata</i>	12,1	25	0,038	28
	<i>L. abbreviata</i>	9,7	20	*	*
	<i>N. amnophila</i> var. <i>intermedia</i>	12,9	27	0,020	14
	<i>Tryblionella coarctata</i>	6,55	14	*	*
	<i>Pleurosigma elongatum</i>	*	*	0,036	27
	<i>T. aspera</i>	*	*	0,023	17
	Остальные	7,26	14	0,020	14
Всего:		48,5	100	0,136	100
Июль	<i>N. amnophila</i> var. <i>intermedia</i>	14,9	31	0,023	27
	<i>T. tabulata</i>	10,6	22	0,036	42
	<i>Achnantes groenlandica</i>	6,23	13	*	*
	Остальные	16,2	34	0,026	31
Всего:		47,5	100	0,083	100
Август	<i>D. salina</i> var. <i>septata</i>	65,0	82	0,017	33
	<i>T. aspera</i>	*	*	0,011	21
	Остальные	14,1	18	0,001	46
Всего:		79,1	100	0,079	100
Сентябрь	<i>D. salina</i> var. <i>septata</i>	2,0	24	*	*
	<i>Ampora cruciata</i>	1,81	21	0,003	35
	<i>Cocconeis costata</i>	1,58	18	*	*
	<i>Rhoicosphenia pullus</i>	1,58	18	*	*
	<i>Nitzschia</i> sp.	*	*	0,001	17
	<i>N. amnophila</i> var. <i>intermedia</i>	*	*	0,001	14
	Остальные	1,59	19	0,003	34
Всего:		8,59	100	0,008	100

Продолж. табл. 19

1	2	3	4	5	6
Октябрь	<i>N. ammophila</i> var. <i>intermedia</i>	1,1	11	*	*
	<i>D. salina</i> var. <i>septata</i>	4,2	40	*	*
	<i>Rhabdonema arcuatum</i>	*	*	0,005	22
	<i>T. aspera</i>	*	*	0,007	30
	<i>A. cruciata</i>	2,2	20	0,006	28
	Остальные	2,5	29	0,004	20
Всего:		10,5	100	0,023	100
Ноябрь	<i>D. salina</i> var. <i>septata</i>	7,0	57	*	*
	<i>N. ammophila</i> var. <i>intermedia</i>	1,3	11	*	*
	<i>Rh. arcuatum</i>	*	*	0,009	24
	<i>T. aspera</i>	*	*	0,012	33
	Остальные	4,0	32	0,016	43
Всего:		12,3	100	0,037	100

С декабря по март отмечен сходный состав видов, доминирующих как по численности, так и по биомассе. В это время у самой кромки льда на мелководье доминирующее положение по численности, либо по биомассе занимали колониальные виды-образователи субстратов *Tabularia tabulata*, *Licmophora abbreviata* и *Navicula directa*, а также мелкие клетки (менее 10 мкм) *Diatomella salina* var. *septata*, которые преобладали по численности.

Высокий вклад в биомассу сообщества вносят крупнопанцирные, колониальные, бентопланктонные виды *Odontella aurita* и *Melosira moniliformis*, но количественно они составляют меньшую долю по сравнению с донными видами водорослей. В марте на глубине 0,5 м преобладает субдоминирующий вид *Trachyneis aspera*, относящийся к круглогодично вегетирующим, который также регулярно встречается летом в микрофитобентосе залива (табл. 19). В течение года в сообществе бентосных диатомовых водорослей впервые зарегистрирован мартовский максимум ( $80 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>) численности на глубине 5,0 м, не совпадающий с максимумом биомассы, отмеченным в январе (рис. 48).

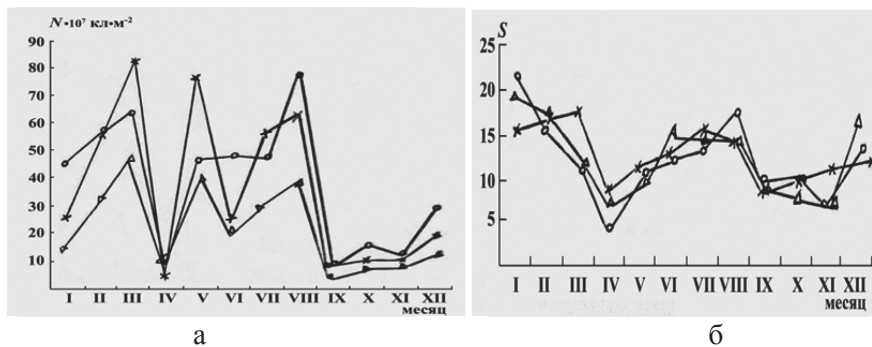


Рис. 48. Сезонная динамика численности ( $N$ ) и обилия видов ( $S$ ) диатомовых водорослей эпилимтона зал. Восток (1980 г.) на глубинах: о – 0,5 м; х – 5,0 м; ▲ – 10,0 м.

В апреле после зимней вспышки численности на всех трёх глубинах (рис. 48а, 49а, б) наблюдался общий спад в развитии диатомовых водорослей, сообщество находится в угнетённом состоянии, когда исчерпываются необходимые питательные вещества (рис. 49б).

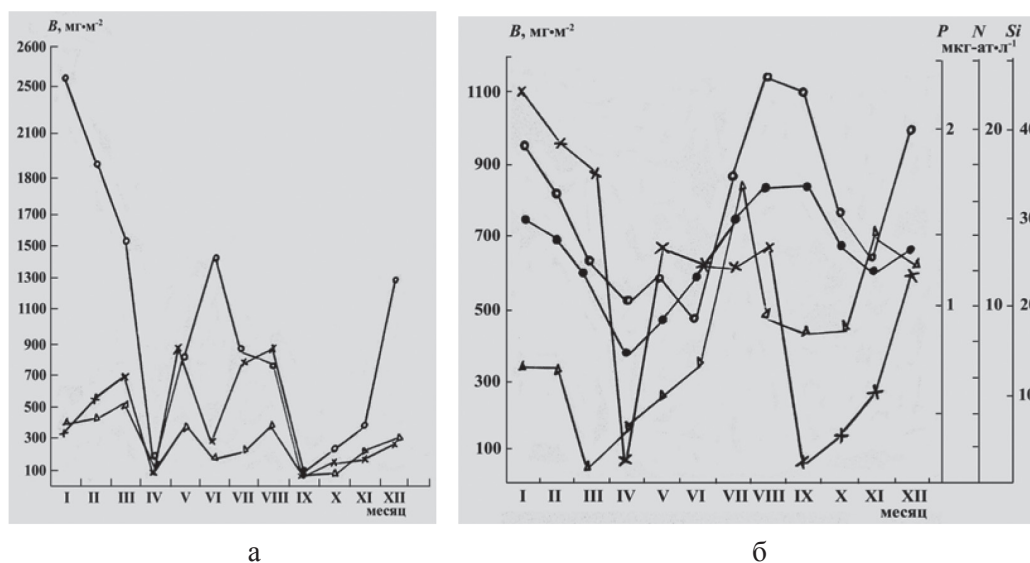


Рис. 49. Сезонная динамика биомассы (а), диатомовых водорослей эпилитона зал. Восток (1980 г.) на глубинах: о – 0,5 м; х – 5,0 м и ▲ – 10,0 м, а также концентрация биогенных элементов (б): суммарный фосфор (P – о), суммарный азот (N – ●), растворённый кремний (Si – ▲) (по: Пропп, Пропп, 1981).

Весной видовой состав водорослей по глубинам близкий, доминируют те же виды (табл. 19–21). Численность и биомасса диатомей на глубине 5,0 м имеет меньшие значения, чем на 0,5 и 10,0 м, а по численности и биомассе доминируют виды, которые на глубине 0,5 м массовых скоплений не образуют: *A. groenlandica*, *Rhicosphenia pullus*, *N. dumontiae*, *D. salina* var. *septata*, по биомассе – *N. directa* и *Amphora proteus* и субдоминирующий вид *A. cruciata*. В пробах присутствовали пустые панцири отмерших видов, массовых в предыдущие месяцы. Весной средняя численность и биомасса сообщества диатомовых водорослей снижается с глубиной, как и во все остальные сезоны года. К концу весны наблюдается увеличение численности мелкоклеточных видов и снижение биомассы диатомовых.

Летний комплекс (июнь-август) видов диатомовых залива не отличается стабильностью состава из-за разнообразия гидролого-гидрохимических условий среды их обитания. Особенностью летнего сезона Японского моря является муссонный климат, когда в июне больше пасмурных, чем солнечных дней, выпадает большее количество осадков, чем весной. Всё это оказывает влияние на качественных и количественных показателях сообщества донных диатомовых. На глубине 0,5 м доминантами по численности и биомассе были круглогодичные виды *T. tabulata*, *Navicula amorphila* var. *intermedia*, *D. salina* var. *septata*; по численности доминировали *L. abbreviata*, по биомассе – *Pleurosigma elongatum* (табл. 19).

В июле значения этих показателей ниже, чем в июне из-за повышения температуры и освещённости воды в море; на всех глубинах отмечены те же виды доминант, по численности – *L. abbreviata*, *Cocconeis scutellum*, *N. amorphila* var. *intermedia*, в августе на малой глубине – *D. salina* var. *septata* и *T. aspera*, а глубже – *Nitzschia* sp. (табл. 20, 21).

**Табл. 20.** Средняя численность и биомасса доминирующих видов диатомовых водорослей эпилимниона зал. Восток в разные сезоны года на глубине 5,0 м (\* – менее 10 %)

Месяц	Таксон	Численность, $N$		Биомасса, $B$	
		$N \cdot 10^3$ , кл. · см <sup>-2</sup>	%	$B$ , мг · см <sup>-2</sup>	%
1	2	3	4	5	6
Декабрь	<i>D. salina</i> var. <i>septata</i>	4,8	25	*	*
	<i>A. groenlandica</i>	2,9	15	0,010	40
	<i>N. directa</i>	*	*	0,005	20
	<i>Amphora proteus</i>	1,9	10	0,006	24
	<i>A. cruciata</i>	2,6	14	*	*
	Остальные	6,8	36	0,004	16
	Всего:	19,0	100	0,025	100
Январь	<i>Rh. pullus</i>	6,76	27	0,004	12
	<i>A. cruciata</i>	3,44	14	0,006	18
	<i>C. costata</i>	3,77	15	*	*
	<i>N. directa</i>	*	*	0,008	24
	<i>O. aurita</i>	*	*	0,004	12
	Остальные	11,2	44	0,011	34
	Всего	25,1	100	0,033	100
Февраль	<i>Navicula dumontiae</i>	12,4	23	0,011	21
	<i>C. costata</i>	9,8	18	*	*
	<i>Rh. pullus</i>	7,7	14	*	*
	<i>A. groenlandica</i>	10,6	20	0,019	36
	Остальные	13,5	25	0,022	43
	Всего:	54,0	100	0,052	100
Март	<i>A. groenlandica</i>	21,4	26	0,019	27
	<i>C. costata</i>	14,8	18	*	*
	<i>Rhodosphenia marina</i>	15,6	19	*	*
	<i>N. dumontiae</i>	11,1	13	*	*
	<i>Planothidium hauckianum</i> var. <i>rhombicus</i>	*	*	0,013	18
	<i>A. proteus</i>	*	*	0,012	17
	Остальные	20,1	24	0,026	38
	Всего:	83,0	100	0,069	100
Апрель	<i>N. dumontiae</i>	0,35	16	0,001	11
	<i>T. tabulata</i>	*	*	0,001	14
	<i>C. closterium</i>	0,44	20	*	*
	<i>Rh. pullus</i>	1,22	56	0,001	71
	Остальные	0,2	8	0,001	4
	Всего:	2,2	100	0,001	100
Май	<i>D. salina</i> var. <i>septata</i>	24,7	32	*	*
	<i>L. abbreviata</i>	21,0	27	0,027	32
	<i>N. amorphila</i> var. <i>intermedia</i>	26,4	34	0,040	48
	Остальные	6,2	7	0,017	20
	Всего:	78,3	100	0,085	100

Продолж. табл. 20

1	2	3	4	5	6
Июнь	<i>T. tabulata</i>	4,41	19	0,011	42
	<i>D. salina</i> var. <i>septata</i>	3,8	16	*	*
	<i>A. groenlandica</i>	3,8	16	0,003	13
	<i>Cocconeis scutellum</i>	2,4	10	*	*
	<i>Rh. marina</i>	2,7	12	*	*
	<i>A. proteus</i>	*	*	0,004	15
	<i>N. ammphila</i> var. <i>intermedia</i>	*	*	0,004	13
	Остальные	6,45	27	0,005	17
	Всего:	23,5	100	0,027	100
Июль	<i>T. tabulata</i>	11,5	20	0,004	50
	<i>A. groenlandica</i>	9,6	17	0,014	18
	<i>D. salina</i> var. <i>septata</i>	10,2	18	*	*
	<i>L. abbreviata</i>	7,4	13	*	*
	<i>N. ammphila</i> var. <i>intermedia</i>	7,4	13	0,011	14
	Остальные	11,8	19	0,014	18
	Всего:	57,8	100	0,078	100
Август	<i>Nitzschia</i> sp.	30,5	47	0,050	57
	<i>L. abbreviata</i>	9,7	15	*	*
	<i>Rh. marina</i>	6,7	10	*	*
	Остальные	17,7	28	0,037	43
	Всего:	64,6	100	0,086	100
Сентябрь	<i>D. salina</i> var. <i>septata</i>	3,6	42	0,001	20
	<i>C. costata</i>	1,3	15	*	*
	<i>Rh. marina</i>	0,8	10	*	*
	<i>A. groenlandica</i>	*	*	0,001	20
	<i>Diploneis smithii</i>	*	*	0,001	20
	<i>Seminavis ventricosa</i>	*	*	0,001	20
	Остальные	2,73	33	0,001	20
	Всего:	8,4	100	0,005	100
Октябрь	<i>D. salina</i> var. <i>septata</i>	2,8	26	*	*
	<i>Tryblionella coarctata</i>	3,0	29	0,005	40
	<i>A. proteus</i>	2,9	27	0,003	28
	<i>A. groenlandica</i>	*	*	0,001	13
	Остальные	1,9	18	0,002	19
	Всего:	10,6	100	0,011	100
Ноябрь	<i>D. salina</i> var. <i>septata</i>	1,4	11	*	*
	<i>T. coarctata</i>	4,4	35	0,009	53
	<i>A. proteus</i>	4,2	32	0,006	34
	Остальные	2,9	22	0,002	13
	Всего:	12,8	100	0,017	100

Осенний комплекс (сентябрь-ноябрь) диатомовых водорослей обеднён и характеризуется низким количеством видов на всех глубинах, по сравнению с зимними и летними месяцами; сопоставимым с апрелем. На малой глубине доминировали *A. cruciata* и *D. salina* var. *septata*, а на 5,0 м и 10,0 м, кроме них, отмечены *A. proteus*, *A. parvula* и *Rh. pullus*.



**Табл. 21.** Средняя численность и биомасса доминирующих видов диатомовых водорослей эпилимниона зал. Восток в разные сезоны года на глубине 10,0 м (\* – менее 10 %)

Месяц	Таксон	Численность, $N$		Биомасса, $B$	
		$N \cdot 10^3$ , кл. · см <sup>-2</sup>	%	$B$ , мг · см <sup>-2</sup>	%
1	2	3	4	5	6
Декабрь	<i>A. proteus</i>	*	*	0,008	30
	<i>D. salina</i> var. <i>septata</i>	2,8	24	*	*
	<i>Amphora crassa</i>	*	*	0,006	22
	<i>A. cruciata</i>	2,0	17	*	*
	<i>O. aurita</i>	*	*	0,005	18
	<i>C. scutellum</i>	1,8	15	*	*
	Остальные	5,4	44	0,008	30
Всего:		12,0	100	0,027	100
Январь	<i>A. crassa</i>	*	*	0,009	24
	<i>D. salina</i> var. <i>septata</i>	1,9	12	*	*
	<i>N. directa</i>	2,77	19	0,010	27
	<i>O. aurita</i>	*	*	0,079	21
	<i>A. cruciata</i>	2,0	13	*	*
	Остальные	8,53	56	0,010	28
Всего:		15,2	100	0,109	100
Февраль	<i>Rh. marina</i>	3,2	10	*	*
	<i>A. groenlandica</i>	7,3	24	0,091	20
	<i>C. costata</i>	6,9	22	*	*
	<i>Rh. marina</i>	*	*	0,008	18
	<i>A. crassa</i>	*	*	0,011	24
	Остальные	13,6	44	0,017	38
Всего:		31,0	100	0,045	100
Март	<i>A. groenlandica</i>	18,2	38	0,016	31
	<i>C. costata</i>	12,0	26	*	*
	<i>A. proteus</i>	*	*	0,009	17
	<i>Rh. marina</i>	5,6	12	*	*
	<i>Pl. hauckianum</i> var. <i>rhombeus</i>	*	*	0,007	10
	<i>O. aurita</i>	*	*	0,010	19
	Остальные	11,2	24	0,012	23
Всего:		47,1	100	0,052	100
Апрель	<i>N. dumontiae</i>	0,4	27	0,0003	20
	<i>N. closterium</i>	0,6	40	*	*
	<i>A. groenlandica</i>	*	*	0,0001	10
	<i>N. amorphila</i> var. <i>intermedia</i>	0,3	20	0,0005	39
	Остальные	0,2	13	0,0004	31
Всего:		1,5	100	0,001	100
Май	<i>D. salina</i> var. <i>septata</i>	20,2	49	0,005	13
	<i>N. amorphila</i> var. <i>intermedia</i>	9,0	22	0,014	39
Май	<i>C. scutellum</i>	8,6	21	0,008	21
	<i>T. tabulata</i>	*	*	0,005	14
	Остальные	3,5	8	0,004	13
Всего:		41,3	100	0,036	100

Продолж. табл. 21

1	2	3	4	5	6
Июнь	<i>L. abbreviata</i>	3,8	20	*	*
	<i>A. cruciata</i>	2,0	11	0,003	15
	<i>N. ammophila</i> var. <i>intermedia</i>	2,0	11	0,003	15
	<i>C. scutellum</i>	0,6	34	0,004	20
	<i>A. proteus</i>	*	*	0,002	10
	<i>Seminavis ventricosa</i>	*	*	0,002	10
	Остальные	10,2	24	0,005	30
Всего:		18,6	100	0,020	100
Июль	<i>N. ammophila</i> var. <i>intermedia</i>	5,9	20	0,006	30
	<i>C. scutellum</i>	8,2	29	0,003	16
	<i>A. proteus</i>	*	*	0,003	14
	<i>L. abbreviata</i>	4,6	16	*	*
	Остальные	10,1	35	0,008	40
Всего:		28,8	100	0,021	100
Август	<i>Nitzschia</i> sp.	11,2	29	0,019	49
	<i>Rh. marina</i>	9,3	24	*	*
	<i>L. dalmatica</i>	6,6	11	*	*
	<i>N. ammophila</i> var. <i>intermedia</i>	*	*	0,005	13
	Остальные	11,9	36	0,015	38
Всего:		39,0	100	0,039	100
Сентябрь	<i>Rh. pullus</i>	1,8	37	0,001	25
	<i>D. salina</i> var. <i>septata</i>	0,9	19	*	*
	<i>Amphora parvula</i>	0,9	19	0,001	25
	<i>Nitzschia</i> sp.	*	*	0,001	25
	Остальные	1,2	25	0,001	25
Всего:		4,8	100	0,004	100
Октябрь	<i>A. cruciata</i>	1,4	21	0,002	16
	<i>Rh. pullus</i>	1,3	20	*	*
	<i>D. salina</i> var. <i>septata</i>	2,2	31	*	*
	<i>A. proteus</i>	*	*	0,003	27
	<i>Nitzschia</i> sp.	*	*	0,002	18
	Остальные	1,9	28	0,004	36
Всего:		6,8	100	0,011	100
Ноябрь	<i>D. salina</i> var. <i>septata</i>	3,0	34	*	*
	<i>A. cruciata</i>	2,4	27	0,004	22
	<i>A. parvula</i>	1,2	14	*	*
	<i>A. proteus</i>	*	*	0,008	48
	Остальные	2,2	25	0,005	30
Всего:		8,7	100	0,017	100

В ноябре по всем глубинам преобладают виды холодноводного комплекса, доминируют *Rhabdonema arcuatum* и *T. aspera*, а количественные показатели к зимним месяцам постепенно возрастают. Вероятно, ноябрь – месяц перехода к формированию зимнего сообщества диатомовых водорослей.

В целом, динамика численности и биомассы донных сообществ диатомовых водорослей в течение года зависит от смены состава доминирующих видов по сезонам года и глубинам обитания, температуры и освещённости воды в море, а также гидрохимического режима водоёма (рис. 49). В эпилимне зал. Восток в

течение годового цикла в развитии бентосных диатомовых водорослей наблюдается два пика: зимне-ранневесенний максимумом (март) и летний (август), а также два минимума: весенний (апрель) и осенний (сентябрь). Число видов на всех глубинах синхронно изменяется по сезонам года (рис. 49а). Количественные данные, полученные в ходе исследования сезонной динамики диатомовых водорослей, свидетельствуют о том, что эта группа микроводорослей на твёрдых грунтах играет важную роль в прибрежье моря. Скалистые и каменистые фации, а также макрофиты, зелёным кольцом опоясывающие прибрежье морей, являются основным субстратом для различных прикрепленных гидробионтов, особенно для фауны, отличающейся высокой плотностью поселения и биомассы (Щапова и др., 1957; Скарлато и др., 1967), а также и для диатомовых, заселяющих эти разнообразные субстраты.

Видовая и размерная структура эпилитического сообщества диатомовых водорослей зал. Восток. На основе количественных данных динамики структурных характеристик сообщества диатомовых водорослей, обилия их видов и численности, с помощью индексов видового разнообразия Шеннона-Вивера ( $H$ ) и сходства видов Чекановского-Сёренсена ( $K_S$ ) установлены общие закономерности в развитии водорослей в сезонном аспекте и по глубинам обитания (табл. 22–25).

**Табл. 22.** Средние значения обилия видов ( $S$ ) и индекса видового разнообразия Шеннона ( $H$ ) бентосных диатомовых водорослей зал. Восток по глубинам 0,5, 5,0 и 10,0 м

Месяц	$S$			$H$		
	0,5 м	5,0 м	10,0 м	0,5 м	5,0 м	10,0 м
Декабрь	13	14	12	2,84	2,85	3,13
Январь	16	22	18	3,37	3,38	3,75
Февраль	17	16	14	3,14	3,14	3,16
Март	18	11	11	2,89	2,89	2,56
Апрель	8	4	7	2,40	1,65	2,41
Май	11	11	9	1,91	2,05	1,64
Июнь	12	11	14	2,62	3,07	3,33
Июль	15	13	14	2,94	2,99	3,07
Август	14	16	14	1,46	2,73	2,92
Сентябрь	8	9	8	2,65	2,59	1,04
Октябрь	9	8	7	2,46	2,45	1,98
Ноябрь	11	7	7	2,28	2,32	2,53
Среднее	-	-	-	2,58±0,30	2,66±0,30	2,63±0,46

Размерная структура сообщества диатомовых водорослей эпилитона зал. Восток в течение года характеризуется преобладанием клеток размером до 50 мкм, наименьшим количеством клеток водорослей размером более 100 мкм, а осенью на глубине 10,0 м отсутствием размерной фракции клеток более 50 мкм (табл. 23).

Сопоставление данных по размерной структуре сообществ диатомовых водорослей микрофитобентоса каменистых грунтов Японского моря (зал. Восток) и на раковинах мидии из Чёрного моря (бух. Казачья) показало следующее. В течение года на глубинах 0,5 м и 5,0 м в Японском море доминирует размерная группа микроводорослей 20–30 мкм и отсутствует группа размером более 200 мкм (табл. 24).

**Табл. 23.** Размерная структура (%) сообщества бентосных диатомовых водорослей зал. Восток на разных глубинах

Глубина, м	0,5	5,0	10,0	0,5	5,0	10,0	0,5	5,0	10,0	0,5	5,0	10,0
Размерные группы, мкм	Зима			Весна			Лето			Осень		
< 30	22,5	36,0	41,0	31,0	43,0	53,0	27,0	49,0	50,0	46,0	48,0	75,0
30–50	32,5	28,0	29,0	26,0	29,0	25,0	33,0	30,0	30,0	27,0	26,0	25,0
50–70	22,5	25,0	18,0	20,0	14,0	16,0	16,0	8,0	11,0	12,0	10,0	-
70–100	15,0	8,0	6,0	14,0	8,0	3,0	17,0	8,0	7,0	12,0	13,0	-
> 100	7,5	3,0	6,0	9,0	6,0	3,0	7,0	5,0	2,0	3,0	3,0	-
Итого:	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100	100

В Чёрном море доминирует группа микроводорослей размером 20–60 мкм, а размерная группа более 200 мкм отмечена в небольшом количестве зимой на глубине 2,5 м, а весной и летом – на 0,5 м (Рябушко, 2013). Распределение остальных размерных фракций в процентном отношении в течение года выше в Чёрном море, либо является близкими с Японским морем (табл. 24), что, возможно, объясняется более тёплыми водами и повышенным содержанием органики в Казачьей бухте по сравнению с зал. Восток.

**Табл. 24.** Размерной структуры (в %) сообществ бентосных диатомовых водорослей Японского (числитель) и Чёрного (знаменатель) морей по глубинам

Размерные группы, мкм	Глубина, м							
	0,5		5,0		0,5		5,0	
	Зима		Весна		Лето		Осень	
< 30	<u>22,5</u>	<u>36,0</u>	<u>31,0</u>	<u>43,0</u>	<u>27,0</u>	<u>49,0</u>	<u>46,0</u>	<u>48,0</u>
< 20	12,0	22,0	13,8	15,0	41,0	13,0	23,0	19,0
30–50	<u>32,5</u>	<u>28,0</u>	<u>26,0</u>	<u>29,0</u>	<u>33,0</u>	<u>30,0</u>	<u>27,0</u>	<u>26,0</u>
20–60	71,0	53,0	53,0	55,0	42,0	71,0	53,0	50,0
50–70	<u>22,5</u>	<u>25,0</u>	<u>20,0</u>	<u>14,0</u>	<u>16,0</u>	<u>8,0</u>	<u>12,0</u>	<u>10,0</u>
60–100	13,0	16,0	20,0	21,0	7,0	10,0	8,0	3,0
70–100	15,0	8,0	14,0	8,0	17,0	8,0	12,0	13,0
> 100	<u>7,5</u>	<u>3,0</u>	<u>9,0</u>	<u>6,0</u>	<u>7,0</u>	<u>5,0</u>	<u>3,0</u>	<u>3,0</u>
	4,0	10,0	13,0	9,0	8,0	6,0	16,0	28,0
> 200	-	-	0,2	-	2,0	-	-	-
Итого:	100	100	100	100	100	100	100	100

Примечание. Данные по Чёрному морю приведены по: Рябушко, 2013.

Наибольшее количество крупноклеточных видов отмечено на малых глубинах. В размерной структуре весеннего сообщества диатомовых наблюдается сходная тенденция с зимними месяцами (табл. 23). Осенью, в отличие от зимне-весеннего сезона, крупноразмерные особи диатомовых на глубине 10,0 м не встречены. Зимой сообщество донных диатомовых водорослей имеет наиболее сложную структуру: обилие видов ( $S = 62$ ) и индекс Шеннона ( $H = 3,75$ ) достигают максимальных значений (табл. 22), наступает период зимнего «цветения»

микрофитобентоса за счёт диатомового комплекса видов, совпадающего с зимним «цветением» фитопланктона, который начинается в январе и заканчивается в марте (Коновалова, 1984). В это время года в водах залива отмечены значительные концентрации азота, фосфора и кремния (Пропп, Пропп, 1981), что благоприятно для развития диатомовых водорослей.

Зимой на глубине 0,5 м основной вклад в биомассу микрофитобентоса зал. Восток у кромки льда вносит крупнопанцирный бентопланктонный вид *O. aurita*, что увеличивает частоту его встречаемости на субстратах в море. Некоторые виды бентосных диатомовых водорослей способны адаптироваться к низкой освещённости подо льдом и фотосинтезировать при интенсивности освещения 0,025 от падающей радиации (Palmisano, Sullivan, 1983).

В марте наблюдается наивысший расцвет и разнообразие диатомовой флоры на всех глубинах, но на глубине 5,0 м зарегистрирован максимум численности и биомассы, а индекс сходства  $K_S$  достигает наибольших значений между глубинами 5,0 и 10,0 м (табл. 25).

**Табл. 25.** Индекс сходства видов Чекановского-Сёренсена ( $K_S$ ) бентосных диатомовых водорослей зал. Восток между глубинами

Месяц	Индекс сходства видов ( $K_S$ )		
	0,5 – 5,0 м	0,5 – 10,0 м	5,0 – 10,0 м
Декабрь	0,45	0,54	0,69
Январь	0,46	0,55	0,68
Февраль	0,45	0,51	0,76
Март	0,43	0,35	0,99
Апрель	0,66	0,80	0,73
Май	0,69	0,70	0,70
Июнь	0,52	0,46	0,72
Июль	0,57	0,34	0,74
Август	0,31	0,29	0,73
Сентябрь	0,59	0,75	0,70
Октябрь	0,52	0,53	0,71
Ноябрь	0,44	0,44	0,57
Среднее	0,51±0,065	0,52±0,098	0,73±0,058

После весеннего пика развития диатомовых, следующего за зимним «цветением» фитопланктона (Коновалова, 1984) и микрофитобентоса, происходит резкое истощение количества биогенных элементов в толще воды и у дна зал. Восток (рис. 49б). Однако в апреле, как и поздней осенью, наблюдается сходная картина в развитии эпилитического сообщества диатомовых водорослей. После вспышки численности диатомовых структура сообщества значительно упрощается: количество видов сокращается соответственно от 28 до 22, а индекс видового разнообразия принимает в среднем близкие значения – 2,27 и 2,26 при уменьшении численности и биомассы на всех глубинах (рис. 48, 49а).

С апреля до сентября устанавливается температурная стратификация вод и в придонном слое возрастают концентрации биогенных веществ. В апреле, по мере их истощения, происходит снижение количественных показателей как микрофитобентоса, так и фитопланктона (Коновалова, 1972, 1984).



Летом наступает второй пик развития микрофитобентоса, как и фитопланктона. В это время отмечено довольно богатое видовое обилие диатомовых ( $S = 38$ ), а значения индекса Шеннона варьируют от 1,46 до 3,33 в зависимости от глубины (табл. 22). Размерная структура не претерпевает резких изменений, но индекс сходства видов по глубинам по-прежнему остаётся высоким между глубинами 5,0 и 10,0 м (табл. 22, 25). В это время численность диатомовых имеет значения, близкие к ранневесенним, а биомасса ниже за счёт развития мелкоклеточных видов (от 9 до 20 мкм). Сходная картина отмечена и для фитопланктона зал. Восток (Коновалова, 1984).

Одним из важных механизмов изменения продуктивности прибрежных вод является температурный режим водоёма. Летом при повышении температуры воды на разделе дно-вода происходит регенерация азота, преимущественно в форме аммиака, а также фосфатов и кремния (Пропп и др., 1979; Пропп, Пропп, 1981; Пропп, 1982). Кроме того, существенный приток биогенных элементов в зал. Восток происходит за счёт аллохтонного сноса питательных веществ с терригенными сносами, особенно в период муссонных дождей. Летом усиливаются процессы разложения макрофитов, на дно оседает большое количество отмерших видов фито- и зоопланктона, которые в виде органического детрита поступают на дно. В свою очередь, наличие детрита на грунте способствует лучшему заселению субстратов бентосными диатомовыми водорослями (Drum, 1981; Hudon, Bourget, 1983; Рябушко, 2013).

В научной литературе и во всех справочниках диатомовые водоросли относят к автотрофным организмам, однако имеются данные, в т.ч. и наши наблюдения, что, будучи автотрофами, они часто используют и гетеротрофный тип питания, активно ассимилируя органическое вещество из окружающей среды (Lewin, 1953; Lewin, Guillard, 1963; Lewin, Helluebust, 1976; McLean, 1981). Таким образом, у диатомовых существует и смешанный тип питания.

Осенью в заливе нарушается стратификация вод и начинается их конвективное перемешивание: обеднённые биогенными элементами поверхностные слои опускаются ко дну, а обогащённые придонные воды поступают в толщу (Пропп, Пропп, 1981). Этим фактом можно объяснить осенний пик в развитии фитопланктона (Коновалова, 1984) и резкое уменьшение численности и биомассы диатомовых бентоса по всем глубинам (Рябушко, 1986а).

Расселение диатомовых водорослей планктона и бентоса происходит по-разному, что, в первую очередь, связано с биологией и аутэкологией видов. Прежде всего, эти различия определяются особенностями их морфологического строения. Большинство пеннатных диатомовых водорослей характерно для микрофитобентоса, а центральных видов – для фитопланктона. Пеннатные диатомовые отличаются от центральных водорослей билатеральной симметрией и наличием сложной системы шва на одной или обеих створках, хотя у некоторых видов шов отсутствует и развито только осевое поле. Наличие шва у диатомовых позволяет им передвигаться по субстрату, в отличие от прикреплённых видов, что является их особенностью и важным преимуществом для обитания на разных типах субстратов и в донных отложениях. Поэтому в современных морях и океанах шовные диатомовые водоросли составляют до 70 % всех видов микроводорослей (Прошкина-Лавренко, 1963а).

Экологические факторы среды по-разному влияют на диатомовые водоросли, и каждый из них является важным. Отметим лишь следующее. Так, при экспериментальном изучении развития бентосных диатомовых в условиях полного отсутствия света, у водорослей сохранялась жизнеспособность клеток, что, по мнению авторов, свидетельствует о том, что лимитирующим фактором для них является температура воды (Gargas, Gargas, 1982). Донные диатомовые водоросли быстро адаптируются к слабой освещённости в ночное время и затенению в дневное время, после окончания фотосинтеза они погружаются в грунт, так же как и при слишком сильном освещении (Fischer et al., 1977). Известно, что яркое освещение ингибирует фотосинтез водорослей. Депрессия фотосинтеза отмечена в полдень у некоторых видов фитопланктона (Финенко, 1971) и макрофитов (McCracken, 1975), которая объясняется влиянием прямого деструктивного действия освещённости на ферментную и пигментную систему растений (Титлянов и др., 1977). По-видимому, сходные механизмы действуют и у бентосных диатомовых, заставляя их перемещаться в глубину грунта. Следовательно, освещение влияет на вертикальную структуру распределения эпибентосных сообществ диатомовых водорослей в морских и пресных водах (Admiraal, Peletier, 1980; Drum, 1981; Чербаджи, 1982; Hudon, Bourget, 1983). Именно зимой в зал. Восток по всем глубинам отмечены наибольшие значения индекса видового разнообразия и сходства видов (табл. 22).

Солёность и температура воды являются важными факторами для диатомовых водорослей как для их глобального расселения в Мировом океане, так и в локальных местообитаниях. При увеличении концентрации биогенных элементов в воде в осенне-зимний период происходит резкое возрастание численности и биомассы микрофитобентоса и интенсивное развитие фитопланктона за счёт диатомовых водорослей. Затем наступает истощение нитритов, фосфатов и растворённого кремния в воде до почти полного их исчерпания (рис. 49б). В заливе ещё продолжается зимняя конвекция вод, а концентрация биогенных элементов на всех горизонтах глубин остаётся низкой.

Другим лимитирующим фактором являлся кремний – жизненно необходимый элемент для построения створок диатомовых водорослей во время их клеточного деления. В клетках диатомовых водорослей, как это было показано на примере формирования вставочных ободков в клетках пеннатного вида *Fragilaria carpicina*, за процесс накопления запасов кремнезёма отвечают аппарат Гольджи и пузырьки, находящиеся под плазмалеммой, в которых происходит это накопление (Walker et al., 1978). Способность диатомовых извлекать кремний из воды для построения своих створок столь огромна, что во время их массового развития концентрация кремния в природных водах значительно снижается (Volcani, 1978, 1981; Sullivan, Volcani, 1981). Кремний является важнейшим микроэлементом для жизнедеятельности диатомовых, т.к. их панцири в основном состоят из кремнезёма, а недостаток кремния в воде ведёт к снижению толщины панциря диатомовых и количественного развития (Прошкина-Лавренко, 1963а; Paasche, 1973; Пропп, Пропп, 1981; Воронков, Кузнецов, 1984).

Как было отмечено ранее, максимальное снижение концентрации кремния и в реках, и морях предшествует бурному развитию диатомовых водорослей (Edwards, 1974; Volcani, 1978; Okita, Volcani, 1980). Осенью после летнего пика развития диатомовых планктона и микрофитобентоса зал. Восток лимитирующим

фактором являлся кремний (рис. 48б). Вероятно, в большей степени с этим фактором можно связать спад численности диатомовых на всех глубинах после летнего периода их интенсивного размножения.

На основе исследований видовой и размерной структуры, численности, биомассы и структурных показателей сообществ диатомовых водорослей эпилитона зал. Восток, а также анализа литературных данных, можно сделать вывод о сходности характера сезонного развития диатомового комплекса микрофитобентоса и фитопланктона, находящихся под влиянием климатических особенностей мест обитания и сезонной динамики гидролого-гидрохимических характеристик в прибрежной зоне залива. При этом необходимо учитывать биологию видов, слагающих сообщество, их морфологические и физиологические особенности, адаптационные возможности к значительным изменениям разнообразных экологических факторов среды

#### 5.2. Количественное соотношение диатомовых водорослей и бактерий в микронном слое донных осадков бух. Витязь зал. Посыета

Диатомовые водоросли и бактерии сосуществуют в водах океанов и морей, активно участвуют в сложных взаимодействиях между собой, существенно влияя на биогеохимические циклы и круговорот веществ в природе (Amin et al., 2012). Многие авторы отмечают постоянное присутствие бактерий как при культивировании диатомовых, так в природных поселениях, используя перфорации створок диатомовых в качестве ячеек для своего заселения. Известно, что бактерии обнаруживают сигналы от эукариот и реагируют на них. Большинство работ по исследованию взаимодействия бактерий и диатомовых посвящено планктонным видам. Однако на поверхности различных субстратов и современных донных осадков отмечены альгобактериальные маты, в которых бактерии и микроводоросли сосуществуют вместе и эти взаимодействия носят достаточно устойчивый характер, но эти связи ещё слабо исследованы.

При изучении бактериальных матов исследователи передают им первостепенную роль как продуцентам органического вещества в морских и гиперсолёных лагунах (Bauld, 1984; Герасименко и др., 1989, 1992; Рябушко, Тарасов, 1989; Старынин и др., 1989). Альгобактериальные сообщества представляют собой метаболически важную составляющую донных субстратов морей и океанов, в т. ч. и современных донных осадков. Возможно, именно метаболические взаимоотношения между бактериями и диатомовыми водорослями объясняют образование альгобактериальных матов на дне, максимальная толщина которых достигает порою нескольких сантиметров, видимые, иногда, невооруженным глазом. Подобные альгобактериальные маты описаны нами на Курильских островах из бухты Кратерной морского вулкана Ушишир (Рябушко, Тарасов, 1989; Ryabushko, 1998).

Изучение взаимоотношений бактерий и диатомей на экспериментальных стеклянных пластинах, экспонированных в течение нескольких сезонов года в крымском побережье Чёрного моря, привели исследователей к следующим выводам: в природных условиях заселение субстрата осуществляется бактериями, которые предшествуют диатомовым, способствуя их развитию своими прижизненными метаболитами (Горбенко, Кучерова, 1963). Оседание и

размножение бактерий и диатомей в первичной плёнке в течение первых суток проходит параллельно; по абсолютному числу клеток бактерии превосходят диатомовые водоросли; последние при массовом развитии на пластинах ограничивают увеличение численности бактерий, но уже осевших бактерий не угнетают. Авторы показали, что между диатомовыми водорослями и бактериями наблюдаются в большей степени метаболические взаимоотношения и лишь изредка – паразитические со стороны бактерий.

Ещё в 30-е годы XX ст. была показана способность морских бактерий к быстрому окислению и участию в реминерализации экзогенных растительных и водорослевых материалов (Waksman et al., 1933), в т. ч. в разложении панцирей диатомей для извлечения из них неорганических составляющих, в частности, фосфора, азота и углерода (Waksman, Butler, 1937).

Однако действие бактериальной плёнки не всегда влияет на прикрепление бентосных диатомовых водорослей, поскольку они сами продуцируют слизь для своего прикрепления к субстрату, как это было экспериментально показано для видов родов *Synedra*, *Licmophora* и др. (Ohgai et al., 1984a, b). Причём по данным исследования в сканирующем электронном микроскопе, водоросли мало контактируют с бактериальными клетками (Tomohiko et al., 1988).

Поверхностный слой современных морских донных осадков во всей их толщине играет существенную роль в расселении многих видов гидробионтов. Здесь сосредоточена основная масса микрофитобентоса. Многие виды диатомовых водорослей являются не только автотрофами, но среди них есть миксотрофы и гетеротрофы, способные использовать, кроме энергии солнечного света, ещё и органические вещества (Lewin, 1953; Lewin, Guillard, 1963). Поэтому к «санитарам моря» – бактериям присоединяются и диатомовые водоросли, которые вместе с ними достаточно эффективно утилизируют РОВ.

Изучение качественного и количественного распределения автотрофных и гетеротрофных компонентов сообществ на границе раздела вода – грунт представляет несомненный интерес. Диатомовые водоросли и бактерии способны совместно обитать в слое донных осадков (Левин и др., 1991; Рябушко, 1986а, б) и проникать на значительную глубину в толщу (для диатомовых – до 16 см) песчаного и илистого грунтов (Taasen, Nøisaeter, 1981).

Первые исследования количественного соотношения бактерий и диатомовых водорослей бух. Витязь в поверхностном (микронном) слое морских современных донных осадков, оседающих на различные типы субстратов (каменистый, песчаный, илистый, илисто-песчаный, макрофиты и др.) были представлены в статье В.С. Левина и соавторов (Левин и др., 1991). Однако в ней нет детального анализа видового состава и количественного распределения диатомовых водорослей на соответствующих субстратах. В работе в основном описан оригинальный методологический подход в исследовании, дано описание пробоотборника и метода отбора проб (см. гл. 3), а в качестве иллюстрации приведены краткие результаты по диатомовым водорослям и бактериям. Поэтому ниже представлен расширенный анализ результатов изучения видового состава, обилия видов, численности и биомассы диатомовых водорослей в микрослое современных донных осадков в зависимости от глубины, типа подстилающего грунта и толщины слоя осадка.

Бух. Витязь считается достаточно исследованной акваторией зал. Посыета зал. Петра Великого. Для бухты имеются данные по гидрохимическим показателям (Вышкварцев, 1984) и сведения о диатомовых, указанных в работах ряда авторов, исследовавших видовой состав, сезонную динамику и количественное распределение фитопланктона (Пура, 1971, 1974; Коновалова, 1979; Коновалова, Тяпкин, 1982; Орлова, 1984). Диатомовые водоросли фитопланктона зал. Посыета являются самой многочисленной группой (Коновалова, 1979), а в бух. Витязь их зарегистрировано 79 видов и разновидностей (Орлова, 1984). В развитии фитопланктона зал. Посыета отмечено два максимума – зимний и летний, при этом летний пик объясняется увеличением количества растворённых органических и биогенных веществ в период ливневых дождей (Коновалова, 1979).

Систематический состав диатомовых водорослей бентоса бухт Троицы и Витязь достаточно хорошо описан для разных типов грунта и эпифитона водорослей-макрофитов (Николаев, 1970а, б, 1976). Однако это в основном ботанические работы, в которых количественные данные сезонной динамики диатомовых отсутствуют, что снижает полноту изученности донных сообществ по сравнению с фитопланктоном зал. Посыета и микрофитобентосом зал. Восток.

Исследования видового состава и количественных характеристик диатомовых водорослей в микрослое современных донных осадков на поверхности разного типа подстилающих коренных грунтов бух. Витязь проводили в августе и сентябре 1983 г. в зависимости от толщины слоя осадка на глубинах от 1 до 27 м (табл. 26).

Анализ результатов показал, что валуны с гладкой горизонтальной поверхностью (ст. 2–6) имели толщину наилка в 30–150 раз меньше, чем валун с углублением (ст. 1). Толщина осадка на песках в зарослях морской травы zostеры (ст. 8–11) в 3–4 раза больше, чем на гладкой поверхности валунов. Толщина слоя над илами (ст. 12–15) выше на порядок, по сравнению с песками, и близка к наилку над валуном с углублением.

Видовой состав водорослей в микронном слое осадка на поверхности разных субстратов бух. Витязь представлен 75 видами и ввт отдела Bacillariophyta, из которых 48 видов относится к бентосным, 20 – планктонным и 7 – бентопланктонным формам, а также отмечены синезелёные водоросли (цианобактерии), характерные для осенних месяцев (табл. 27). По качественному составу преобладают в основном типичные донные диатомовые водоросли (64 %) с большим количеством планктонных видов (27 %). Из планктонных водорослей отмечены виды рода *Chaetoceros* и их споры, тропический вид *Bacteriastrum delicatulum*, а также *Hyalodiscus scoticus* и *Sk. costatum*, осевшие на дно бухты. Состав диатомовых водорослей бух. Витязь различается по станциям в зависимости от типа подстилающего грунта, толщины осадка и глубины проникновения микрофитов. Меньше всего (5 видов) диатомей отмечено на песках среди зарослей zostеры (ст. 12, 13), но это были эпибентосные виды, а типичные виды песчаных грунтов не обнаружены.

Наибольшее видовое обилие диатомовых водорослей с хлоропластами отмечено на станциях 7, 8, 10, а наименьшее ( $S = 4$ ) – на ст. 13. При этом в пробах часто встречались панцири диатомей. При высоком видовом обилии ( $S = 14$ ) зарегистрировано наибольшее количество (55 %) пустых створок.



Средняя численность диатомовых и бактерий, рассчитанная на единицу площади, зависит от толщины поверхностного слоя осадка, различаясь по станциям в пределах 2–3 порядков (табл. 28). Наибольшая численность ( $158 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>) и биомасса (0,69 мг·см<sup>-2</sup>) диатомовых отмечены на малой глубине на поверхности валуна с углублением, имеющего максимальную толщину осадка (490 мкм), что в 2,3 раза больше, чем на илах и в 63 раза больше, чем на песках (табл. 26).

**Табл. 26.** Толщина слоя осадка на поверхности разных типов субстратов в бух. Витязь зал. Посыета по глубинам, 1983 г.

№ станции отбора проб	Дата отбора проб	Характеристика типа субстрата	Глубина, м	Толщина слоя осадка, мкм
1	26.08.	Валун с углублением	2	490
2	-«-«-	Валун с наклонной поверхностью	1	14
3	-«-«-	Валун с горизонтальной поверхностью	4	5
4	-«-«-	-«-«-	5	3
5	-«-«-	-«-«-	8	17
6	-«-«-	-«-«-	10	12
7	-«-«-	Бетонный блок с горизонтальной поверхностью	27	20
8	-«-«-	Ил	14	160
9	-«-«-	Ил с примесью листьев мёртвой zostеры	10	230
10	29.09	Камень на песке среди zostеры	2	300
11	-«-«-	Песок с ракушкой среди zostеры	2	15
12	-«-«-	Песок в зарослях zostеры	2	28
13	-«-«-	Песок среди zostеры	5	50
14	-«-«-	Заиленный песок с листьями мёртвой zostеры	7	20
15	-«-«-	Ил у основания куста zostеры	10	360

Вероятно, это связано с тем, что осенние пробы отбирали после шторма, поэтому пустые панцири были вымыты из толщины осадка и попали в пробы. Выявлены некоторые различия по составу видов между твёрдым и песчаным грунтами. На валунах и прочих каменных субстратах преобладали представители родов *Amphora*, *Diatomella*, *Navicula*, *Rhoicosphenia*, на песках в зарослях морской травы zostеры – *Achnanthes*, *Nitzschia*, *Cocconeis*, а на илах – *Amphora*, *Diploneis*, *Lyrella*, *Navicula*, *Plagiogramma* (табл. 27).

Размерная структура диатомовых водорослей бух. Витязь отличается большим размахом варьирования (длина клеток достигала от 8 до 190 мкм). Клетки размером более 50 мкм достаточно редки, но встречались практически на всех глубинах. Клетки размером более 100 мкм крайне редки, как это отмечено и в зал. Восток осенью на глубине 10,0 м (табл. 23) и в основном относятся к планктонным видам: *Dactyliosolen mediterraneus*, *Hemiaulus hauckii*, *Nitzschia pacifica*, *Thalassionema nitzschioides*.

**Табл. 27.** Список диатомовых водорослей бух. Витязь зал. Посъета, по станциям отбора проб

Диатомовые водоросли	№№ станций
1	2
<i>Achnanthes brevipes</i> C. Agardh	7
<i>A. groenlandica</i> (Cleve) Grun.	3; 4; 7
<i>Achnanthes</i> sp.	7
<i>Amphora angusta</i> Greg.	9
<i>A. bigibba</i> Grun.	9
<i>A. hyalina</i> Kütz.	2; 3; 4; 5; 6; 10; 11
<i>A. parvula</i> Proschk.-Lavr.	3; 4; 5; 6; 9; 10; 13
<i>A. proteoides</i> Hust.	8; 9; 10; 12
<i>A. proteus</i> Greg.	7; 10
<i>Asterionellopsis glacialis</i> (Castr.) Round *	2; 6; 7; 10; 11; 14
<i>Auliscus sculptus</i> (W. Smith) Ralfs ex Pritch. *	7
<i>Aulacodiscus amoenus</i> Grev. *	7
<i>Bacillaria paxillifera</i> (O.F. Müll.) T. Marsson	2; 3; 7
<i>Bacteriastrum delicatulum</i> Cleve *	3; 7
<i>Berkeleya rutilans</i> (Trent.) Grun.	3; 7; 10; 14
<i>Campylodiscus</i> sp.	7
<i>Carinasigma rectum</i> (Donkin) G. Reid.	8; 12
<i>Chaetoceros affinis</i> Lauder *	3; 4; 6
<i>Chaetoceros didymus</i> * Споры	8; 11
<i>Chaetoceros socialis</i> Lauder * в том числе споры	8
<i>Chaetoceros</i> sp. 1 * Споры	7
<i>Chaetoceros</i> sp. 2 *	11; 15
<i>Chaetoceros</i> sp. 3 *	4; 11
<i>Cocconeis costata</i> Greg.	1; 7; 8; 10; 12; 15
<i>C. scutellum</i> Ehrenb.	1; 9; 10; 11; 13; 14
<i>C. maxima</i> (Grun.) Perag.	1; 10
<i>Coscinodiscus radiatus</i> Ehrenb. *	8
<i>Cylindrotheca closterium</i> (Ehrenb.) Reim. et Lewin	1; 2; 3; 4; 5; 7; 8; 10; 11; 15
<i>Dactyliosolen mediterraneus</i> H. Perag. *	2; 3; 4; 6; 7; 9; 11; 14
<i>Diatoma tenue</i> C. Agardh *	7
<i>Diatomella salina</i> var. <i>septata</i> (Nik.) I.V. Makar.	2; 3; 4; 5; 6; 8; 9; 10; 11; 12; 14; 15
<i>Dimeregramma minor</i> (Greg.) Ralfs ex Pritch.	1; 2; 5; 10
<i>Diploneis bombus</i> (Ehrenb.) Cleve	7
<i>D. suborbicularis</i> (Greg.) Cleve	7
<i>Entomoneis paludosa</i> (W. Sm.) Reim.	2; 7; 11
<i>Extubocellulus spinifer</i> (Hargr. et Guill.) Hasle, Stosch et Syvert. *	7; 13
<i>Fogedia finmarchica</i> (Cleve et Grun.) Witk., Metzl. et Lange-Bertalot	7
<i>Grammatophora marina</i> (Lyngb.) Kütz.	7
<i>Halamphora coffeiformis</i> (C. Agardh) Levkov	1; 8
<i>H. costata</i> (W. Sm.) Levkov	11; 12
<i>H. granulata</i> (Greg.) Levkov	11
<i>Hemiaulus hauckii</i> Grun. ex V.H. *	2; 3; 6; 7; 11; 14
<i>Hyalodiscus scoticus</i> (Kütz.) Grun. *	7; 8; 9; 10; 13; 14; 15

Продолж. табл. 27

1	2
<i>Licmophora abbreviata</i> Agardh	2
<i>L. dalmatica</i> (Kütz.) Grun.	4; 8; 15
<i>Navicula ammophila</i> var. <i>intermedia</i>	7
<i>N. cancellata</i> Donkin	8; 12
<i>N. directa</i> (W. Sm.) Ralfs ex Pritch.	1; 7
<i>N. distans</i> (W. Sm.) Ralfs ex Pritch.	7; 8; 9
<i>N. perrhombus</i> Hust.	3; 7; 8; 9; 10; 14; 15
<i>N. ramosissima</i> (Agardh) Cleve	2; 5; 6; 7; 9; 10; 14
<i>Navicula</i> sp.	13
<i>Nitzschia bilobata</i> W. Sm.	7; 12
<i>N. hybrida</i> f. <i>hyalina</i> Proschk.-Lavr.	7; 8; 11
<i>N. longissima</i> (Bréb. ex Kütz.) Ralfs ex Pritch.	11; 14
<i>N. pacifica</i> Cupp *	11; 14
<i>N. sigma</i> var. <i>intercedens</i> Grun.	7; 10
<i>N. thermalis</i> var. <i>minor</i> Hilse	2; 3; 4; 7; 8; 10
<i>Odontella aurita</i> (Lyngb.) C. Agardh	1; 8; 10
<i>Parlibellus delognei</i> (V.H.) E.J. Cox	7
<i>P. rhombicus</i> (Greg.) E.J. Cox	7
<i>Plagiogramma staurophorum</i> (Greg.) Heib.	7
<i>Plagiogrammopsis vanheurckii</i> (Grun.) Hasle, von Stosch et Syvertsen *	7; 8; 9; 15
<i>Plagiotropis lepidoptera</i> (Greg.) Kuntze	1; 10
<i>Pleurosigma</i> sp.	7
<i>Proboscia alata</i> (Brightw.) Sunström *	2; 4
<i>Rhabdonema arcuatum</i> (Lyngb.) Kütz.	1; 10
<i>Rh. pullus</i> M. Schmidt	1; 2; 4; 5; 6; 8; 10
<i>Seminavis ventricosa</i> (Greg.) M. Garcia-Baptista	1; 7; 8; 9; 10; 15
<i>Skeletonema costatum</i> (Grev.) Cleve *	2; 4; 7; 14
<i>Surirella fastuosa</i> Ehrenb. 1893	7; 8
<i>Tabularia tabulata</i> (Agardh) Williams et Round	2; 4
<i>Thalassionema nitzschioides</i> (Grun.) Mereschk. *	7
<i>Trachyneis aspera</i> (Ehrenb.) Cleve	1; 10
<i>Tryblionella acuminata</i> W. Sm.	1; 5; 7; 8; 9; 10; 11; 14
Синезеленые водоросли (цианобактерии)	1; 3; 5; 6; 7; 8; 10

(\*) – виды фитопланктона, осевшие на грунт.

Численность клеток диатомовых на илах на порядок выше значений, указанных для других типов грунта, кроме наилка на валуне с углублением; на песчаных грунтах практически одинаковая и уменьшается с глубиной; на илах такая зависимость не выявлена. Максимальные численность ( $462 \cdot 10^6$  кл.·см<sup>-2</sup>) и биомасса ( $0,12$  мг·см<sup>-2</sup>) бактерий отмечены в илистом грунте у кустиков зостеры на глубине 10 м (ст. 15). Количественные данные микроорганизмов, рассчитанные на единицу площади дна, отличаются от таковых, отнесенных к единице объёма собранного осадка, и остаются на разных станциях относительно стабильными.

**Табл. 28.** Плотность поселения и биомасса бактерий и диатомовых водорослей в поверхностной плёнке осадка на разных грунтах бух. Витязь зал. Посыета, 1983 г.

№№ станций отбора проб	Толщина осадка, мкм	Бактерии *				Диатомовые **			
		Плотность, $N$		Биомасса, $B$		Численность, $N$		Биомасса, $B$	
		$10^{10}$ кл.·м <sup>-2</sup>	$10^9$ кл.·мл <sup>-1</sup>	мг·м <sup>-2</sup>	мг·мл <sup>-1</sup>	$10^7$ кл.·м <sup>-2</sup>	$10^6$ кл.·мл <sup>-1</sup>	мг·м <sup>-2</sup>	мг·мл <sup>-1</sup>
1	490	69,0	1,4	166	0,3	158	3,2	6863	14,0
2	14	5,5	3,9	23,2	1,7	8,2	5,9	69,7	5,0
3	5	1,9	3,8	5,2	1,0	8,2	16,4	122	24,4
4	3	1,4	4,7	4,6	1,5	4,6	15,3	51,2	17,1
5	17	5,2	3,1	16,0	0,9	10,3	6,1	68,8	4,0
6	12	2,1	1,8	5,0	0,4	5,2	4,3	45,0	3,8
7	20	3,2	1,6	8,8	0,4	3,5	1,8	155	7,8
8	160	1,8	0,6	4,2	0,2	62,0	3,9	1968	12,3
9	230	54,0	10,8	162	3,2	31,3	1,4	487	2,1
10	300	4,2	2,8	11,3	0,8	25,0	0,8	376	1,3
11	15	28,0	14,0	88,0	4,4	4,3	2,9	107	7,1
12	28	332	9,2	996	2,8	3,2	1,1	172	6,1
13	50	324	20,2	1140	7,1	1,0	0,2	18,0	0,4
14	20	169	7,3	694	3,0	1,7	0,9	28,6	1,4
15	360	462	15,4	1160	3,9	55,2	1,5	1145	3,2

*Примечание.* (\*) – определение В.А. Харламенко; (\*\*) – определение Л.И. Рябушко (по: Левин и др., 1991).

В целом, видовой состав водорослей в микрослое осадков бух. Витязь соответствует флоре водорослей, поселяющихся на указанных типах коренных грунтов. С увеличением глубины возрастает число подвижных форм диатомовых по сравнению с малыми глубинами, где преобладают прикреплённые формы.

Учитывая однородность структуры наилка на валунах с горизонтальной поверхностью (ст. 3–7), проведено сравнение численности клеток диатомовых и бактерий на единицу объёма осадка в зависимости от глубины и толщины осадка. Установлено, что численность диатомовых находится в обратной зависимости от глубины залегания и толщины слоя осадка: при увеличении глубины от 4 до 27 м на горизонтальной поверхности валунов и при снижении толщины наилка в 4 раза, численность диатомей уменьшается в 10 раз, а у бактерий – в 2 раза.

Толщина плёнки микрослоя осадка (ст. 2–6) на твёрдых субстратах в 3–4 раза меньше, чем на поверхности песчаного грунта, а численность диатомовых – в 3 раза выше. Наибольшее соотношение биомасс диатомовых к бактериям равно 6. На илах при толщине осадка 260 мкм средняя численность бактерий составляла  $334,2 \cdot 10^6$  кл.·см<sup>-2</sup> и превосходила численность диатомовых  $43,4 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>, а биомасса была сходной и составляла приблизительно  $0,1$  мг·см<sup>-2</sup>.

Соотношения биомасс диатомовые/бактерии на разных станциях варьируют в пределах 3-х порядков. На илах оно оказалось близким к 1, а на каменистых грунтах возрастает в 20 раз за счёт невысоких значений биомассы бактерий (Левин и др., 1991). Наименьшие количественные показатели микроводорослей были в осадке над песчаным грунтом и здесь отмечено наименьшее соотношение биомасс диатомовых водорослей и бактерий, равное 0,1.

Сравнение средних значений численности и сырой массы бактерий в зависимости от типа грунта показало, что они варьируют в пределах 2-х порядков. Наибольшие показатели биомассы диатомовых, как и бактерий, отмечены на илистых грунтах. Однако численность бактерий на песке в зарослях морской травы *Z. marina* на глубине 5,0 м составляла  $54 \cdot 10^6$  кл.·см<sup>-2</sup> с биомассой 0,016 мг·см<sup>-2</sup>, что значительно выше, чем на глубине 2 м на песке в отсутствие zostеры. По данным В.И. Харламенко (1985), в эпифитоне zostеры бактерии достигают численность  $69 \cdot 10^6$  кл.·см<sup>-2</sup> и биомассы 0,017 мг·см<sup>-2</sup>, что на порядок ниже, чем им зафиксировано в микрослое илистого грунта у основания корней zostеры.

Наибольшие значения численности и биомассы микроорганизмов на поверхности илистого грунта согласуются с литературными данными о том, что в илистых грунтах численность бактерий выше, чем диатомовых. При этом тенденция роста численности микроводорослей от песчаных грунтов к заиленным осадкам отмечена и другим автором (Coles, 1979). Возможно, это связано с тем, что илистый грунт имеет большую удельную площадь поверхности для его заселения более мелкими организмами такими, как бактерии. Подобное распределение диатомовых и бактерий на указанных типах грунта, вероятно, контролируется и трофическим фактором, который по-разному лимитирует потребление органического вещества диатомовыми и бактериями.

Кроме того, различия численности и биомассы диатомовых и бактерий в микрослое осадка на поверхности рыхлых и твёрдых грунтов можно объяснить процессами, происходящими в поверхностных поровых водах, через которые осуществляется обмен биогенными элементами между отложениями и водой придонного слоя (Пропп, Пропп, 2001). Сравнительный анализ поровых и придонных вод показал, что минерализация органического вещества и выделение биогенных элементов в поровые воды происходят во всей толще осадка в море, что, вероятно, способствует «плодородию» морского микрофитобентоса. А поскольку механизмы этого обмена для илистых и песчаных грунтов различны, как указывают авторы, то, возможно, это отражается на видовом составе и количественных показателях донных диатомовых и бактерий.

В своём трактате о микроразнообразии иловых отложений Б.В. Перфильев (1972), автор термина «сапропель» (верхний слой илистого осадка, покрытого водой), отмечал, что из-за своеобразных условий верхнего активного слоя ила (сапрогена) различные микроорганизмы распределяются в виде тонких ярусов, образуя прослойки, или микрозоны, «мощность» которых составляет иногда лишь доли миллиметра. Им выделены микрозоны трёх типов, принципиально различающиеся между собой, но связанные переходами: превращения, осадения и нарастания. Состав микрозон зависит от многих экологических факторов внешней среды, в т.ч. от типа водоёма, литологии, биологии организмов, физико-химических свойств иловых отложений; определяется сезонной сменой гидрометеорологических условий года и климата.

В целом, в микронном слое осадков на поверхности твёрдых и рыхлых грунтов бух. Витязь зарегистрирована численность бактерий, которая по порядку величин была отмечена ранее для морских осадков (Сорокин, 1977; Харламенко, 1985; Bartoni, 1974; Rublee, Dornseif, 1978). Численность и биомасса бентосных диатомовых водорослей соответствуют уровню средних значений, указанных для микрофитобентоса прибрежных вод разных морей (Бондарчук, 1970; Бодяну, 1979;



Рябушко и др., 1981; Taasen, Hoisaeter, 1981; Чербаджи, 1982; Рябушко, 1986а, 1993а; Vodeanu, 1987–1988; Рябушко, Рябушко, 1991, 2001).

Интересно отметить, что наибольшее количество прокариот встречается в открытом океане, в почвах и на поверхности субстратов (Whitman et al., 1998). Однако плотность бактерий в морской воде ( $10^5$ – $10^6$  кл.·мл<sup>-1</sup>) меньше, чем в 10-см слое осадка ( $46 \cdot 10^7$  кл.·мл<sup>-1</sup>). Например, сравнение средней численности диатомовых ( $4,38 \cdot 10^6$  кл.·мл<sup>-1</sup>) и бактерий ( $6,71 \cdot 10^9$  кл.·мл<sup>-1</sup>) в микрослое донных осадков бух. Витязь на границе вода-грунт между диатомовыми ( $2,46 \cdot 10^5$  кл.·мл<sup>-1</sup>) и бактериями ( $4,76 \cdot 10^7$  кл.·мл<sup>-1</sup>) микрослоя осадков солёных эстуарных маршей бух. Сан-Франциско на границе воздух-вода (Harvey et al., 1983) показало, что численность микроводорослей на порядок, а бактерий на два порядка были выше в донных осадках бух. Витязь.

### 5.3. Диатомовые водоросли перифитона антропогенных субстратов в бухтах Золотой Рог и Рында зал. Петра Великого

Исследования диатомовых водорослей перифитона пластин трёх типов – из оргстекла, высоколегированной стали и древесины проводили в двух бухтах, разных по типу антропогенного загрязнения: Золотой Рог (причалы: 42 – мористая часть бухты и 44 – кутовая часть) и Рында (фоновая) при 15-суточной экспозиции и с нарастающим сроком экспозиции (143 и 134 сут, соответственно) (рис. 50–55).

В бухтах Золотой Рог и Рында обнаружен 91 вид и ввт отдела Bacillariophyta (табл. 29), включающий три класса Coscinodiscophyceae (26 %), Fragilariophyceae (10 %) и Bacillariophyceae (64 %), из них в бух. Золотой Рог найдено 72 вида и ввт, в т.ч. на 42 и 44 причалах соответственно – 58 и 68 видов, бух. Рында – 73.

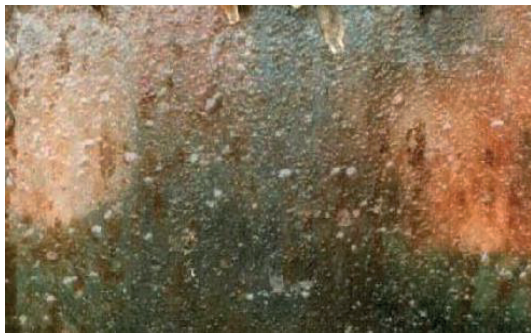


Рис. 50. Пластина из оргстекла при экспонировании в бух. Рында с 11.09 по 04.10. 2000 г.

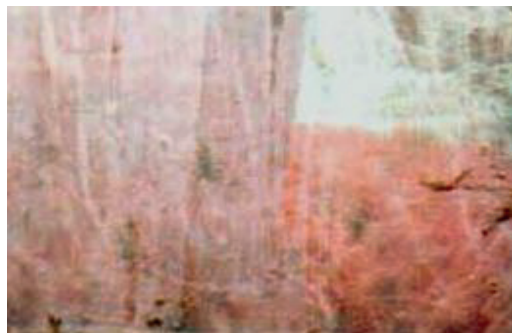
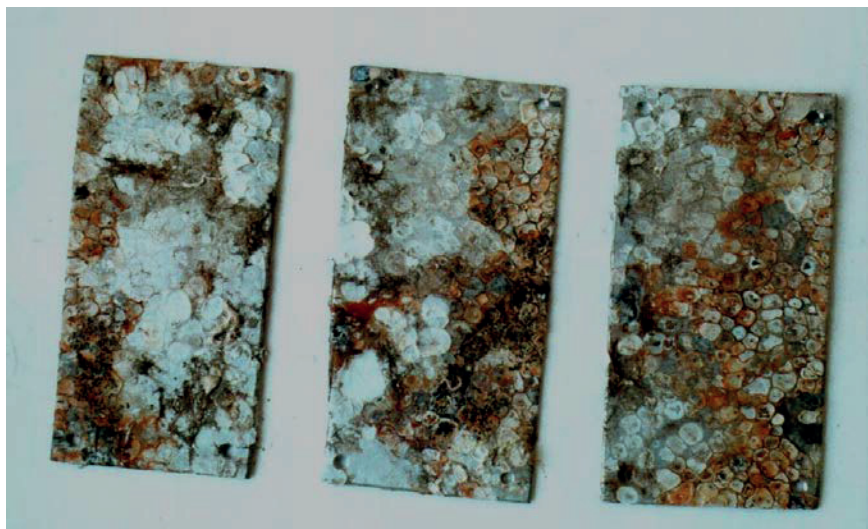
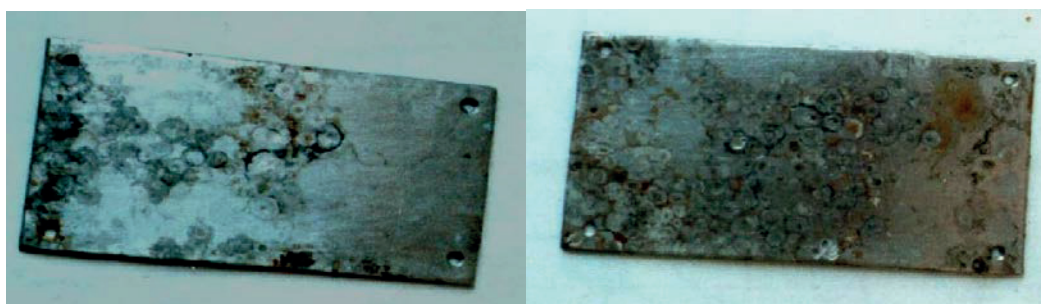


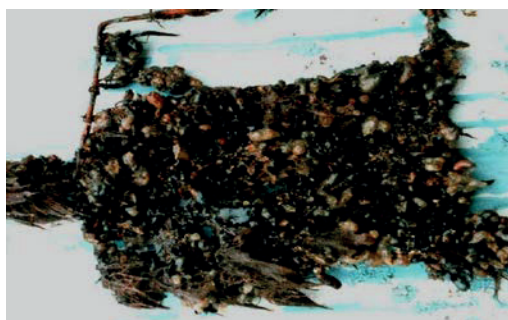
Рис. 51. Фрагмент пластины из оргстекла в бух. Рында после отбора проб 04.10. 2000 г.



**Рис. 52.** Экспериментальные пластины из высоколегированной стали, экспонированные в бух. Золотой Рог (44 причал), 2000 г.



**Рис. 53.** Экспериментальные пластины из высоколегированной стали, экспонированные в бух. Рында, 2000 г.



**Рис. 54.** Пластина из высоколегированной стали при экспонировании в бух. Золотой Рог (44 причал) с июня по октябрь 2000 г.



**Рис. 55.** Пластина из высоколегированной стали при экспонировании в бух. Рында с июня по октябрь 2000 г.

Табл. 29. Видовой состав диатомовых водорослей перифитона экспериментальных пластин из разных материалов в бухтах Рында и Золотой Рог в летне-осенний период 2000 г.

ТАКСОН	Оргстекло			Древесина			Высоколегированная сталь		
	Бух. Рында	Бухта Золотой Рог		Бух. Рында	Бухта Золотой Рог		Бух. Рында	Бухта Золотой Рог	
		42 причал	44 причал		42 причал	44 причал		42 причал	44 причал
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Achnanthes brevipes</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>A. groenlandica</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>A. longipes</i>	+	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Actinoptychus senarius</i>	-	-	+	+	-	+	-	-	-
<i>Amphora hyalina</i>	+	-	-	-	-	+	+	-	-
<i>A. proteus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	-
<i>A. parvula</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Amphora</i> sp.	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ardissonaea crystallina</i>	+	-	-	+	+	-	+	-	-
<i>Bacteriastrum furcatum</i> *	-	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>Berkeleya rutilans</i>	+	+	+	+	+	-	+	-	-
<i>B. scopulorum</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Biddulphia arctica</i> f. <i>balaena</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Caloneis liber</i>	+	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Carinasigma rectum</i>	+	+	+	+	+	-	+	-	-
<i>Cerataulina dentata</i> *	+	-	-	+	+	+	-	-	-
<i>Chaetoceros affinis</i> *	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>C. curvisetus</i> *	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>C. didymus</i> *	-	+	-	-	+	-	-	-	-
<i>C. peruvianus</i> *	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Cocconeis costata</i>	+	-	-	+	-	-	+	+	-
<i>C. scutellum</i>	+	+	+	+	+	+	+	-	-
<i>Coscinodiscus granii</i> *	+	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>C. oculus-iridis</i> *	+	+	+	+	+	-	+	+	-
<i>Cylindrotheca closterium</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Diploneis chersonensis</i>	+	-	+	+	+	-	-	-	-
<i>D. interrupta</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>D. smithii</i>	+	-	-	+	-	-	-	-	+
<i>D. subsineta</i>	+	+	-	+	-	-	+	-	+
<i>Ditylum brightwellii</i> *	+	+	+	+	+	+	-	-	-
<i>Entomoneis alata</i>	+	+	+	+	+	-	-	+	-
<i>Eucampia zodiacus</i> *	-	+	+	-	+	+	-	+	-
<i>Falcula media</i> var. <i>subsalina</i>	-	-	+	-	-	+	-	-	-
<i>Fragilaria striatula</i>	+	+	+	-	+	+	+	-	-
<i>Gomphonemopsis pseudexigua</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-

Продолж. табл. 29

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Grammatophora marina</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	-
<i>Guinardia striata</i> *	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Gyrosigma tenuissimum</i>	+	-	+	+	+	-	+	-	-
<i>Halamphora granulata</i>	-	+	+	-	+	+	-	+	+
<i>Haslea subagnita</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Hemiaulus hauckii</i> *	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Leptocylindrus danicus</i> *	-	+	-	+	+	+	-	+	-
<i>L. mediterraneus</i>	-	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Licmophora abbreviata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>L. flabellata</i>	+	+	+	+	+	-	+	+	+
<i>Lyrella hennedyii</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Melosira lineata</i>	-	+	+	+	+	+	-	+	-
<i>M. moniliformis</i> var. <i>moniliformis</i>	+	+	+	-	+	+	-	+	+
<i>M. moniliformis</i> var. <i>subglobosa</i>	-	-	+	-	+	+	-	-	+
<i>Meridion circulare</i> *	+	-	-	+	-	-	+	-	-
<i>Navicula cryptocephala</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	+
<i>N. directa</i>	+	+	+	+	+	+	+	-	-
<i>N. distans</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>N. perrhombus</i>	+	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Navicula</i> sp.	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Neosynedra provincialis</i>	+	+	-	+	-	-	+	+	-
<i>Nitzschia angularis</i>	+	+	-	+	-	-	+	-	+
<i>N. distans</i>	+	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>N. hybrida</i> f. <i>hyalina</i>	-	+	+	+	-	-	-	-	+
<i>N. longissima</i>	+	+	+	+	+	-	+	-	-
<i>N. macilenta</i>	+	-	+	+	-	+	+	-	-
<i>N. sigma</i>	+	+	-	+	-	+	-	-	-
<i>N. tenuirostris</i>	+	-	-	+	-	+	+	-	+
<i>N. vermicularis</i>	+	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Odontella aurita</i>	-	+	-	+	+	-	+	-	-
<i>Parlibellus delognei</i>	+	+	+	+	+	+	-	+	+
<i>P. rhombicus</i>	+	-	-	+	+	-	+	-	-
<i>Plagiotropis elegans</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>P. lepidoptera</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Pleurosigma clevei</i>	+	-	-	+	+	-	-	-	-
<i>P. formosum</i>	+	-	-	+	+	-	-	-	-
<i>P. intermedium</i>	+	+	+	+	+	+	-	+	+
<i>P. naviculaceum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Proschkinia poretzkajae</i>	-	+	+	+	+	-	-	+	-
<i>Psammodictyon panduriforme</i>	+	+	+	-	+	+	+	-	-
<i>Pseudo-nitzschia calliantha</i> *	+	+	+	+	-	+	+	+	-
<i>P. pungens</i>	-	-	+	-	-	+	-	+	+
<i>Rhabdonema arcuatum</i>	-	-	-	+	-	+	-	-	-
<i>Rhizosolenia setigera</i> *	+	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Rhoicosphenia marina</i>	+	+	-	+	+	-	+	-	-
<i>Seminavis ventricosa</i>	+	+	+	-	+	+	+	+	+
<i>Skeletonema costatum</i> *	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Striatella unipunctata</i>	+	-	-	+	+	-	+	-	-

Продолж. табл. 29

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Surirella fastuosa</i>	+	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Synedra toxonoidea</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Tabularia fasciculata</i>	-	+	+	-	+	+	-	+	+
<i>T. parva</i>	-	-	+	-	+	+	-	-	-
<i>Thalassionema nitzschioides</i> *	+	+	+	+	+	+	+	-	-
<i>Trachyneis aspera</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	-
<i>Tryblionella hungarica</i>	+	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Undatella lineolata</i>	+	+	+	+	-	+	-	-	-

(\*) – осевшие на субстрат виды фитопланктона.

Отмечено 55 общих видов, а коэффициент сходства Чекановского-Сёренсена достигал 74 %. По типу экспериментальных субстратов отмечено близкое сходство видов: на пластинах из стали найдено 60 видов, оргстекла – 78, древесины – 77. Сходство видовых списков диатомовых бух. Золотой Рог на субстратах из стали – оргстекла – древесины составляло 67, 87 и 86 % (42 причал), 62, 81 и 78 % (44 причал), а в бух. Рында – 72, 82 и 84 %.

К круглогодичным формам можно отнести виды диатомовых, толерантных к воздействию неблагоприятных условий среды: *Melosira moniliformis*, *Cylindrotheca closterium*, *Nitzschia tenuirostris*, *Tabularia fasciculata*. Другие виды *Cocconeis scutellum*, *Licmophora abbreviata* и *Grammatophora marina* являются убиквитными и широко встречаются на разных субстратах в районах с незначительным, либо повышенным уровнем антропогенного воздействия.

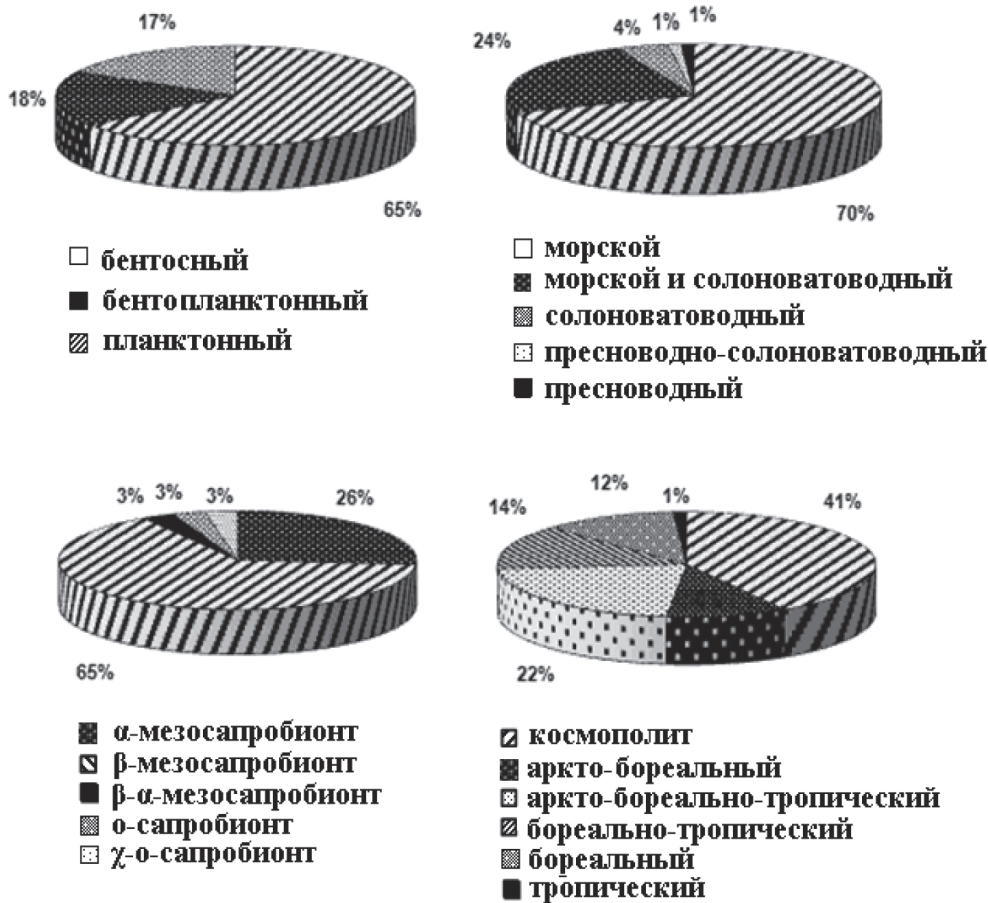
Анализ экологической и фитогеографической характеристик качественного состава диатомовых водорослей, обнаруженных в перифитоне экспериментальных пластин, показал следующее. По анализу фитогеографических элементов флоры диатомовых водорослей космополитные виды составляют 41 %, аркто-бореально-тропические – 22 %, бореально-тропические – 14 %, бореальные – 12 % и аркто-бореальные – 10 % (рис. 56).

Широко представлена экологическая характеристика водорослей. 60 % диатомовых водорослей составляют шовные подвижные формы, 27 % – прикрепленные, 13 % – прикреплено-подвижные. К свободноживущим видам относится 54 %, а к колониальным – 46 %, а по их отношению к местообитанию преобладают бентосные виды (65 %), 18 % относится к бентопланктонным и 17 % – планктонным (рис. 56).

По отношению к солёности воды преобладают морские (70 %), эвригалинные виды, морские и солоноватоводные (24 %), а в незначительных количествах отмечены солоноватоводные, пресноводно-солоноватоводные и пресноводные виды. По отношению диатомовых к pH среды обитания преобладают алкалофильные виды (98 %), а два вида *T. fasciculata* и *T. parva* являются индифферентными по этому показателю. Дополнением к экологической характеристике является сапробиологический анализ видов, обнаруженных в исследуемых акваториях разного типа загрязнения вод, включающий в себя качественный и количественный состав видов-индикаторов.

Всего выявлено 32 вида и ввт, из которых 65 % составляют  $\beta$ -мезосапробионты – индикаторы умеренно загрязнённых вод и 26 % –  $\alpha$ -мезосапробионты – индикаторы значительного загрязнения вод (рис. 56).





**Рис. 56.** Экологическая и фитогеографическая структура сообщества диатомовых водорослей в перифитоне экспериментальных пластин из разного материала в бухтах Золотой Рог и Рында в летне-осенний период 2000 г.

Максимальное число  $\alpha$ -мезосапробионтов (9 видов) отмечено в кутовой части бух. Золотой Рог (44 причал). Среди них выявлены виды, предпочитающие воду, обогащённую растворённым органическим веществом, способные переходить от автотрофного к гетеротрофному или смешенному типу питания. Это в основном виды-индикаторы значительного органического загрязнения – *Halamphora granulata*, *T. fasciculata*, *T. parva*, *M. moniliformis* и *Sk. costatum* и др.

Сравнение указанных характеристик загрязнённой бух. Золотой Рог с фоновой акваторией показало, что в бух. Рында количественно преобладают виды-индикаторы (2 вида –  $\sigma$ -сапробионта и 1 вид –  $\chi$ - $\sigma$ -сапробионт) умеренно загрязнённых и относительно чистых вод, отмеченные только в этой бухте. Исключение составляют виды  $\alpha$ -мезосапробионты на пластине из древесины, имеющей шероховатую поверхность, которая способствует лучшему оседанию диатомовых, в том числе планктонных колониальных видов, в частности, скелетонема, которая довольно часто присутствует на экспериментальных пластине разного типа, особенно со второй половины августа до первой половины октября в период её отмирания и оседания на дно.

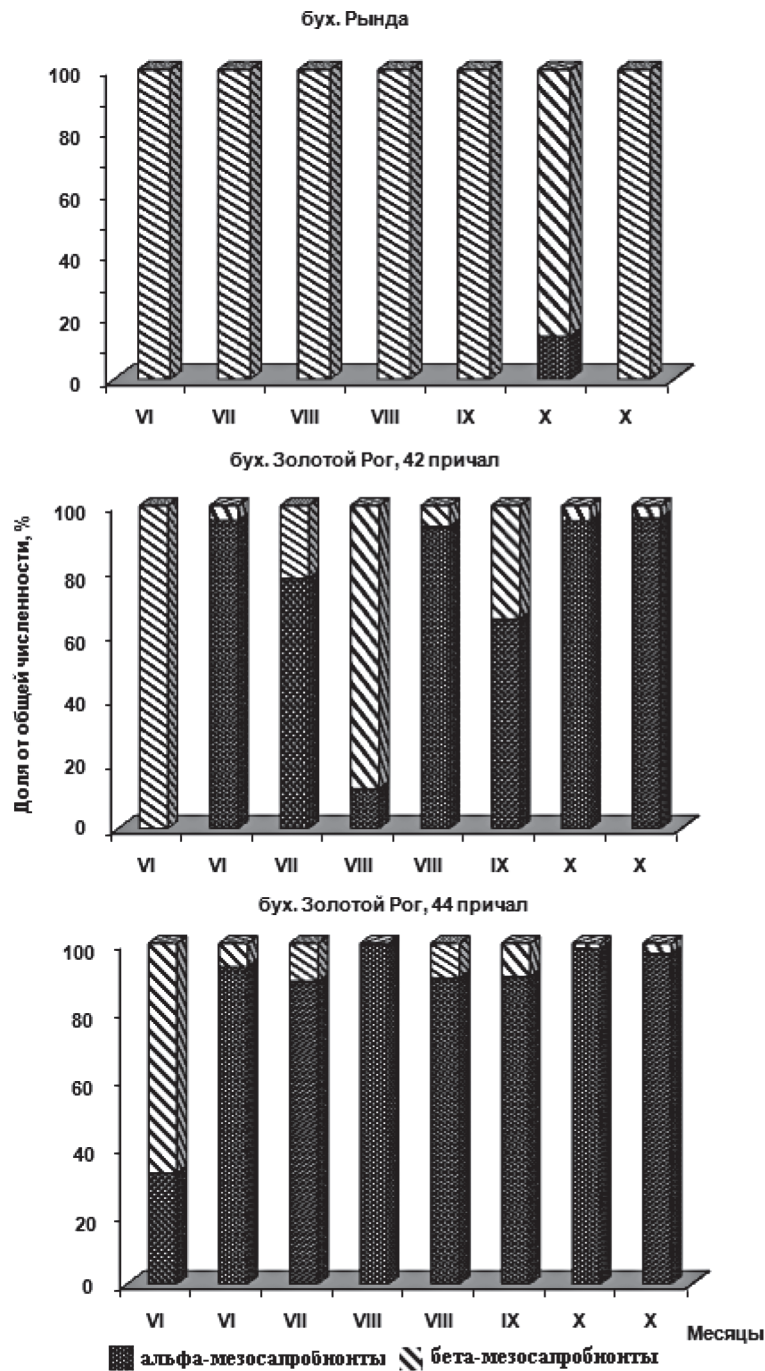
Динамика численности видов-сапробионтов диатомовых водорослей.

Качественная оценка видов-индикаторов не даёт полной картины состояния изучаемых акваторий, а количественные показатели видов-индикаторов диатомовых водорослей в бентосе морей практически отсутствуют. Поэтому сравнительный анализ количественных данных диатомовых, исследованных в разные сезоны года и сроки экспозиции в бухтах с разным типом загрязнения, позволяет получить представление о характере формирования видового состава и его количественного распределения в перифитоне антропогенных субстратов. Кроме того, с помощью количественной оценки видов-индикаторов можно оценить степень загрязнения изучаемых акваторий.

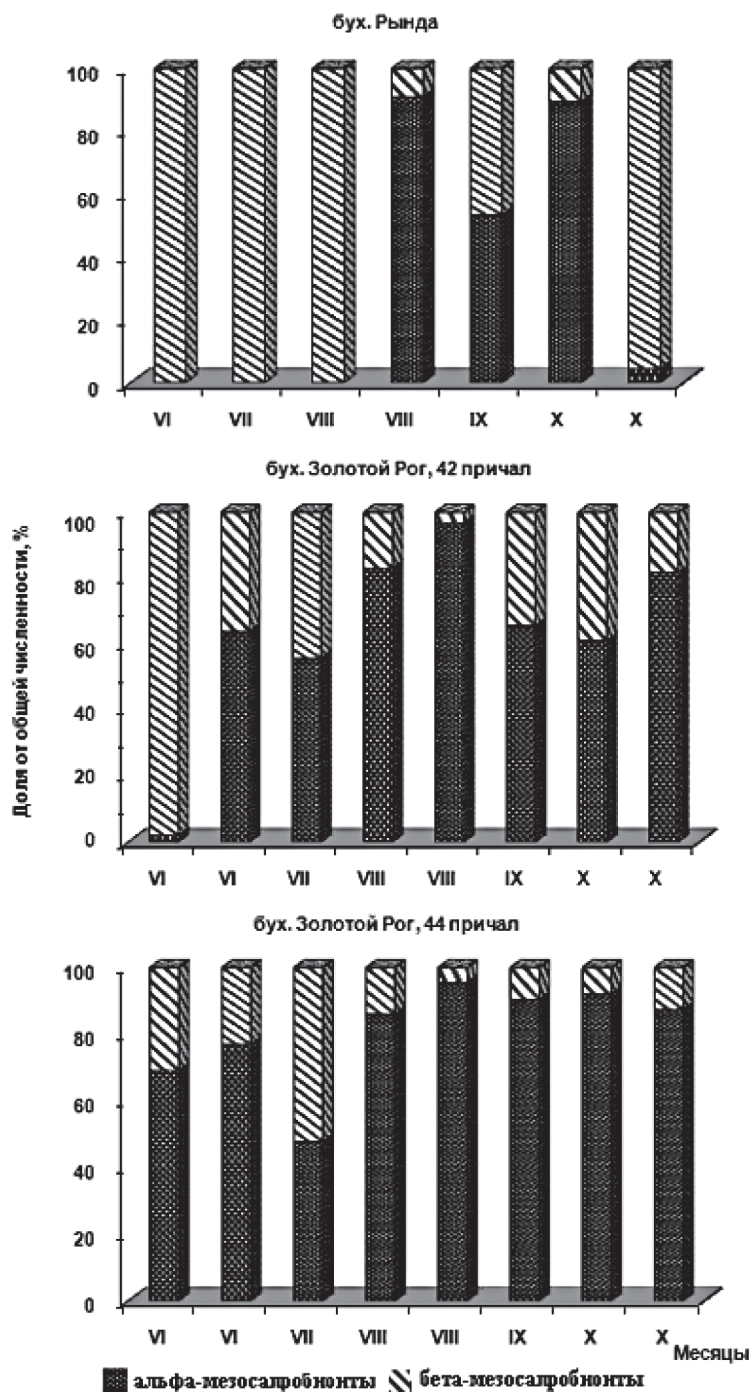
Процентное соотношение численности разных сапробиологических групп диатомовых на разных типах субстратов в бухтах Золотой Рог и Рында показало следующее (рис. 57–60). В зависимости от районов исследования в бух. Золотой Рог численность  $\alpha$ -мезосапробионтов составляла в районе 42 причала на оргстекле  $339 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>, древесине –  $136 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> и высоколегированной стали –  $325 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> и в районе 44 причала –  $11 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>,  $(186 \text{ и } 112) \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>, соответственно. В летне-осенний период в бух. Золотой Рог (42 причал) максимальная численность  $\beta$ -мезосапробионтов ( $127 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>) – индикаторов органического загрязнения вод зарегистрирована на пластинах из древесины, в первой половине июня эти виды достигали 100 % общей численности всех видов (рис. 57). На пластинах из оргстекла и высоколегированной стали численность видов  $\alpha$ -мезосапробионтов уменьшалась и составляла  $(0,29 \text{ и } 0,7) \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>, соответственно. При этом средняя численность  $\beta$ -мезосапробионтов составляла на пластинах из оргстекла  $5,8 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> (при наибольшей величине  $83 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>), древесины –  $43 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> (при  $84 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>) и стали –  $13,4 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> (при  $76 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>). В бухте отмечены также  $\alpha$ -мезосапробионты с наибольшей численностью ( $93 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>) на пластинах из древесины за счёт оседания скелетонемы в период её летне-осеннего развития в море. Средняя численность изменялась на пластинах из оргстекла  $(3\text{--}64) \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>, древесины  $(0,2\text{--}280) \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> и стали  $(0,3\text{--}38) \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> (рис. 58, 59).

В кутовой, наиболее загрязнённой части бух. Золотой Рог (44 причал), по численности преобладают  $\alpha$ -мезосапробионты  $(1,8\text{--}181) \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>, а в первой половине июня –  $\beta$ -мезосапробионты  $(12\text{--}159) \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>, составляя менее 60 % всех видов. Доминирующее положение по численности занимал вид *Sk. costatum* ( $100 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>, 56 %) на пластинах из оргстекла и  $(96 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>, 48 %) – древесины. В остальное время доминируют  $\alpha$ -мезосапробионты, которые на пластинах из стали составляли  $7 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>, оргстекла –  $60,8 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> и древесины –  $259 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> (рис. 57–59). Численность доминирующих видов диатомовых *B. rutilans* на пластинах из стали составляет  $64 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> (32 %), оргстекла –  $72 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> (36 %), древесины –  $76 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> (38 %), а *C. closterium* – на пластинах из стали  $(17 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>, оргстекла  $(16 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>) и древесины  $(168 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>, 80 %).

В фоновой бух. Рында в летне-осенний период при 15-суточной экспозиции виды  $\beta$ -мезосапробионты по численности составляют  $(0,5\text{--}50) \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> на пластинах из стали,  $(2,0\text{--}63,7) \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> – оргстекла и  $(0,12\text{--}81,3) \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> – древесины.

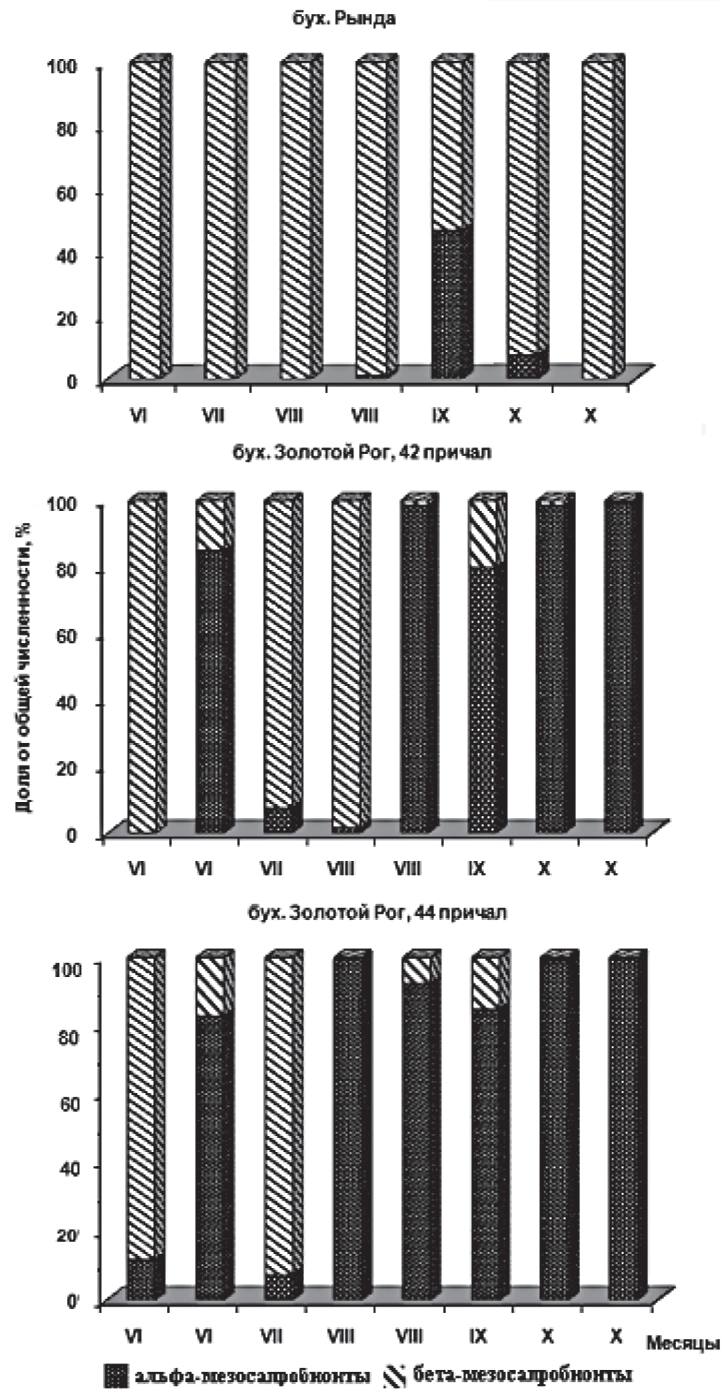


**Рис. 57.** Процентное соотношение численности сапробиологических групп диатомовых водорослей в перифитоне экспериментальных пластин из оргстекла при 15-суточной экспозиции в летне-осенний период 2000 г. в бухтах Рында и Золотой Рог.



**Рис. 58.** Процентное соотношение численности сапробиологических групп диатомовых водорослей в перифитоне экспериментальных пластин из древесины при 15-суточной экспозиции в летне-осенний период 2000 г. в бухтах Рында и Золотой Рог.

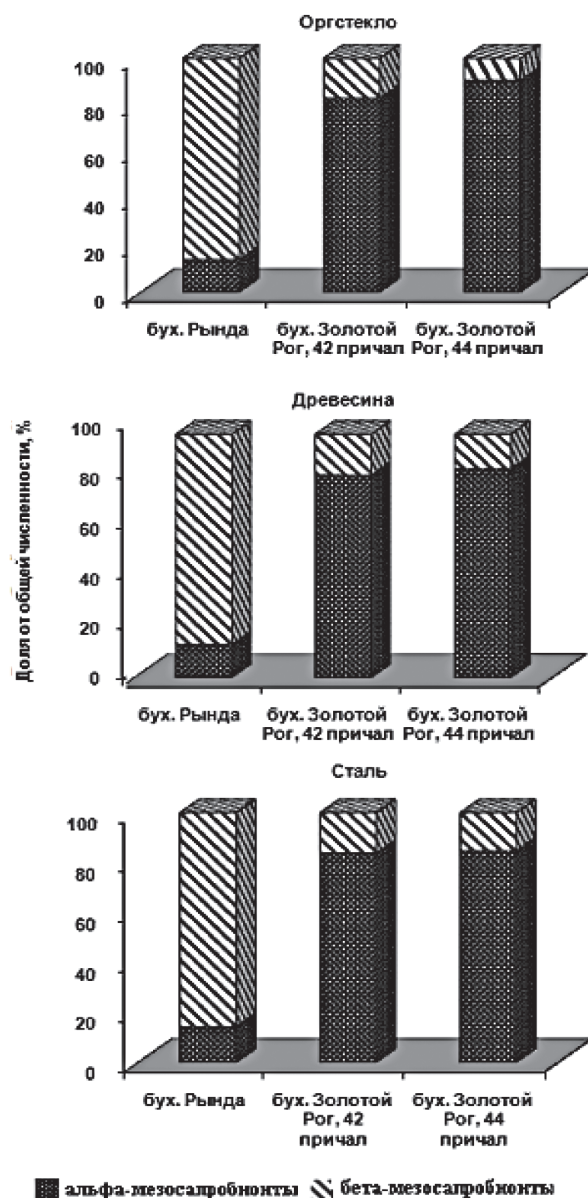




**Рис. 59.** Процентное соотношение численности сапробиологических групп диатомовых водорослей перифитона экспериментальных пластин из высоколегированной стали в летне-осенний период при 15-суточной экспозиции в бухтах Золотой Рог и Рында, 2000 г.

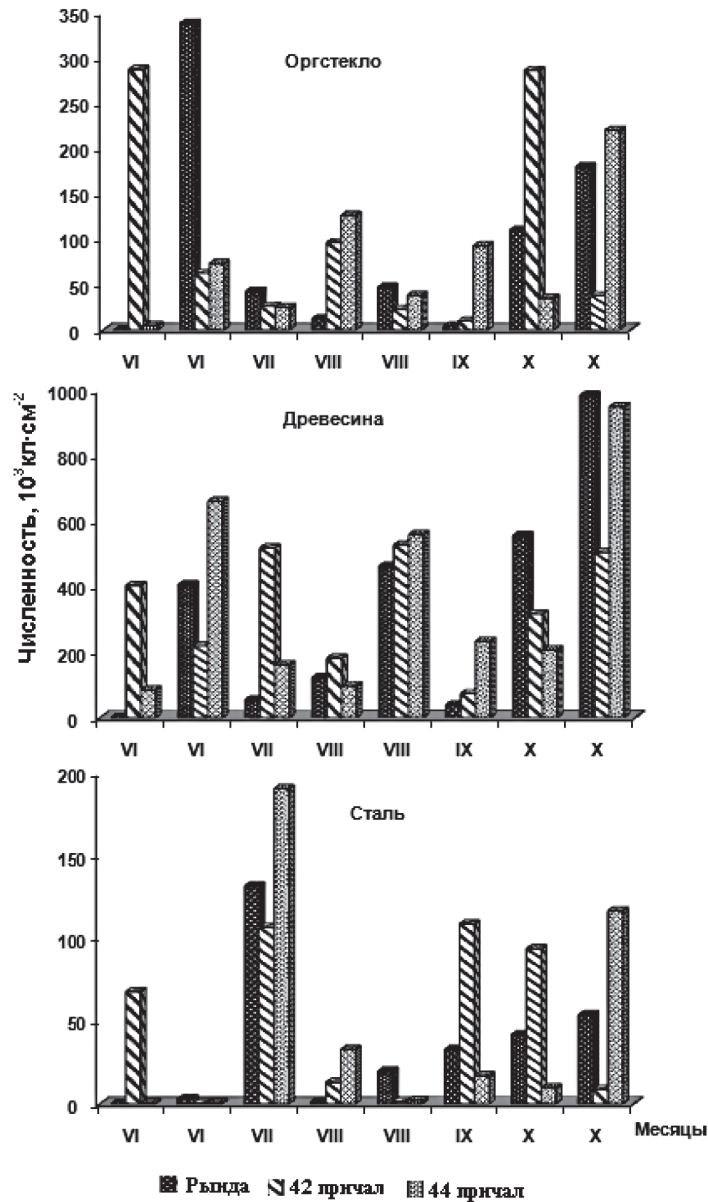


Для сравнения с кратковременной 15-суточной экспозицией пластин в октябре 2000 г. проведены исследования диатомовых на пластинах при 143 сут экспозиции в бух. Золотой Рог (42 и 44 причалы) и при 134 сут – в бух. Рында. Анализ процентного соотношения численности сапробиологических групп диатомовых водорослей перифитона пластин показал, что независимо от сроков экспозиции и качества субстрата в бух. Золотой Рог преобладают  $\alpha$ -мезосапробионты, а в бух. Рында –  $\beta$ -мезосапробионты (рис. 60).

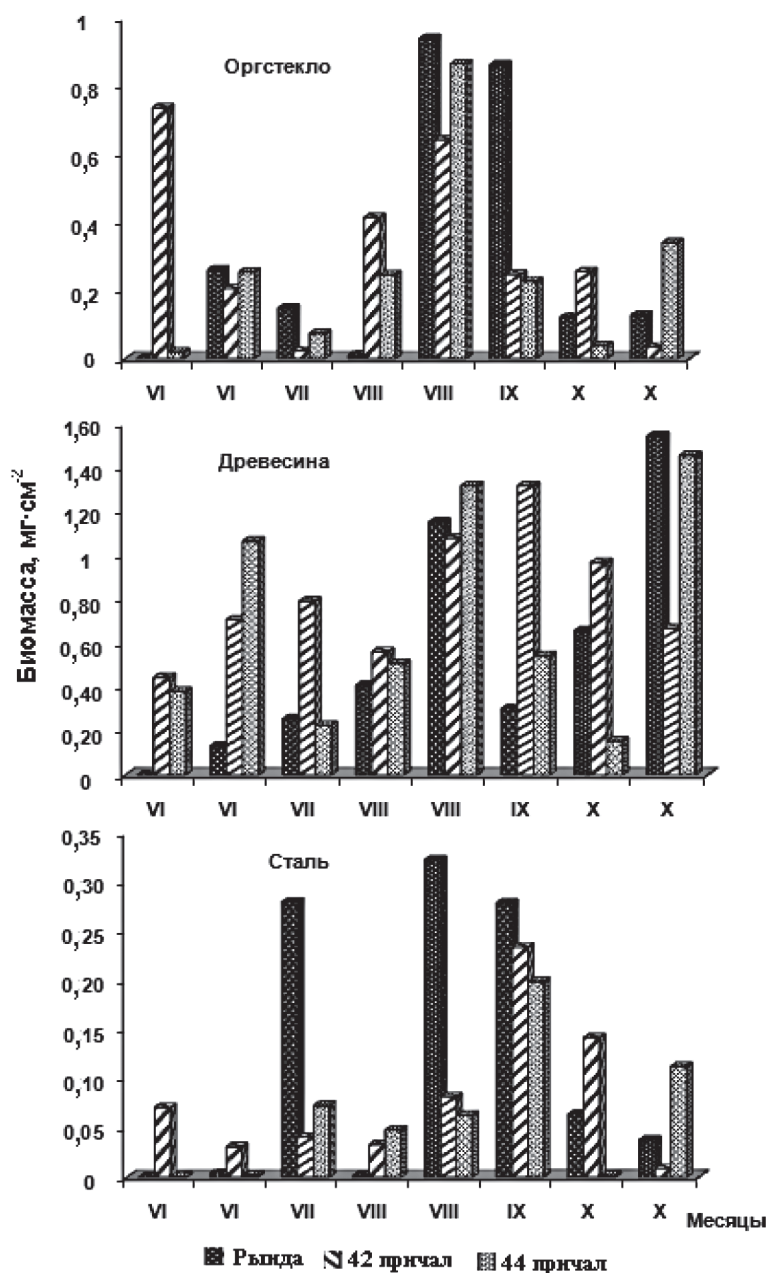


**Рис. 60.** Процентное соотношение численности сапробиологических групп диатомовых водорослей перифитона экспериментальных пластин из высоколегированной стали при 134 и 143-суточных экспозициях в бухтах Рында и Золотой Рог, октябрь 2000 г.

Динамика численности, биомассы и структуры сообществ диатомовых водорослей на пластинах разного тип (рис. 61–65). При 15-суточной экспозиции пластин в бух. Золотой Рог (42 причал) количественные показатели соответственно варьировали (рис. 61–63): на пластинах из стали по численности  $(0,3–109) \cdot 10^3$  кл. $\cdot$ см $^{-2}$  и биомассе  $0,009–0,027$  мг $\cdot$ см $^{-2}$ , оргстекла –  $(11–288) \cdot 10^3$  и  $0,002–0,074$  и древесины –  $(74–529) \cdot 10^3$  и  $0,044–0,132$ .

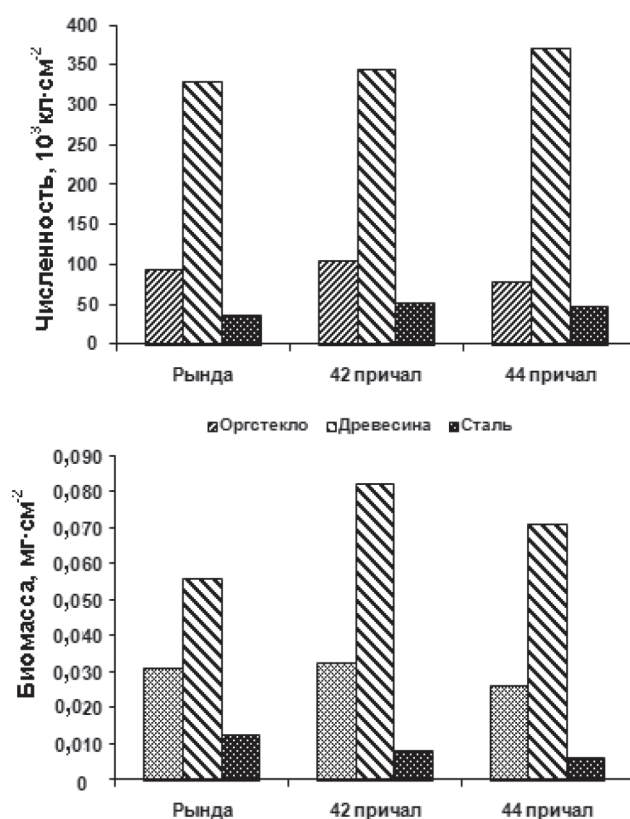


**Рис. 61.** Динамика численности диатомовых водорослей перифитона экспериментальных пластин из различного материала при 15-суточной экспозиции в бухтах Рында и Золотой Рог в летне-осенний период 2000 г.



**Рис. 62.** Динамика биомассы диатомовых водорослей перифитона экспериментальных пластин при 15-суточной экспозиции в бухтах Рында и Золотой Рог в летне-осенний период 2000 г.

Максимальные значения численности доминирующих видов отмечены на стальных пластинах в первой половине сентября за счёт бентосных видов *Proschkinia poretskajae* ( $2,8 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> или 19%), *Berkeleya rutilans* ( $2,1 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> или 18%) и планктонного вида *Sk. costatum* ( $4 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> или 35%). На пластинах из оргстекла по численности в первой половине июня доминирует *Fragilaria striatula* ( $262 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> или 97%) при минимальных значениях индексов Шеннона и Пielу (0,22 и 0,11, соответственно) (рис. 64А).



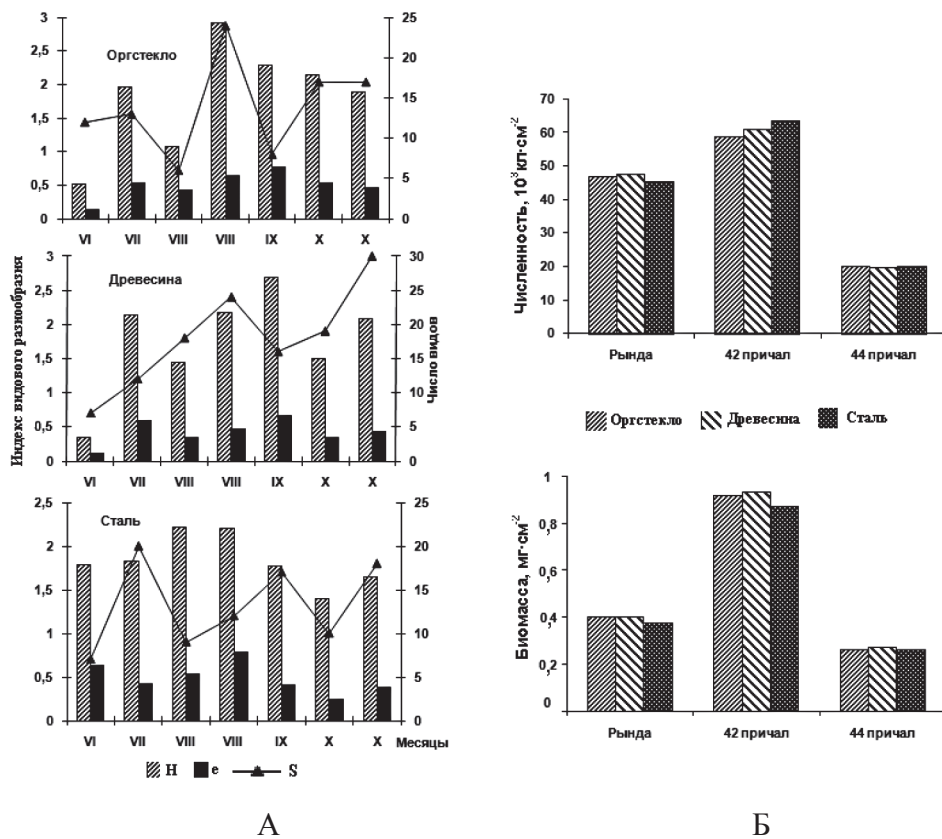
**Рис. 63.** Средние показатели численности и биомассы сообщества диатомовых водорослей перифитона экспериментальных пластин из различных материалов при 15-суточной экспозиции в летне-осенний период 2000 г. в бухтах Рында и Золотой Рог (42 и 44 причалы).

В районе 44 причала бухты численность и биомасса диатомовых водорослей соответственно составляли на пластинах из оргстекла ( $200 \cdot 10^3$  кл·см $^{-2}$  и  $0,026$  мг·см $^{-2}$ ), древесины ( $197 \cdot 10^3$  и  $0,027$ ) и стали ( $199 \cdot 10^3$  и  $0,026$ ) (рис. 61–63). Здесь на пластинах всех типов по численности доминировала скелетонема, составляя на пластинах из оргстекла 56 %, древесины – 48 % и стали – 54 %.

В бух. Рында в летне-осенний период значения численности и биомассы на разных пластинах изменялись в следующих пределах: на пластинах из оргстекла ( $(4,4–339) \cdot 10^3$  кл·см $^{-2}$  и  $0,001–0,094$  мг·см $^{-2}$ , древесины ( $(39–987) \cdot 10^3$  и  $0,013–0,547$  и стали  $(1,2–132) \cdot 10^3$  и  $0,0038–0,032$  (рис. рис. 61–63).

На всех типах субстратов около 50 % численности сообщества диатомовых водорослей занимал вид *B. rutilans*, составляя на пластинах из древесины  $246 \cdot 10^3$  кл·см $^{-2}$ , стали  $233 \cdot 10^3$  и оргстекла  $240 \cdot 10^3$  кл·см $^{-2}$ . Из доминирующих видов во второй половине июня максимум численности  $387 \cdot 10^3$  кл·см $^{-2}$  (95 %) отмечен у *Nitzschia tenuirostris* на пластинах из древесины и  $312 \cdot 10^3$  кл·см $^{-2}$  (93 %) оргстекла при минимальных величинах индексов Шеннона (0,51–0,34) и Пиелу (0,14–0,12), соответственно (рис. 64А).

На пластинах из оргстекла в первой половине июня доминировал вид *Fragilaria striatula* ( $262 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>, 97 %) при минимальных значениях индексов Шеннона (0,22) и Пиелу (0,11) (рис. 64).



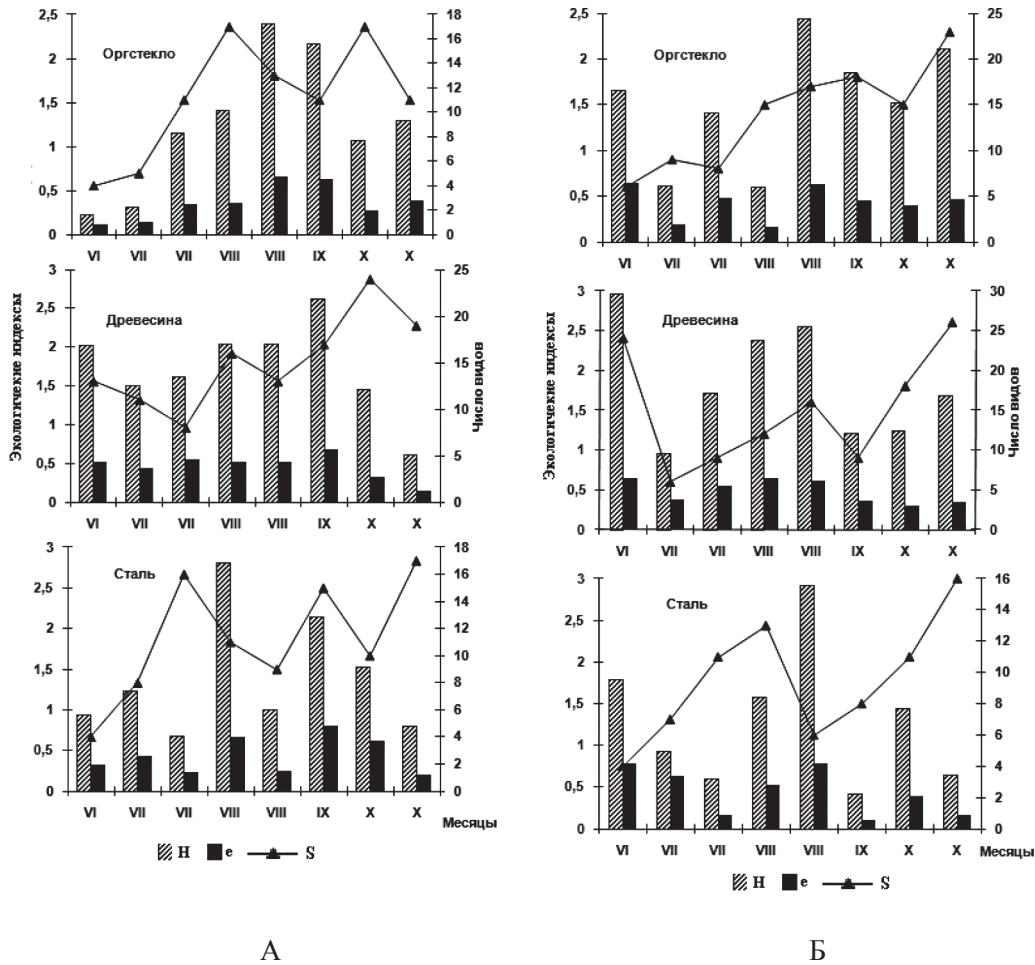
**Рис. 64.** А – динамика индексов видового разнообразия Шеннона ( $H$ ), выровненности Пиелу ( $e$ ); Б – средние показатели общей численности и биомассы диатомовых водорослей перифитона экспериментальных пластин из различных материалов в бухтах Рында и Золотой Рог (42 и 44 причала) в летне-осенний период 2000 г.

В районе 44 причала на пластинах всех типов численность и частота встречаемости диатомеи *Sk. costatum* достигала на пластинах из оргстекла  $100 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> (56 %), древесины –  $96 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> (48 %) и стали –  $108 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> (54 %). Численность *B. rutilans* на пластинах из оргстекла составляла  $72 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> (36 %), древесины –  $76 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> (38 %) и  $64 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> (32 %) на пластинах из стали. Вид *C. closterium* доминировал на пластинах из оргстекла ( $16 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>), из древесины ( $168 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>) и высоколегированной стали ( $17 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>).

Количественные характеристики и структура сообщества диатомовых водорослей перифитона при длительных сроках экспозиции (134 и 143 сут) существенно отличались от 15-сут экспозиции. Показатели видового разнообразия достигали максимума в первой половине августа (2,8), минимума – во второй половине июля (0,67) (рис. 65А).



Наибольшие значения индекса Шеннона отмечены на поверхности пластин из оргстекла во второй половине августа (2,9), на древесине (2,69) – в первой половине сентября. На пластинах из стали максимум численности зарегистрирован в первой половине июля при доминировании бентосных видов *B. rutilans* –  $8 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> (56 %) и *C. closterium* –  $3 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>, минимум видового разнообразия отмечен в первой половине октября ( $H=1,39$ ), а максимум – в первую половину августа ( $H=2,21$ ) (рис. 65).



**Рис. 65.** Динамика индексов видового разнообразия Шеннона ( $H$ ), выровненности Пielу ( $e$ ) и числа видов ( $S$ ) диатомовых водорослей перифитона экспериментальных пластин из различных материалов в летне-осенний период 2000 г. в бух. Золотой Рог (А – 42 причал) и (Б – 44 причал)

В бух. Золотой Рог (42 причал) при 143-суточной экспозиции пластин средние значения численности  $586 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> и биомассы  $0,09$  мг·см<sup>-2</sup> сообщества диатомовых отмечены на пластинах из оргстекла,  $607 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> и  $0,09$  мг·см<sup>-2</sup> – древесины,  $632 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> и  $0,09$  мг·см<sup>-2</sup> – стали (рис. 65). На пластинах всех типов по численности доминировали виды: *Halamphora granulata* ( $60 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>) –

из оргстекла,  $62 \cdot 10^3$  – древесины и  $55 \cdot 10^3$  – стали; *Sk. costatum* ( $250 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>) на пластинах из оргстекла, ( $240 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>) – древесины и ( $260 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>) – стали; *B. rutilans* ( $200 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>) на пластинах из оргстекла,  $109 \cdot 10^3$  – древесины и  $22 \cdot 10^3$  – стали; скелетонема численностью от  $240 \cdot 10^3$  до  $260 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> на всех экспонированных пластинах.

В фоновой бух. Рында при экспозиции пластин в течение 134 сут численность и биомасса сообщества диатомовых составляли соответственно  $451 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> и  $0,037$  мг·см<sup>-2</sup> на пластинах из стали,  $466 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> и  $0,04$  мг·см<sup>-2</sup> – оргстекла и  $433 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> и  $0,039$  мг·см<sup>-2</sup> – древесины (рис. 63). Здесь по численности доминировали бентосные виды *Seminavis ventricosa* ( $116 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>) на пластинах из стали, ( $120 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>) – оргстекла, ( $123 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>) – древесины; *Cocconeis costata* преобладал по численности  $52 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> (11 %) на пластинах из стали,  $54 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> – оргстекла,  $60 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> – древесины. Наибольшие показатели отмечены у *Nitzschia* sp. на пластинах из древесины  $246 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>, а также на пластинах из стали  $233 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> и оргстекла  $240 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>.

Результаты исследования количественных данных показали, что качество субстратов, в данном случае экспериментальных пластин, выполненных из разных материалов, имеет большое значение. Максимальная численность диатомовых водорослей в исследуемых бухтах зарегистрирована на пластинах из древесины, которые по своим физико-химическим и механическим свойствам ближе к природному органическому материалу, имеют бóльшую удельную поверхность для заселения микроводорослями за счёт неоднородности субстрата, по сравнению с гладкими металлическими или стеклянными пластинами. Из-за малочисленности подобных исследований невозможно сравнить полученный материал с литературными данными. Однако в работе китайских учёных отмечен близкий видовой состав доминирующих диатомовых водорослей *Halamphora coffeaeformis*, *S. ventricosa*, *Navicula ramosissima*, появляющихся раньше других видов на экспериментальных пластинах из древесины (Bangqin et al., 1989). При этом максимальная численность микрофитов в сентябре составляла  $20 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>.

На пластинах, экспонированных в море в водной толще, часто отмечены планктонные виды диатомовых, высокая численность которых часто совпадает со временем их отмирания и оседания на дно. Кроме того, низкие значения количественных показателей диатомовых, отмеченных в бух. Золотой Рог, возможно, обусловлены такими факторами среды, как высокие концентрации нефтеуглеводородов, ингибирующих развитие бентосных форм диатомей, негативное влияние высокой плотности сапрофитов, нефтеокисляющих и сульфатредуцирующих бактерий на фоне повышения БПК<sub>5</sub>, понижение концентрации кислорода и pH (Корякова и др., 2002, 2003).

Снижение видового разнообразия и численности бентосных диатомовых в бух. Золотой Рог во многом зависит и от влияния хозяйственно-бытовых сточных вод, в состав которых входят тяжёлые металлы, нефтепродукты, пестициды и другие загрязнители, являющиеся токсичными для некоторых видов водорослей.

Концентрации тяжёлых металлов, особенно свинца, отмеченные в кутовой части бух. Золотой Рог на два порядка выше, чем в фоновой бух. Рында (Огородникова, 2001). В районе болгарского побережья Чёрного моря было отмечено, что рост эвтрофикации вначале стимулирует развитие бентосных диатомей, но из-за превышения некоторого её уровня действует угнетающе

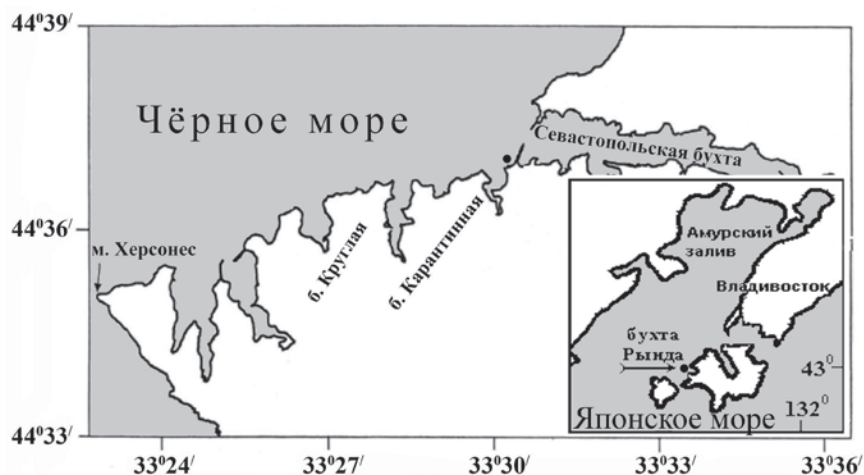
(Петрова-Караждова, Темнискова-Топалова, 1994), а в сильно загрязнённых акваториях Одесского залива чётко прослеживалась перестройка сообществ бентосных диатомовых (Гусяков, 1981).

Кроме указанных факторов среды обитания микроводорослей на искусственных субстратах, необходимо учитывать и биологию бентосных диатомовых водорослей, способных прикрепляться к поверхности с разной скоростью, а также наличие в толще воды фитопланктонных видов и их спор, которые могут только механически опускаться на грунт. На первой стадии заселения диатомовыми водорослями экспериментальных пластин наблюдается небольшое число видов с высокой скоростью размножения. Довольно часто отмечены планктонные виды диатомовых, которые в определенный сезон года опускаются на дно, поэтому в бентосе и перифитоне экспериментальных пластин их встречаемость соответствует времени отмирания фитопланктона, либо совпадает с усилением антропогенного загрязнения акваторий токсикантами, способствующему оседанию на дно большей массы микроводорослей

Для двух сравниваемых бухт, различающихся степенью антропогенного влияния, показано, что численность и биомасса диатомовых водорослей на пластинах, выполненных из разных искусственных материалов, меняются в зависимости от характера субстрата и сроков экспозиции в море: при длительных сроках численность микрофитов на один-два порядка выше, чем при кратковременной экспозиции. Подобная тенденция отмечена и для перифитона стеклянных пластинах при разных сроках экспозиции в Карантинной бухте Чёрного моря, что можно объяснить появлением на субстратах макроформ обрастания из макрофитов, мейо- и зообентоса при длительной экспозиции, которые, в свою очередь, являются привлекательными для поселения диатомовых (Рябушко, 2009, 2013; Рябушко и др., 2013б, в; Балычева, 2014). Как было отмечено для Чёрного моря, на 2–3 месяце после начала экспозиции пластин сообщество микрофитоперифитона приобретает некоторые черты стабилизации, когда выявляются общие закономерности накопления биомассы обрастания; при этом важно учитывать сезон года, влияющий на формирование качественного состава и количественных показателей диатомовых водорослей.

### 5.3.1. Сравнительный анализ диатомовых водорослей перифитона антропогенных субстратов из Японского и Чёрного морей

Накопленный фактический материал по видовому составу и количественным характеристикам диатомовых водорослей перифитона экспериментальных пластин, выполненных из разного типа искусственных материалов, экспонированных в разных географически изолированных районах, лёг в основу сравнительного анализа флор Японского (бухта Рында) и Чёрного (Карантинная бухта) морей (рис. 66).



**Рис. 66.** Районы проведения экспериментальных работ в бух. Рында (Амурский залив Японского моря) и Карантинной бухте (крымское побережье Чёрного моря).

Бухта Рында. Пластины из оргстекла размером 80x40x1,5 мм экспонировали в бухте на вертикально опущенных стендах с борта двух судов, пришвартованных к причалу в бух. Рында (рис. 66–69), с июня по октябрь 2000 г. на глубине 2,0 м от поверхности воды.



**Рис. 67.** Общий вид на кутовую часть бух. Рында.



**Рис. 68.** Причал с экспериментальными пластинами в бух. Рында.



**Рис. 69.** Вид экспериментальной пластины из оргстекла, экспонируемой в бух. Рында (с 11.09 по 04.10. 2000 г.).



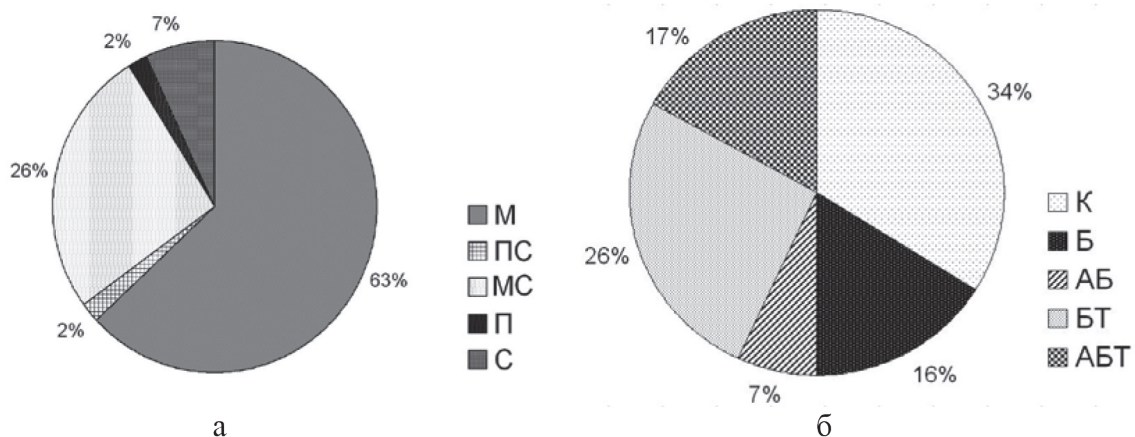
Температура воды в бух. Рында варьировала от 12°C (июнь) до 17°C (октябрь) с максимумом в августе (24°C) (табл. 30). В бухте происходит свободный водообмен с открытым морем и отсутствуют постоянные источники загрязнения вод.

**Табл. 30.** Обилие видов ( $S$ ), численность ( $N$ ) и биомасса ( $B$ ) диатомовых водорослей перифитона пластин из оргстекла, экспонированных в бух. Рында

Дата и время экспозиции субстрата	Температура воды, °C	$S$	$N \cdot 10^3$ , кл. · см <sup>-2</sup>	$B$ , мг · см <sup>-2</sup>
27.05 – 09.06. 2000 г.	-	13	3,01	0,008
09.06 – 27.06. 2000 г.	12	12	3,39	0,003
27.06 – 18.07. 2000 г.	-	13	0,43	0,002
18.07 – 02.08. 2000 г.	18	6	0,12	-
02.08 – 15.08. 2000 г.	24	22	0,41	0,009
15.08 – 11.09. 2000 г.	24	8	0,04	0,019
11.09 – 04.10. 2000 г.	20	17	1,10	0,001
04.10 – 17.10. 2000 г.	17	17	1,81	0,002
27.05 – 17.10. 2000 г.	17	20	4,05	0,004

В результате исследования диатомовых водорослей перифитона пластин из оргстекла, экспонированных в бух. Рында в летне-осенний период, обнаружено 58 видов и ввт диатомовых водорослей, принадлежащих к 19 порядкам, 23 семействам, 36 родам, среди которых отмечены бентосные (74 %), бентопланктонные (12 %) и планктонные (14 %) формы (табл. 31).

По своему отношению к солёности воды бóльшая часть водорослей относится к морским (63 %), со значительный вкладом морских и солоноватоводных видов (26 %) (рис. 70, а).



**Рис. 70.** Экологические (а) и фитогеографические (б) элементы флоры диатомовых водорослей перифитона пластин из оргстекла в бух. Рында.



**Табл. 31.** Встречаемость диатомовых водорослей в перифитоне экспериментальных пластин в бух. Рында (I) Японского моря и Карантинной бухте (II) Чёрного моря в летне-осенний период

Диатомовые водоросли	Бухты		Общее кол-во видов	МО	S	ЭК	ФГ
	I	II					
1	2	3	4	5	6	7	9
<i>Achnanthes brevipes</i>	+	+	+	Б	$\beta$	МС	К
<i>A. groenlandica</i>	+	-	+	Б	$\beta$	М	АБ
<i>A. longipes</i>	+	+	+	Б	$\beta$	М	АБТ
<i>A. pseudogroenlandica</i>	-	+	+	Б	-	М	АБТ
<i>Amphora bigibba</i>	-	+	+	Б	-	М	БТ
<i>A. hyalina</i>	+	+	+	БП	$\beta$	М	БТ
<i>A. parvula</i>	+	+	+	Б	-	МС	Б
<i>A. proteus</i>	+	+	+	Б	$\beta$	М	К
<i>Ardissonea crystallina</i>	+	+	+	Б	$\beta$	МС	БТ
<i>Bacillaria paxillifera</i>	-	+	+	БП	$\alpha$	МС	К
<i>Berkeleya rutilans</i>	+	+	+	Б	-	МС	АБ
<i>B. scopulorum</i>	+	-	+	Б	-	МС	АБТ
<i>Carinasigma rectum</i>	+	+	+	Б	-	М	БТ
<i>Cerataulina dentata</i>	+	-	-	П	-	М	БТ
<i>Cocconeis costata</i>	+	+	+	Б	$\beta$	М	К
<i>C. scutellum</i>	+	+	+	Б	$\beta$	МС	К
<i>C. scutellum</i> var. <i>adjuncta</i>	+	-	+	Б	$\beta$	М	Б
<i>Coscinodiscus granii</i>	+	-	+	П	-	М	К
<i>C. jonesianus</i>	-	+	+	П	-	М	БТ
<i>C. oculus-iridis</i>	+	-	+	П	$\beta$	М	БТ
<i>Cylindrotheca closterium</i>	+	+	+	БП	$\beta$	М	К
<i>Diploneis chersonensis</i>	+	-	+	Б	-	М	К
<i>D. smithii</i>	+	+	+	Б	-	МС	К
<i>D. subsinecta</i>	+	-	+	Б	-	М	АБТ
<i>Ditylum brightwellii</i>	+	-	+	П	-	М	БТ
<i>Entomoneis alata</i>	+	-	+	БП	-	С	АБТ
<i>E. paludosa</i>	-	+	+	БП	-	МС	АБ
<i>Fragilaria striatula</i>	+	-	+	П	-	М	К

Продолж. табл. 31

1	2	3	4	5	6	7	9
<i>Fragilariopsis cylindrus</i>	-	+	-	П	-	М	АБ
<i>Grammatophora marina</i>	+	-	+	Б	$\beta$	М	К
<i>Guinardia striata</i>	+	-	-	П	-	М	БТ
<i>Gyrosigma balticum</i>	-	+	-	Б	-	М	АБТ
<i>G. prolongatum</i> var. <i>closterioides</i>	-	+	-	Б	-	М	Б
<i>G. tenuissimum</i>	+	-	+	Б	-	С	Б
<i>Haslea subagnita</i>	-	+	+	Б	-	МС	Б
<i>Licmophora abbreviata</i>	+	+	+	Б	$\beta$	М	К
<i>L. ehrenbergii</i>	-	+	-	Б	$\beta$	М	БТ
<i>L. flabellata</i>	+	+	+	Б	$\beta$	М	БТ
<i>Melosira moniliformis</i>	+	+	+	БП	$\alpha$	МС	АБТ
<i>M. moniliformis</i> var. <i>suboglosa</i>	-	+	+	БП	$\alpha$	МС	Б
<i>Meridion circulare</i>	+	-	+	БП	$\chi - o$	П	К
<i>Navicula ammophila</i> var. <i>intermedia</i>	-	+	+	Б	-	МС	АБ
<i>N. directa</i>	+	+	+	Б	-	М	К
<i>N. pennata</i> var. <i>pontica</i>	-	+	-	Б	-	МС	Б
<i>N. perrhombus</i>	+	-	+	Б	-	М	БТ
<i>Neosynedra provincialis</i>	+	-	+	Б	-	МС	Б
<i>Nitzschia angularis</i>	+	-	+	Б	-	М	К
<i>N. distans</i>	+	-	+	Б	-	М	БТ
<i>N. hybrida</i> f. <i>hyalina</i>	-	+	+	Б	$\beta$	С	Б
<i>N. longissima</i>	+	-	+	БП	-	М	БТ
<i>N. macilenta</i>	+	-	-	Б	-	ПС	Б
<i>N. rupestris</i>	-	+	+	Б	-	С	Б
<i>N. sigma</i>	+	-	+	Б	$\beta - \alpha$	М	Б
<i>N. tenuirostris</i>	+	+	+	БП	-	МС	Б
<i>N. vermicularis</i>	+	-	+	Б	$o$	С	Б
<i>Odontella aurita</i>	-	+	+	БП	-	М	К
<i>Parlibellus delognei</i>	+	+	+	Б	-	М	АБТ
<i>P. rhombicus</i>	+	-	+	Б	-	МС	Б
<i>Pleurosigma angulatum</i>	-	+	+	Б	-	МС	К
<i>Pl. elongatum</i>	-	+	+	Б	-	МС	К

Продолж. табл. 31

1	2	3	4	5	6	7	9
<i>Pl. clevei</i>	+	-	-	Б	-	М	АБ
<i>Pl. formosum</i>	+	-	+	Б	-	М	БТ
<i>Pl. intermedium</i>	+	-	+	Б	-	М	К
<i>Pl. naviculaceum</i>	+	-	-	Б	-	М	АБТ
<i>Proschkinia complanatoidea</i>	-	+	+	Б	-	М	АБТ
<i>Psammodictyon panduriforme</i>	+	-	+	Б	-	М	БТ
<i>Pseudo-nitzschia calliantha</i>	+	+	+	П	-	М	К
<i>Rhabdonema arcuatum</i>	-	+	+	Б	-	М	К
<i>Rhizosolenia setigera</i>	+	-	+	П	-	М	К
<i>Rhoicosphenia marina</i>	+	-	+	Б	$\beta$	М	АБ
<i>Seminavis ventricosa</i>	+	+	+	Б	$\beta$	МС	БТ
<i>Skeletonema costatum</i>	+	+	+	П	$\alpha$	МС	К
<i>Striatella unipunctata</i>	+	+	+	Б	-	М	БТ
<i>Surirella fastuosa</i>	+	-	+	Б	-	МС	АБТ
<i>Tabularia fasciculata</i>	-	+	+	Б	$\beta$	МС	К
<i>Thalassiophysa hyalina</i>	-	+	+	Б	-	М	БТ
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	+	-	+	П	-	М	К
<i>Trachyneis aspera</i>	+	+	+	Б	-	М	АБТ
<i>Tryblionella hungarica</i>	+	-	+	Б	-	С	К
<i>Tr. marginulata</i>	-	+	+	Б	-	М	АБТ
<i>Undatella lineolata</i>	+	-	+	Б	$\beta$	МС	АБТ
<i>U. quadrata</i>	-	+	+	Б	-	МС	Б
Всего:	58	47	72	-	-	-	-

Примечание. Экологическая характеристика (ЭК): МО – приуроченность вида к местообитанию: Б – бентосный, БП – бентопланктонный, П – планктонный; ЭК: М – морской, МС – морской и солоноватоводный, С – солоноватоводный, ПС – пресноводно-солоноватоводный; S – сапробность:  $\alpha$  – альфа-мезосапробионт,  $\beta$  – бета-мезосапробионт,  $\beta$ - $\alpha$  – бета-альфа-мезосапробионт, о – олигосапробионт,  $\chi$ -о – ксено-олигосапробионт; фитогеографическая характеристика вида (ФГ): Б – бореальный, АБ – аркто-бореальный, БТ – бореально-тропический, АБТ – аркто-бореально-тропический, К – космополит.

По фитогеографической принадлежности в сообществе диатомовых преобладают виды-космополиты (35 %) и бореально-тропические элементы флоры (26 %), а также бореальные и аркто-бореально-тропические виды (16 % и 17 %, соответственно) и лишь 7 % составляют аркто-бореальные виды (рис. 70, б).

Кроме флористического анализа диатомовых водорослей перифитона, важной характеристикой для любого водоёма являются данные о структуре сообщества. В связи с этим, получены количественные характеристики диатомовых водорослей сообществ перифитона экспериментальных пластин при разных сроках экспозиции (кратковременной и длительной) в бухтах Рында и Карантинная. При кратковременной экспозиции пластин из оргстекла в бух. Рында средние значения количественных показателей диатомовых перифитона изменялись в пределах: численность  $(0,04-3,39) \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> и биомасса – от 0,001 до 0,019 мг·см<sup>-2</sup>, а обилие видов – от 6 до 22 (табл. 30). Наибольшая численность  $(3,39 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>) микрофитов отмечена в конце июня при температуре воды 12°C на пластинах, простоявших в море около одного месяца, при этом индексы Шеннона (0,51) и Пиелу (0,14) имели минимальные значения. В это время массового развития достигает мелкоклеточный вид *Nitzschia tenuirostris*, влияющий на снижение величины биомассы сообщества. Наибольшее обилие видов (22) и индекс видового разнообразия (2,91) диатомовых отмечены во второй половине августа при температуре воды 24°C. В сентябре при той же температуре воды наблюдается снижение всех количественных показателей.

В октябре при более длительной экспозиции пластин в течение 134 сут численность сообщества диатомовых достигала максимальной величины  $4,05 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> при довольно низкой биомассе 0,004 мг·см<sup>-2</sup> (табл. 30). Основной вклад в сообщество вносили мелкоклеточные доминирующие бентосные виды диатомей *Berkeleya rutilans* ( $0,9 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>), *Rhoicosphenia marina* ( $0,6 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>) и *Cocconeis scutellum* ( $0,27 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>), а также планктонный вид *Sk. costatum* ( $0,005 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>). Сравнение численности сообществ диатомовых на пластинах в октябре при одинаковой температуре воды 17°C, но при разной длительности экспозиции показало, что при длительном сроке экспозиции её значения более чем в 2 раза выше, по сравнению с 15 суточной экспозицией (табл. 30).

Карантинная бухта. Исследования проводили в акватории, отделённой молом, открытой к морю только с одной стороны (рис. 66, 71, 72) и периодически подверженной влиянию сточно-бытовых муниципальных вод г. Севастополя. Экспериментальная установка представляла собой металлическую конструкцию с закреплёнными на ней кассетами со стеклянными пластинами (предметными стёклами) размером 77x29x1,5 мм (рис. 73а, б), которые, в отличие от экспериментальных пластин в бух. Рында, были ориентированы горизонтально к поверхности моря, поскольку такое положение пластин обеспечивает лучшую и одинаковую освещённость, и относительно близкие гидродинамические условия (Рябушко и др., 2013в; 2014).

Кассеты с пластинами опускали в бухте на глубину 2,0 м от поверхности воды и дна, экспонировали с января по октябрь 2007 г. с нарастающим сроком экспозиции от 155 до 269 сут. Температура воды в море в период постановки эксперимента в 2007 г. составляла 9°C, а при отборе проб изменялась от 28,0°C в августе до 18,0°C в октябре (табл. 32).



**Рис. 71.** Вид на станцию отбора проб в бухте, отгороженной от моря молом.



**Рис. 72.** Тот же вид в период осеннего шторма. Фото Д.С. Балычевой.



а



б

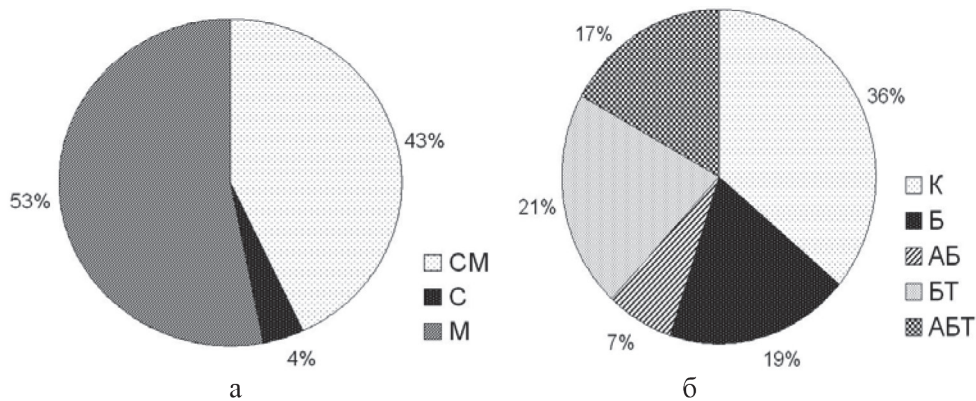
**Рис. 73.** Вид стеклянных пластин, экспонированных летом (а) и осенью (б) 2007 г. в Карантинной бухте Чёрного моря.

В перифитоне стеклянных пластин за период исследования обнаружено 47 видов и ввт Bacillariophyta (табл. 30), принадлежащих к 13 порядкам, 20 семействам, 31 роду. Из всех обнаруженных видов 74 % составляли бентосные формы, 17 % – бентопланктонные и 9 % – планктонные. По отношению к солёности воды в море преобладают морские виды (53 %) и солоноватоводно-морские (43 %) (рис. 74а), что в целом характерно для микрофитобентоса Чёрного моря. Наибольшего развития достигают космополиты (36 %) и бореально-тропические виды (21 %) (табл. 30, рис. 74б), в то время как для Чёрного моря характерны бореальные (44 %) и бореально-тропические виды (24 %) (Рябушко, 2009).

Эколого-флористическая характеристика диатомовых водорослей включает выявление видов-индикаторов состояния среды их обитания. В бухте выделено 18 видов-индикаторов органического загрязнения вод с преобладанием  $\beta$ -мезосапробионтов (15) – индикаторов умеренно загрязнённых вод,  $\alpha$ -мезосапробионтов (3) – видов сильного органического загрязнения и единично встречены олиго- и ксено-олигосапробионты – виды-индикаторы чистых вод (табл. 31). Эти данные подтверждают, что в районе исследования эпизодически наблюдается выброс сточно-бытовых вод.

Помимо сапробности выявлены такие биоиндикационные характеристики видов диатомовых, как приуроченность их к температуре воды (отмечено 15 эвритермных видов) и ацидофильности среды обитания (23 вида алкалифила и 2 вида, индифферентных к показателю рН воды).





**Рис. 74.** Экологические (а) элементы диатомовой флоры перифитона стеклянных пластин, экспонированных в Карантинной бухте Чёрного моря: М – морские, СМ – солоноватоводно-морские, С – солоноватоводные. Фитогеографические (б) элементы: К – космополиты, Б – бореальные, АБ – аркто-бореальные, БТ – бореально-тропические, АБТ – аркто-бореально-тропические виды (по: Рябушко и др., 2013в).

По аналогии с данными по изучению диатомовых перифитона экспериментальных пластин, экспонированных в бух. Рында, были получены соответствующие количественные характеристики для Карантинной бухты (табл. 32).

**Табл. 32.** Обилие видов ( $S$ ), численность ( $N$ ) и биомасса ( $B$ ) диатомовых водорослей перифитона стеклянных пластин, экспонированных в Карантинной бухте

Время экспозиции субстрата	Диапазон температуры воды в море, °С	$S$	$N \cdot 10^3$ , кл.·см <sup>-2</sup>	$B$ , мг·см <sup>-2</sup>
17.01 – 21.06. 2007 г.	9 – 22	15	305,40	0,148
17.01 – 19.07. 2007 г.	9 – 25	17	388,90	0,175
17.01 – 21.08. 2007 г.	9 – 28	10	64,80	0,019
17.01 – 19.09. 2007 г.	9 – 21	5	112,80	0,013
17.01 – 22.10. 2007 г.	9 – 18	5	69,80	0,004

Обилие видов, численность и биомасса сообщества диатомовых водорослей на стеклянных пластинах в бух. Карантинной изменялись в зависимости от сезона года и времени их экспозиции. Значения индексов видового разнообразия Шеннона варьировали от 1,21 до 3,67 и выровненности Пиелу видов в сообществе – от 0,34 до 0,93. Максимальные значения индексов за весь период исследования указывают на высокую степень выровненности численности всех видов в сообществе.

В июне на пластинах при их экспозиции с 17.01 по 21.06. отмечено 15 видов диатомей при доминировании *C. closterium*, *B. rutilans* и *St. unipunctata*. В июле (17.01–19.07) при отборе проб температура воды составляла 25°C, зарегистрировано наибольшее количество видов (17), а также численность и

биомасса диатомовых водорослей (табл. 32). По численности преобладали *Amphora hyalina* ( $48 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>) и *B. rutilans* ( $65 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>), а значения индексов  $H = 3,49$ ;  $e = 0,85$  были близкими с таковыми для июня. В августе при максимальной температуре воды в море (28°C) найдено 10 видов диатомовых водорослей. Основной количественный вклад вносят виды *C. closterium* и *P. delognei*, численность которых была близка и составляла  $32 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>. Численность всех видов распределена в сообществе равномерно, видовое разнообразие уменьшается по сравнению с предыдущими месяцами лета, поэтому значения структурных индексов снижаются ( $H = 2,81$ ;  $e = 0,84$ ). Вероятно, высокая температура воды является лимитирующим фактором развития бентосных видов на небольшой глубине экспонирования пластин. Осенью в Чёрном море при снижении температуры воды от 21 до 18°C количество видов в пробах снижается (табл. 32), а индексы видового разнообразия ( $H$ ) и выровненности ( $e$ ) варьируют в узких пределах ( $H = 1,21-1,51$ ;  $e = 0,34-0,54$ ). Численность и биомасса диатомовых водорослей снижаются, достигая минимальных значений, что связано с размерной структурой сообщества, в т. ч. с составом доминирующих видов, как это было отмечено в сентября для бух. Рында, когда преобладал по численности мелкоклеточный бентопланктонный вид *Nitzschia tenuirostris* ( $64 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>).

В целом, за весь период исследований сравнительный анализ общих характеристик сообщества диатомовых водорослей экспериментальных стеклянных пластин в Карантинной бухте и пластин из оргстекла бух. Рында в летне-осеннее время показал следующее. Всего в бухтах обнаружено 82 вида и ввт Bacillariophyta, из них 47 – в Карантинной бухте и 58 – в бух. Рында. Для обеих бухт отмечено 22 общих вида, а в целом для Чёрного и Японского морей – 72 вида (табл. 31). Наибольшее количество (62 вида и ввт) принадлежит классу Bacillariophyceae, что характерно для морского микрофитобентоса, и роду *Nitzschia* Hassall (9 видов), из них 7 видов – в бух. Рында и 3 вида – в Карантинной бухте. Второе место по количеству видов принадлежит роду *Pleurosigma* W. Smith (6 видов). По своему местообитанию преобладают бентосные виды (72 %), бентопланктонные составляют 13 % и планктонные – 15 %. Последние, как правило, периодически встречаются на мелководье в микрофитобентосе морей.

Одной из экологических характеристик диатомовой флоры является отношение видов к солёности воды в водоёме. Несмотря на разницу в солёности вод Японского (33,7 – 34,3 ‰) и Чёрного (16 – 17 ‰) морей, основной вклад во флору двух бухт вносят морские формы 60 %, а также морские и солоноватоводные – 30 % (табл. 31). Однако процентное соотношение этих групп разное: в бух. Рында составляет 63/26, Карантинной бухте – 53/43, т. е. большинство видов является морскими. Из 22 общих для двух бухт видов по шкале сапробности 21 вид относится к  $\beta$ -мезосапробионтам, характеризующих качество вод как умеренно эвтрофные, т.е. типичные для Чёрного моря и некоторых акваторий Японского моря. В бух. Рында подобных видов отмечено 18, Карантинной бухте – 15. Кроме того, большее количество алкалофильных видов, встречающихся в водах с щелочной средой (рН = 8,44), зарегистрировано в бух. Рында, что подтверждено данными гидрохимических анализов для этой бухты (Корякова и др., 2002).

При исследовании микрофитоперифитона экспериментальных пластин в Карантинной бухте в течение годового цикла было отмечено, что сообщество микрофитов приобретают некоторые черты стабилизации на 2–3 месяц после

начала экспозиции в море (Рябушко, 2009). При более длительной экспозиции на пластинах появляются макроформы обрастания из макроводорослей, мейо- и зообентоса, поэтому у микроводорослей появляется возможность заселять субстрат и дополнительно талломы водорослей-макрофитов.

Однако сравнительный анализ флоры диатомовых водорослей перифитона экспериментальных пластин из двух морей показал, что даже при меньшей длительности их экспозиции в летне-осенний период могут быть установлены общие черты сходства. Так отмечено, что в сообществах микроводорослей искусственных субстратов обычно преобладают бентосные и бентопланктонные формы, а также периодически встречаются планктонные виды, оседающие на дно моря, а в данном случае на поверхность пластин. Сравнение списков видов диатомовых водорослей двух бухт с помощью индекса сходства видов Чекановского-Сёренсена показало 40 % общности видового состава. В двух акваториях преобладали морские виды.

При анализе фитогеографической принадлежности видов отмечено близкое сходство с преобладанием космополитов и бореально-тропических видов, соответственно в Карантинной бухте 36/21 и бух. Рында – 34/26, что свидетельствует о сходстве видового состава диатомовых водорослей в летне-осенний период. Структура сообществ диатомовых водорослей различна: в Карантинной бухте значения индексов Шеннона и Пиелу были выше по сравнению с бух. Рында.

В летне-осенний период в Карантинной бухте обилие видов ( $S$ ) варьировало от 5 до 17, численность  $(64,8-389) \cdot 10^3$  кл.  $\cdot$  см<sup>-2</sup> и биомасса  $(0,019-0,175$  мг  $\cdot$  см<sup>-2</sup>) при максимальных значениях в июле при температуре воды 25°C. В бух. Рында эти показатели изменялись в следующих пределах:  $S$  – (8–22 вида),  $N$  –  $(0,04-4,05) \cdot 10^3$  кл.  $\cdot$  см<sup>-2</sup> и  $B$  –  $(0,0001-0,019$  мг  $\cdot$  см<sup>-2</sup>) при максимальных значениях обилия видов в августе, биомассы в сентябре при температуре воды 24°C и численности – в июне ( $t = 12^\circ\text{C}$ ). Время года оказывает влияние на количественные показатели диатомовых водорослей, которые на мелководье в летне-осенний период снижаются, по сравнению с весной. Это характерно для природных и искусственных субстратов Чёрного и Японского морей. Подобная тенденция отмечена ещё в 70-е годы XX ст., когда численность диатомовых  $(177 \cdot 10^3$  кл.  $\cdot$  см<sup>-2</sup>) перифитона стеклянных пластин при сроке экспозиции 30 сут была наибольшей весной (Кучерова, 1975).

Сопоставление количественных данных для обеих акваторий показало, что численность и биомасса диатомовых в Карантинной бухте на 1–2 порядка выше по сравнению с относительно чистой бух. Рында. Так, в октябре, при близкой температуре воды в двух бухтах (18°C и 17°C) численность диатомовых в Карантинной бухте  $(69,8 \cdot 10^3$  кл.  $\cdot$  см<sup>-2</sup>) в 17 раз превышала таковую для бух. Рында  $(4,05 \cdot 10^3$  кл.  $\cdot$  см<sup>-2</sup>). Вероятно, это можно объяснить разной длительностью экспозиции субстратов в Карантинной бухте и бух. Рында (табл. 30, 32), а также в связи с влиянием сточно-бытовых вод и значительной элиминацией макрофитного звена в Карантинной бухте в это время года.

Сезонность влияет на количественные показатели диатомовых водорослей, которые на мелководье в летне-осенний период снижаются. Эта тенденция характерна для природных и искусственных субстратов в прибрежье Чёрного и Японского морей. В феврале ( $t = 7,9^\circ\text{C}$ ) в Карантинной бухте при 11-суточной

экспозиции пластин численность диатомовых в 156 раз выше (Рябушко и др., 2013), чем в бух. Рында.

Для диатомовых водорослей большое значение имеет глубина обитания, которая связана с освещённостью и температурой воды в море. Так, при изучении микрофитобентоса каменистых грунтов зал. Восток (1980 г.) первый пик численности водорослей был зарегистрирован в марте на глубине 5,0 м, а второй – в августе на 10,0 м, и эти значения возрастали на всех глубинах от осенних месяцев к зимним. Минимальные значения численности диатомовых на всех глубинах достигали в апреле и сентябре (Рябушко, 1986а; Рябушко, 1991).

Подобная закономерность возрастания видового разнообразия диатомовых в летний сезон с увеличением глубины была показана для микрофитобентоса не только каменистых грунтов, но и перифитона экспериментальных пластин, а также для других экотопов Чёрного и Японского морей (Рябушко, 1986а, 1994а, 2009, 2013). Влияние глубины и температуры воды показано на примере изучения диатомовых водорослей перифитона экспериментальных пластин в Тауйской губе Охотского моря. В летне-осенний период на глубинах от 0 до 10,0 м при температуре воды 3,5–13,5°C увеличивалось количество видов (Кашина, 1975). В августе на глубине 5–10 м ( $t = 6,0$ –8,5°C) при снижении температуры воды в 2 раза по сравнению с малыми глубинами в июле (0–2,5 м при  $t = 13$ –13,5°C), наблюдалось увеличение количества видов и их обилия (43 вида).

Сдвигка максимума численности диатомовых на месяц в двух бухтах отмечена ранее и для сообществ диатомовых водорослей эпипитона (Рябушко, 1994а). Можно предположить, что разница в количественных соотношениях микроводорослей связана с тем, что экспериментальные пластины были по-разному ориентированы в пространстве: в Карантинной бухте горизонтально и ближе к дну, а в бух. Рында – вертикально и ближе к поверхности воды, т.е. при большей удалённости от дна. Такое положение пластин объясняет более высокий процент встречаемости планктонных видов в бух. Рында.

Как было отмечено ранее, при накопительных сроках экспозиции пластин в поверхностных водах, где температура выше, но ниже содержание силикатов, наблюдается увеличение скорости растворения кремневых створок диатомовых водорослей, а в более глубоких слоях воды при низкой температуре воды скорость их растворения снижается (Kamatani, Riley, 1979).

Следует отметить, что при сравнении видовой и количественной структуры донных диатомовых из разных морей необходимо учитывать особенности методов исследования. Тем не менее, несмотря на некоторые различия в методике, и то, что Чёрное и Японское моря географически изолированы друг от друга, в развитии сообщества бентосных диатомовых водорослей перифитона антропогенных субстратов отмечены общие черты сходства, характерные для морского микрофитобентоса.



#### 5.4. Диатомовые перифитона экспериментальных пластин в разных по степени эвтрофирования бухтах Золотой Рог и Сухопутная

Исследование видового состава и сезонной динамики количественных характеристик диатомовых водорослей перифитона экспериментальных пластин из асбоцемента проводили при разных сроках их экспозиции в бухтах Золотой Рог и Сухопутная зал. Петра Великого, различающихся степенью антропогенного загрязнения вод (рис. 75–78). В летне-осенний период (июнь-ноябрь 2001 г.) в перифитоне пластин обнаружено 65 видов и ввт *Bacillariophyta* (табл. 33).



Рис. 75. Пластина из асбоцемента при 15-суточной экспозиции в бух. Золотой Рог, июль 2001 г.

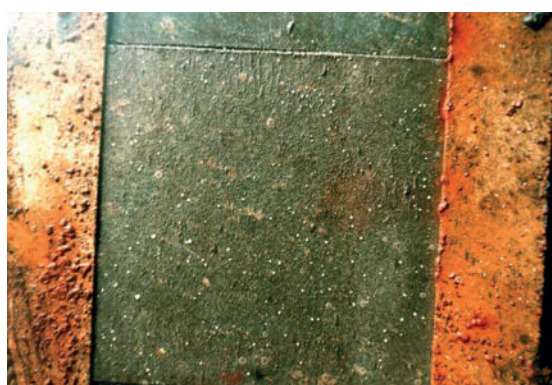


Рис. 76. Пластина из асбоцемента при 15-суточной экспозиции в бух. Сухопутной, июль 2001 г.



Рис. 77. Пластина из асбоцемента при 3-х месячной экспозиции в бух. Золотой Рог, август 2001 г.

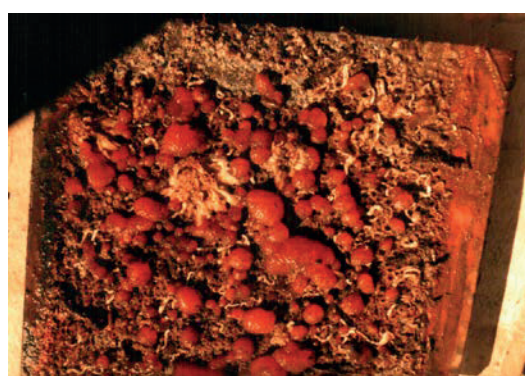


Рис. 78. Пластина из асбоцемента при 3-х месячной экспозиции в бух. Сухопутной, июль 2001 г.

Представители класса *Bacillariophyceae* составляют 64 % общего количества видов, а классы *Coscinodiscophyceae* и *Fragilariophyceae* представлены меньшим количеством 23 % и 13 %, соответственно. Преобладающими по числу видов и родовому обилию из класса *Bacillariophyceae* отмечены: *Nitzschia* Hassall (6 видов) и *Navicula* Borg (5). В бух. Золотой Рог отмечено 46 видов, бух. Сухопутная – 59, из них отмечено 39 общих видов и ввт (табл. 33).



**Табл. 33.** Встречаемость диатомовых водорослей в перифитоне экспериментальных пластин из асбоцемента в бухтах Золотой Рог и Сухопутная, июнь-ноябрь 2001 г.

ТАКСОН	Встречаемость видов в бухтах	
	Золотой Рог	Сухопутная
1	2	3
Отдел BACILLARIOPHYTA		
Класс Coscinodiscophyceae		
<i>Arachnoidiscus ehrenbergii</i>	-	+
<i>Biddulphia arctica</i> f. <i>balaena</i>	-	+
<i>Chaetoceros decipiens</i> *	+	-
<i>C. didymus</i> *	-	+
<i>Coscinodiscus oculus-iridis</i>	+	+
<i>Ditylum brightwellii</i> *	+	+
<i>Eucampia zodiacus</i> *	+	+
<i>Hemiaulus hauckii</i> *	+	-
<i>Leptocylindrus mediterraneus</i> *	+	+
<i>Melosira lineata</i>	+	+
<i>M. moniliformis</i> var. <i>moniliformis</i>	+	+
<i>M. moniliformis</i> var. <i>subglobosa</i>	-	+
<i>Odontella aurita</i>	+	+
<i>Rhizosolenia setigera</i> *	+	+
<i>Skeletonema costatum</i> *	+	+
Класс Fragilariophyceae		
<i>Diatoma tenuis</i>	+	-
<i>Falcula media</i> var. <i>subsalina</i>	+	-
<i>Fragilaria striatula</i> *	+	+
<i>Grammatophora marina</i>	+	+
<i>Licmophora abbreviata</i>	+	+
<i>L. flabellata</i>	+	+
<i>Striatella delicatula</i>	+	+
<i>St. unipunctata</i>	-	+
<i>Tabularia fasciculata</i>	-	+
<i>Thalassionema nitzschioides</i> *	+	+
Класс Bacillariophyceae		
<i>Achnanthes brevipes</i>	+	+
<i>Amphora hyalina</i>	+	+
<i>A. proteus</i>	+	+
<i>Amphora</i> sp.	-	+
<i>Bacillaria paxillifera</i>	+	+
<i>Berkeleya rutilans</i>	+	+
<i>Carinasigma rectum</i>	+	+
<i>Cocconeis costata</i>	+	+
<i>C. scutellum</i>	+	+
<i>Cocconeis</i> sp.	-	+
<i>Cylindrotheca closterium</i>	+	+
<i>Diploneis smithii</i>	-	+
<i>D. subcincta</i>	-	+
<i>Entomoneis alata</i>	+	+

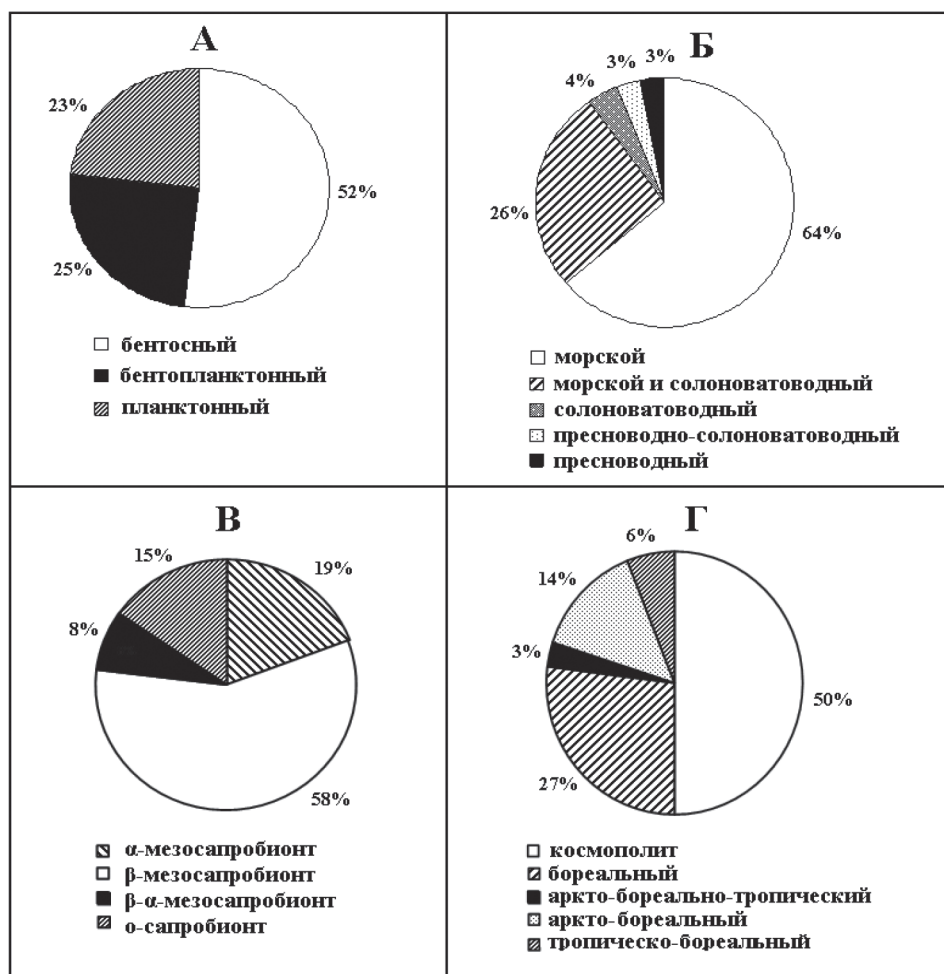
Продолж. табл. 33

1	2	3
<i>Gyrosigma fasciola</i>	-	+
<i>G. tenuissimum</i>	+	+
<i>Halamphora granulata</i>	+	-
<i>Haslea subagnita</i>	-	+
<i>Navicula ammophila</i> var. <i>intermedia</i>	-	+
<i>N. cancellata</i>	+	-
<i>N. directa</i>	+	+
<i>N. distans</i>	-	+
<i>Navicula</i> sp.	+	+
<i>Nitzschia hybrida</i> f. <i>hyalina</i>	+	+
<i>N. longissima</i>	+	+
<i>N. sigma</i>	-	+
<i>N. sigmoidea</i>	-	+
<i>N. vermicularis</i>	-	+
<i>Parlibellus delognei</i>	+	+
<i>P. rhombicus</i>	-	+
<i>Plagiotropis elegans</i>	-	+
<i>Pleurosigma elongatum</i>	+	+
<i>P. inflatum</i>	+	+
<i>P. intermedium</i>	+	+
<i>Psammodictyon panduriforme</i>	+	+
<i>Pseudo-nitzschia calliantha</i> *	+	-
<i>P. pungens</i> *	-	+
<i>Rhoicosphenia marina</i>	+	+
<i>Seminavis ventricosa</i>	+	+
<i>Trachyneis aspera</i>	+	+
<i>Undatella lineolata</i>	+	+
Всего:	46	59

(\*) – планктонные виды, осевшие на пластины.

К ним относятся осевшие на поверхность экспериментальных пластин виды фитопланктона, широко распространенные планктонные и бентопланктонные водоросли (рис. 79). Это представители родов *Coscinodiscus* Ehrenb., *Melosira* Agardh, *Ditylum* Bailey, *Eucampia* Ehrenb., *Leptocylindrus* Cleve, *Skeletonema* Grev., *Thalassionema* Grun. ex Mereschk. В бух. Золотой Рог наиболее часто встречался планктонный вид *Sk. costatum*.

Экологическая характеристика диатомовых водорослей двух бухт по отношению к местообитанию показала, что 52 % видов являются бентосными, 25 % относятся к бентопланктонным и 23 % – планктонным видами (рис. 79А). Бентосные диатомовые водоросли, обнаруженные в перифитоне исследуемых акваторий, представлены свободноживущими (92 %) и прикрепленными (8 %) формами, которые, в свою очередь, являются одиночными (56 %) и колониальными (44 %). 10 видов относится к типичным видам-обрастателям донных субстратов.



**Рис. 79.** Экологические и фитогеографические элементы флоры диатомовых водорослей перифитона экспериментальных пластин из асбоцемента бухт Золотой Рог и Сухопутная в летне-осенний период 2001 г.: А – приуроченность видов водорослей к местообитанию, Б – отношение к солёности, В – отношение к ацидофильности воды, Г – фитогеографические элементы флоры.

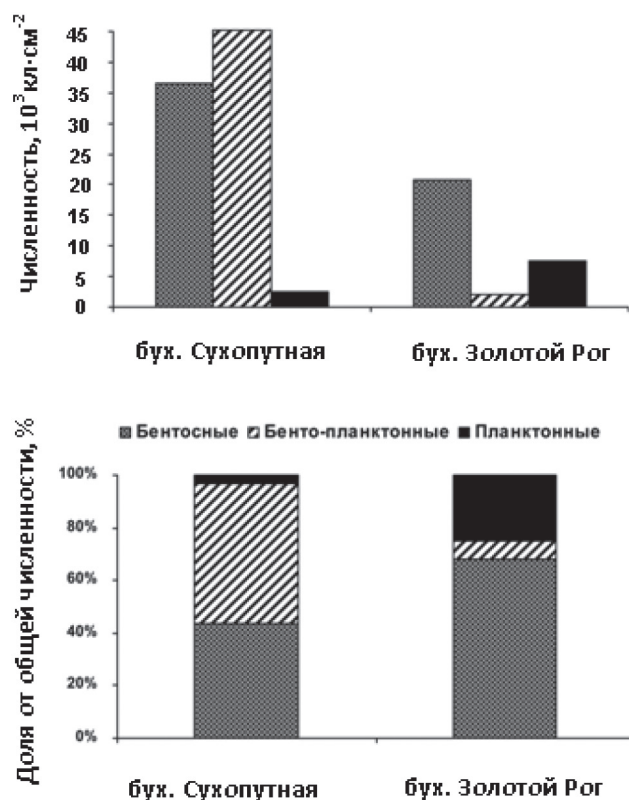
В целом, в бух. Сухопутной преобладают бентосные и бентопланктонные формы, отмечено 13 видов с частотой встречаемости более 50 %, среди них бентосные виды диатомовых водорослей *Parlibellus delognei* и *Pleurosigma inflatum*, а также *Diploneis smithii* и *D. subcineta*, принадлежащие к флоре песчаных и илистых грунтов, попавших на пластины в период взмучивания вод.

По отношению к солёности воды преобладают эвригалинные виды, из них морские составляют 67 %, морские-солоноватоводные – 29 % (рис. 79Б). 96 % всех обнаруженных диатомовых водорослей по их отношению к рН воды представлено алкалифильными видами.

Выявлено 18 видов-индикаторов органического загрязнения вод (рис. 79В). Среди мезосапробных видов преобладают  $\beta$ -мезосапробионты (58 % общего числа видов) – индикаторы умеренно загрязнённых вод.

В бух. Золотой Рог преобладают  $\alpha$ -мезосапробионты, к которым относятся диатомеи *M. moniliformis* (28,5 %), *Sk. costatum* (32–87 %) и *H. granulata* (59 %). В бух. Сухопутной доминировал вид  $\alpha$ -сапробионт – *Bacillaria paxillifera* (35 %) и  $\alpha$ -мезосапробионт – *T. fasciculata* (24 %). По фитогеографической принадлежности в двух бухтах виды-космополиты составляют 50 %, бореальные и аркто-бореально-тропические формы – 30 % (рис. 79Г).

Анализ количественных характеристик диатомовых в бухтах разных по трофности вод имеет существенное значение для оценки состояния вод и вклада микроводорослей в продукцию водоёмов. В бух. Золотой Рог летом и осенью 2001 г. общая численность диатомовых водорослей изменялась в пределах  $(2,0–198) \cdot 10^3$  кл. $\cdot$ см $^{-2}$ , биомасса – от 0,007 до 0,09 мг $\cdot$ см $^{-2}$  (рис. 80, 81). Средняя численность диатомовых водорослей на пластинах из асбоцемента составляла  $55 \cdot 10^3$  кл. $\cdot$ см $^{-2}$ , биомасса – 0,01 мг $\cdot$ см $^{-2}$ . Доминируют бентопланктонные виды: по численности *Fr. striatula* ( $192 \cdot 10^3$  кл. $\cdot$ см $^{-2}$ ) в июне, по биомассе – *B. paxillifera* (0,298 мг $\cdot$ см $^{-2}$ ) в ноябре (табл. 34). Частота встречаемости массовых бентосных видов составляла: у *Pl. inflatum* (88 %), *C. closterium* (79 %), *Gr. marina* (75 %), *S. ventricosa* (71 %), *P. delognei* + *L. abbreviata* + *M. moniliformis* (67 %).



**Рис. 80.** Численность диатомовых водорослей и доля (%) экологических групп в перифитоне пластин из асбоцемента в бухтах Золотой Рог и Сухопутная в летне-осенний период 2001 г.

Два вида диатомовых дают максимум биомассы: во второй половине июля и в первой половине августа за счёт развития *Sk. costatum* и *Nitzschia* sp. ( $19-22 \cdot 10^3$  кл. $\cdot$ см $^{-2}$ ), соответственно, а во второй половине ноября вновь за счёт скелетонемы ( $48 \cdot 10^3$  кл. $\cdot$ см $^{-2}$ ). В это же время в бух. Сухопутная общая численность диатомовых перифитона варьировала в пределах (от 7,0 до 215)  $\cdot 10^3$  кл. $\cdot$ см $^{-2}$ , биомасса – от 0,002 до 0,049 мг $\cdot$ см $^{-2}$  (рис. 82).

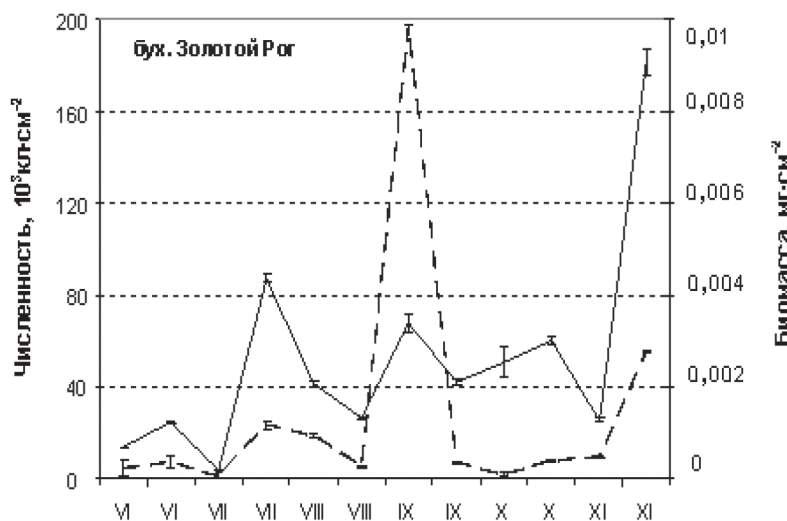


Рис. 81. Динамика численности (А) и биомассы (В) диатомовых водорослей перифитона бухт. Золотой Рог в летне-осенний период 2001 г.

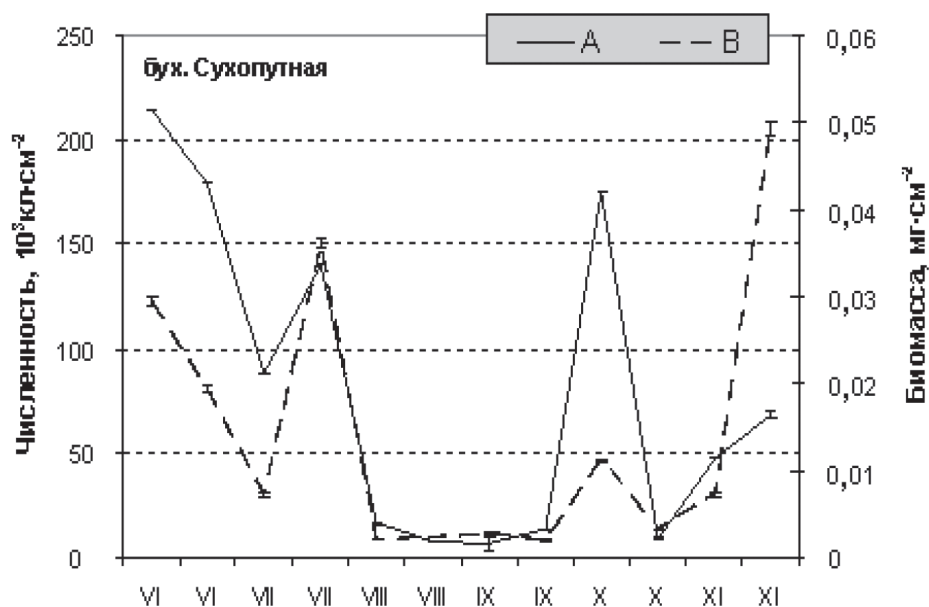


Рис. 82. Динамика численности (А) и биомассы (В) диатомовых водорослей перифитона пластин в бух. Сухопутная в летне-осенний период 2001 г.



**Табл. 34.** Численность и биомасса доминантных и субдоминантных видов диатомовых водорослей перифитона экспериментальных пластин из асбоцемента в бухтах Золотой Рог и Сухопутная в летне-осенний период 2001 г.

Месяц	Вид	Бухта Золотой Рог				Бухта Сухопутная			
		Численность		Биомасса		Численность		Биомасса	
		$10^3$ кл.·см <sup>-2</sup>	%	мг·см <sup>-2</sup>	%	$10^3$ кл.·см <sup>-2</sup>	%	мг·см <sup>-2</sup>	%
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
VI	<i>Fragilaria striatula</i>	1,6	36	0,002	34	192	83	0,06	27
	<i>Odontella aurita</i>	-	-	-	-	-	-	0,11	48
	<i>Licmophora abbreviata</i>	-	-	-	-	-	-	0,04	17
	<i>Melosira moniliformis</i>	1,3	29	0,021	32	-	-	-	-
	<i>Navicula</i> sp.	1,1	22	-	-	-	-	-	-
VI	<i>Cylindrotheca closterium</i>	2,4	29	-	-	-	-	-	-
	<i>Fr. striatula</i>	1,6	24	0,002	19	140	78	0,10	53
	<i>Tabularia fasciculata</i>	1,2	17	0,002	24	-	-	-	-
	<i>Grammatophora marina</i>	-	-	0,002	18	-	-	-	-
	<i>L. abbreviata</i>	-	-	0,007	14	-	-	-	-
VII	<i>Navicula</i> sp.	-	-	-	-	16	18	0,009	13
	<i>Nitzschia</i> sp.	0,4	50	-	-	48	52	0,01	14
	<i>T. fasciculata</i>	0,3	24	0,0006	35	-	-	-	-
	<i>L. abbreviata</i>	-	-	0,0007	43	-	-	-	-
	<i>C. closterium</i>	-	-	-	-	13	16	-	-
	<i>Coscinodiscus oculus-iridis</i>	-	-	-	-	-	-	0,018	24
	<i>Parlibellus delognei</i>	-	-	-	-	-	-	0,015	15
VII	<i>Nitzschia</i> sp.	16	68	-	-	40	28	-	-
	<i>T. fasciculata</i>	3,4	16	0,0086	20	20	15	-	-
	<i>Grammatophora marina</i>	-	-	0,012	28	-	-	-	-
	<i>C. closterium</i>	-	-	-	-	36	26	-	-
	<i>Bacillaria paxillifera</i>	-	-	-	-	24	17	0,074	21
	<i>M. moniliformis</i>	-	-	-	-	-	-	0,154	44
VIII	<i>Skeletonema costatum</i>	16	86	0,006	33	-	-	-	-
	<i>Ditylum brightwellii</i>	-	-	0,008	42	-	-	-	-
	<i>Nitzschia</i> sp.	-	-	-	-	12	73	0,0047	21
	<i>T. fasciculata</i>	-	-	-	-	1,4	8	-	-
	<i>C. closterium</i>	-	-	-	-	1	6	-	-
	<i>M. moniliformis</i>	-	-	-	-	-	-	0,0056	25
	<i>Gr. marina</i>	-	-	-	-	-	-	0,0031	14
	<i>G. tenuissimum</i>	-	-	-	-	-	-	0,003	13
VIII	<i>Sk. costatum</i>	2,4	42	-	-	-	-	-	-
	<i>Nitzschia</i> sp.	1	21	-	-	4	58	-	-
	<i>L. mediterraneus</i>	-	-	0,008	62	-	-	-	48
	<i>G. tenuissimum</i>	-	-	0,0002	15	-	-	0,01	-
	<i>C. closterium</i>	-	-	-	-	2	29	-	-
	<i>D. brightwellii</i>	-	-	-	-	-	-	0,005	22

Продолж. табл. 34

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
IX	<i>Seminavis ventricosa</i>	80	40	0,11	23	-	-	-	-
	<i>Nitzschia</i> sp.	96	48	-	-	4	60,9	-	-
	<i>Pl. inflatum</i>	-	-	0,7	34	-	-	-	-
	<i>Eucampia zodiacus</i>	-	-	0,16	32	-	-	-	-
	<i>C. closterium</i>	-	-	-	-	1,2	21,3	-	-
	<i>L. mediterraneus</i>	-	-	-	-	-	-	0,01	40
	<i>D. brightwellii</i>	-	-	-	-	-	-	0,007	27
IX	<i>S. ventricosa</i>	3,6	53	0,005	29	-	-	-	-
	<i>Sk. costatum</i>	2,4	32	-	-	-	-	-	-
	<i>C. oculus-iridis</i>	-	-	0,004	23	-	-	-	-
	<i>Nitzschia</i> sp.	-	-	-	-	8	53,7	0,002	14
	<i>C. closterium</i>	-	-	-	-	3	26,8	-	-
	<i>N. hybrida</i> f. <i>hyalina</i>	-	-	-	-	-	-	0,004	21
X	<i>Nitzschia</i> sp.	1,4	81	-	-	100	57	0,002	14
	<i>C. oculus-iridis</i>	-	-	0,026	86	-	-	-	-
	<i>C. closterium</i>	-	-	-	-	60	34,2	-	-
	<i>P. delognei</i>	-	-	-	-	-	-	0,019	12
	<i>N. hybrida</i> f. <i>hyalina</i>	-	-	-	-	-	-	0,013	17
X	<i>Halamphora granulata</i>	4,8	59	0,02	75	-	-	-	-
	<i>Sk. costatum</i>	1,6	21	-	-	-	-	-	-
	<i>Th. nitzschioides</i>	-	-	-	-	4,8	44,8	0,021	70
	<i>Nitzschia</i> sp.	-	-	-	-	2,4	26,8	-	-
	<i>C. closterium</i>	-	-	-	-	1,4	17,4	-	-
XI	<i>C. closterium</i>	3,6	35	0,0018	14	36	78	-	-
	<i>Sk. costatum</i>	3,6	35	0,0015	11	-	-	-	-
	<i>Nitzschia</i> sp.	2	20	-	-	-	-	-	-
	<i>Nitzschia longissima</i>	-	-	0,0041	32	-	-	-	-
	<i>Th. nitzschioides</i>	-	-	-	-	4,8	9,3	0,02	30
	<i>P. delognei</i>	-	-	-	-	2,8	4,9	0,015	16
	<i>B. paxillifera</i>	-	-	-	-	-	-	0,016	22
XI	<i>Sk. costatum</i>	48	87	0,02	22	20	28,8	-	-
	<i>Melosira lineata</i>	-	-	0,03	47	-	-	-	-
	<i>Gr. marina</i>	-	-	0,017	20	-	-	-	-
	<i>B. paxillifera</i>	-	-	-	-	24	34,6	0,298	62
	<i>C. closterium</i>	-	-	-	-	12	16,7	0,062	13

Средняя численность планктонных диатомовых водорослей и их покоящихся спор в бух. Золотой Рог значительно выше ( $7,5 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>), чем бух. Сухопутной ( $2,6 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>). Минимальная изменчивость численности характерна, главным образом, для тех видов водорослей, которые являются массовыми. Причем, чем выше у видов численность, тем меньше вариабельность её абсолютных величин.

Следует подчеркнуть, что вариации общих показателей структуры сообщества микроводорослей в исследуемых районах – биомассы, численности, индексов Шеннона и Пиелу также были невелики: стандартная ошибка не превышает 38 % в пределах 5–15 % (рис. 83, 84). Основной максимум численности отмечен в первую половину сентября при доминировании бентосных видов *Seminavis ventricosa* и *B. rutilans*, но при минимальных значениях индексов Шеннона (0,39) и Пиелу (0,12).

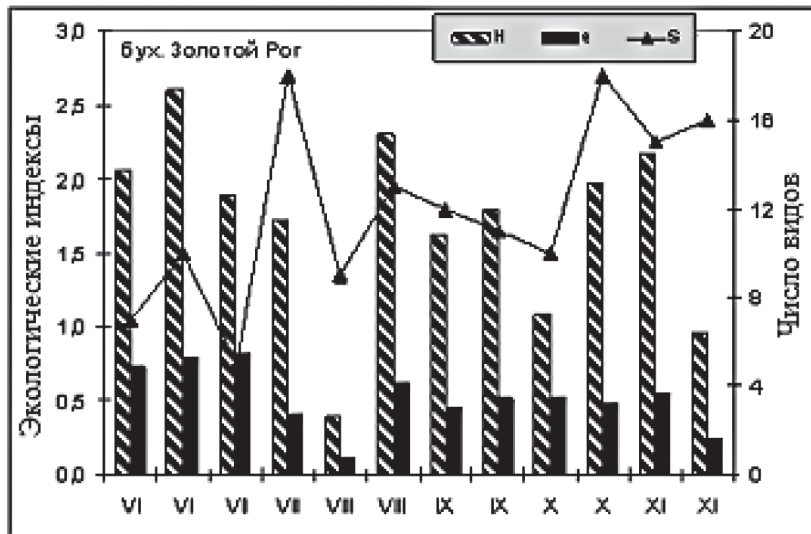


Рис. 83. Сезонная динамика индексов Шеннона ( $H$ ), Пиелу ( $e$ ) и обилие видов ( $S$ ) в перифитоне бух. Золотой Рог в летне-осенний период 2001 г.

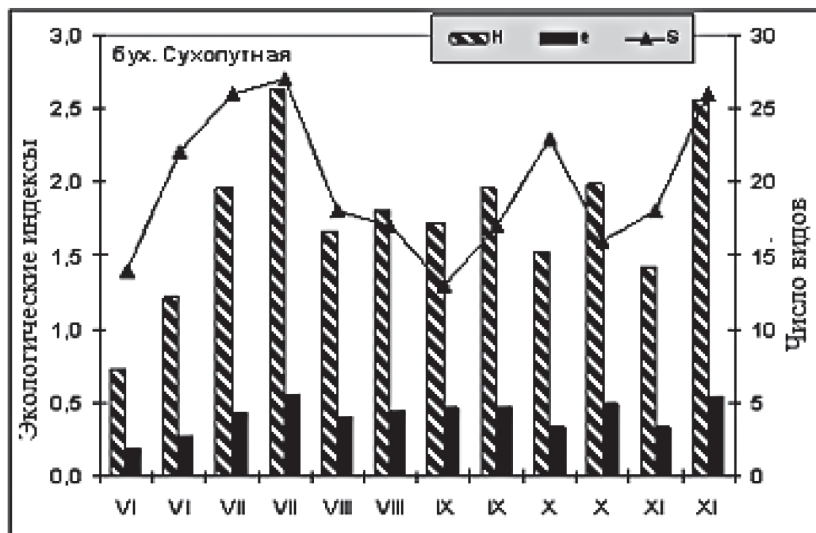
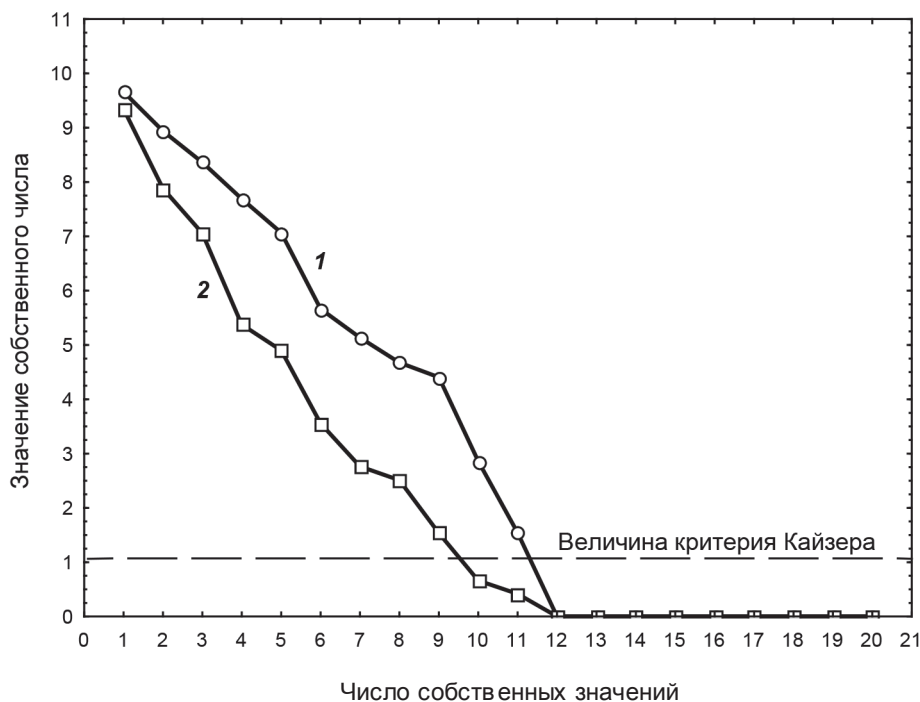


Рис. 84. Сезонная динамика индексов Шеннона ( $H$ ), Пиелу ( $e$ ) и обилие видов ( $S$ ) в перифитоне бух. Сухопутная в летне-осенний период 2001 г.

Таким образом, видовое разнообразие диатомовых в двух бухтах относительно невелико, что отражено в низких значениях индексов видового разнообразия ( $H$ ) и выровненности ( $e$ ) видов в сообществе ( $H = 1,74 \pm 0,12$  и  $e = 0,47 \pm 0,03$ ).

Численность видов диатомовых водорослей в эпифитоне пластин в бухтах Золотой Рог и Сухопутной можно представить соответственно в виде 9 и 11 факторов, которые в сумме объясняют 98 % и 99 % дисперсии плотностей поселения этих организмов (рис. 85). Для бух. Золотой Рог 9-факторная модель определяется, главным образом, критерием Кайзера (Бегун и др., 2009а). Сходство видового состава

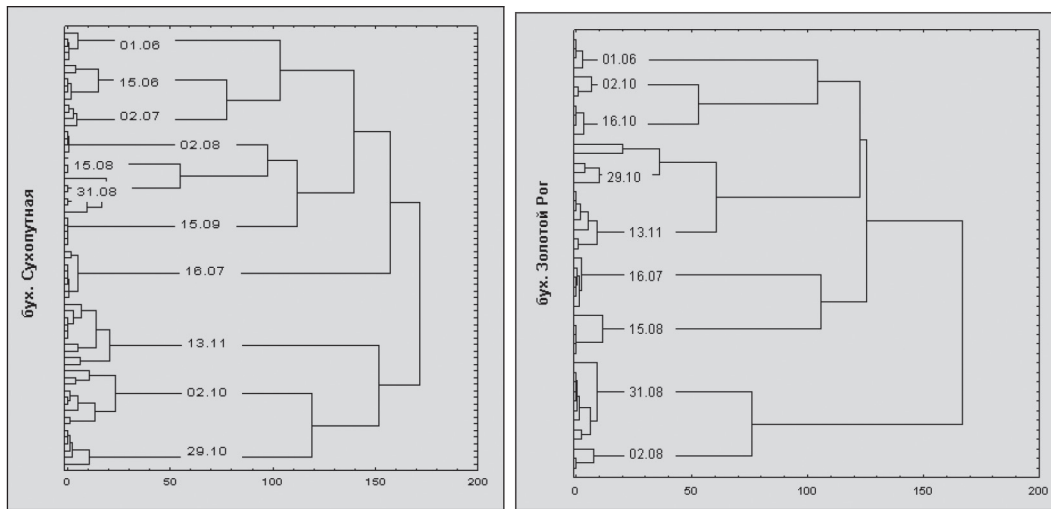
сообществ диатомовых перифитона на пластинах в течение 15 сут в разные календарные сроки обычно невелико. Для бух. Сухопутной такое решение основано, прежде всего, на результатах теста «каменистой осыпи»: именно после экстракции этого числа факторов происходит резкое выполаживание кривой зависимости величины собственного числа от своего номера.



**Рис. 85** Результаты теста «каменистой осыпи» для факторных решений, полученных при анализе структуры взаимосвязей численности видов диатомовых водорослей на экспериментальных пластинах при 15 сут экспозиции в бухтах Сухопутная (1) и Золотой Рог (2).

Внутригодовые изменения величин факторов характеризуются наличием у каждого из них одного единственного максимума на фоне примерно равных значений в остальное время. Для бух. Золотой Рог эта тенденция явно нарушена, и относительно высокое сходство видового состава отмечено у «случайно» взятых сообществ, например, в середине июля и начале октября, начале августа и середине ноября. При этом у сообществ диатомовых одного и того же срока формирования, но из разных акваторий, меньшее сходство, чем у таковых «соседних» сроков в бух. Сухопутная или «случайно взятых» в бух. Золотой Рог. Другим доказательством подобных решений служат результаты иерархического анализа.

Максимальный коэффициент корреляции первичных кластеров переменных для обоих полигонов составил всего 0,251 (рис. 86). Следовательно, такие количества независимых (оригинальных, обладающих высокой степенью характерности) групп объективно существовали в нашей выборке данных ещё до выполнения процедуры факторного анализа.

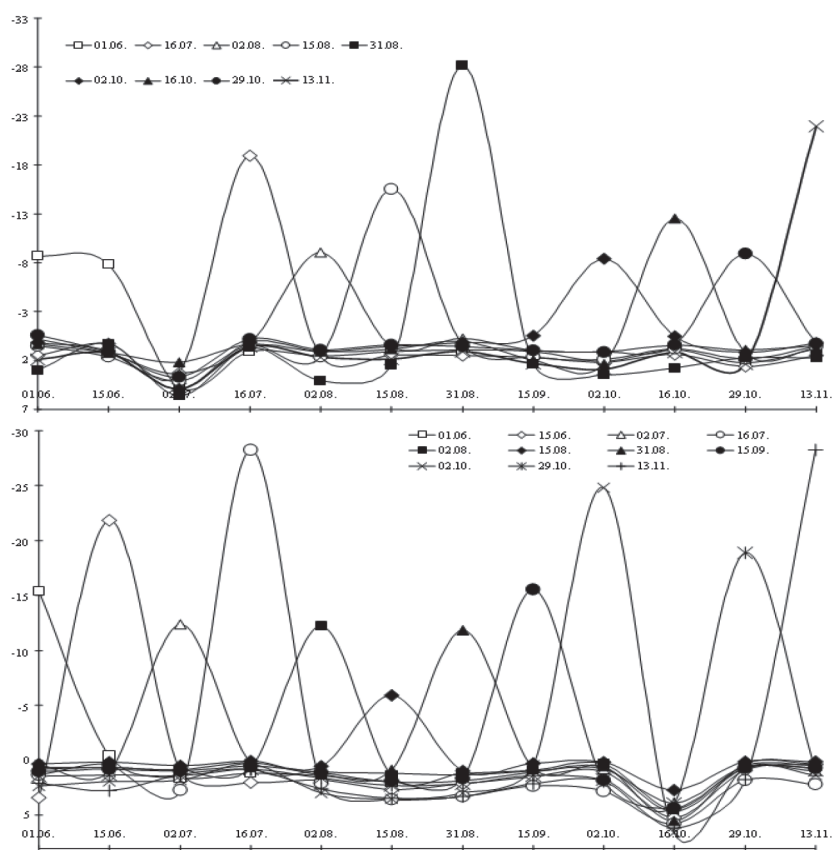


**Рис. 86.** Дендрограммы сходства видов диатомовых водорослей по срокам оседания на экспериментальные пластины в бухтах Сухопутная и Золотой Рог, полученные методом Уорда (метрика – квадрат Евклидова расстояния).

Видовой состав микрофитоперифитона бухт Золотой Рог и Сухопутной во многом имеет черты сходства с микрофитобентосом других районов зал. Петра Великого – бух. Витязь, заливы Посыета и Восток (Николаев, 1970; Рябушко, 1986а). Это проявляется в видовом составе многих доминирующих видов диатомовых водорослей перифитона экспериментальных пластин. В перифитоне экспериментальных пластин, находящихся в толще воды на малых глубинах, зарегистрирована значительная доля бентопланктонных и планктонных видов, входящих в единый эколого-флористический комплекс микроводорослей, поскольку виды фитопланктона встречаются в микрофитобентосе, а бентосные формы диатомовых водорослей отмечены в планктоне морей (Прошкина-Лавренко, 1963б; Рябушко, 2009, 2013). Обычно частота встречаемости планктонных диатомовых в бентосе и перифитоне соответствует времени отмирания фитопланктона, но иногда совпадает с усилением антропогенного загрязнения акваторий токсикантами, способствующему оседанию на дно большей части фитопланктона.

Сравнение количественных данных сообществ диатомовых водорослей двух акваторий показало, что численность в 3 раза, а биомасса в 5,5 раз ниже в бух. Золотой Рог, чем в Сухопутной. Кроме того, абсолютная ( $7,5 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>, 24 %) и относительная ( $2,6 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>, 4 %) численность планктонных форм диатомовых водорослей значительно выше в импактных водах бух. Золотой Рог, чем в фоновых водах бух. Сухопутной. Факторный анализ микроводорослей перифитона исследуемых акваторий показал, что выделенные факторы объединяют виды диатомей, имеющих сходную встречаемость (рис. 87), так называемые рекуррентные виды, под которыми понимаются повторяющиеся в пространстве и времени группы совместно (в статистическом смысле) обитающих видов (Несис, 1977). Динамика выделенных факторов свидетельствуют о последовательной смене сообществ – в период исследований у каждого из них имеется лишь один максимум численности, а в остальное время их значения ничтожны.





**Рис. 87.** Изменение значений факторов, полученных при анализе численности диатомовых при 15 сут сроке экспозиции пластин в бухтах Золотой Рог (вверху) и Сухопутная (внизу). Значения факторов умножены на число видов, вариации численности которых контролируются этими же факторами.

В течение полугода отмечено 20 комбинаций видов, встречающихся в разных сообществах. Показано, что сходство сообществ макрообрастания судов дальнего плавания даже одной конструкции, курсирующих вдоль одной и той же транспортной линии, в сходные сроки крайне мало похожи друг на друга (Moshchenko, Zvyagintsev, 2001). Очевидно, это несходство является во многом результатом тех же латентных факторов (процессов, слабых колебаний, воздействий), которые наблюдаются и при развитии микроводорослей на экспериментальных пластинах.

Нельзя не упомянуть важность такого экологического фактора, как движение воды (Ковардаков, 1983; Мощенко, 2006). В связи со слабой изученностью данного вопроса в отношении микрофитобентоса этот фактор в нашей работе не рассматривается. Однако в априоре можно отметить, что гидродинамические процессы в море влияют на заселяемость донными и планктонными видами экспериментальных пластин, находящихся в толще воды. Благодаря разнообразным спектрам подвижности воды в море (макро-микротурбулентность, микровихревые движения, шторма и др.) многие виды микроводорослей используются в питании планктонными, придонными и донными организмами.

Таким образом, сообщества микроперифитона, возникающие и развивающиеся в течение 15 сут, по видовому составу очень мало похожи друг на друга, а в период почти каждого нового срока экспозиции пластин появляется свой новый комплекс видов. Следовательно, каждый из указанных факторов соответствует сообществу микроводорослей перифитона, развивающемуся, например, в течение 15 сут, поскольку его максимальные значения приходится на период расцвета или максимальной степени развития такого сообщества. Этот вывод правомочен даже с учетом изменчивости численности микроводорослей: высокая вариабельность характерна для второстепенных видов, тогда как у доминантов и даже субдоминантов она достаточно мала, что находит свое математическое выражение в величинах факторов.

Кроме того, особенности развития микроводорослей в бух. Золотой Рог во многом можно объяснить экстремальным уровнем антропогенного пресса, выраженным в гиперэвтрофировании и нефтяном загрязнении. Антропогенное воздействие на экосистему бух. Золотой Рог складывается из термального загрязнения, эвтрофирования, высокого содержания нефтепродуктов, тяжёлых металлов, фенолов, детергентов, пестицидов и ряда др. токсичных веществ (Ващенко, 2000; Огородникова, 2001). По данным гидрохимического анализа вод, среднегодовой показатель загрязнения нефтепродуктами бух. Золотой Рог составляет  $0,87 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$ , в то время как в бух. Сухопутная –  $0,14 \text{ мг} \cdot \text{дм}^{-3}$  (Звягинцев, Будникова, 2003). Поэтому, вероятно, водные экосистемы такого типа подвергаются обоим подавляющим факторам – увеличению объёма сбросов и их токсичностью, оказывающим ингибирующее влияние на развитие микроводорослей. В результате смены видов в сообществе на «антропогенные» с высокими индексами сапробности происходит формирование высокоэффективного климаксного комплекса видов, выдерживающих значительное загрязнение биогенными элементами (Барина и др., 2006).

Воды бух. Сухопутной отличаются от загрязнённой бух. Золотой Рог отсутствием источников загрязнения и свободным водообменом с открытым морем (Звягинцев, 2005). Здесь, в тёплое время года, наблюдается природное эвтрофирование – элиминация массы водорослей-макрофитов, отсутствующих в бух. Золотой Рог, что определяет разный видовой состав водорослей-доминант. В отдельные месяцы в бух. Сухопутной встречены виды-олигосапробионты *Nitzschia sigmoidea* и *N. vermicularis*. Однако, наряду с этими видами, отмечены виды-индикаторы высокого уровня органического загрязнения вод – *Licmophora abbreviata*, *T. fasciculata* и *M. moniliformis*. Во многом это, вероятно, обусловлено подтоком вод из бух. Горностай, на берегах которой расположена городская свалка, а также влиянием промышленных и бытовых стоков г. Владивостока (Belan et al., 2003; Белан и др., 2007).

Кроме того, сходство значений индексов Шеннона и Пиелу сообществ диатомовых в бух. Золотой Рог, которая является одной из самых загрязнённых в зал. Петра Великого, и бух. Сухопутной, позволяет считать, что и вторая, вероятно, также испытывает значительную антропогенную нагрузку. Грунты здесь весьма загрязнены, а значения *TPF* – фактора общего загрязнения донных отложений, определяемого как среднее арифметическое ранжированных 5 приоритетных поллютантов – нефтяных углеводородов, фенолов, *Pb*, *Cu* и суммы ДДТ и его производных – достигают в среднем 3,6 у.е. (Belan, Moshchenko, 2005).

Всё это превышает величину  $ERM_q$  (3,41 у.е.), которая является нижней границей прогрессивной деградации сообществ макрозообентоса (выше этого значения  $TPF$  сообщества вырождаются). В бух. Золотой Рог величина  $TPF$  немного выше и варьирует в пределах 4 – 5 у.е. (Moshchenko et al., 2009). Вероятно, все указанные факторы способствуют существенному снижению обилия видов в бух. Золотой Рог, воды которой характеризуются как экстремально эвтрофные по сравнению с фоновой акваторией бух. Сухопутной, относящейся к умеренно эвтрофным водам.

Анализ литературных данных об изменении обилия бентосных микроводорослей и структуры их сообществ в условиях антропогенного загрязнения свидетельствуют о том, что подобное влияние имеет разное происхождение, что необходимо учитывать при сравнении материалов разных авторов. Так, при экспериментальных исследованиях диатомовых в бытовых сточных водах Кувейта выявлено, что добавка в сточные воды азота стимулирует рост диатомовых в течение небольшого промежутка времени, а затем численность микроводорослей резко падает из-за выедания их беспозвоночными (Sallal, Al-Shihab, 1983). При этом авторы полагают, что сезонная динамика численности бентосных диатомовых зависит не столько от степени загрязнения вод, сколько от климатических условий, поскольку в летнее время в Кувейте температура достигает  $50^{\circ}\text{C}$  и освещённость воды до 98 000 лк, возможно, из-за этого наблюдается снижение численности микроводорослей.

В Чёрном море в районе болгарского побережья было установлено, что рост эвтрофикации вначале стимулирует развитие бентосных диатомей, но из-за превышения некоторого уровня действует угнетающе (Петрова-Караждова, Темнискова-Топалова, 1994). Однако на мелководье в Казачьей бухте в районе океанариума под влиянием млекопитающих животных наблюдалось повышение эвтрофирования вод, что привело к увеличению видового обилия микроводорослей планктона и бентоса и их количественных показателей (Рябушко, Рябушко, 2001; Рябушко, 2013).

Результаты проведенных исследований и анализ литературных данных свидетельствуют о том, что у микроводорослей имеется индивидуальный отклик на разный тип антропогенного загрязнения (Рябушко, Рябушко, 2001; Бегун, 2007; Бегун, Рябушко, 2008а, б; Бегун и др., 2010). Так, «аборигенные» виды могут замещаться «антропогенными», или видами-индикаторами эвтрофирования вод, такими как *S. ventricosa*, *H. granulata*, *U. lineolata* и др. Эти виды в бух. Золотой Рог достигают в перифитонном сообществе относительно высоких количественных значений и обеспечивают максимум численности при увеличении количества РОВ на фоне общего снижения численности диатомовых перифитона. Подобный комплекс видов встречается и в Чёрном море в период, когда прижизненные выделения водорослей-макрофитов обогащают воду РОВ и стимулируют кратковременное массовое развитие одноклеточных водорослей, способных к органотрофии (Хайлов, Каменир, 1987; Рябушко, Завалко, 1992). Исследования показали, что при колонизации диатомовыми водорослями искусственных и природных субстратов в Чёрном и Японском морях наблюдаются сходные тенденции.

### 5.5. Диатомовые водоросли перифитона гиперэвтрофной искусственной лагуны в черте г. Владивостока

Прибрежные лагуны представляют собой акватории эстуарного типа, в которых процессы продуцирования органического вещества более чем в 3,5 раза превышают продуктивность шельфа (Состояние ..., 2005). Мелководность лагун несопоставимая с глубинами шельфовой зоны морей, благоприятствует интенсивному летнему прогреву вод и возникновению специфических гидрологических и гидрохимических условий (Abreu et al., 1994). Антропогенное эвтрофирование вод, оказывающее наиболее существенное влияние на мелководные экосистемы полузакрытого типа, способствует созданию очень высокой продукции органического вещества в лагунах, что определяет специфику развития планктонных и бентосных водорослей (Kikuchi-Kawan, Kudo, 1995; Topcuoglu et al., 1999).

Исследованиям микроводорослей в лагунах дальневосточного региона России посвящено небольшое количество работ. В основном это лагуны северо-восточного Сахалина – Пильтун и Буссе (Колганова, 1987; Могильникова, Мотылькова, 2003), а также заливы лагунного типа – Чайво, Ныйский и Луньский, озера Вавайские (Коптяева, 1964; Колганова, Могильникова, 1999) и Тунайча (Мотылькова, Коновалова, 2003). Данные работы посвящены мониторинговым исследованиям фитопланктона в районах нефтегазового освоения шельфа северо-восточного Сахалина. В литературе отсутствуют данные о видовом составе, экологии и особенностях количественного развития перифитонных диатомовых водорослей в искусственных лагунах с повышенным уровнем антропогенного эвтрофирования. Поэтому в целях сравнения с морскими акваториями зал. Петра Великого проведено изучение особенностей видового состава и количественного развития Bacillariophyta перифитона экспериментальных пластин из асбоцемента в условиях гиперэвтрофированной искусственной лагуны в черте г. Владивостока (Бегун, Звягинцев, 2013).

При 15-суточной экспозиции пластин в лагуне зарегистрировано 78 видов и ввт диатомовых (табл. 35), принадлежащих к классам: Bacillariophyceae (57 видов), Fragilariophyceae (6) и Coscinodiscophyceae (15). Отмечено 6 ведущих семейств: Fragilariaceae, Achnanthaceae, Naviculaceae, Pleurosigmaeae, Catenulaceae и Bacillariaceae. По количеству видов доминировал род *Nitzschia* (9 видов). В течение года количество видов диатомовых на пластинах изменялось от 3 до 16. Высокая частота встречаемости характерна в основном для некоторых видов диатомовых водорослей: *T. fasciculata* (100%), *M. moniliformis* var. *subglobosa* (88 %), *M. lineata* (79 %), *Pl. naviculaceum* (81 %), *Pl. intermedium* (76 %), *Gr. marina* (79 %), *Rhabdonema arcuatum* (76 %), *A. brevipes* (70 %), *S. ventricosa* (71 %).

К типичным видам-обрастателям, развивающимся на макрофитах или твёрдых субстратах, относится 12 видов. Из всех встреченных диатомовых 60 % относится к бентосным видам, 33 % – бентопланктонным и 7 % – планктонным (рис. 88а). В перифитоне экспериментальных пластин преобладают морские виды диатомовых водорослей, составляющие 53 %, и солоноватоводно-морские – 31 %, в меньшей степени представлены другие формы (рис. 88б).

**Табл. 35.** Встречаемость диатомовых водорослей в перифитоне экспериментальных пластин из асбоцемента при 15-суточной экспозиции в гиперэвтрофной искусственной лагуне в черте г. Владивостока, 2006–2007 гг.

Таксон	Встречаемость видов			
	2006 г.		2007 г.	
	Лето	Осень	Зима	Весна
1	2	3	4	5
<i>Achnanthes brevipes</i>	+	+	+	+
<i>A. brevipes</i> var. <i>angustata</i>	-	-	+	+
<i>A. coarctata</i>	-	-	+	-
<i>A. longipes</i>	-	+	+	-
<i>Actinoptychus senarius</i>	+	+	+	-
<i>Amphora hyalina</i>	+	+	-	-
<i>A. ovalis</i>	+	-	-	-
<i>A. proteus</i>	+	+	+	-
<i>Anaulus vallus</i>	+	-	-	+
<i>Arahnoidiscus ehrenbergii</i>	+	-	-	-
<i>Ardissonaea crystallina</i>	+	+	-	+
<i>Asterionella formosa</i>	-	-	+	+
<i>Aulacoseira granulata</i>	-	+	+	-
<i>Auliscus sculptus</i>	+	+	-	-
<i>Bacillaria paxilifera</i>	+	+	+	+
<i>Biddulphia arctica</i> f. <i>balaena</i>	+	-	-	-
<i>B. biddulphiana</i>	-	+	-	-
<i>Caloneis liber</i>	-	+	+	-
<i>Campylodiscus fastuosus</i>	-	-	-	+
<i>Carinasigma rectum</i>	-	+	-	-
<i>Coscinodiscus oculus-iridis</i>	+	-	-	-
<i>Cyclotella choctawhatcheeana</i>	+	+	-	-
<i>Cylindrotheca closterium</i>	+	+	-	+
<i>Diploneis chersonensis</i>	+	-	-	-
<i>D. smithii</i>	+	-	-	-
<i>Entomoneis alata</i>	-	+	-	+
<i>E. paludosa</i>	+	-	-	-
<i>Eunotia</i> sp.	-	-	+	-
<i>Fragilaria capucina</i>	-	-	-	+
<i>F. striatula</i>	-	-	-	+
<i>Gomphonemopsis pseudexigua</i>	-	-	-	+
<i>Grammatophora marina</i>	+	+	+	+
<i>G. fasciola</i>	+	+	+	-
<i>Haslea subagnita</i>	-	-	-	+
<i>Licmophora abbreviata</i>	+	+	+	-
<i>L. flabellata</i>	+	+	-	-
<i>Lyrella hennedyi</i>	+	-	-	-



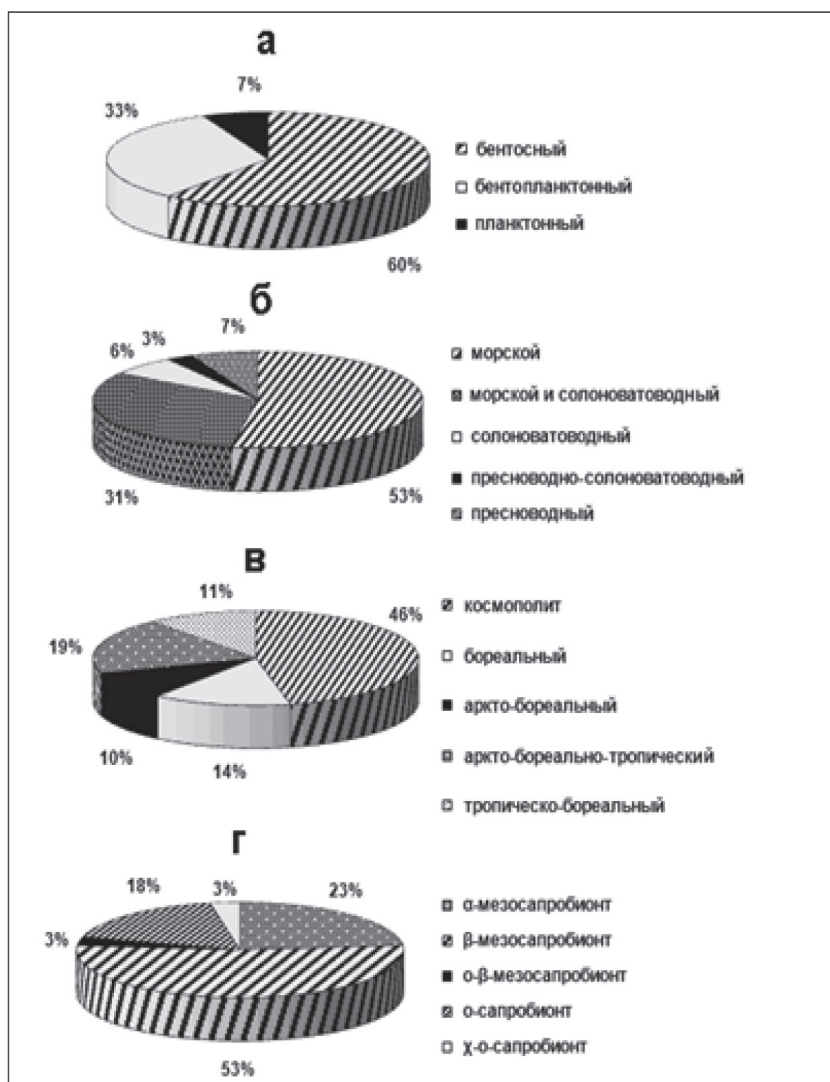
Продолж. табл. 35

1	2	3	4	5
<i>Melosira lineata</i>	+	+	+	+
<i>M. moniliformis</i> var. <i>moniliformis</i>	+	+	-	+
<i>M. moniliformis</i> var. <i>subglobosa</i>	+	+	+	+
<i>Navicula cryptocephala</i>	+	+	-	-
<i>N. directa</i>	-	+	-	-
<i>N. retusa</i> var. <i>cancellata</i>	+	-	-	+
<i>N. transitans</i> var. <i>derasa</i>	-	+	+	+
<i>Neohuttonia reichardtii</i>	+	-	-	-
<i>Nitzschia angularis</i>	-	-	-	+
<i>N. hybrida</i> f. <i>hyalina</i>	+	+	-	-
<i>N. longissima</i>	+	+	-	+
<i>N. sigma</i>	+	-	-	-
<i>N. sigmoidea</i>	+	+	-	-
<i>N. tenuirostris</i>	-	-	-	+
<i>N. vermicularis</i>	+	+	-	-
<i>N. vidovichii</i>	-	+	+	-
<i>Nitzschia</i> sp.	-	-	+	+
<i>Odontella aurita</i>	-	+	+	-
<i>Parlibellus delognei</i>	+	+	+	+
<i>P. rhombicus</i>	+	+	+	-
<i>Plagiogramma staurophorum</i>	-	-	+	-
<i>Plagiogrammopsis vanheurckii</i>	-	-	+	+
<i>Plagiotropis elegans</i>	+	+	-	-
<i>Pleurosigma elongatum</i>	+	+	+	+
<i>P. inflatum</i>	+	+	+	+
<i>P. intermedium</i>	+	+	+	+
<i>Psammodyction panduriforme</i>	-	+	-	-
<i>Rhabdonema arcuatum</i>	+	+	+	+
<i>Rhoicosphenia marina</i>	+	+	-	+
<i>Seminavis ventricosa</i>	+	+	+	+
<i>Skeletonema costatum</i>	+	+	+	-
<i>Striatella unipunctata</i>	+	+	-	+
<i>Surirella fastuosa</i>	-	-	+	-
<i>Tabellaria fenestrata</i>	-	-	-	+
<i>Tabularia fasciculata</i>	+	+	+	+
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	+	+	-	+
<i>Thalassiophysa hyalina</i>	-	-	-	+
<i>Trachyneis aspera</i>	+	+	+	+
<i>Tryblionella coarctata</i>	-	+	-	-
<i>Undatella lineolata</i>	+	+	-	+

Значительная доля морских и солоноватоводных видов, встречающихся здесь почти круглогодично, обусловлена пониженной солёностью воды, которая

варьирует от 20 до 30 %, а в ноябре и первой половине февраля соответствует морской – 32–33,5 %.

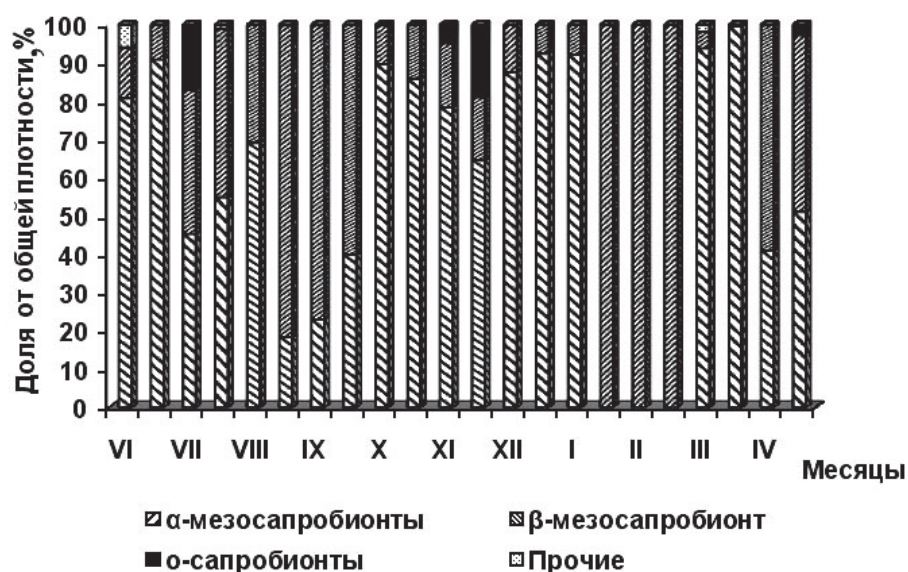
Эколого-фитогеографический анализ диатомовых водорослей перифитона пластин из асбоцемента показал (рис. 88), что 45 % общего числа видов представлены свободноживущими формами, 14 % составляли прикрепленные виды и 33 % видов, способных вести как прикрепленный, так и свободноживущий образ жизни.



**Рис. 88.** Эколого-фитогеографическая структура сообщества диатомовых водорослей перифитона экспериментальных пластин из асбоцемента в гиперэвтрофной искусственной лагуне в черте г. Владивостока, июнь 2006–май 2007 гг.: А – приуроченность видов к биотопу, Б – отношение к солёности, В – фитогеографическая и Г – сапробиологическая характеристики.

Из фитогеографических элементов диатомовых водорослей космополитные формы составляют 46 % всех встреченных видов (рис. 88в). По отношению к рН воды преобладают алкалофильные элементы флоры (99 %), кроме *T. fasciculata*, которая относится к индифферентным видам. В лагуне выявлено 34 вида диатомовых водорослей, являющихся индикаторами органического загрязнения вод, из них по числу видов преобладают  $\beta$ -мезосапробионты (53 % в среднем по станциям),  $\alpha$ -мезосапробионты составляли 23 %, а также  $\sigma$ -сапробионты (18 %),  $\chi$ - $\sigma$ -сапробионты и  $\sigma$ - $\beta$ -мезосапробионты (по 3 %) (рис. 88 г).

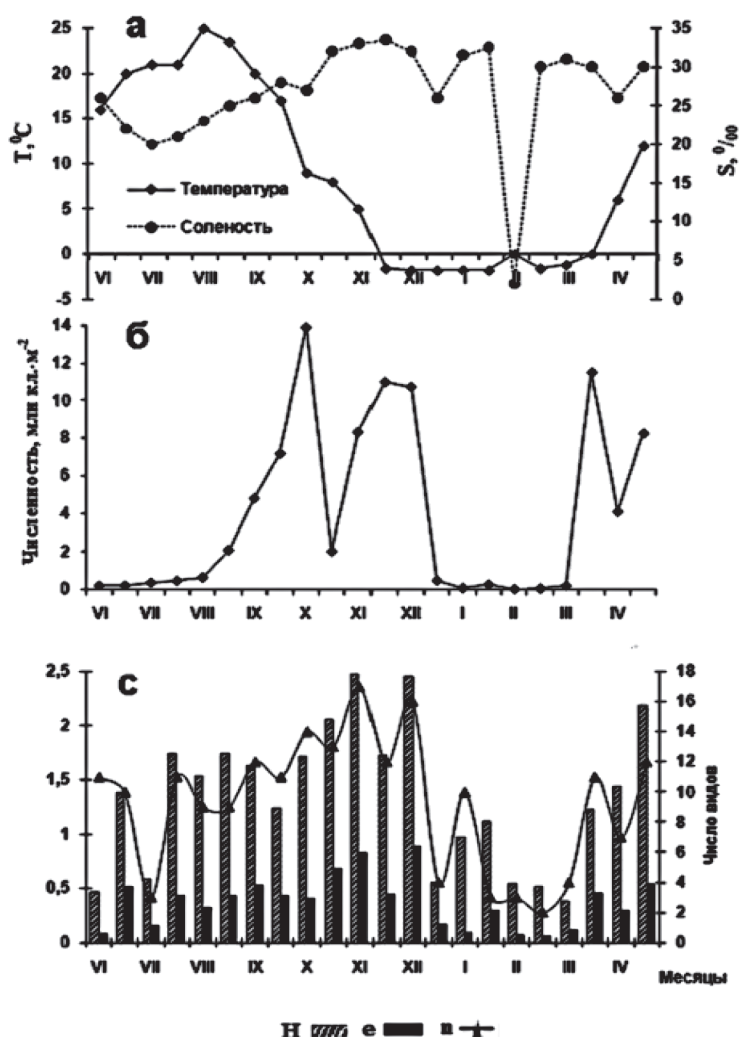
Анализ соотношения количественных характеристик видов-индикаторов органического загрязнения вод в лагуне показал, что вклад видов диатомовых, принадлежащих к  $\alpha$ -мезосапробионтам, максимальный и составляет в среднем за год 80 % численности всех микроводорослей (рис. 89).



**Рис. 89.** Соотношение общей плотности основных групп индикаторов органического загрязнения диатомовых водорослей перифитона экспериментальных пластин в гиперэвтрофной искусственной лагуне в черте г. Владивостока, июнь 2006–май 2007 гг.

Максимум численности видов  $\alpha$ -мезосапробионтов с участием диатомовых водорослей *M. lineata*, *M. moniliformis* var. *subglobosa*, *T. fasciculata* и *Sk. costatum* и зарегистрирован в октябре ( $12,03 \cdot 10^6$  кл.  $\cdot$  м<sup>-2</sup>). Доля  $\beta$ -мезосапробионтов составляла 19,5 %,  $\sigma$ -сапробионтов – 0,4 %. Остальные виды вносили незначительный вклад в общую численность перифитона.

Сезонная динамика численности диатомовых водорослей перифитона в лагуне при температуре 9°C и солёности воды 27 ‰ составляла  $(0,026-13,9) \cdot 10^6$  кл.  $\cdot$  м<sup>-2</sup> (рис. 90). Максимум численности *M. moniliformis* var. *subglobosa* ( $1,96 \cdot 10^6$  кл.  $\cdot$  м<sup>-2</sup>) и *M. lineata* ( $9,77 \cdot 10^6$  кл.  $\cdot$  м<sup>-2</sup>) отмечен во второй половине октября и был связан с массовым оседанием этих видов на экспериментальные пластины.



**Рис. 90.** Динамика температуры и солёности воды (а), общей численности (б), индексов видового разнообразия (с) Шеннона ( $H$ ), выровненности Пиелу ( $e$ ) и обилия видов ( $n$ ) диатомовых водорослей перифитона экспериментальных пластин в гиперэвтрофной искусственной лагуне в черте Владивостока, июнь 2006–май 2007 гг.

Второе увеличение численности отмечено в первой и второй половине декабря ( $11,01$  и  $10,75$ )· $10^6$  кл.·м<sup>-2</sup>, соответственно) за счёт массового развития диатомеи *B. rutilans* ( $10,75$ – $7,69$ )· $10^6$  кл.·м<sup>-2</sup>) на фоне относительно высоких показателей индексов видового разнообразия ( $H = 2,44$ ) и выровненности ( $e = 0,88$ ). Затем при океанической солёности (32–33,5 ‰) и отрицательной температуре воды (-1,6–1,8 °C) отмечены низкие показатели индексов Шеннона и Пиелу (0,53 и 0,07, соответственно) и резкое снижение числа видов.

С января по март при максимальной толщине льда, достигающего в лагуне до 1,5 м, отмечены самые низкие значения численности диатомовых водорослей (0,087–0,48 млн кл.·м<sup>-2</sup>) за весь годовой период исследования. Минимальная численность диатомовых перифитона отмечена во второй половине февраля

( $0,026 \cdot 10^6$  кл. $\cdot$ м<sup>-2</sup>) при слабом оседании на пластины пресноводной диатомовой водоросли *Asterionella formosa* Hassall ( $0,014 \cdot 10^6$  кл. $\cdot$ м<sup>-2</sup>) на фоне почти полного опреснения воды до 2 ‰. Это опреснение было связано с мощным выносом в лагуну сточных вод из приустьевой зоны р. Вторая Речка, что было видно по промоинам среди льда в результате проникновения термально загрязненных вод.

В зимне-весенний период наблюдали очень слабое оседание на экспериментальные пластины *T. fasciculata*, *Navicula* sp. и мелкоклеточных *Eunotia* sp. и *Nitzschia* sp. Результаты изучения фитопланктона лагуны в течение года показали, что для периода гидрологической зимы (январь – март) характерно массовое развитие комплекса холодноводных тенелюбивых видов микроводорослей (Бегун, 2007), которые могут развиваться в условиях слабой освещённости. Однако эти виды не оседают ни на экспериментальные пластины, ни на другие субстраты вследствие особенностей их жизненных форм (Kikuchi-Kawan, Kudo, 1995).

На экспериментальных пластинах в основном отмечены бентопланктонные и планктонные виды с низкой численностью и высокими индексами сапробности, в частности, скелетонема и  $\alpha$ -мезосапробионты, а бентосные виды практически отсутствовали. Количественное преобладание в перифитоне лагуны диатомовых водорослей фитопланктона вызвано высокими концентрациями биогенных элементов в течение большей части года и значительный прогревом водной толщи в тёплый период (Stonik, Orlova, 2002; Бегун, 2007).

Кроме того, специфика подледного фотосинтеза фитопланктона и деструкции органического вещества в море состоит в том, что эти процессы, как правило, локализуются в порах нижней поверхности льда или непосредственно на границе раздела вода/лёд (Звалинский и др., 2012). Вероятно поэтому некоторые бентосные виды развиваются как на субстратах, так и в подлёдной части, что было отмечено в зимне-ранневесенний сезон в зал. Восток Японского моря (Рябушко, 1986а). В условиях ограниченного водообмена и постоянного поступления органических веществ канализационного выпуска вод с повышенным содержанием аммонийного азота, фосфора, нитритов и РОВ, в 3–6 раз превышающих критические значения (Звалинский и др., 2012), диатомовые водоросли фитопланктона и перифитона пластин по-разному реагируют на загрязнение.

Как правило, после зимне-весеннего «цветения» фитопланктона и исчерпания биогенных элементов в воде на фоне дефицита минеральных соединений азота и фосфора, обычно происходит снижение количественных показателей диатомовых водорослей фитопланктона (Коновалова, 1999) и микрофитобентоса (Рябушко, 1986а, 2013). Поэтому весной после разрушения ледового покрова, повышения температуры воды и, соответственно, оптимизации световых условий в лагуне наблюдали рост количества диатомовых перифитона, общего числа видов и индексов видовой разнообразия.

В первой половине апреля отмечен третий максимум численности бентопланктонных видов ( $11,5 \cdot 10^6$  кл. $\cdot$ м<sup>-2</sup>), который обусловлен видами, характерными и для осеннего периода – *M. moniliformis* ( $4,22 \cdot 10^6$  кл. $\cdot$ м<sup>-2</sup>), *M. lineata* ( $1,23 \cdot 10^6$  кл. $\cdot$ м<sup>-2</sup>) и *Nitzschia* sp. ( $4,16 \cdot 10^6$  кл. $\cdot$ м<sup>-2</sup>) с увеличением индексов Шеннона и Пиелу (1,21 и 0,45, соответственно).



Следовательно, особенности качественного и количественного развития диатомовых водорослей перифитона в лагуне в течение года определяются спецификой физических и гидрологических условий, а также загрязнением её вод канализационными стоками, способствующими развитию видов-индикаторов органического загрязнения.

#### 5.6. Диатомовые водоросли эпифитона макрофитов

Работы по изучению диатомовых водорослей эпифитона 35 видов макрофитов проведены в летне-осенний период 2005–2006 гг. в бух. Соболев Уссурийского залива. Из них в июне и сентябре исследовано 11 видов (табл. 36, 37), октябре – 18 видов макрофитов (табл. 38). Всего в эпифитоне обнаружено 52 вида диатомовых, включая 9 планктонных, среди которых встречено 4 вида токсичных водорослей рода *Pseudo-nitzschia*.

Летом на талломах 8 видов макрофитов отмечены планктонные виды диатомей *P. multistriata* и *P. pungens*, на 6 видах макрофитов найден *P. fraudulenta*, в сентябре – лишь *P. pungens* в эпифитоне *Tichocarpus crinitus*, октябре на 17 видах макрофитов найден вид *P. calliantha* (табл. 36–38). Наибольшее количество видов диатомовых зарегистрировано в эпифитоне красных водорослей *Palmaria stenogona* Perestenko (41 вид), *Ptilota felicina* J. Adhard (41) в июне, а также *Tichocarpus crinitus* (36), *P. felicina* (35) и *Grateloupia divaricata* Okamura (35) в сентябре. На всех макрофитах отмечено обилие массовых бентосных видов родов *Licmophora*, *Parlibellus*, *Navicula*, *Berkeleya* и др.

Для сранения флоры диатомовых водорослей эпифитона разных видов донной растительности выполнены работы по изучению видового состава диатомовых водорослей эпифитона макрофитов из разных по степени антропогенного загрязнения акваторий зал. Петра Великого (включая Амурский и Уссурийский заливы) в летне-осенний период 2009 г. (табл. 39). Для этого было отобрано 25 видов водорослей-макрофитов из трёх отделов: Chlorophyta (7 видов), Rhodophyta (9), Phaeophyta (7) и два вида высших растений: *Zostera marina* и *Phyllospadix iwatensis* отдела Magnoliophyta.

В бух. Кирпичного завода, искусственной лагуне в черте г. Владивостока и бух. Золотой Рог, отличающимся экстремальным уровнем антропогенного загрязнения и значительным опреснением вод, были собраны только представители отдела Chlorophyta – *Cladophora stimpsonii*, *Chaetomorpha moniligera*, *Ulva clathrata* и *U. lactuca*. Всего в разных районах исследования найдено макрофитов: в фоновых акваториях – 9 видов, умеренно загрязнённых – 19 и сильно загрязнённых – 16 видов (табл. 39). Из каждой акватории отобраны водоросли-макрофиты с разным типом талломов. Около 70 % видов имели талломы осевого типа (нитчатые, трубчатые и кустистые формы) и более 30 % – пластинчатого типа (рис. 91). Места расположения станций приведены в гл. 3. Всего в летне-осенний период 2009 г. на всех типах исследованных макрофитов зал. Петра Великого обнаружено 112 видов и ввт диатомовых водорослей, принадлежащих к трём классам: Bacillariophyceae (84), Fragilariophyceae (9) и Coscinodiscophyceae (19) (табл. 40).

В зависимости от района исследования и типа макрофита число видов диатомовых для загрязнённых районов изменяется в сторону уменьшения их видового разнообразия.

**Табл. 36.** Видовой состав диатомовых водорослей эпифитона макрофитов в бух. Соболев Уссурийского залива, июнь 2006 г.

Диатомовые водоросли	Макрофиты										
	<i>Palmaria stenogona</i>	<i>Punctaria plantaginea</i>	<i>Ptilota felicina</i>	<i>Cystoseira rassipes</i>	<i>Sparlingia pertusa</i>	<i>Tichocarpus crinitus</i>	<i>Chordaria lagelliformis</i>	<i>Costaria costata</i>	<i>Ulva fenestrata</i>	<i>Polysiphonia morrowii</i>	<i>Undaria pinnatifida</i>
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Achnanthes brevipes</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	-
<i>Actinoptychus senarius</i>	+	+	+	+	+	+	-	+	-	+	-
<i>Amphora angusta</i>	+	-	+	+	+	+	-	+	+	+	-
<i>A. proteus</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ardissonea crystallina</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Aulacoseira granulata</i>	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Bacillaria paxilifera</i>	+	-	+	+	-	+	+	+	+	+	+
<i>Berkeleya rutilans</i>	+	-	+	+	+	+	-	+	+	+	-
<i>Campylodiscus fastuosus</i>	+	-	-	-	+	+	-	+	+	+	-
<i>Campyloxyis garkeana</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Carinosigma rectum</i>	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cocconeis costata</i>	+	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+
<i>C. scutellum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Coscinodiscus oculus-iridis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Cylindrotheca closterium</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
<i>Diploneis chersonensis</i>	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>D. smithii</i>	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Entomoneis alata</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Fragilaria striatula</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Grammatophora marina</i>	+	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+
<i>Gyrosigma fasciola</i>	-	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+
<i>G. tenuissimum</i>	+	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-
<i>Licmophora abbreviata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lyrella hennedeyi</i>	+	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>L. lyra</i>	+	-	+	-	-	-	-	+	+	-	-
<i>Melosira moniliformis</i>	+	-	+	+	+	+	-	-	+	+	-
<i>Navicula cancellata</i>	+	-	+	-	+	+	-	-	+	+	-
<i>N. directa</i>	+	-	+	-	-	-	-	-	+	+	-
<i>N. distans</i>	-	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-
<i>N. transitans</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Nitzschia angularis</i>	+	-	+	-	-	+	-	-	+	+	-
<i>N. hybrida f. hyalina</i>	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-

Продолж. табл. 36

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>N. longissima</i>	+	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-
<i>N. sigma</i>	+	-	+	-	-	-	-	+	+	+	-
<i>Odontella aurita</i>	+	-	+	+	+	+	-	-	-	+	-
<i>Parlibellus delognei</i>	+	-	+	+	+	+	-	-	+	+	-
<i>Pleurosigma elongatum</i>	+	-	+	+	+	+	-	+	+	+	-
<i>P. inflatum</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>P. intermedium</i>	+	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+
<i>Pseudo-nitzschia fraudulenta</i>	+	-	+	+	+	-	-	+	-	+	-
<i>P. multistriata</i>	+	+	+	+	+	-	-	+	-	+	+
<i>P. pungens</i>	+	-	+	+	+	+	-	+	+	+	-
<i>Rhabdonema arcuatum</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+	-
<i>Rhoicosphenia marina</i>	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Surirella fastuosa</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tabularia fasciculata</i>	+	-	+	+	+	-	-	+	+	+	+
<i>Thalassiophysa hyalina</i>	+	-	+	+	+	+	-	+	+	+	-
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	+	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+
<i>Trachyneis aspera</i>	+	-	+	+	+	+	-	+	+	+	+
<i>Trigonium arcticum</i> f. <i>baleanum</i>	-	-	-	-	-	+	-	+	+	+	-
<i>Tryblionella hungarica</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
Итого:	41	10	41	34	32	36	12	33	32	37	19

В фоновой акватории залива на 9 видах макрофитов обнаружено 77 видов и ввт диатомовых, в умеренно загрязнённых водах на 19 видах найдено 69 видов, сильно загрязнённых водах на 16 видах макрофитов – 51 вид микрофитов (табл. 40). Наибольшее число видов отмечено для родов *Nitzschia* (11 видов) и *Navicula* (7). Диатомовые водоросли представлены в основном свободноживущими (54 %) и прикрепленными (11 %) формами, которые, в свою очередь, включают одиночноживущие (59 %) и колониальные (41 %) виды. Из всех встреченных видов 69 % составляют бентосные, 27 % – бентопланктонные и 4 % – планктонные (табл. 41). По фитогеографической принадлежности преобладают космополитные формы (41 %), остальные – бореальные (24 %), аркто-бореально-тропические (18 %) и прочие (табл. 41).

Видовое сходство доминирующих видов диатомовых водорослей в эпифитоне макрофитов в сильно загрязнённых и условно чистых акваториях было крайне низким и составляло соответственно 7 и 14 %.

**Табл. 37.** Видовой состав диатомовых водорослей эпифитона макрофитов в бух. Соболев Уссурийского залива, сентябрь 2006 г.

Диатомовые водоросли	Макрофиты										
	<i>Ulva fenestrata</i>	<i>Ceramium japonicum</i> *	<i>Sargassum pallidum</i> **	<i>Neorhodomela larix</i>	<i>Tichocarpus crinitus</i>	<i>Pironitis cornea</i>	<i>Grateloupia turuturu</i> ***	<i>Grateloupia divaricata</i>	<i>Chordaria decipiens</i>	<i>Chordaria flagelliformis</i>	<i>Ceramium japonicum</i> ****
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Achnanthes groenlandica</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Actinoptychus senarius</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Amphora angusta</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>A. granulata</i>	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-
<i>A. hyalina</i>	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-	+
<i>A. ovalis</i>	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-
<i>A. parvula</i>	+	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-
<i>A. proteus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Arahnodiscus ehrenbergii</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ardissonea crystallina</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Asterionella formosa</i>	-	+	-	-	-	-	-	+	+	-	-
<i>Asterionellopsis glacialis</i>	+	+	-	-	+	-	-	+	+	-	-
<i>Berkeleya rutilans</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Carinasigma rectum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Coscinodiscus oculus-iridis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cylindrotheca closterium</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Diploneis chersonensis</i>	+	-	+	+	+	-	+	-	+	+	+
<i>D. smithii</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Entomoneis alata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+
<i>Grammatophora marina</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-
<i>Gyrosigma fasciola</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Gyrosigma tenuissimum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Hannaea arcus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Licmophora abbreviata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>L. flabellata</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Lyrella hennedeyi</i>	-	-	-	+	+	-	+	-	-	-	-
<i>Melosira moniliformis</i>	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>M. moniliformis</i> var. <i>subglobosa</i>	+	+	-	-	+	-	+	+	+	+	+
<i>Navicula directa</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>N. perrhombus</i>	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Nitzschia angularis</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-
<i>N. hybrida</i> f. <i>hyalina</i>	-	+	-	-	-	-	+	-	+	+	-
<i>N. longissima</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

Продолж. табл. 37

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>N. sigma</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>N. sigmoidea</i>	-	+	+	+	-	-	+	+	-	-	-
<i>Odontella aurita</i>	-	-	+	+	-	-	+	+	-	-	-
<i>Parlibellus delognei</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Pleurosigma elongatum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>P. inflatum</i>	-	+	-	+	-	+	-	-	-	-	-
<i>P. intermedium</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Proschkinia poretzkajae</i>	+	-	+	+	-	-	-	+	+	+	-
<i>Pseudo-nitzschia pungens</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-
<i>Rhabdonema arcuatum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Rhoicosphenia marina</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Skeletonema costatum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Surirella fastuosa</i>	-	-	+	+	-	-	+	+	-	+	+
<i>Striatella unipunctata</i>	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tabellaria fenestrata</i>	-	-	+	-	+	+	-	+	-	-	-
<i>Tabularia fasciculata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Trachyneis aspera</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Undatella lineolata</i>	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-
Итого:	32	32	33	35	36	29	33	35	33	31	28

\* – макроэпифиты 1-го порядка: \* *Pironitis cornea*; \*\* *Sphacelaria rigidula*, \*\*\* *Neosiphonia yendoi*, \*\*\*\* *Polysiphonia japonica*.

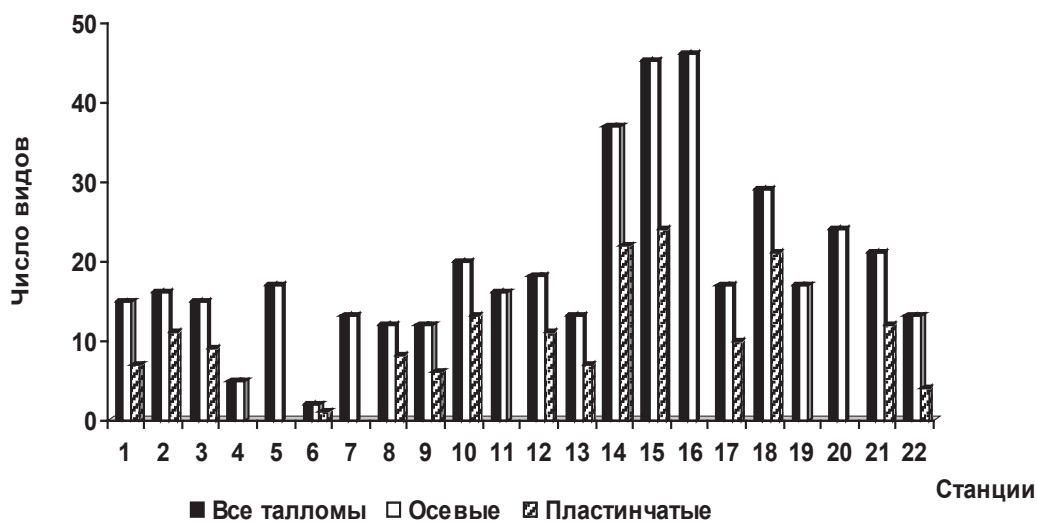


Рис. 91. Число видов диатомовых водорослей в эпифитоне водорослей-макрофитов, имеющих разных тип талломов, зал. Петра Великого, июль-сентябрь 2009 г.



Табл. 38. Видовой состав диатомовых водорослей эпифитона макрофитов бух. Соболь Уссурийского залива, октябрь 2006 г.

Диатомовые водоросли	Макрофиты																	
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	
1																		
<i>Achnanthes brevipes</i>	+	+	-	-	+	+	-	-	+	-	+	+	+	-	-	+	-	+
<i>Actinopterychus senarius</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Amphora angusta</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>A. hyalina</i>	-	-	-	+	+	+	+	+	-	+	-	+	+	-	+	+	+	+
<i>A. proteus</i>	+	+	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Arahnodiscus ehrenbergii</i>	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-
<i>Ardissonaea crystallina</i>	-	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Asterionella formosa</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Berkeleya rutilans</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Campylodiscus fastuosus</i>	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Campylopyxis garkeana</i>	+	+	+	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Carinisigma rectum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	<i>Codium fragile</i>	<i>Tichocarpus crinitus</i>	<i>Ulva fenestrata</i>	<i>Chordaria decipiens</i>	<i>Coccorphora langsdorffii</i>	<i>Cladophora stimpsonii</i>	<i>Zostera marina</i>	<i>Neozhodomella tuniata</i>	<i>Ceramium japonicum</i>	<i>Nitophyllum</i> sp.	<i>Neorhodomela tuniata</i>	<i>Neorhodomela larix</i>	<i>Polysiphonia japonica</i>	<i>Delesseria serrulata</i>	<i>Sphaecelaria rigida</i>	<i>Dasya sessilis</i>	<i>Sargassum pallidum</i>	

Продолж. табл. 38

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
<i>Chaetoceros constrictus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-
<i>Ch. curvisetus</i>	-	-	+	-	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Ch. decipiens</i>	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ch. didymus</i>	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cocconeis scutellum</i>	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ch. danicus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Coscinodiscus oculus-iridis</i>	-	-	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cylindrotheca closterium</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Diatoma tenuis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Diploneis chersonensis</i>	+	-	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>D. smithii</i>	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>D. subsincta</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-	-	+
<i>Entomoneis alata</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+	-
<i>Eucampia zodiacus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Grammatophora marina</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Gyrosigma tenuissimum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-	-
<i>Hannaea arcus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Hemitaulus hauckii</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Licmophora abbreviata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>L. flabellata</i>	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	-

Продолж. табл. 38

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
<i>Melosira moniliformis</i>	-	-	-	+	+	+	-	+	+	+	+	+	-	-	-	-	-
<i>Navicula directa</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Nitzschia hybrida</i> f. <i>hyalina</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>N. vermicularis</i>	-	+	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Odontella aurita</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Paribellus delognei</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Pleurosigma elongatum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>P. inflatum</i>	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+	+
<i>P. intermedium</i>	-	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Pseudo-nitzschia calliantha</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Rhabdonema arcuatum</i>	-	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rhizosolenia setigera</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Rhoicosphenia marina</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Skeletonema costatum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Striatella unipunctata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Surirella fastuosa</i>	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Tabularia fasciculata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Trachyneis aspera</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Undatella lineolata</i>	-	-	+	-	+	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	-
Итого: 52	27	31	30	32	35	34	29	28	30	33	34	35	34	27	27	37	30

**Табл. 39.** Встречаемость макрофитов в акваториях разного типа антропогенного загрязнения зал. Петра Великого, 2009 г.

Таксон	Тип таллома	Тип загрязнения вод		
		Фоновые	Умеренно загрязнённые	Сильно загрязнённые
Морские травы				
MAGNOLIOPHYTA				
<i>Phyllospadix iwatensis</i> Makino	-	-	-	+
<i>Zostera marina</i> Linnaeus	-	+	+	+
Водоросли-макрофиты				
CHLOROPHYTA				
<i>Bryopsis plumosa</i> (Hudson) C. Agardh	Н	-	+	-
<i>Chaetomorpha moniligera</i> Kjellman	Н	-	-	+
<i>Cladophora stimpsonii</i> Harvey	Н	-	+	+
<i>Codium fragile</i> (Suringar) Hariot	К	-	+	+
<i>Ulva clathrata</i> (Roth) C. Agardh	П	+	+	+
<i>U. lactuca</i> Linnaeus	П	-	+	+
<i>U. linza</i> Linnaeus	П	+	+	+
PHTAEOPHYTA				
<i>Chorda filum</i> (Linnaeus) Stackhouse	Т	+	-	-
<i>Chordaria flagelliformis</i> (O.F. Müller) C. Agardh	К	-	+	+
<i>Coccophora langsdorfii</i> (Turner) Greville	К	+	+	-
<i>Costaria costata</i> (C. Agardh) de A. Saunders	П	-	+	-
<i>Saccharina angustata</i> (Kjellm.) C.E. Lane et al.	П	-	-	+
<i>Sargassum miyabei</i> Yendo	К	+	+	+
<i>S. pallidum</i> (Turner) C. Agardh	К	-	+	+
RHODOPHYTA				
<i>Ceramium kondoi</i> Yendo	К	-	+	-
<i>Dasya sessilis</i> Yamada	К	-	+	-
<i>Gracilaria gracilis</i> (Stackhouse) M. Steentoft, L.M. Irvine & W.F. Farnham	К	-	-	+
<i>G. vermiculophylla</i> (Ohmi) Papenfuss	К	-	-	+
<i>Grateloupia divaricata</i> Okamura	П	-	+	-
<i>G. turuturu</i> Yamada	П	-	+	+
<i>Neorhodomela larix</i> (Turner) Masuda	К	+	+	-
<i>Symphyclocladia latiuscula</i> (Harvey) Yamada	К	+	+	-
<i>Tichocarpus crinitus</i> (S.G. Gmelin) Ruprecht	К	+	+	+
Итого: 25 видов		9	19	16

Условные обозначения. Форма талломов водорослей-макрофитов: К – кустистая, Н – нитчатая, Т – трубчатая, П – пластинчатая; (+) – вид присутствует, (-) – вид отсутствует.

**Табл. 40.** Видовой состав диатомовых водорослей эпифитона макрофитов залива Петра Великого при разных значениях температуры и солёности воды в летне-осенний период 2009 г.

Вид	Температура воды, °С		Солёность воды, ‰	
	мин.	макс.	мин.	макс.
1	2	3	4	5
Класс Coscinodiscophyceae				
<i>Actinoptychus senarius</i>	12	21	20,5	30,5
<i>Arachnoidiscus ehrenbergii</i>	14	24	22	32
<i>Aulacoseira granulata</i>	17	18	31	32,5
<i>Auliscus sculptus</i>	21	-	-	30,5
<i>Biddulphia arctica</i> f. <i>balaena</i>	14	-	-	32,5
<i>B. biddulphiana</i>	20,5	23,5	17	22
<i>Coscinodiscus oculus-iridis</i>	14	24	10	32,8
<i>Cyclotella choctawhatcheeana</i>	21	21	30,5	32
<i>Dimeregramma minor</i>	21	22,5	30,5	32,8
<i>Melosira lineata</i>	12	23	22	31,5
<i>M. moniliformis</i> var. <i>moniliformis</i>	14	23,5	14	32,5
<i>M. moniliformis</i> var. <i>subglobosa</i>	12	23,5	17	25
<i>Neohuttonia reichardtii</i>	17	17	30	33,5
<i>Odontella aurita</i>	12	21,5	10	31,5
<i>O. granulata</i>	14	-	-	32,5
<i>Plagiogramma staurophorum</i>	18	21,5	28	32,8
<i>Plagiogrammopsis vanheurckii</i>	21,5	22,5	30,5	32,8
Класс Fragilariophyceae				
<i>Diatoma tenue</i>	20	24	10	25
<i>Falcula media</i> var. <i>subsalina</i>	21	23	24	30,5
<i>Fragilaria capucina</i>	17	23	20	23
<i>F. striatula</i>	14	20	25	32,5
<i>Licmophora abbreviata</i>	14	22	23	33
<i>L. flabellata</i>	17	25	25	33,5
<i>Meridion circulare</i>	19	24	10	22
<i>Tabularia fasciculata</i>	17	24	6	33
<i>T. parva</i>	12	-	-	24
Класс Bacillariophyceae				
<i>Achnanthes brevipes</i>	18	23,5	23	31
<i>A. brevipes</i> var. <i>angustata</i>	19	23,5	17	22
<i>A. longipes</i>	18	-	-	25
<i>A. coarctata</i>	22,5	-	-	24
<i>Amphora crassa</i>	19	-	-	28
<i>A. hyalina</i>	17	23	22	33,5
<i>A. ovalis</i>	14	22,5	25	32,8
<i>A. proteus</i>	17	21	24	32,5
<i>Anaulus vallus</i>	21,5	-	-	28
<i>Ardissonea crystallina</i>	17	22,5	22	33,5
<i>Bacillaria paxilifera</i>	20	23,5	10	28
<i>Berkeleya rutilans</i>	12	23	24	30,5



Продолж. табл. 40

1	2	3	4	5
<i>Caloneis liber</i>	14	23,5	17	33
<i>Campylodiscus fastuosus</i>	12	21,5	24	32
<i>Campylopyxis garkeana</i>	17	21	30,5	32,5
<i>Carinosigma rectum</i>	17	23	24	33,5
<i>Cocconeis costata</i>	14	23,5	25	32,8
<i>C. distans</i>	18	-	-	31,5
<i>C. placentula</i>	14	22,5	25	32,8
<i>C. scutellum</i>	14	24	10	32,5
<i>Cylindrotheca closterium</i>	17	23,5	17	33
<i>Delphineis surirella</i>	14	-	-	32,5
<i>Diploneis bombus</i>	21,5	-	-	30,5
<i>D. chersonensis</i>	17	22,5	32,8	33,5
<i>D. lineata</i>	17	21	30,5	32,5
<i>D. smithii</i>	20	22,5	14	32,8
<i>D. splendida</i>	19	-	-	22
<i>Entomoneis alata</i>	20,5	23,5	17	32,8
<i>Gomponemopsis pseudexigua</i>	21,5	-	-	28
<i>Grammatophora marina</i>	14	24	24	33
<i>Gyrosigma fasciola</i>	21	21,5	23	30,5
<i>G. tenuissimum</i>	18	19	25	28
<i>Halamphora costata</i>	21	-	-	32
<i>Haslea subagnita</i>	17	19	28	33
<i>Lyrella clavata</i>	14	-	-	32,5
<i>L. hennedyi</i>	20	-	-	25
<i>L. lyra</i>	19	-	-	28
<i>Navicula cryptocephala</i>	19	23	14	25
<i>N. directa</i>	17	17	32,2	33
<i>N. distans</i>	22,5	-	-	32,8
<i>N. perrhombus</i>	17	21	32	32,8
<i>N. cancellata</i>	20	21	17	30,5
<i>Nitzschia angularis</i>	21	-	-	32
<i>N. hybrida f. hyalina</i>	17	23,5	22	32,8
<i>N. lanceolata</i>	20,5	24	10	22
<i>N. longissima</i>	12	22,5	24	32,5
<i>N. scalpelliformis</i>	14	21,5	17	33
<i>N. sigma</i>	12	22,5	24	32,8
<i>N. spathulata</i>	21,5	-	-	30,5
<i>N. tenuirostris</i>	21	-	-	24
<i>N. vermicularis</i>	14	24	22	33
<i>N. vidovichii</i>	20,5	23,5	10	22
<i>Parlibellus delognei</i>	17	-	-	32,5
<i>P. rhombicus</i>	12	23	20	33,5
<i>Petroneis monilifera</i>	14	-	-	32,5
<i>Plagiotropis elegans</i>	17	21	32	32,5
<i>P. lepidoptera</i>	19	-	-	28
<i>Pleurosigma elongatum</i>	12	24	10	31,5
<i>P. inflatum</i>	12	23	17	33,5

Продолж. табл. 40

1	2	3	4	5
<i>P. intermedium</i>	12	22,5	17	31,5
<i>Psammodyction panduriforme</i>	17	21	32	33
<i>P. panduriforme</i> var. <i>minor</i>	23,5	-	-	17
<i>Rhabdonema arcuatum</i>	14	24	10	33,5
<i>Rhaphoneis amphicerus</i>	14	-	-	32,5
<i>Rhoicosphenia marina</i>	12	23	24	32,5
<i>Rhopalodia gibberula</i>	20,5	23,5	17	22
<i>Seminavis ventricosa</i>	12	23	17	33
<i>Striatella unipunctata</i>	17	21,5	25	32,5
<i>Surirella fastuosa</i>	12	22,5	24	32,8
<i>Tabellaria fenestrata</i>	14	20	25	32,5
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	12	23	24	32,5
<i>Thalassiosphaera hyalina</i>	21	21	23	24
<i>Trachyneis aspera</i>	14	24	10	33
<i>Tryblionella coarctata</i>	20	23,5	17	32,8
<i>T. hungarica</i>	21	-	-	32
<i>Undatella lineolata</i>	12	23	17	25
<i>U. quadrata</i>	17	22,5	25	32,8

Известно, что диатомовые водоросли являются индикаторами солёности воды. Некоторые авторы полагают, что различия в видовой структуре диатомовых эпифитона макрофитов как между биотопами, так и в пределах одного биотопа в морских водоёмах могут определяться отношением массовых видов к солёности воды (Колпаков и др., 2012).

Наши исследования показали, что в фоновых и умеренно загрязнённых акваториях зал. Петра Великого солёность воды составляла 33 и 31 ‰, соответственно (табл. 40). Поэтому эвригалитные виды диатомовых водорослей здесь составляли наибольшее разнообразие, из них морские элементы представляли 76 % в фоновой акватории, 72 % – умеренно загрязнённой и 43 % – сильно загрязнённой.

Иная тенденция прослеживается в распределении микроводорослей в сильно загрязнённых акваториях при средней солёности воды 21,5 ‰. В акваториях зал. Петра Великого, подверженных распреснению за счёт речного стока, преобладают морские и солоноватоводные формы (43 ‰), им уступают лишь морские виды (32 ‰), солоноватоводные (14 ‰) и пресноводные (9 ‰), а остальные индикаторы солёности не превышают 1–3 ‰ (табл. 41, рис. 92).

В эпифитоне макрофитов выявлен 41 вид диатомовых, который можно отнести к индикаторам органического загрязнения вод.  $\beta$ -мезосапробионты – индикаторы умеренного загрязнения в среднем по станциям составляют 47 % от общего числа видов,  $\alpha$ -мезосапробионты – индикаторы значительного органического загрязнения – 27 % (рис. 93).

В меньшей степени представлены индикаторы слабого загрязнения вод –  $\sigma$ -сапробионты (17 ‰),  $\chi$ - $\sigma$ -сапробионты (7 ‰) и  $\sigma$ - $\beta$ -мезосапробионты (1 ‰). Во всех исследуемых акваториях зал. Петра Великого доминирующее положение по числу видов составляют  $\beta$ -мезосапробионты – 56–72 ‰.

**Табл. 41.** Видовой состав и эколого-фитогеографическая характеристика Bacillariophyta эпифитона макрофитов в акваториях зал. Петра Великого с различным уровнем антропогенного загрязнения, 2009 г.

Таксон	Экологическая характеристика			Фитогеографические элементы флоры	Встречаемость в акватории		
	Жизненная форма	Солёность	Сапробность		фоновая	умеренно загрязненная	сильно загрязненная
1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Achnanthes brevipes</i> var. <i>brevipes</i>	Б	МС	$\beta$	К	+	+	+
<i>A. brevipes</i> var. <i>angustata</i>	Б	С	$\beta$	К	-	+	+
<i>A. groenlandica</i>	Б	М	-	АБ	+	-	-
<i>A. inflata</i>	Б	П	-	-	+	-	+
<i>Actinoptychus senarius</i>	БП	М	-	К	+	+	+
<i>Amphora angusta</i>	Б	МС	$\beta$	К	-	+	+
<i>crassa</i>	Б	М	-	Б	+	+	-
<i>A. hyalina</i>	Б	М	$\beta$	К	+	+	+
<i>A. ovalis</i>	Б	П	$\chi-o$	Б	+	-	+
<i>A. proteus</i>	Б	М	$\beta$	К	+	+	+
<i>Anaulus vallus</i>	Б	М	$\beta$	БТ	+	+	-
<i>Arahnodiscus ehrenbergii</i>	БП	М	-	К	+	-	-
<i>Ardissonea crystallina</i>	Б	М	$\beta$	БТ	+	+	-
<i>Aulacoseira granulata</i>	П	П	$\beta$	К	-	-	+
<i>Auliscus sculptus</i>	П	М	-	К	+	+	-
<i>Bacillaria paxillifera</i>	БП	МС	$o$	К	+	-	-
<i>Berkeleya rutilans</i>	Б	МС	-	Б	-	+	+
<i>Biddulphia arctica</i> f. <i>balaena</i>	Б	М	-	АБТ	+	+	-
<i>B. biddulphiana</i>	БП	М	-	БТ	-	+	+
<i>Caloneis liber</i>	Б	М	-	К	+	+	-
<i>Campylodiscus fastuosus</i>	Б	М	-	Б	+	-	-
<i>Campylopyxis garkeana</i>	Б	М	-	-	+	-	-
<i>Carinasigma rectum</i>	БП	М	-	БТ	+	+	-
<i>Cocconeis costata</i>	Б	М	$\beta$	К	+	+	+
<i>C. distans</i>	Б	М	-	К	-	+	+
<i>C. placentula</i>	Б	П	$o$	Б	+	+	-
<i>C. scutellum</i>	Б	МС	$\beta$	К	+	+	+
<i>Coscinodiscus granii</i>	БП	М	-	К	-	+	+
<i>C. oculus-iridis</i>	БП	М	$\beta$	К	+	+	+
<i>Cyclotella choctawhatcheeana</i>	ФП	С	-	К	+	+	-
<i>Cylindrotheca closterium</i>	БП	МС	$\beta$	АБ	+	+	+
<i>Delphineis surirella</i>	Б	М	-	Б	+	+	-
<i>Diatoma tenue</i>	БП	ПС	$\chi-o$	Б	+	-	-
<i>Dimeregramma minor</i>	Б	М	-	К	+	+	-
<i>Diploneis bombus</i>	Б	М	-	АБТ	+	-	-
<i>D. chersonensis</i>	Б	М	-	К	+	+	+

Продолж. табл. 41

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>D. lineata</i>	Б	М	-	Б	+	+	-
<i>D. smithii</i>	Б	МС	-	К	+	-	+
<i>D. splendida</i>	Б	М	-	Б	+	+	-
<i>Entomoneis alata</i>	БП	С	-	АБТ	-	+	+
<i>E. paludosa</i>	БП	С	-	К	-	-	-
<i>Falcula media</i> var. <i>subsalina</i>	БП	М	-	Б	+	+	-
<i>Fragilaria capucina</i>	БП	ПС	$\alpha$ - $\beta$	К	+	-	+
<i>F. striatula</i>	БП	М	-	К	+	+	-
<i>Gomphonemopsis pseudexigua</i>	Б	МС	-	Б	-	+	+
<i>Grammatophora marina</i>	Б	М	$\beta$	К	+	+	+
<i>Gyrosigma fasciola</i>	Б	МС	-	АБ	+	-	-
<i>G. tenuissimum</i>	Б	М	-	АБТ	+	+	-
<i>Halamphora granulata</i>	Б	МС	$\alpha$	АБТ	-	+	+
<i>Haslea subagnita</i>	Б	М	-	Б	+	-	-
<i>Licmophora abbreviata</i>	Б	М	$\beta$	АБ	+	+	+
<i>L. flabellata</i>	Б	М	$\beta$	БТ	+	+	+
<i>Lyrella clavata</i>	Б	М	-	Б	+	-	-
<i>L. hennedyi</i>	Б	М	-	АБТ	+	-	-
<i>L. lyra</i>	Б	М	-	К	+	+	-
<i>Melosira lineata</i>	БП	МС	$\alpha$	АБТ	-	-	+
<i>M. moniliformis</i> var. <i>moniliformis</i>	БП	МС	$\alpha$	К	-	-	+
<i>M. moniliformis</i> var. <i>subglobosa</i>	БП	МС	$\alpha$	АБ	-	-	+
<i>Meridion circulare</i>	БП	П	$\chi$ - $\sigma$	К	+	-	-
<i>Navicula cryptocephala</i>	Б	ПС	$\alpha$	АБ	-	-	+
<i>N. directa</i>	Б	М	-	К	-	+	-
<i>N. distans</i>	Б	М	-	БТ	+	+	-
<i>N. perrhombus</i>	Б	М	-	БТ	+	+	-
<i>N. dumontiae</i>	Б	М	-	Б	+	-	-
<i>N. cancellata</i>	Б	МС	-	К	+	-	-
<i>N. transistans</i> var. <i>derasa</i>	БП	М	-	АБ	+	+	+
<i>Neohuttonia reichardtii</i>	Б	М	-	-	+	-	-
<i>Nitzschia angularis</i>	Б	М	$\alpha$	К	+	-	+
<i>N. hybrida</i> f. <i>hyalina</i>	Б	С	$\beta$	Б	-	-	+
<i>N. lanceolata</i>	Б	С	-	БТ	-	-	+
<i>N. longissima</i>	БП	МС	-	АБТ	-	-	+
<i>N. scapelliformis</i>	Б	С	-	Б	+	+	+
<i>N. sigma</i>	Б	МС	$\sigma$	К	+	-	-
<i>N. sigmoidea</i>	Б	МС	$\sigma$	К	+	+	-
<i>N. spathulata</i>	Б	МС	-	Б	-	+	+
<i>N. tenuirostris</i>	БП	МС	-	К	-	-	+
<i>N. vermicularis</i>	Б	МС	$\sigma$	К	+	-	-
<i>N. vidovichii</i>	Б	М	-	БТ	+	+	+
<i>Odontella aurita</i>	БП	М	-	К	+	+	+
<i>O. granulata</i>	БП	М	-	Б	+	+	-
<i>Parlibellus delognei</i>	Б	М	-	АБТ	+	+	-
<i>P. rhombicus</i>	Б	МС	-	Б	+	+	-
<i>Petronis monilifer</i>	Б	М	-	Б	+	+	-
<i>Plagiogramma staurophorum</i>	БП	М	-	К	+	+	-

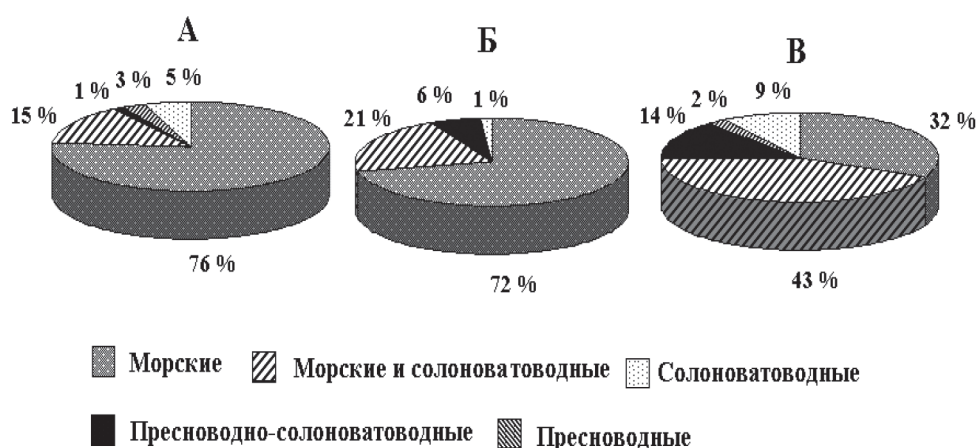
Продолж. табл. 41

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Plagiogrammopsis vanheurckii</i>	БП	М	-	Б	+	+	-
<i>Plagiotropis elegans</i>	Б	М	о	Б	+	+	-
<i>P. lepidoptera</i>	Б	М	о	К	+	-	-
<i>Pleurosigma formosum</i>	Б	М	-	К	-	+	-
<i>P. elongatum</i>	Б	М	-	БТ	+	+	-
<i>P. inflatum</i>	Б	М	-	АБТ	+	+	-
<i>P. intermedium</i>	Б	МС	-	Б	-	+	+
<i>Psammodyction panduriforme</i>	Б	М	-	АБТ	+	-	-
<i>P. panduriforme</i> var. <i>minor</i>	Б	М	-	АБТ	+	-	-
<i>P. constrictum</i>	Б	МС	-	АБТ	-	-	+
<i>Rhaphoneis amphiceros</i>	Б	М	-	АБТ	+	-	-
<i>Rhabdonema arcuatum</i>	БП	М	-	К	+	+	-
<i>Rhopalodia gibberula</i>	Б	С	-	Б	-	-	+
<i>Senavis ventricosa</i>	Б	МС	$\beta$	К	-	+	+
<i>Skeletonema costatum</i>	П	МС	$\alpha$	К	-	-	+
<i>Tabularia fasciculata</i>	Б	МС	$\alpha$	К	-	+	+
<i>T. parva</i>	Б	МС	$\alpha$	К	-	+	+
<i>Tabellaria fenestrata</i>	БП	П	$\beta$	К	-	-	+
<i>Thalassionema nitzschioides</i>	БП	МС	-	АБТ	-	+	-
<i>Thalassiosiphysa hyalina</i>	БП	М	-	БТ	+	+	-
<i>Tryblionella coarctata</i>	Б	М	$\alpha$	АБТ	-	+	+
<i>T. hungarica</i>	Б	С	$\alpha$	К	-	-	+
<i>Striatella unipunctata</i>	БП	М	-	БТ	-	+	-
<i>Surirella fastuosa</i>	Б	М	-	АБТ	+	-	-
<i>U. quadrata</i>	Б	М	-	-	+	+	-
Всего: 112					77	69	51

Условные обозначения. Приуроченность видов диатомовых к местообитанию: Б – бентосный, БП – бентопланктонный, П – планктонный; по отношению видов к солёности воды: М – морской, МС – морской и солоноватоводный, С – солоноватоводный, ПС – пресноводно-солоноватоводный, П – пресноводный. Сапробиологическая характеристика:  $\alpha$  – альфамезосапробионт,  $\beta$  – бетамезосапробионт,  $\chi$ -о – ксеноолигосапробионт, о – олигосапробионт. Фитогеографические элементы: К – космополит, Б – бореальный, АБ – аркто-бореальный, АБТ – аркто-бореально-тропический, БТ – бореально-тропический.

Среди индикаторов сапробиности в акваториях зал. Петра Великого (расположение станций см. в гл. 3) на ст. 1, 6, 8, 13, 17, 19, 22 по численности доминируют  $\alpha$ -мезосапробионты (70 %) (рис. 93). Всего для этих акваторий отмечено 10 доминирующих видов, составляющих 64–96 % общей численности и 17 субдоминантов (9–12 %). На отдельных станциях количественно преобладают  $\beta$ -мезосапробионты, составляя от 35 % (ст. 18) до 100 % (ст. 15). Виды  $\alpha$ -мезосапробионты (26 %) с преобладанием (72 %) на ст. 14 с включением  $\chi$ -о-сапробионтов (15 %) и  $\beta$ -мезосапробионты (13 %), на ст. 16 –  $\beta$ -мезосапробионты составляют 90 % с включением о-сапробионтов (9 %). Иная закономерность отмечена для  $\alpha$ -мезосапробионтов: их доля составляет 38 % в сильно загрязнённых акваториях залива, 14 % – умеренно загрязнённых. Эти виды не отмечены в фоновых районах. Здесь доля о-сапробионтов составляла 28 %.





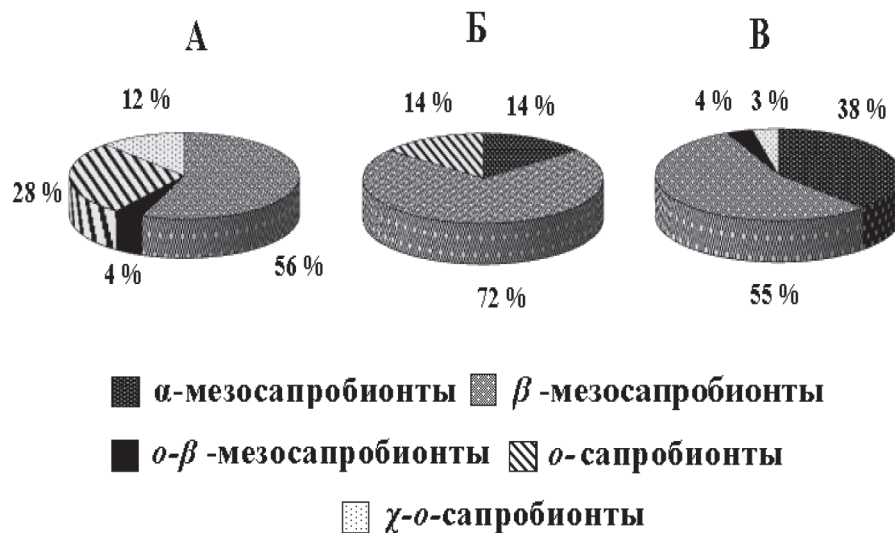
**Рис. 92.** Соотношение числа видов (%) диатомовых водорослей различных сапробиологических группировок в эпифитоне макрофитов зал. Петра Великого, июль-сентябрь 2009 г.: А – фоновые акватории, Б – умеренно загрязнённые, В – сильно загрязнённые.

В умеренно загрязненных водах их отмечено 14 %, а в сильно загрязненных акваториях эти виды отсутствовали. В фоновых акваториях в сообщество диатомовых водорослей заметный вклад вносили виды  $\chi$ - $\sigma$ -сапробионты, составляя 12 %. Встречаемость видов-индикаторов из других сапробиологических группировок в эпифитоне макрофитов не превышала 3–4 % (рис. 93). По отношению к pH среды обитания преобладали алкалофильные виды (98 %).



**Рис. 93.** Соотношение численности (%) сапробиологических группировок диатомовых водорослей эпифитона макрофитов зал. Петра Великого, 2009 г.

В акваториях с умеренным уровнем загрязнения диатомовые формировали преимущественно полисообщества. Здесь отмечено 8 видов-доминантов (28–77 %) и 9 видов субдоминантов (6–16 %), средние показатели индексов составляли  $H = 2,67$  и  $e = 0,8$  (рис. 94). Доминирующее положение занимали диатомовые водоросли *C. costata* (26 %), *C. closterium* (22 %), *L. abbreviata* (27 %) и *P. rhombicus* (23 %).

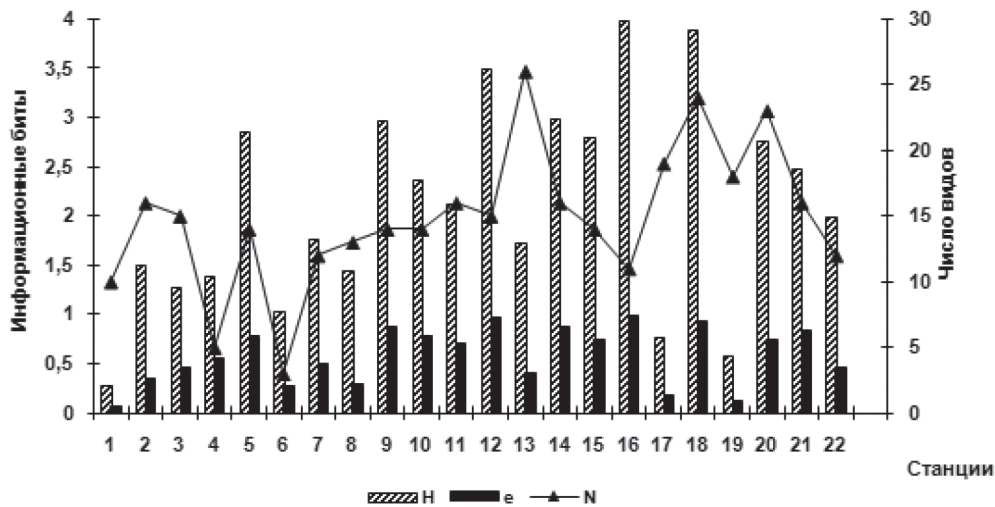


**Рис. 94.** Соотношение числа видов (%) диатомовых водорослей различных сапробиологических группировок в эпифитоне макрофитов зал. Петра Великого, июль-сентябрь 2009 г.: А – фоновые акватории, Б – умеренно загрязнённые, В – сильно загрязнённые

В сильно загрязнённых акваториях биомасса диатомовых в эпифитоне *Zostera marina* (ст. 3) составляла 319,8 млн кл.  $\cdot$ г $^{-1}$ , а на талломах *U. clathrata* (ст. 6) – 0,2 млн кл.  $\cdot$ г $^{-1}$ . В умеренно загрязнённых акваториях численность диатомовых в эпифитоне *Codium fragile* (ст. 20) достигала 87 млн кл.  $\cdot$ г $^{-1}$ , *Chorda filum* (ст. 9) – 1,4 млн кл.  $\cdot$ г $^{-1}$ .

Кроме эколого-флористического анализа диатомовых эпифитона зал. Петра Великого, одновременно исследовали количественные характеристики микрофитов. Сходство видовых списков диатомовых водорослей эпифитона макрофитов по коэффициенту Сёренсена-Чекановского между фоновыми и умеренно загрязнёнными акваториями составляет более 60 %, а между фоновыми и сильно загрязнёнными – 26 %. Средние значения индексов видового разнообразия Шеннона ( $H$ ) и выровненности Пиелу ( $e$ ) составляют соответственно 1,31 и 0,37 (рис. 95).

Значительное влияние на формирование сообществ эпифитона разных видов макрофитов может оказывать вертикальная структура вод и ярусность расположения растений в толще воды. На мелководье макрофиты располагаются по всей толще воды, а их талломы ориентированы и вертикально, и горизонтально.



**Рис. 95.** Динамика значений индексов Шеннона ( $H$ ), Пиелу ( $e$ ) и числа видов ( $N$ ) диатомовых водорослей эпифитона макрофитов (ст. 1–22) зал. Петра Великого в летне-осенний период 2009 г.

Например, талломы прикрепленных к субстрату зелёных водорослей рода *Ulva* L. под воздействием течений обычно ориентированы параллельно донной поверхности, а неприкрепленные кладофора и анфельция формируют плавающие пласты толщиной до 15–20 см в поверхностном слое воды. Многие виды зелёных водорослей-макрофитов по-разному заселяются диатомовыми водорослями в зависимости от видовой принадлежности базифитов и их макроэпифитов.

Исследования диатомовых эпифитона водоросли пластинчатого типа *Ulva rigida* Lam. в Чёрном море показали, что в разных участках моря количество обнаруженных видов микроводорослей меняется в зависимости от места обитания и времени года (от 5 до 20 видов). Численность диатомовых достигает максимума  $(1,9–11,9) \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> в августе при температуре воды 23,0°C (Рябушко и др., 2013а). Однако это правило не всегда сохраняется, поскольку во время исследования необходимо учитывать и физиологическое состояние водоросли-базифита. Так, в мае при температуре воды 17,5°C в период спороношения ульвы, её талломы совсем не заселялись микроводорослями, хотя в других районах Чёрного моря в это же время, наоборот, ульва обильно обрастала диатомовыми водорослями (Рябушко, 2013).

Подобная тенденция прослежена для портовых бухт Золотой Рог, Находки и Славянки, в акваториях которых обилие диатомовых наблюдали на макрофитах с пластинчатым типом талломов: количественные показатели микробиоты сопоставимы с эпифитонам водорослей-макрофитов цилиндрического типа. В эпифитоне красных водорослей из условно чистых акваторий численность диатомовых изменялась в зависимости от типа базифита: на талломах *Symphycladia latiuscula* из бух. Баклан численность диатомовых достигала 247 млн кл.·г<sup>-1</sup>, *Neorhodomela larix* у о. Фуругельма – 6,25 млн кл.·г<sup>-1</sup>.

В бух. Находка в эпифитоне зелёных водорослей отмечены высокие значения численности диатомовых: на талломах *U. linza* найдено 347 млн кл. $\cdot$ г<sup>-1</sup>, *Grateloupia divaricata* – 400,4 млн кл. $\cdot$ г<sup>-1</sup>; в бух. Славянка на *Ulva clathrata* – 50,5 млн кл. $\cdot$ г<sup>-1</sup>, *C. stimpsonii* – 97,9 млн кл. $\cdot$ г<sup>-1</sup>. В бух. Находка в эпифитоне бурой водоросли *Saccharina angustata* отмечено слабое обрастание диатомовыми (0,07 млн кл. $\cdot$ г<sup>-1</sup>). В то же время талломы родственного вида *S. japonica* в природных условиях обрастают слабее, чем при культивировании, а массовое развитие микроводорослей отмечено на втором году выращивания ламинарии (Рябушко, Буянкина, 1982). Об этом более подробно написано в разделе 4.3. Возможно, что слабое обрастание ламинариевых водорослей связано с наличием прижизненных выделений талломами эктокринов различного рода, таких как фенольные соединения, алкалоиды или амины, оказывающие ингибирующее влияние на оседание и прикрепление эпифитов (Кирпенко, 2011).

Диатомовые водоросли способны формировать на макрофитах-базифитах ассоциации различной структуры, имеющие характер моно- би- и полисообществ, что в значительной степени определяется влиянием экологических факторов среды, в т.ч. и уровнем антропогенного загрязнения акваторий. В сильно загрязненных акваториях зал. Петра Великого диатомовые эпифитона представлены преимущественно моно- или бисообществами. Примером моносообщества является эпифитон зелёной водоросли *U. clathrata* (ст. 6), в котором по численности доминировала диатомовая водоросль *T. fasciculata* (96 %) – доминант, указанный для 9 станций. Значительное обрастание эпифитными водорослями пластинчатых талломов *Ulva intestinalis* (= *Enteromorpha intestinalis*) было отмечено в высокоэвтрофных морских акваториях с ограниченным водообменом, как, например, в порту г. Одессы (Александров, Гаркуша, 2008). Следовательно, при количественной оценке микроводорослей эпифитона водорослей-макрофитов необходимо учитывать физиологическое состояние, биологию и особенности сезонного развития базифита (Рябушко, 2013; Рябушко и др., 2013а), а также степень эвтрофности водоёмов. Для этих целей был проведен сравнительный количественный анализ диатомовых из разных акваторий зал. Петра Великого в зависимости от степени их загрязнения.

Наиболее угнетённое состояние диатомового сообщества эпифитона макрофитов наблюдалось в районе (ст. 6) неконтролируемого поступления в море промышленно-бытовых и канализационных стоков р. Вторая Речка. В этих местах отмечено значительное опреснение (до 6 ‰) и термальное загрязнение вод. Здесь в эпифитоне зелёной водоросли *U. clathrata*, которая является индикатором загрязнения и опреснения морских вод (Звягинцев, Мощенко, 2010), обнаружены наиболее низкие значения численности диатомовых с высоким вкладом видов  $\alpha$ -мезосапробионтов (96 %). Аналогичная картина отмечена в искусственной лагуне, расположенной в черте г. Владивостока (ст. 8), в которой зарегистрирована высокая численность диатомовых водорослей, относящихся к  $\alpha$ -мезосапробионтам (579 кл. $\cdot$ г<sup>-1</sup>). Экологические условия этого полузамкнутого гиперэвтрофного водоёма, имеющего специфические гидрологические и гидрохимические характеристики вод, крайне осложнены воздействием канализационных сточных вод, сбрасываемых р. Вторая Речка, устье которой расположено в 500 м от канала сброса (Звягинцев, Кондратьева, 2002). Кроме того, донные отложения водоёмов такого типа, представленные обильными илами, можно рассматривать как «депо»

биогенных веществ, усиливающих вторичное загрязнение водных масс (Коновалова, 1999), что в летне-осенний период в условиях стабилизации водной толщи вызовет экстремально высокие концентрации диатомовых водорослей (Бегун и др., 2004).

Залив Угловой (ст. 3), являясь мелководной природной лагуной, характеризуется многочисленными промышленными и бытовыми свалками на его берегах, а также значительным терригенным стоком и существенным опреснением вод (до 17 ‰). Здесь отмечено массовое развитие нитчатых зелёных водорослей (*Cladophora* и *Rhizoclonium*) и цианобактерий, свидетельствующих о повышенной сапробности вод и неблагоприятной экологической обстановке в акватории (Левенец, Скрипцова, 2006). Кроме того, в донных осадках залива, представленных мощными илами и обилием гниющих макроводорослей и морских трав и в воде вероятны высокие концентрации биогенных элементов, определяющие массовое развитие микроводорослей с высокими индексами сапробности. Так, в эпифитоне зелёной водоросли *C. stimpsonii* зарегистрированы диатомовые водоросли  $\alpha$ -мезосапробионты, имеющие высокие количественные показатели численности (79 млн кл. $\cdot$ г<sup>-1</sup>), морские и солоноватоводные (42,4 млн кл. $\cdot$ г<sup>-1</sup>) и солоноватоводные (27,9 млн кл. $\cdot$ г<sup>-1</sup>) виды. При этом отмечены низкие значения индексов видового разнообразия (1,27) и выровненности (0,47).

В эпифитоне красной водоросли *Gracilaria vermiculophylla*, произрастающей в Тавричанском лимане, расположенном в кутовой части Амурского залива (ст. 1), на фоне существенного опреснения вод (10 ‰) численность  $\alpha$ -мезосапробионтов составляла 6,8 млн кл. $\cdot$ г<sup>-1</sup>. Среди микрофитов преобладали солоноватоводные виды диатомей (6,79 млн кл. $\cdot$ г<sup>-1</sup>). В этой эстуарной части залива растительность формируется в условиях хронического загрязнения вод и слабого водообмена, что отражается на антропогенной трансформации флоры макро- и микроводорослей, находящихся в стрессовом состоянии на фоне непосредственного влияния устья реки Раздольная (Stonik, Orlova, 2002; Гусарова, 2006).

В другой акватории Амурского залива, районе очистных сооружений (ст. 2), в эпифитоне *Gracilaria gracilis* отмечена большая численность  $\alpha$ -мезосапробионтов (32,8 млн кл. $\cdot$ г<sup>-1</sup>). Солоноватоводные виды составляют численность 3,9 млн кл. $\cdot$ г<sup>-1</sup> на фоне менее значительного опреснения вод (22 ‰). Для этого района характерно сильное биогенное загрязнение из-за поступления слабо очищенных канализационных вод из очистных сооружений. Кроме того, под влиянием промышленных и бытовых стоков в районе устья р. Шмидтовки происходит снижение видового разнообразия фитопланктона и массовое развитие видов-индикаторов загрязнения вод (Бегун и др., 2011).

Экологическая ситуация в бух. Золотой Рог в течение последних десятилетий характеризуется крайне экстремальным уровнем антропогенного воздействия поллютантов на воду и донные осадки, с преобладанием нефтяного, химического и термального типов загрязнения, в результате влияния многочисленного флота, сбросных вод Владивостокской ТЭЦ-2, а также канализационных стоков города (Белан, 2001; Огородикова, 2001; Корякова и др., 2003). На ст. 11 в эпифитоне зелёных водорослей-макрофитов численность диатомовых составляла 85,4 млн кл. $\cdot$ г<sup>-1</sup> на слоевищах *Chaetomorpha moniligera*, 68,8 млн кл. $\cdot$ г<sup>-1</sup> на талломах *U. linza* при высоких значениях индексов видов  $\alpha$ -мезосапробионтов (64,3 млн кл. $\cdot$ г<sup>-1</sup>). В эпифитоне ульвы отмечены некоторые виды диатомовых с



численностью: *H. costata* – 12,5 млн кл.·г<sup>-1</sup>, *U. lineolata* – 1,86 млн кл.·г<sup>-1</sup> и *Seminavis ventricosa* – 0,99 млн кл.·г<sup>-1</sup>. Отмечено, что *S. ventricosa* имеет резистентность к загрязнению нефтепродуктами, оказывающими ингибирующее влияние на рост и развитие большинства видов диатомовых, а также обладает способностью к массовому развитию при повышенном загрязнении морских вод неочищенными сточными водами (Кустенко, 2001).

Северная часть Уссурийского залива подвержена постоянному антропогенному загрязнению вод со стороны рек Артёмовка и Шкотовка, а бух. Горностай, на берегу которой находится городская свалка, испытывает постоянный подток загрязнённых вод (Белан, 2001; Belan et al., 2003). В бухтах Муравьиная (ст. 17) и Горностай (ст. 19) в эпифитоне морской травы *Z. marina* и красной водоросли *Grateloupia turuturu* также отмечены высокие значения численности видов  $\alpha$ -мезосапробионтов 105,6 и 11,7 млн кл.·г<sup>-1</sup>, соответственно. Кроме того, для эпифитона макрофитов бух. Муравьиной, расположенной в кутовой части залива и подверженной значительному опреснению вод (22 ‰), характерны высокие количественные показатели морских и солоноватоводных (103,5 млн кл.·г<sup>-1</sup>) и пресноводно-солоноватоводных (2,07 млн кл.·г<sup>-1</sup>) видов диатомовых водорослей.

Как было показано ранее, бух. Рында (ст. 12) отнесена к фоновым, условно чистым акваториям, без влияния загрязнённых сточных вод и других поллютантов антропогенного происхождения (Корякова и др., 2003). Здесь, в эпифитоне бурой водоросли *S. pallidum*, наблюдается меньшее развитие  $\alpha$ -мезосапробионтов (10,8 млн кл.·г<sup>-1</sup>), что, по-видимому, обусловлено оптимальным температурным режимом вод в сентябре (+18°C), мелководностью и слабым водообменном в бухте, обеспечивающим стабилизацию водной толщи. Подобные условия вызывают природное эвтрофирование вод вследствие интенсификации ассимиляционных процессов в звене макрофитов и, как следствие, разложение их элиминированной массы и обогащению вод растворенной органикой (Хайлов, Каменир, 1987).

В целом отметим, что численность и биомасса сообщества диатомовых водорослей эпифитона определяется составом доминирующих видов и их количественным распределением на разных типах субстратов в зависимости от сезона года, глубины обитания, типа загрязнения вод, а также от состояния самого сообщества, находящегося на стадии первичной сукцессии или в период его климаксного развития (Рябушко, 2013). Поскольку макрофиты являются наиболее привлекательным субстратом для колонизации диатомовыми водорослями, то на видовой состав микроэпифитона и особенно на количественные характеристики сообществ в значительной степени влияют форма талломов и удельная поверхность базифита (Рябушко, Завалко, 1992; Рябушко, 1994б, 2013; Георгиев, 2010; Бегун, 2012; Рябушко и др., 2013а). В акваториях зал. Петра Великого, вне зависимости от уровня антропогенного загрязнения и солёности воды, число видов диатомовых водорослей в эпифитоне водорослей с осевым типом талломов (кустистые, нитчатые и трубчатые формы) в 1,5–3 раза выше по сравнению с пластинчатыми слоевищами водорослей-макрофитов. В тех районах зал. Петра Великого, которые находятся под прессом антропогенного воздействия, преимущественно обитают  $\alpha$ -мезосапробионтные виды диатомовых – индикаторов сильно загрязнённых акваторий. Это особенно характерно для эпифитона зелёных водорослей-макрофитов, которые, в свою очередь, также являются хорошими индикаторами экологического состояния водоёмов.

## ГЛАВА 6

**РОЛЬ БЕНТОСНЫХ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ  
В ПРИБРЕЖНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ЯПОНСКОГО МОРЯ**

Основная часть органического вещества на шельфе морей образуется в фотическом слое за счёт фотосинтеза макрофитов, фитопланктона и микрофитобентоса (Кузнецов, Шошина, 2003; Рябушко, 2013). Продукционные процессы, происходящие в донных сообществах Мирового океана, исследованы фрагментарно и преимущественно для рыхлых грунтов и антропогенных субстратов (Pomeroy, 1959; Pamatmat, 1968; Leach, 1970; Marshall et al., 1971; Cadee, 1973; M. Colocoloff, 1972; Colocoloff, Colocoloff, 1973; Colocoloff, 1974; Smith, 1973; Plante-Cuny, 1975, 1978; Hartwig, 1978; Barranguet et al., 1996; Barranguet, 1997; Brandini et al., 2001 и др.). Однако вклад отдельных групп автотрофных организмов в функционирование морских прибрежных экосистем оценен ещё в недостаточной степени. Первичная продукция микрофитобентоса имеет высокие значения, прежде всего, за счёт массового развития донных диатомовых, которые поселяются практически на всех подводных субстратах. Во многих работах отмечены донные диатомовые водоросли не только на грунтах, но и в эпифитоне макрофитов, на поверхности массовых видов беспозвоночных, в т.ч. на раковинах моллюсков из природных популяций и в условиях марикультуры; на поверхности крабов, кожных покровах китов и дельфинов, а также в перифитоне антропогенных субстратов (Усачев, 1940; Aleem, 1950; Кучерова, 1960, 1975; Кляшторин, 1962; Прошкина-Лавренко, 1963б; Гусяков, 1978, 2002; Рябушко, Буянкина, 1982; Чербаджи, Бондарчук, 1985; Бондарчук и др., 1987, 2001; Holmes, 1985; Рябушко, 1986а, 1988, 1990а, 1991а, б, 2002, 2013; Кузнецов, 1988, 2002; Рябушко, Рябушко, 1991а, б, 1998, 2001; Гусяков и др., 1992; Неврова, 1992, 2015; Бегун и др., 2009, 2010, 2014, 2015; Бегун, 2012; Лохова, 2012; Рябушко и др., 2013, 2014; Балычева, 2014, 2015)

До настоящего времени преобладала точка зрения, что донные сообщества без зарослей макрофитов функционируют как чисто гетеротрофные, в которых деструкционные процессы значительно преобладают над продукционными. Это было вызвано тем, в частности, что изучение первичных продуцентов – микроводорослей бентоса сублиторали морей – представляет значительные трудности, связанные с необходимостью использования водолазного снаряжения и разработкой новых методов исследования.

Наиболее полно и всесторонне изучены продукционные процессы и динамика гидрохимических показателей на границе дно – водная толща в прибрежных морских экосистемах верхней сублиторали зал. Восток Японского моря группой исследователей под руководством М.В. Проппа (Propp, 1977; Тарасов, Чербаджи, 1976; Пропп, Чербаджи, 1977, 1978; Тарасов, 1978, 1980; Чербаджи, Тарасов, 1980; Чербаджи и др., 1980; Пропп, Пропп, 1981; Рябушко и др., 1981; Пропп, 1982; Тарасов, Чербаджи, 1982; Чербаджи, 1982; Рябушко, Холодов, 1985). Для твёрдых и рыхлых грунтов были выявлены общие закономерности фотосинтеза и дыхания донных сообществ на глубинах до 10,0 м в различные сезоны года. В результате этих исследований было установлено, что в

прибрежных экосистемах моря первичная продукция микрофитобентоса имеет высокие значения за счёт фотосинтеза донных диатомовых водорослей. Подобные выводы подтверждены экспериментальными работами, которые были выполнены при изучении эпилимтона и перифлимтона антропогенных субстратов в прибрежье Чёрного и Японского морей (Чербаджи, 1982; Рябушко, 1986а, 2013).

В связи с созданием марихозяйств по выращиванию беспозвоночных, выполнены исследования состава обрастаний гидробионтов растительного и животного происхождения, образующих своеобразный экотоп обитания в природных условиях, а также при их культивировании (Брайко, 1979; Рябушко, 1988а, 2013; Корн, Кашин, 1989; Марковцев, 1990; Погребов и др., 1990; Звягинцев, 2005; Бегун, Рябушко, 2008; Бегун, 2012). Хозяйства марикультуры, расположенные в продуктивной зоне прибрежного шельфа морей, являются источником антропогенного влияния на природные экосистемы. Для оценки степени влияния марихозяйства на прибрежную экосистему моря необходимо исследовать качественную и количественную структуру сообществ организмов, находящихся под влиянием абиотических и биотических факторов среды обитания. Поэтому ряд работ был посвящён исследованию влияния мидиевых хозяйств по культивированию моллюсков на изменение структуры планктона и бентоса прибрежных морских акваторий (Голиков, Скарлато, 1979; Габаев, 1981; Ventilla, 1982; Погребов и др., 1990; Shumways, 1990; Багавеева, 1991; Рябушко, Рябушко, 1991б, 1998; Селина, 1992). В частности, в работах авторов показано положительное влияние аквакультуры мидий на прилегающий к марихозяйствам макробентос в акваториях Белого, Чёрного и Японского морей, которое проявлялось в возрастании видового разнообразия и росте суммарной биомассы организмов в этих сообществах.

### 6.1. Диатомовые водоросли эпизоона беспозвоночных

В микрофитобентосе зал. Восток, наряду с синезелёными (Белякова, 1975), диатомовые водоросли играют преобладающую роль (Рябушко и др., 1981; Чербаджи, 1982; Рябушко, 1984, 1986а, 2014; Чербаджи, Бондарчук, 1985). В фитопланктоне залива диатомовые водоросли составляют до 60 % всех видов, в то время как их доля в бух. Мелководной не превышает 34 % (Коновалова, Орлова, 1988). Объектами исследования были диатомовые водоросли эпизоона следующих промысловых и ценных в пищевом отношении моллюсков: приморский гребешок *Mizuhopecten yessoensis* (Jay), тихоокеанская мидия *Mytilus trossulus* (Gould) и гигантская устрица *Crassostrea gigas* (Thunberg), а также субстраты под коллекторами выращиваемых моллюсков (см. гл. 3).

Приморский гребешок *M. yessoensis* (= *Patinopecten yessoensis*) с 80-х годов XX ст. является важным объектом культивирования на Дальнем Востоке в объёме до 10-20 тонн моллюсков в год. В Приморье этого моллюска выращивают на коллекторах, изготавливаемых из сетных материалов с размером ячеей 5 мм, которые опускают в толщу воды в море на глубину от 2 до 8 м.

При исследовании обрастаний прибрежных коллекторных сооружений были отмечены представители животных и растений, видовой состав и численность которых существенно различались в зависимости от условий выращивания (Габаев, 1981). Отмечено, что морские звезды часто уничтожают приморского гребешка на

коллекторах, если они меньшего или одного с ними возраста, поэтому моллюск остаётся живым, когда он старше по возрасту звёзд, хотя бы на год. При этом личинки морских звезд, осевшие в садки с годовиком приморского гребешка, как правило, уничтожают и личинок мидий, таким образом, способствуя очищению садков от сопутствующих ему хищных видов беспозвоночных.

Макрообрастания верхней плоской раковины приморского гребешка в зал. Восток состоит из такого же набора гидробионтов, обитающих в данной акватории, который был отмечен и на раковинах мидии: баянусы, спат мидии, гидроиды, мшанки и др. гидробионты. Кроме того, в заливе на раковинах культивируемого приморского гребешка и поводцах отмечено более 40 видов полихет с высокой плотностью поселения до 1493 экз.·м<sup>-3</sup> с максимальными значениями на глубинах 5,0–10,0 м (Багавеева, 1991).

В бух. Алексеева (о. Попова зал. Петра Великого), которая относится к мелководным акваториям, исследования проводили в районе плантации по промышленному выращиванию приморского гребешка *M. yessoensis*. Летом здесь отмечали температуру воды до 24°C и солёность 34 ‰, а за счёт летних муссонных дождей наблюдается распреснение до 29 ‰; речной сток незначительный, грунт – чистый песок и чёрный ил (Паутова, 1990). По данным автора, многолетние исследования фитопланктона (декабрь 1979 – март 1982 гг.) в районе плантации приморского гребешка показали, что диатомовые водоросли составляют 50 % общего числа видов микроводорослей. Из них 40 % – донных форм с преобладанием представителей рода *Navicula* (10 видов). В период летней стратификации вод встречаются в основном динофлагелляты, в т.ч. отмечены тепловодные токсичные виды *Pr. micans*, *Scropsiella trochoidea* и др., и донные формы диатомовых водорослей.

В фитопланктоне космополиты составляют 36 %, тропические и тропическо-бореальные виды – по 35 %, попадающие в зону смешения флор, находящуюся под влиянием ветви тёплого Цусимского течения, куда даже зимой проникают тепловодные виды. В целом, в районе выращивания приморского гребешка фитопланктонный фон определяется увеличением от года к году численности массового планктонного вида *Sk. costatum* – вида-индикатора эвтрофирования вод, что свидетельствует об увеличении эвтрофирования вод в районе плантации (Паутова, 1990). Летом 1986 г. исследованы макрообрастания раковин культивируемого приморского гребешка на самой плантации и грунте под коллекторами на глубине 8 м (Рябушко, 1986а; Рябушко, Рябушко, 1991б). Всего на раковинах *M. yessoensis* обнаружено 27 видов диатомовых, из них 19 – отмечено на раковинах гребешка, обитающего на рыхлом грунте под коллекторами. Средняя численность диатомовых водорослей на раковинах составляла 26·10<sup>3</sup> кл.·см<sup>-2</sup> и была сходной с таковой для раковин мидии из зал. Восток с глубины 4 м.

Наибольшие значения численности и индекса видового разнообразия Шеннона диатомовых водорослей зарегистрированы на глубине 2 м с доминированием двух бентосных видов *S. costata*, *Nitzschia thermalis* var. *minor* и планктонной диатомеи *Thalassiosira* sp. Небольшое количество видов и численности диатомовых связано с летним сезоном года, когда из-за выедания водорослей консументами количество микроводорослей снижается, а также влиянием глубины, т.е. удалённостью коллекторов с морским гребешком от поверхности донных субстратов.

Гигантская устрица *Cr. gigas* была собрана летом из природной популяции в устье р. Таудеми с глубины 1 м. На поверхности раковин устрицы обнаружено 10 видов диатомовых водорослей с доминированием *C. scutellum*, который был также отмечен как доминант и на раковинах мидии. На устрице вместе с живыми клетками диатомей найдено значительное количество обломков их панцирей, что типично для лета, когда диатомовые водоросли активно выедаются консументами. По сравнению с другими видами моллюсков, на раковинах гигантской устрицы отмечено наименьшее количество видов диатомей, что связано обитанием моллюска на малой глубине и влиянием речного стока.

В целом, на раковинах моллюсков независимо от места обитания отмечен довольно ограниченный и однородный состав бентосных диатомовых водорослей, характерный для летнего сезона: *Grammatophora marina*, *N. thermaliss* var. *minor*, *C. costata*, *C. scutellum*, *T. tabulata* и др. В суспензиях, смытых с раковин моллюсков, обнаружено большое количество детрита и обломочного материала из панцирей диатомовых. Для сравнения отметим, что в микрофитобентосе каменистых грунтов зал. Восток летом также наблюдалось снижение численности диатомовых, в т.ч. и за счёт выедания их различными гидробионтами – моллюсками и иглокожими (Рябушко, 1986а, 1988, 1990б). Поэтому скопление полураздробленных створок и панцирей диатомовых – результат их значительного выедания беспозвоночными, как это отмечали и другие авторы (см. разд. 6.2).

Обычно для прикрепления спата моллюсков к субстрату существенное значение имеет первичная альго-бактериальная плёнка, образующаяся на подводных субстратах. В дальнейшем субстрат заселяется макрообрастателями, а они, в свою очередь, обрастают микрофитами. Заметим, что летом на раковинах мидии из зал. Восток преобладали одиночные и колониальные виды диатомей, а на раковинах приморского гребешка в бух. Алексеева – одиночные, прикреплённые и планктонные виды. Все элементы конструкции коллекторов для выращивания моллюсков, так же как и сами их раковины, заселялись донными диатомовыми водорослями.

Для сравнения видового состава диатомовых водорослей трёх разных экотопов (перифитон, эпифитон и эпизоон) проведены исследования в зал. Петра Великого за период с 2000 по 2007 гг. (табл. 42). Обнаружено 129 видов и ввт Bacillariophyta с преобладанием бентосных форм, из них более 30 % отмечено планктонных видов. Наибольшее количество (116 видов и ввт) найдено в перифитоне экспериментальных субстратов, выполненных из разных материалов, а также 95 видов обнаружено в эпифитоне макрофитов, 73 – эпизооне беспозвоночных. Для трёх указанных экотопов отмечено 59 общих видов.

Для установления общих закономерностей заселения поверхности двустворчатых моллюсков диатомовыми водорослями нами проведены сравнительные исследования не только флористического состава, но и количественных характеристик диатомовых водорослей эпизоона двух видов мидии из Японского и Чёрного морей.



**Табл. 42.** Состав диатомовых водорослей перифитона антропогенных субстратов, эпифитона макрофитов и эпизоона обрастаний в зал. Петра Великого (2000–2007 гг.)

Таксон	Экотоп		
	Перифитон	Эпифитон	Эпизоон
1	2	3	4
<i>Achnanthes brevipes</i> C. Agardh	+	+	+
<i>A. brevipes</i> var. <i>intermedia</i> (Kütz.) Cleve	+	-	+
<i>A. groenlandica</i> (Cleve) Grun.	+	+	-
<i>A. longipes</i> C. Agardh	+	+	-
<i>Actinoptychus senarius</i> (Ehrenb.) Ehrenb.*	+	+	-
<i>Amphora angusta</i> Greg.	+	+	+
<i>A. hyalina</i> Kütz.	+	+	+
<i>A. ovalis</i> (Kütz.) Kütz.	+	+	-
<i>A. parvula</i> Pr.-Lavr.	+	+	-
<i>A. proteus</i> Greg.	+	+	+
<i>Anaulus vallus</i> Nikolaev	-	+	-
<i>Arahnoidiscus ehrenbergii</i> Bail.*	+	+	-
<i>Ardissonaea crystallina</i> (C. Agardh) Grun.	+	+	+
<i>Asterionella formosa</i> Hass.*	-	+	+
<i>Asterionellopsis glacialis</i> Castr.*	+	+	-
<i>Attheya septentrionalis</i> (Oestr.) Crawford *	-	+	-
<i>A. ussuriensis</i> Stonik, Orlova et Crawford *	-	+	-
<i>Aulacoseira granulata</i> (Ehrenb.) Simonsen *	+	+	-
<i>Auliscus sculptus</i> (W. Sm.) Ralfs ex Pritch.*	-	+	-
<i>Bacteriastrum furcatum</i> Schadb.*	+	+	-
<i>Bacillaria paxilifera</i> (O.F. Müll.) Hendey	+	+	+
<i>Bellerocha malleus</i> f. <i>biangulata</i> (H. Perag.) Hust.*	-	+	-
<i>Berkeleya rutilans</i> (Trent.) Grun.	+	+	-
<i>B. scopulorum</i> (Bréb. et Kütz.) Cox	+	+	-
<i>Campylodiscus fastuosus</i> Ehrenb.	-	+	-
<i>Campylopyxis garkeana</i> (Grun.) Medlin	-	+	-
<i>Carinasigma rectum</i> (Donkin) G. Reid	+	+	+
<i>Cerataulina dentata</i> Hasle *	+	-	-
<i>Chaetoceros affinis</i> Laud.*	+	-	+
<i>Ch. constrictus</i> Gran *	-	+	-
<i>Ch. curvisetus</i> Cleve *	+	+	-
<i>Ch. decipiens</i> Cleve *	+	+	-
<i>Ch. didymus</i> Ehrenb.*	+	+	+
<i>Ch. peruvianus</i> Bright.*	+	-	-
<i>Cocconeis costata</i> Greg.	+	+	+
<i>C. scutellum</i> Ehrenb.	+	+	+
<i>Coscinodiscus granii</i> Gough *	+	+	+
<i>C. oculus-iridis</i> Ehrenb.*	+	+	+

Продолж. табл. 42

1	2	3	4
<i>Cylindrotheca closterium</i> (Ehrenb.) Reim. et Lewin	+	+	+
<i>Diatoma tenuis</i> C. Agardh *	+	+	-
<i>Dimmerogramma minor</i> (Greg.) Ralfs ex Pritch.	+	-	-
<i>Diploneis bombus</i> Ehrenb.	+	+	+
<i>D. chersonensis</i> (Grun.) Cleve	+	+	+
<i>D. interrupta</i> (Kütz.) Cleve	+	+	+
<i>D. smithii</i> (Brèb.) Cleve	+	+	+
<i>D. subsineta</i> (A. Schmidt) Cleve	+	+	+
<i>Ditylum brightwellii</i> (West) Grun. *	+	-	+
<i>Encyonema prostratum</i> (Berk.) Kütz. *	+	-	-
<i>Entomoneis alata</i> (Ehrenb.) Ehrenb.	+	+	+
<i>E. paludosa</i> (W. Sm.) Reimer	+	-	-
<i>Eucampia zodiacus</i> Ehrenb. *	+	-	+
<i>Eunotia arcus</i> Ehrenb.	+	-	+
<i>Falcula media</i> Voigt var. <i>subsalina</i> Pr.-Lavr.	+	-	-
<i>Fragilaria striatula</i> Lyngb.	+	+	+
<i>Gomphonemopsis pseudexigua</i> (Kütz.) L.K. Medlin	+	+	-
<i>Grammatophora marina</i> (Lyngb.) Kütz	+	+	+
<i>Guinardia striata</i> (Stolterfoth) Hasle *	+	+	-
<i>Gyrosigma balticum</i> (Ehrenb.) Rabenh.	+	-	-
<i>G. fasciola</i> Ehrenb.	+	+	-
<i>G. tenuissimum</i> (W. Sm.) Griffith et Henfrey	+	+	+
<i>Halamphora granulata</i> (Greg.) Levkov	+	-	+
<i>Hannaea arcus</i> (Ehrenberg) Patrick *	-	+	-
<i>Haslea subagnita</i> (Proschk.-Lavr.) I.V. Makar. et N.I. Kar.	+	-	-
<i>Hemiaulus hauckii</i> Grun. *	+	+	+
<i>Leptocylindrus danicus</i> Cleve *	+	-	-
<i>L. mediterraneus</i> (H. Perag.) Hasle *	+	+	+
<i>Licmophora abbreviata</i> C. Agardh	+	+	+
<i>L. flabellata</i> C. Agardh	+	+	+
<i>Lyrella atlantica</i> (A. Schm.) D.G. Mann	+	-	-
<i>L. hennedeyi</i> (W. Sm.) A.J. Stick. et D.G. Mann	+	+	+
<i>L. lyra</i> (Ehrenb.) N.I. Kar.	+	+	+
<i>Melosira lineata</i> (Dillw.) C. Agardh *	+	-	+
<i>M. moniliformis</i> (O.F. Müll.) C. Agardh	+	+	+
<i>M. moniliformis</i> var. <i>subglobosa</i> Grun.	+	+	+
<i>Navicula ammophila</i> var. <i>intermedia</i> Grun.	+	-	-
<i>N. cancellata</i> Donkin	+	+	-
<i>N. cryptocephala</i> Kütz.	+	-	-
<i>N. directa</i> (W. Sm.) Ralfs ex Pritch.	+	+	+
<i>N. distans</i> (W. Sm.) Ralfs.	+	-	+
<i>N. perrhombus</i> Hust.	+	+	+
<i>N. transitans</i> var. <i>derasa</i> (Grun.) Cleve	-	+	-
<i>N. transitans</i> var. <i>derasa</i> f. <i>delicatula</i> Heimdal	+	+	-
<i>Navicula vanhoeffenii</i> Gran *	-	+	-
<i>Neosynedra provincialis</i> (Grun.) Williams et Round	+	-	-
<i>Nitzschia angularis</i> W. Sm.	+	+	+

Продолж. табл. 42

1	2	3	4
<i>N. distans</i> Greg.	+	-	+
<i>N. hybrida</i> f. <i>hyalina</i> Proschk.-Lavr.	+	+	+
<i>N. longissima</i> (Bréb.) Ralfs.	+	+	+
<i>N. macilenta</i> Greg.	+	-	-
<i>N. sigma</i> W. Sm.	+	-	+
<i>N. sigmoidea</i> (Nitzsch.) W. Sm.	+	+	+
<i>N. tenuirostris</i> Meresck.	+	+	-
<i>N. vermicularis</i> (Kütz.) Hantzsch ex Rabenh.	+	+	+
<i>Odontella aurita</i> (Lyngb.) C. Agardh	+	+	+
<i>Parlibellus delognei</i> (V. H.) Cox	+	+	+
<i>P. rhombicus</i> (Greg.) E.J. Cox	+	+	+
<i>Petronis monilifera</i> (Cleve) A.J. Stickle et D.G. Mann	+	-	-
<i>Plagiotropis elegans</i> (W. Sm.) Grun.	+	+	+
<i>Pl. lepidoptera</i> (Greg.) Reimer	+	-	+
<i>Plagiogrammopsis vanheurckii</i> Gran *	+	+	-
<i>Pleurosigma clevei</i> Grun.	+	+	+
<i>P. elongatum</i> W.Sm.	+	+	+
<i>P. formosum</i> W.Sm.	+	+	-
<i>P. intermedium</i> W.Sm.	+	+	+
<i>P. inflatum</i> Shaldbolt	+	+	+
<i>Proschkinia poretskajae</i> (O. Korotk.) D.G. Mann	+	+	-
<i>Psammodyction constrictum</i> (Greg.) D.G. Mann	+	-	+
<i>P. panduriforme</i> (Greg.) D.G. Mann	+	+	+
<i>Pseudo-nitzschia calliantha</i> Lundholm, Moestrup et Hasle *	+	+	+
<i>P. multistriata</i> Takano *	-	+	-
<i>P. pungens</i> (Grun. ex Cleve) Hasle *	+	+	+
<i>Rhabdonema adriaticum</i> Kütz.	+	-	-
<i>Rh. arcuatum</i> (Lyngb.) Kütz.	+	+	+
<i>Rhizosolenia setigera</i> Bright.*	+	+	+
<i>Rhoicosphenia marina</i> (W. Sm.) M. Schm.	+	+	+
<i>Skeletonema costatum</i> (Grev.) Cleve*	+	+	+
<i>Striatella delicatula</i> (Kütz.) Grun.	+	-	-
<i>S. unipunctata</i> (Lyngb.) C. Agardh	+	+	+
<i>Surirella fastuosa</i> Ehrenb.	+	+	+
<i>Synedra filiformis</i> var. <i>curvata</i> (Ostr.) A. Cl.	+	-	-
<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngb.) Kütz.*	+	-	-
<i>Tabularia fasciculata</i> (C. Agardh) Williams et Round	+	+	+
<i>T. parva</i> (Kütz.) Williams et Round	+	+	-
<i>Thalassionema frauenfeldii</i> (Grun.) Hallegraeff *	+	-	-
<i>T. nitzschoides</i> Grun.*	+	+	+
<i>Trachyneis aspera</i> (Ehrenb.) Cleve	+	+	+
<i>Trigonium arcticum</i> f. <i>baleanum</i> (Ehrenb.) Meunier *	+	-	+
<i>Tryblionella hungarica</i> (Grun.) D.G. Mann	+	-	+
<i>Undatella lineolata</i> (Ehrenb.) L.I. Ryab.	+	+	+
Итого:	116	95	73

(\*) - планктонные виды, осевшие на субстрат.

### 6.1.1. Диатомовые водоросли эпизоона двух видов мидий из Японского и Чёрного морей

Мидии рода *Mytilus* являются одним из основных компонентов обрастаний различных подводных субстратов в море. При этом раковины и биссусы моллюсков активно заселяются разнообразными беспозвоночными животными (балянусами, молодой мидий и устриц, мшанками, полихетами), макрофитами и микроводорослями (Звягинцев, 2005). Как отмечено нами в предыдущих главах, раковины мидий из разных морей активно обрастают бентосными диатомовыми водорослями (Кучерова, 1960; Прошкина-Лавренко, 1963а; Бондарчук и др., 1985, 1987, 2001; Рябушко, 1988; Рябушко, Рябушко, 1991, 1998, 2001, 2013), а также показана значимая роль первичной продукции микрофитобентоса при культивировании средиземноморской мидии (Barranguet et al., 1996; Barranguet, 1997).

Мидия *Mytilus trossulus*, ранее известная для тихоокеанского региона как мидия съедобная *Mytilus edulis* L., после генетических исследований переведена в другой вид – *M. trossulus* (Жирмунский, 1986, 1988; Коэн, Пудовкин, 1988). Исследования качественных и количественных характеристик сообщества диатомовых водорослей, поселяющихся на раковинах мидии *M. trossulus* и подвесных установках по культивированию моллюсков (рис. 96), проводили в августе 1986 г. в зал. Восток и бух. Алексеева (о. Попова) на глубинах от 0 до 10 м (Рябушко, Рябушко, 1991б). Кроме этого, проведено сравнение структуры сообщества диатомовых водорослей на раковинах этого вида мидии с *Mytilus galloprovincialis* Lam. из Чёрного моря (рис. 97, табл. 42).



**Рис. 96.** Друза мидии *Mytilus trossulus* из Японского моря.



**Рис. 97.** Мидия *Mytilus galloprovincialis* из Чёрного моря.

В обрастании *M. trossulus* в зал. Восток обнаружено 29 видов диатомовых, относящихся к 21 роду (табл. 43). Видовая структура диатомового сообщества на грунтах более сложная, хотя количество видов, обнаруженное на рыхлых грунтах под коллекторами, сходное с раковинами моллюсков. Видовой состав диатомовых водорослей на илисто-песчаном грунте под коллекторами с мидией не отличался большим разнообразием по сравнению с раковинами моллюска. Найдено 19 видов и разновидностей диатомовых, относящихся к 17 родам. Здесь встречаются виды, характерные для данного типа грунта – это представители родов *Gyrosigma*, *Pleurosigma*, *Diploneis*, *Lyrella*, *Navicula*, *Cylindrotheca*, бентопланктонные виды

родов *Coscinodiscus*, *Melosira*, *Odontella*, а также осевшие на субстрат планктонные виды *Sk. costatum*, *Ch. affinis* и др. На раковинах мидии и в грунте отмечено большое количество панцирей диатомовых, что характерно для этого времени года в морских и пресных водах (Рябушко, 1986а, 1990а, 2013; Рябушко, Рябушко, 1991; Pryfogle, Lowe, 1979; Huang, Boney, 1985). На всех глубинах доминировали два бентосных вида диатомовых, один из них колониальный, типичный вид-образователь *Tabularia fasciculata* встречался в основном на малой глубине, другой – одиночноживущий эпифитный вид *Cocconeis scutellum* отмечен на больших глубинах. Подобный микроценоз с доминированием указанных видов был зарегистрирован ранее на створках мидий, культивируемых на Белом море (Бондарчук и др., 1985, 1987), а также в эпифитоне водорослей-макрофитов Эгейского моря на глубине 80 м (Ryabushko, 1999, 2000; Рябушко, 2013).

Наибольшая численность диатомовых водорослей ( $63,3 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>) отмечена на раковинах *M. trossulus* в зал. Восток на глубине 5,0 м (при средней численности клеток  $25,9 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>), а значения индекса видового разнообразия составляли 1,76 (при среднем значении  $H = 1,47$ ) для всех глубин. Индекс Шеннона значительно ниже соответствующих значений, указанных для диатомового сообщества на раковинах мидии *Mytilus galloprovincialis* из Чёрного моря (табл. 44). Летние максимальные значения численности диатомовых на обоих видах мидии были сопоставимы с таковыми ( $N = 60,8 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> и  $H = 2,38$ ), полученными для эпилитона зал. Восток (Рябушко, 1986а; Рябушко, Рябушко, 1991а). В августе, на глубине 5–10 м при температуре воды 6,0–8,5°С наблюдали увеличение числа видов по сравнению с июлем при 13–13,5°С на малых глубинах 0,5–2,5 м. Поверхность раковин из природных популяций мидий, обитающих на каменистых грунтах зал. Восток на малых глубинах, обрастает диатомовыми интенсивнее по сравнению с культивируемыми моллюсками из-за того, что подвесная установка с моллюсками находится в толще воды, удалённой от дна – основного места обитания бентосных диатомовых. Поэтому при культивировании морских объектов имеет значение глубина размещения коллекторов и сезон года, так как летом на небольших глубинах и около дна обрастание моллюсков донными диатомовыми водорослями наименьшее. Летом 1985 г. в районе мидийных коллекторов зал. Восток отмечено большее видовое разнообразие фитопланктона, чем в районе контрольной станции (Селина, 1992), что автор связывает с воздействием метаболитов мидии, оказывающих стимулирующее действие на его развитие. В своё время на это обращали внимание многие исследователи мидий Чёрного, Белого, Баренцева и Японского морей (Брайко, 1979; Голиков, Скарлато, 1979; Галкина и др., 1982; Бородин, 1987; Корн, Кашин, 1989; Марковцев, 1990).

Мониторинговые исследования фитопланктона за период 1985–1995 гг. в зал. Восток в районе мидийной установки по культивированию моллюсков показали, что, несмотря на межгодовую изменчивость его структуры в районе марихозияства, происходит кратковременное повышение трофности вод залива до экстремально-эвтрофного уровня (Селина, 1992; Морозова, Орлова, 2005). В Казачьей бухте Чёрного моря вблизи мест культивирования мидии и содержания млекопитающих в океанариуме метаболиты животных оказывают влияние на увеличение видового богатства и количественные показатели планктонных и донных микроводорослей (Смирнова и др., 1999; Рябушко и др., 2000; Рябушко, Рябушко, 2001; Рябушко, 2013).



**Табл. 43.** Встречаемость диатомовых водорослей на рыхлом грунте и раковинах мидий из Японского и Чёрного морей

Видовой состав диатомовых водорослей	Рыхлый грунт	<i>Mytilus trossulus</i>	<i>Mytilus galloprovincialis</i>
1	2	3	4
<i>Amphora bigibba</i>	-	-	+
<i>A. cruciata</i>	-	+	-
<i>A. hyalina</i>	-	+	+
<i>A. proteus</i> var. <i>oculata</i>	+	-	+
<i>A. parvula</i>	-	-	+
<i>Ardissonea crystallina</i>	+	+	+
<i>Bacillaria paxillifera</i>	-	-	+
<i>Berkeleya rutilans</i>	-	+	+
<i>Chaetoceros affinis</i> *	+	-	-
<i>Climaconeis inflexa</i>	-	-	+
<i>Cocconeis costata</i>	-	+	-
<i>C. notata</i>	-	+	-
<i>C. pellucida</i>	-	+	-
<i>C. scutellum</i>	+	+	+
<i>C. speciosa</i>	-	+	+
<i>Cylindrotheca closterium</i>	+	+	+
<i>Diatomella salina</i> var. <i>septata</i>	-	+	-
<i>Diploneis smithii</i>	-	-	+
<i>D. subadvena</i>	-	+	+
<i>D. subcincta</i>	+	-	+
<i>D. suborbicularis</i>	+	+	-
<i>Fragilaria striatula</i>	+	+	-
<i>Grammatophora angulosa</i>	-	-	+
<i>G. marina</i>	+	+	+
<i>Gr. serpentina</i>	+	-	-
<i>Gyrosigma fasciola</i> var. <i>fasciola</i>	+	-	-
<i>G. fasciola</i> var. <i>prolongatum</i>	-	-	+
<i>G. tenuissimum</i>	-	-	+
<i>Halamphora coffeiformis</i>	-	+	+
<i>H. granulata</i>	-	-	+
<i>Hyalodiscus scoticus</i>	-	-	+
<i>Licmophora abbreviata</i>	+	+	+
<i>L. flabellata</i>	-	+	+
<i>Navicula pennata</i> var. <i>pontica</i>	-	-	+
<i>N. perrhombus</i>	+	+	-
<i>Melosira moniliformis</i>	+	-	+
<i>Nitzschia distans</i>	+	-	-
<i>N. hybrida</i> f. <i>hyalina</i>	-	-	+
<i>N. longissima</i>	-	-	+
<i>N. tenuirostris</i>	-	-	+
<i>N. thermalis</i> var. <i>minor</i>	-	+	-
<i>Odontella aurita</i>	+	+	-
<i>Parlibellus delognei</i>	-	-	+
<i>Pleurosigma elongatum</i>	-	+	+

Продолж. табл. 43

1	2	3	4
<i>Psamodyction constrictum</i>	-	-	+
<i>Pseudosolenia calcar-avis</i> *	-	-	+
<i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i> *	-	-	+
<i>Rhoicosphenia marina</i>	-	+	+
<i>Rh. pullus</i>	-	+	-
<i>Seminavis ventricosa</i>	-	+	+
<i>Skeletonema costatum</i> *	+	+	-
<i>Stauroneis constricta</i>	-	-	+
<i>Striatella unipunctata</i>	-	-	+
<i>Tabularia fasciculata</i>	+	+	+
<i>Trachyneis aspera</i>	+	+	+
<i>Tryblionella marginulata</i>	-	+	+
<i>Undatella quadrata</i>	-	-	+
Всего:	19	29	41

(\*) – осевшие на субстрат планктонные виды.

**Табл. 44.** Обилие видов, численность, индекс видового разнообразия ( $H$ ) и доминирующие виды диатомовых водорослей в эпизооне мидий Японского и Чёрного морей в летний период

Глубина, м	Обилие видов, $S$	Средняя численность, $N \cdot 10^3$ кл. $\cdot$ см $^{-2}$	$H$	Доминирующие виды
<i>Mytilus trossulus</i> , Японское море				
0,5	3	22,1	1,45	<i>Tabularia fasciculata</i> ,
2,0	3	11,2	1,26	<i>Cocconeis scutellum</i>
4,0	4	26,7	1,41	<i>Cocconeis scutellum</i>
5,0	4	63,3	1,76	<i>Cocconeis scutellum</i>
6,0	4	6,3		<i>Cocconeis scutellum</i>
Средние значения		25,9	1,47	
<i>Mytilus galloprovincialis</i> , Чёрное море				
0,5	26	71,0	3,47	<i>Licmophora abbreviata</i>
2,5	25	50,7	3,36	<i>Nitzschia</i> sp.
4,5	33	47,0	3,63	<i>Navicula pennata</i> var. <i>pontica</i> , <i>Bacillaria paxillifera</i> , <i>Cylindrotheca closterium</i>
Средние значения		56,2	3,48	

В летне-осенний сезон в районе различных марихозяйств по культивированию двустворчатых моллюсков в зал. Петра Великого обнаружены токсичные микроводоросли. В бух. Алексеева в районе выращивания приморского гребешка отмечены токсичные виды динофлагеллят (Паутова, 1990), в зал. Восток и бух. Миносок обнаружено до 20 видов токсичных микроводорослей, включая диатомовые рода *Pseudo-nitzschia* (Морозова и др., 2002; Морозова, Орлова, 2005; Shevchenko, Orlova, 2010). Поэтому в районе хозяйств марикультуры особенно необходимо регулярно проводить мониторинг фитопланктона и микрофитобентоса для выявления токсичных видов, опасных для гидробионтов и человека.

*Mytilus galloprovincialis* Lam. На раковинах мидии из природных поселений в Казачьей бухте Чёрного моря в летний период обнаружен 41 вид и ввт микроводорослей, принадлежащих к 29 родам отдела Bacillariophyta (табл. 43), из них пять доминирующих видов: *C. scutellum*, *Cylindrotheca closterium*, *Gr. marina*, *L. abbreviata*, *Trachyneis aspera*, т.е. видовой состав водорослей оказался значительно богаче по сравнению с зал. Восток. Средняя численность ( $47,0 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>) диатомей на раковинах черноморской популяции мидии на глубине 4,5 м ниже, а индекс Шеннона (3,63) выше, чем соответствующие значения, отмеченные для культивируемой мидии в зал. Восток на глубине 5,0 м (табл. 44).

Для глубины 0,5 м численность в 3 раза, а индекс Шеннона в 2 раза выше в эпизооне мидии в Казачьей бухте. В связи с тем, что данные о заселении биссусов мидии диатомовыми водорослями отсутствуют, проведены исследования обрастания коллекторной мидии Казачьей бухты зимой 2004 г. на глубине 5,0 м (Рябушко, неопубл.). На раковинах мидии найдено около 20 видов с преобладанием колоний бентосных видов диатомовых: *A. brevipes*, *Bacillaria paxillifera*, *Berkeleya rutilans*, *St. unipunctata*, *L. abbreviata*, *L. flabellata*, *P. delognei*, характерных для зимнего сезона. Однако на биссусах моллюска и канатах для прикрепления спата мидии, диатомовые отсутствовали, изредка в малых количествах встречались колонии цианобактерий. В сентябре на биссусах коллекторных мидий отмечены только свободноживущие виды диатомовых и колонии цианобактерий, а виды-обрастатели не обнаружены.

В результате сравнения качественных и количественных характеристик микроводорослей на раковинах мидий из Японского и Чёрного морей выявлены как черты сходства, так и различий в структуре сообществ диатомовых. В летний период из-за выраженной температурной стратификации вод чаще встречаются разрушенные колонии диатомей и преобладают одиночные подвижные формы. Общими для обеих акваторий были представители родов *Amphora*, *Cocconeis*, *Cylindrotheca*, *Diploneis*, *Grammatophora*, *Licmophora*, *Nitzschia*, *Pleurosigma*, *Tabularia*, *Trachyneis*, отмеченные во всех пробах. Летом значения численности и индекса видового разнообразия в Казачьей бухте более чем в 2 раза превосходили соответствующие показатели на раковинах культивируемой мидии в зал. Восток. Это связано с обогащением вод бухты биогенными элементами и метаболитами, выделяемыми млекопитающими животными, которые находились в вольерах океанариума «Бухта Казачья», и близостью мидийной фермы. Наличие большого количества панцирей мёртвых клеток диатомовых водорослей без хлоропластов является характерной чертой летних проб микрофитобентоса указанных морей. Для сравнения количественных данных диатомовых эпизоона и эпифитона Казачьей бухты приведём некоторые их значения, полученные для летнего сезона года.

В Чёрном море средний показатель численности диатомей в эпизооне мидии составлял  $56,2 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>, что ниже соответствующих значений, отмеченных на талломах грацилярии  $185,9 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> и каменистых грунтах (от  $18,23$  до  $250$ )· $10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> (Рябушко, 1993а, 1994а; Рябушко и др., 2010). Иная картина наблюдается для индекса видового разнообразия, показатели которого значительно выше (3,48) для эпизоона моллюсков, чем для эпифитона и эпилитона (1,98 и 2,00, соответственно). Это, вероятно, связано с воздействием высокой температурой воды на мелководье в летний сезон, которая оказывает влияние на уменьшение скорости движения у холодолюбивых подвижных форм диатомей

(Hopkins, 1963), что характерно и для Японского моря. Деструктивное действие высокой освещённости способствует снижению численности некоторых видов водорослей на мелководье. Подобная картина наблюдается для всех субстратов, в т.ч. животного и растительного происхождения, на которых поселяются диатомовые. Летом структура сообществ микрофитобентоса в значительной степени зависит от выедания диатомовых водорослей различными видами беспозвоночных, в том числе мидиями, в спектре питания которых также отмечены диатомовые (Микулич, Цихон-Луканина, 1981; Цихон-Луканина, 1982; 1987; Биология..., 1989).

В связи с тем, что исследования микроводорослей, структуры их сообществ необходимы для понимания трофических связей в морских экосистемах, остановимся на сравнительном анализе видового состава и количественных характеристиках диатомовых, обнаруженных в пищеварительной системе некоторых видов моллюсков и иглокожих Японского моря (Рябушко, 1986а, 1990б).

## 6.2. Диатомовые водоросли в питании донных беспозвоночных животных

Многие донные и пелагические животные используют в пищу диатомовые водоросли, т.ч. бентосные виды, которые обильны в прибрежной части морей. В ряде работ указаны некоторые виды беспозвоночных и рыб, употребляющих их в пищу (Миронов, 1948; Гаевская, 1953, 1954, 1973; Castenholz, 1961; Павловская, 1971; Маккавеева, 1979; Кузнецов, 1980; Medlin, 1980; Микулич, Цихон-Луканина, 1981; Jensen, 1982; Findlay, White, 1983; Romeyn, Bouwman, 1983; Smith et al., 1985; Рябушко, 1986а, б, 1990б, 1993а; Чепурнов, 1988 и др.). В некоторых источниках по трофологии морских беспозвоночных в спектрах питания разных групп донных гидробионтов достаточно часто упоминаются диатомовые водоросли, порою без указания их видовой принадлежности (Турпаева, 1953; Соколова, Кузнецов, 1960; Микулич, Цихон-Луканина, 1981 и др.).

У отдельных видов беспозвоночных, в частности у гастропод и инфузорий, наблюдается предпочтительность в питании бентосными диатомовыми водорослями (Гаевская, 1954, 1956; Fenchel, 1968; Заика, Павловская, 1970; Павловская, 1971; Бурковский и др., 1980), хотя простейшие могут питаться бактериями и детритом; у черноморских бокоплавов и амфипод (Грезе, 1963, 1973). Показано, что у нематод в зависимости от строения глотки существует избирательность в питании к определенным видам диатомей (Jensen, 1982; Bouwman, 1983; Romeyn, Bouwman, 1983). Брюхоногие моллюски родов *Collisella*, *Actaea*, *Rissoa* и гарпактикоиды могут в большом количестве употреблять в пищу бентосные виды диатомей (Маккавеева, 1960; Medlin, 1980; Чухчин, 1984; Smith et al., 1985; Чепурнов, 1987, 1988). Бентосоядные рыбы (кефаль, морской ёрш, смарида и др.) употребляют в пищу диатомей, иногда предпочитая их макрофитам (Маккавеева, 1960, 1979). Морские ежи, которые в основном питаются макрофитами, но при их отсутствии могут потреблять, главным образом, диатомовые водоросли (Timko, 1976; Chapman, 1981; Ghiold, 1983; Findlay, White, 1983; и др.).

Личинки и взрослые особи голотурий, а также морские звезды, офиуры, морские ежи и моллюски употребляют в пищу диатомей размером до 80 мкм (Бирюлина, 1972; Микулич, Козак, 1975; Hauksson, 1979; Scheibling, 1980, 1982;

Fenaux, 1982). Для примера можно привести данные исследования состава пищеварительных трактов приморского гребешка, культивируемого в подвесных садках, и у моллюсков из природных популяций, обитающих на дне бух. Алексеева, которые были проведены в мае-октябре 1978 г. (Микулич, Цихон-Луканина, 1981). Авторами указан многокомпонентный состав пищи у этого моллюска, включающий 42,2 % диатомовых, но без указания их видовой принадлежности. Ими отмечено, что летом у годовалых особей *M. yessoensis*, обитающих в подвесных садках и лежащих на дне, состав пищи был неодинаковым: в последнем случае в пище отмечено до 70 % детрита. На основании собственных и литературных данных авторы делают заключение о том, что у морских гребешков детрит является основной их пищей.

Следует заметить, что растительная пища входит в рацион питания многих животных, хотя это не всегда отмечено у авторов, изучавших пищевые спектры у морских обитателей. Диатомовые водоросли, обладающие высоким содержанием кремния в своих створках, являются необходимой пищей многих беспозвоночных и млекопитающих животных. Как отмечал Г.К. Барашков (1960) в своей короткой заметке по калорийности диатомей Берингова моря, в этих микроводорослях найдено в среднем 17–20 % белков, 14–17 % углеводов и 16 % липидов. Автор подчёркивал, что морские диатомовые содержат меньше воды и усвояемость их веществ животными выше, чем у водорослей-макрофитов. Углеводы диатомей состоят из легкоусвояемого сахара (глюкоза), азотистых веществ, в которых содержится много свободных аминокислот – аланина, глицина, тирозина и дикарбоновых. В составе белков отмечены аминокислоты, в т.ч. незаменимые, содержащие до 5 % нуклеиновых кислот, а в жирах найдена незаменимая линолевая кислота. У четырех видов диатомовых водорослей из зал. Посьета: *Cylindrotheca closterium*, *Parlibellus delognei*, *Licmophora* sp., *Navicula* sp., *Nitzschia vidovichii* было выявлено высокое содержание липидов и полиненасыщенных жирных кислот, определяющих их пищевую ценность (Дикарев, 1987).

Следовательно, массовое развитие диатомовых имеет большое значение не только для биологической продуктивности морей, но и для полноценного питания многих гидробионтов. Кроме того, справедливо было отмечено, что при анализе трофической структуры беспозвоночных необходимо учитывать не только динамику их численности, но и аналогичные данные об их жертвах, т.е. объектов питания животных (Бурковский и др., 1980). Показано, что фактор выедания донными животными бентосных диатомовых влияет на структуру и динамику популяций этих водорослей (Castenholz, 1961; Nicotri, 1977; Medlin, 1980; Underwood, Jernakoff, 1981; McClatchie et al., 1982; Underwood, 1984; Smith et al., 1985; Планта-Куни, Бодуа, 1989). Фитофаги, питающиеся диатомовыми, часто значительно снижают их численность, которая затем, после интенсивного выедания животными, может восстановиться (Castenholz, 1961).

На основе исследования структуры донных сообществ диатомовых водорослей зал. Восток были проведены работы по изучению пищевых спектров некоторых видов беспозвоночных Японского моря. Структура макробентоса донных сообществ достаточно хорошо изучена, благодаря биокартированию залива (Погребов, Кашенко, 1976; Погребов, 1978; Тарасов, 1978, 1982). Выделены восемь донных сообществ макробентоса твёрдых и девять сообществ рыхлых грунтов.



В июле-августе 1979, 1981 и 1982 гг. исследованы пищеварительные тракты беспозвоночных, обитающих в сообществах твёрдых грунтов: брюхоногий моллюск *Niveotectura pallida* (Gould) (= *Acmaea pallida* Gould) и дальневосточный трепанг *Apostichopus japonicus* (Selenka) (= *Stichopus japonicus* var. *armatus* Selenka). Сообщества рыхлых грунтов представляют подвижные сестонофаги: двусторчатые моллюски *Mercenaria stimpsonii* (Gould) и *Mactra sulcataria* (Reeve), а также сердцевидный морской ёж *Echinocardium cordatum* (Pennant) и плоский морской ёж *Echinarachnius parma* (Lamarck), которые составляют до 95 % всей биомассы донных сообществ (Тарасов, 1981). Кроме того, исследованы диатомовые водоросли каменистых и песчаных грунтов, на которых обитают моллюски и морские ежи (Рябушко, 1986а).

Брюхоногий моллюск *Niveotectura pallida* обитает в Японском море от нижней литорали до глубины 50 м преимущественно на скалистых и каменистых фациях (Голиков, 1976). При анализе пищевого комка этого моллюска из бух. Прибойной зал. Восток в августе 1981 г. обнаружено 42 вида и ввт диатомовых водорослей, из них 39 являются бентосными формами (табл. 45): Преобладали типичные виды, характерные для твёрдых грунтов зал. Восток: *C. scutellum*, *Amphora crassa*, *Licmophora dalmatica* и др.

**Табл. 45.** Встречаемость диатомовых водорослей на каменистых грунтах и в пищевых комках гастроподы *Niveotectura pallida* и дальневосточного трепанга *Apostichopus japonicus* летом в зал. Восток

Видовой состав диатомовых водорослей	Камни	<i>Niveotectura pallida</i>	<i>Apostichopus japonicus</i>
1	2	3	4
<i>Achnanthes brevipes</i>	+	-	-
<i>A. groenlandica</i>	+	+	+
<i>Actinoptychus senarius*</i>	+	+	+
<i>Amphora crassa</i>	+	+	+
<i>A. cruciata</i>	+	-	+
<i>A. marina</i>	-	+	+
<i>A. ovalis</i>	+	-	+
<i>A. proteus</i>	+	+	+
<i>A. parvula</i>	+	-	+
<i>Bacillaria paxillifera</i>	+	+	+
<i>Cocconeis costata</i>	+	+	+
<i>C. distans</i>	+	+	+
<i>C. scutellum</i>	+	+	+
<i>C. speciosa</i>	+	+	+
<i>Coscinodiscus radiatus</i>	+	+	-
<i>Cylindrotheca closterium</i>	+	+	+
<i>Delphineis surirella</i>	+	+	+
<i>Diatomella salina</i> var. <i>septata</i>	+	+	+
<i>Dimeregramma minor</i>	+	+	+
<i>Entomoneis paludosa</i>	+	+	+
<i>Fallacia subforcipata</i>	+	-	+
<i>Fogedia finmarchica</i>	+	+	+
<i>Grammatophora marina</i>	+	+	+

Продолж. табл. 45

1	2	3	4
<i>Halamphora coffeiformis</i>	+	+	+
<i>Haslea subagnita</i>	+	+	-
<i>Hyalodiscus scoticus*</i>	+	+	+
<i>Licmophora abbreviata</i>	+	-	+
<i>L. dalmatica</i>	+	-	+
<i>Lyrella lyra</i>	+	+	+
<i>L. lyroides</i>	+	+	+
<i>L. spectabilis</i>	-	-	+
<i>Navicula ammophila</i> var. <i>intermedium</i>	+	+	+
<i>N. directa</i>	+	+	+
<i>N. cancellata</i>	+	+	+
<i>Nitzschia hybrida</i> f. <i>hyalina</i>	+	-	+
<i>N. longissima</i>	+	+	+
<i>N. thermalis</i> var. <i>minor</i>	+	-	+
<i>Nitzschia</i> sp.	+	-	+
<i>Odontella aurita</i>	+	+	+
<i>Parlibellus delognei</i>	+	-	+
<i>Plagiogramma staurophorum</i>	+	-	+
<i>Plagiotropis lepidoptera</i>	+	+	+
<i>Planothidium hauckianum</i>	+	+	+
<i>Pleurosigma elongatum</i>	+	+	+
<i>Pleurosigma</i> sp.	+	+	-
<i>Psamodyction constrictum</i>	-	-	+
<i>Rhabdonema adriaticum</i>	+	+	+
<i>Rh. arcuatum</i>	+	+	+
<i>Rh. minutum</i>	-	-	+
<i>Rhoicosphenia marina</i>	+	+	+
<i>Rh. pullus</i>	+	-	+
<i>Seminavis ventricosa</i>	+	+	+
<i>Skeletonema costatum</i> *	+	+	+
<i>Tabularia fasciculata</i>	+	+	+
<i>Tabularia tabulata</i>	+	+	+
<i>Trachyneis aspera</i>	+	+	+
<i>Tryblionella marginulata</i>	+	+	+
<i>Undatella anomala</i>	+	+	+
Всего: 58	54	42	54

(\*) – планктонные виды.

Возможно, у моллюска существует такая же предпочтительность в питании бентосными диатомовыми водорослями, как у моллюсков (блюдечек) родов *Collisella* и *Acmaea* (Castenholz, 1961; Medlin, 1980 и др.) и у черноморского вида *Rissoa splendida* (Eichw.), обитающего в основном в эпифитоне цистозеры (Гаевская, 1954, 1956; Маккавеева, 1960). Экспериментальные исследования показали, что у гастроподы *R. splendida* основой пищевого спектра являются диатомовые водоросли эпифитона цистозеры, а сам макрофит поедается вынужденно или совсем не употребляется моллюском. Отмечено, что годовая продукция диатомового оброста в эпифитоне водоросли-базифита в 2–12 раз выше

продукции самой цистозеры, что указывает на значительную скорость восстановления сообщества бентосных диатомовых водорослей после их выедания беспозвоночными (Маккавеева, 1979; Заика, 1982).

*Apostichopus japonicus* – представитель иглокожих из класса голотурий (Holothuroidea), ещё известный как кукумария, является ценным промысловым объектом, в т.ч. в зал. Петра Великого (Бирюлина, 1972; Левин, 1982; Лебедев, 2000). Описанию его биологии, физиологии и экологии посвящён ряд монографических обзоров и статей (Чое, 1962; Левин, 1982; Yang et al., 2006; Sun et al., 2015). Для целей марикультуры необходимы знания о рационах питания и составе природной пищи животных. Дальневосточный трепанг обитает на твёрдых и рыхлых грунтах верхней сублиторали Японского моря и в его питании существенную роль играет верхний слой осадка над коренным субстратом. Во время питания голотурия собирает околоротовыми щупальцами самый верхний слой осадка не глубже 1 мм или частицы осажённой взвеси с поверхности твёрдых грунтов. Вместе с частицами грунта трепанг заглатывает различные микроорганизмы, в т.ч. бактерии и диатомовые водоросли (Савилов, 1939; Бирюлина, 1972; Микулич, Козак, 1975; Левин, 1982; Рябушко, 1986а). Кроме диатомей, в кишечнике трепанга иногда находят фрагменты фораминифер, инфузорий, полихет, ракообразных, но регулярно преобладают бентосные диатомеи и бактерии (Hauksson, 1979; Riaux, 1983 и др.).

При исследовании содержимого кишечника дальневосточного трепанга из бух. Прибойной в августе 1981 г. обнаружено 54 вида и ввт диатомовых водорослей, из них более 50 относится к донным формам (табл. 45). Несмотря на то, что исследования проводили в период максимальной летней температуры воды в море, когда у трепанга отмечается минимальное значение индекса наполнения кишечника (Левин, 1982), в его пищевом комке обнаружено большое количество диатомовых водорослей.

Видовой состав микрофитов кишечника трепанга и грунта, на котором животные обитали, в данном случае каменистый грунт с примесью тонкозернистого песка, был сходным (табл. 45). Чаще всего в пищевом комке трепанга отмечены диатомовые *D. salina* var. *septata*, *Pl. staurophorum*, колонии *Gr. marina*, виды родов *Amphora*, *Lyrella*, *Navicula* и др. Всего найдено 58 видов диатомовых, из них на каменистых грунтах – 54, в пищевых комках гастроподы *N. pallida* – 42 и трепанга *Apostichopus japonicus* – 54 (табл. 46). Общее сходство для всех видов составляет более 65 %, а только между животными – 67 %.

*Echinarachnius parma* в сообществе подвижных сестонофагов является одним из наиболее широко распространённых животных, обитающих на песчаных грунтах в верхней сублиторали дальневосточных морей. Этот вид и близкий ему по экологии плоский морской ёж *Dendraster excentricus* Agassiz относятся к группе седиментаторов, которые питаются из придонного верхнего слоя осадка, поедая диатомеи, фораминиферы, динофлагелляты и бактерии (Турпаева, 1953; Соколова, Кузнецов, 1960; Timko, 1976; Кузнецов, 1980; Ghiold, 1983). С помощью абразивных движений аборальными иглами плоский морской ёж отделяет клетки диатомей от зёрен песка, используя при этом слизь ресничек для сбора пищи (Ghiold, 1983). Морской ёж *E. parma* обитает на мелководье со значительными придонными течениями, в результате которых происходит взмучивание верхнего слоя поверхности грунта.

Плоские морские ежи способны вклиниваться передним краем панциря в песчаный грунт, поедая микроводоросли и беспозвоночных, находящихся в грунте. При этом частицы размерами больше 50 мкм удерживаются с помощью игл и амбулакральных ножек, а непригодные для питания – отталкиваются (Timko, 1976). По данным автора, в кишечнике плоского морского ежа *D. exsenticus* летом преобладают диатомовые водоросли, зимой – ракообразные.

При анализе кишечника *E. parma* из зал. Восток обнаружено 23 вида диатомовых водорослей с преобладанием донных форм, обычных для песчаных грунтов бух. Прибойной: *Plagiogramma staurophorum*, *Delphineis surirella*, *Amphora marina*, *A. proteus* и др. (табл. 46). В песках отмечено 56 видов диатомовых, из них 23 – в пищевом комке плоского морского ежа.

**Табл. 46.** Встречаемость диатомовых водорослей в песчаных грунтах и в пищевых комках моллюсков и иглокожих зал. Восток

Видовой состав диатомовых водорослей	песок	I	II	III	IV
1	2	3	4	5	6
<i>Achnanthes brevipes</i>	+	-	-	-	-
<i>A. groenlandica</i>	-	-	-	-	+
<i>Actinoptychus senarius*</i>	+	+	+	+	+
<i>Amphora crassa</i>	+	-	-	+	+
<i>A. cruciata</i>		+	-	-	-
<i>A. laevissima</i>	+	-	-	-	+
<i>A. marina</i>	+	-	-	+	+
<i>A. proteus</i>	+	-	+	+	+
<i>Auliscus sculptus*</i>	+	+	-	-	+
<i>Bacillaria paxillifera</i>	+	-	-	-	+
<i>Cocconeis costata</i>	-	-	-	-	+
<i>C. distans</i>	+	+	-	-	+
<i>C. pellucida</i>	+	+	+	+	+
<i>C. scutellum</i>	-	+	-	-	+
<i>C. speciosa</i>	+	+	+	+	-
<i>Coscinodiscus radiatus</i>	+	+	+	-	+
<i>Cosmioneis pusilla</i>	+	-	-	+	-
<i>Cyclotella choctawhatcheeana</i>	+	+	+	-	-
<i>Cylindrotheca closterium</i>	+	-	-	-	+
<i>Delphineis surirella</i>	+	+	+	+	+
<i>Diatomella salina</i> var. <i>septata</i>	+	+	+	-	+
<i>Dimeregramma minor</i>	+	+	-	+	+
<i>Diploneis bombus</i>	+	-	-	-	+
<i>D. smithii</i>	+	+	+	+	+
<i>D. subcincta</i>	+	-	-	-	+
<i>D. suborbicularis</i>	+	+	-	-	-
<i>Entomoneis paludosa</i>	+	-	-	+	+
<i>Fallacia subforcipata</i>	+	+	+	-	-
<i>Fogedia finmarchica</i>	+	+	+	+	+
<i>Grammatophora marina</i>	+	+	+	+	+
<i>Halamphora coffeiformis</i>	+	-	-	-	+

Продолж. табл. 46

1	2	3	4	5	6
<i>Hyalodiscus scoticus</i>	+	+	-	-	+
<i>Licmophora abbreviata</i>	+	-	-	-	+
<i>Lyrella lyra</i>	+	+	+	+	+
<i>L. lyroides</i>	+	-	-	-	+
<i>N. directa</i>	+	+	-	+	+
<i>N. cancellata</i>	+	+	-	-	+
<i>Melosira moniliformis</i>	+	+	+	+	
<i>N. longissima</i>	-	-	-	-	+
<i>Nitzschia</i> sp.	+	-	-	-	+
<i>Odontella aurita</i>	+	-	-	-	+
<i>Opephora marina</i>	+	-	-	-	+
<i>Plagiogramma staurophorum</i>	+	+	+	+	+
<i>Plagiotropis lepidoptera</i>	+	+	+	+	+
<i>Planothidium hauckianum</i>	+	-	-	-	+
<i>Pleurosigma elongatum</i>	+	-	-	-	+
<i>Rhaphoneis amphicerus</i>	+	-	-	-	+
<i>Rh. nitida</i>	+	+	-	-	+
<i>Rhoicosphenia marina</i>	+	+	-	-	+
<i>Rhopalodia gibberula</i>	+	-	+	-	-
<i>Seminavis ventricosa</i>	+	+	+	+	+
<i>Skeletonema costatum</i> *	+	+	+	+	+
<i>Tabularia fasciculata</i>	+	+	+	+	+
<i>Tabularia tabulata</i>	+	+	+	+	+
<i>Thalassiosira nordenskiöldii</i> *	+	+	+	-	+
<i>Tryblionella acuminata</i>	+	-	-	-	+
<i>Tr. marginulata</i>	+	-	-	-	+
<i>Undatella anomala</i>	+	+	+	+	+
Всего:	56	33	23	23	49

У словные обозначения. Двустворчатые моллюски: I – *Mercenaria stimpsonii*; II – *Mactra sulcataria*; иглокожие: III – плоский морской ёж *Echinarachnius parma*; IV – сердцевидный морской ёж *Echinocardium cordatum*.

Для сравнения с предыдущими работами, в 2014 г. в бух. Троицы исследованы фекалии плоских морских ежей *E. parma* и *Scaphechinus mirabilis* Agassiz (Бегун и др., 2014). У *E. parma* найдено 10 видов диатомовых: бентосные виды *A. marina*, *P. granulata*, *T. fasciculata*, а также планктонные – *A. senarius*, *A. sculptus*, *Rh. setigera*, *Leptocylindrus mediterraneus*, *Th. nitzschoides*, *Thalassiosira gravida*, *Sk. costatum*. У другого вида *S. mirabilis* выявлено 15 видов диатомовых: *A. senarius*, *A. ehrenbergii*, *Guinardia flaccida*, *Th. nitzschoides*, *A. marina*, *A. spectabilis*, *C. rectum*, *C. scutellum*, *D. surirella*, *Gr. marina*, *N. longissima*, *P. granulata*, *Pl. staurophorum*, *Pl. elongatum*, *U. quadrata*.

Однако наличие планктонных водорослей в фекалиях морских ежей не означает, что они являются их объектами питания, т.к. эти виды диатомей обитают в основном в толще воды и, оседая на дно, попадают в пищеварительную систему животных вместе с песчаным грунтом. Всего у двух видов морских ежей бух. Троицы обнаружено 20 видов диатомовых, из них 6 видов общие. Некоторые из них найдены у иглокожих зал. Восток.



Сердцевидный морской ёж *Echinocardium cordatum*, отнесённый к грунтоедом (Buchanan, 1966; Кузнецов, 1980, 1982), широко распространён в морях умеренных широт Тихого и Атлантического океанов. В Японском море вид обитает повсеместно в песчаном грунте на глубине от 0,5 до 230 м, часто зарывшись вглубь песка до 20 см (Баранова, 1976). Исследования диатомовых водорослей в пищевых комках *E. cordatum* и песчаном грунте проведены в июле 1979 и августе 1982 гг. в пробах, собранных в бух. Прибойной с глубины 5,0 м. Качественный и количественный состав живых и мёртвых клеток диатомовых водорослей, а также калорийность и содержание органического углерода анализировали в трёх отделах кишечника морского ежа (на входе, в средней части и на выходе), а также в фекалиях и грунте, в котором животные обитают (табл. 46–48). Всего в кишечнике сердцевидного морского ежа найдено 49 видов и разновидностей диатомей (табл. 45), из которых 45 – принадлежат к грунтовым формам: *Amphora ovalis*, *A. proteus*, *D. surirella*, *Pl. staurophorum*, а также виды родов *Diploneis*, *Lyrella* и др. Интересная особенность отмечена для одного вида диатомей *Pl. staurophorum*, занимающего доминирующее положение в биотопе песка. Во всех пробах в кишечнике *E. cordatum* преобладали клетки этого вида с хлоропластами, а мёртвых клеток было гораздо меньше (табл. 47). Вероятно, этот вид проходит через кишечник сердцевидного морского ежа в интактном виде, что позволяет ему занимать доминирующее положение в прибрежных песках бухты.

**Табл. 47.** Количественное соотношение живых и мёртвых клеток диатомовых водорослей в кишечнике *E. cordatum* и песчаном грунте бух. Прибойной

Время отбора проб	Состояние клеток диатомовых водорослей	Средняя численность клеток диатомовых водорослей, $\times 10^3$ , кл.·см <sup>-2</sup>			
		Отделы кишечника <i>E. cordatum</i>			Песок
		I	II	III	
Июль	Живые	365	320	425	25,5
-«	Мёртвые	1475	1055	1735	1,1
Август	Живые	1600	780	-	82,2
-«	Мёртвые	5280	2760	-	1470
<i>Plagiogramma staurophorum</i>					
Июль	Живые	140	120	170	-
-«	Мёртвые	22	18	44	-
Август	Живые	300	140	-	330
-«	Мёртвые	40	-	-	-

В целом отмечено, что численность клеток диатомей во всех пробах в августе выше, чем в июле. Подобная тенденция отмечена также для диатомовых эпифитона грацилярии из Чёрного моря (Рябушко, 1993а). В июльских пробах песка из бух. Прибойной, взятых одновременно с сердцевидным морским ежом, отмечено больше живых клеток диатомей, чем в августе, в то время как в августе количество мёртвых клеток увеличилось как в кишечнике животных, так и в песках. Увеличение количества мёртвых клеток в грунте объясняется интенсивным выеданием диатомовых водорослей беспозвоночными, как это было указано ранее (Castenholz, 1961; Medlin, 1980; Smith et al., 1985). Всего в пищевом комке обнаружено до 20 % диатомовых с хлоропластами, а в песке – только 5 %.

Вероятнее всего, морской ёж может селективно отбирать живые клетки диатомей, поэтому мёртвых клеток в кишечнике значительно меньше, чем в пробах песка (табл. 47). В фекалиях морского ежа обнаружено много обломков панцирей диатомей, которые разрушаются, вероятно, от абразивных движений при сборе пищи и при прохождении через кишечник морского ежа.

Данные по калорийности и содержанию органического углерода в пробах песка и отделах кишечника морского ежа на входе (I) и выходе (III) из него показали, что количество органического углерода в 4,5 раза выше в кишечнике, чем в песке (табл. 48). За время прохождения пищи через кишечник усваивается 33 % органического вещества. При этом калорийность пищевого комка уменьшалась в 1,5 раза по сравнению с калорийностью в первом отделе. Фекалии сердцевидного морского ежа обогащены органическим углеродом по сравнению с песком в 3 раза. Из приведенных данных следует, что *E. cordatum* питается не безвыборочно, а отбирает микроорганизмы, прикрепленные к субстрату, в т.ч. и донные диатомей, которыми богаты прибрежные пески.

**Табл. 48.** Соотношение живых и мёртвых клеток диатомовых водорослей, калорийность и содержание органического углерода в пищевом комке сердцевидного морского ежа *Echinocardium cordatum* и песке бух. Прибойной

Отделы кишечника морского ежа и песок	Средняя численность клеток, $N \cdot 10^3$ кл. $\cdot$ мл <sup>-1</sup>		Калорийность, дж $\cdot$ г <sup>-1</sup>	C <sub>орг</sub> , %
	Живые	Мёртвые		
Песок	82,2 ± 18,7	1470 ± 52	13,12 ± 0,25 55,10 ± 1,05	0,141 ± 0,004
I-й отдел кишечника (на входе)	91,0 ± 14,2	331 ± 59	58,88 ± 14,16	0,627 ± 0,15
III-й отдел кишечника (на выходе)	35,5 ± 17,8	187 ± 43	39,27 ± 4,87	0,418 ± 0,053

Двустворчатый моллюск *Maetra sulcataria* обитает у открытых прибойных берегов и в бухтах северо-западной части Японского моря, закапываясь в песчаный грунт. Вместе с ним, на глубинах от 3 до 45 м преимущественно на песчаном грунте, но иногда и на гравии встречается другой моллюск – *Mercenaria stimpsoni*, который обитает в основном в биотопе песчаных грунтов бух. Прибойной (Скарлато и др., 1967). В августе 1981 г. в песках бух. Прибойной на глубине 5,0 м найдено 56 видов диатомовых, из них 46 – бентосные формы. В желудках моллюсков обнаружено 23 и 33 вида, соответственно (табл. 46). В целом, у двух видов моллюсков обнаружен близкий видовой состав диатомовых водорослей.

Анализируя многочисленные литературные данные по спектрам питания морских беспозвоночных, можно отметить следующее. В обзорной части монографии по собственным и литературным данным Е.А. Цихон-Луканина (1987) показала, что в состав пищи многих животных входят разные группы микроводорослей, в т.ч. диатомовые. В частности, ею дана ссылка на статью (Tenore, Dunstan, 1973), в которой указано, что двустворчатые моллюски родов *Crassostrea*, *Mercenaria* и *Mytilus* на 73–84 % усваивают диатомовые водоросли. Кстати, в литературных источниках очень редко даётся весь систематический спектр микроводорослей, обнаруженных в пищеварительной системе исследуемых беспозвоночных.

По данным ряда авторов (Thompson, Bayne, 1974; Bayne et al., 1976; Winter, 1976) у моллюсков-фильтраторов имеются достаточно эффективные механизмы, регулирующие поступление пищи в их пищеварительный тракт вместе с водой, а при увеличении концентрации взвеси животное удаляет её избыток, образуя псевдофекалии. Заметим, что морфоанатомические свойства и индивидуальные локомоции у разных групп гидробионтов отличаются друг от друга, поэтому наблюдается и разнообразный состав их пищи. Так, например, в зависимости от строения ротовой полости, некоторые нематоды могут выгрызать часть створки диатомеи и вытягивать её питательные вещества, включая белки, жиры, углеводы (Jensen, 1982, 1987; Romeyn, Bouwman, 1983). Другие виды заглатывают целиком пеннатные диатомеи и переваривают их содержимое внутри своей пищеварительной системы. Иногда некоторые виды микроводорослей могут проходить через пищеварительную систему животных в интактном виде, как это отмечено для сердцевидного морского ежа *E. cordatum*.

Таким образом, исследование пищевых комков у некоторых моллюсков и иглокожих, обитающих в разных экотопах зал. Петра Великого, а также анализ литературных источников показал, что бентосные диатомовые водоросли входят в спектр питания многих донных морских организмов и играют важную экологическую роль в трофодинамике морских водоёмов.

### 6.3. Роль диатомовых водорослей в биоэнергетике донных сообществ

В прибрежных экосистемах Японского моря первичная продукция микрофитобентоса имеет высокие значения за счёт фотосинтеза донных диатомовых водорослей. Для твёрдых и рыхлых грунтов зал. Восток выявлены общие закономерности фотосинтеза и дыхания донных сообществ на глубинах до 10,0 м в различные сезоны года (Чербаджи, Тарасов, 1980; Чербаджи и др., 1980; Рябушко и др., 1981).

Твёрдые грунты (камни, галька, валунами и скальные плиты). В зал. Восток выделено 8 основных сообществ твёрдых грунтов (Погребов, Кашенко, 1976), включающих более 100 видов животных и растений с соответствующей биомассой: более  $7,7 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$  для животных и более  $28 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$  для водорослей. Основными продуцентами органического вещества являются макрофиты, занимающие относительно небольшую площадь дна со средней биомассой  $242 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$ , и микроводоросли. Биомасса макрофитов в заливе в сообществах мидии *S. grayanus* и морских ежей *S. nudus* + *S. intermedius* составляет в среднем  $242,9 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ . Макрофиты с такой биомассой могут продуцировать летом до  $3059 \text{ мл } \text{O}_2 \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ , учитывая, что валовый фотосинтез доминирующих по биомассе макрофитов составляет в среднем  $12,6 \text{ мл } \text{O}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$  (Титлянов и др., 1978).

Для микрофитобентоса твёрдых грунтов зал. Восток указаны, главным образом, Bacillariophyta и Cyanoprokaryota (Белякова, 1975; Чербаджи, Бондарчук, 1985; Рябушко, 1986а, б). В заливе обнаружено 195 видов и ввт диатомовых, в том числе в эпилитоне найдено 115 таксонов (Рябушко, 2014). В пробах отмечено 7 планктонных видов, осевших на субстраты, 19 бентопланктонных и 154 бентосных форм. Отдел Cyanoprokaryota представлен 83 видами и ввт, из них в обрастании скалистых фаций найдена 31 форма, многие из них образуют на субстрате

коричневые налёты и корочки толщиной до 2 мм, составляющие  $75 \pm 15\%$  площади покрытия поверхности дна (Белякова, 1975).

При исследовании фотосинтеза и дыхания сообществ твёрдых грунтов установлено, что на глубинах до 10,0 м автотрофные процессы могут преобладать над гетеротрофными (Чербаджи и др., 1980). Как отмечают авторы, в донных сообществах первичная продукция образуется в основном за счёт бентосных диатомовых, которые составляют до 95 % всего микрофитобентоса. Вклад микрофитобентоса твёрдых грунтов зал. Восток в процессы первичного продуцирования весьма велик, а валовый фотосинтез может достигать 30–40 % общего выделенного кислорода автотрофными организмами бентоса. Установлено, что процессы первичного продуцирования в донных сообществах залива протекают со значительной скоростью, при этом в сообществах мидии *Crenomytilus grayanus* и морских ежей *Strongylocentrotus nudus* + *S. intermedius* валовый фотосинтез микрофитобентоса в среднем составлял зимой 840 и летом 1977  $\text{мл O}_2 \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$  (табл. 49).

**Табл. 49.** Средние значения продукционных показателей микрофитобентоса твёрдых грунтов зал. Восток (по: Чербаджи и др., 1980)

Месяц	Глубина, м	$t^\circ\text{C}$	Тип грунта	Концентрация хлорофилла «а», $\text{мг} \cdot \text{м}^{-2}$	Валовый фотосинтез (Ф), $\text{мл O}_2 \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$	Дыхание сообщества (R), $\text{мл O}_2 \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$	Отношение Ф/R
Февраль	1,5	-1,6	Галька	$95,6 \pm 54,9$	787,2	362,2	2,17
	5,0	-1,6	Щебень	$80,8 \pm 22,6$	558,0	458,2	1,22
	10,0	-1,6	Щебень	$192,2 \pm 39,6$	1176,0	631,2	1,86
Август	0,5	+22,2	Галька	$183,2 \pm 49,3$	$2646,6 \pm 715,2$	$1303,2 \pm 376,8$	2,03
	5,0	+18,7	Щебень	$110,0 \pm 22,7$	$2402,4 \pm 507,2$	$1212,0 \pm 266,1$	1,98
	10,0	+18,0	Щебень	$53,1 \pm 14,5$	$881,1 \pm 377,6$	$254,4 \pm 59,2$	3,46

Зимой при гомотермии и конвекции вод скорость фотосинтеза и дыхания сообществ до глубины 10,0 м изменяется слабо. В этот период прозрачность воды намного выше, чем летом. Зимой и летом скорость выделения кислорода микрофитобентосом по всем глубинам превосходит скорость потребления кислорода сообществом (табл. 50).

**Табл. 50.** Средние значения энергетического обмена донных сообществ твёрдых грунтов (без учёта макрофитов) в зал. Восток летом (по: Чербаджи и др., 1980)

Бентос	Дыхание		Валовый фотосинтез	
	$\text{мл O}_2 \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$	%	$\text{мл O}_2 \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$	%
Микрофитобентос	395,2 *	27,0	1976,7	100
Зообентос	1063,8	73,0	-	-
Сообщество	1459,0	100	1976,7	100

П р и м е ч а н и е. (\*) – дыхание микрофитобентоса твёрдых грунтов рассчитывали на основании среднего значения дыхания, которое составляет 10–30 % от валового фотосинтеза (Ryther, 1954; Jansson, Wulff, 1977).

В августе скорость фотосинтеза и количество хлорофилла «а», так же как и скорость дыхания сообществ микрофитобентоса твёрдых грунтов, снижались с глубиной.

Это, вероятно, связано с выраженной летней стратификацией вод в заливе и понижением температуры воды в более низких горизонтах. Кроме того, фотосинтетическая активность микрофитобентоса придонного слоя значительно понижается с глубиной из-за низкой прозрачности вод залива летом. Несмотря на то, что биомасса микрофитобентоса составляет ничтожно малую долю общей биомассы всех донных организмов, в прибрежье моря продуцируется значительное количество кислорода за счёт фотосинтеза донных микроводорослей.

Фотосинтетическая активность микрофитобентоса в течение суток распределяется неравномерно. В светлое время суток в придонном слое воды происходит увеличение концентрации кислорода за счёт фотосинтеза, а ночью кислород расходуется на процессы дыхания. Во второй половине светового дня снижение скорости фотосинтеза вызывается, вероятно, уменьшением концентрации биогенных элементов, используемых в автотрофных процессах, как это было отмечено для донных сообществ рыхлых грунтов (Propp, 1977).

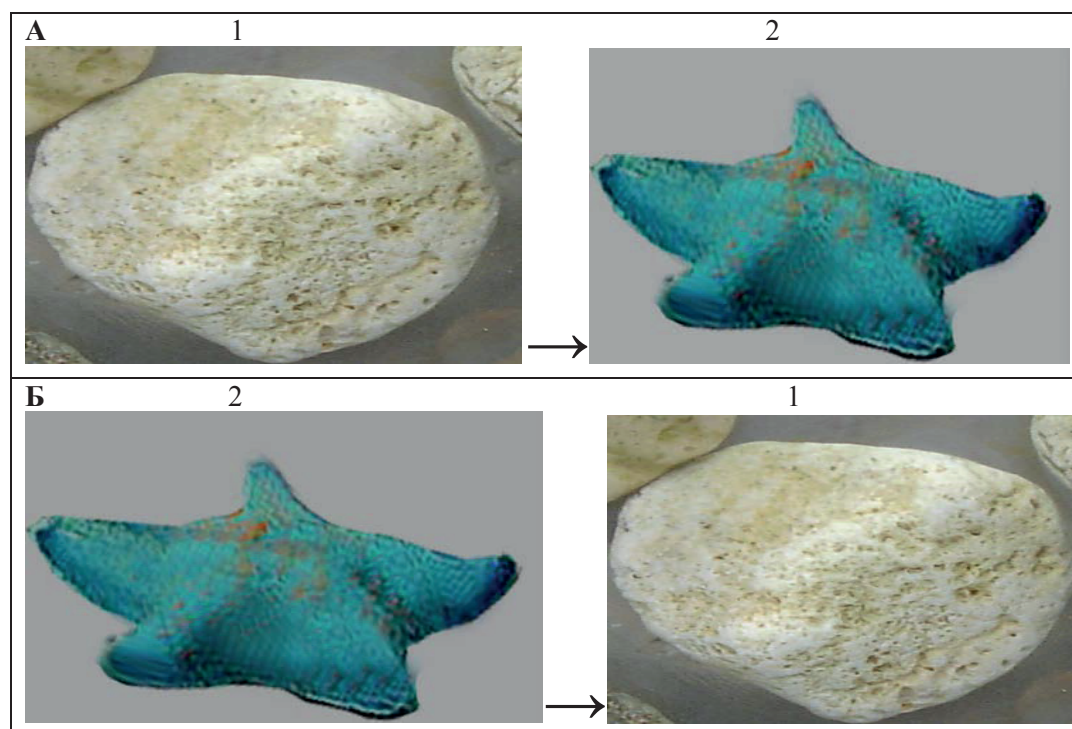
В опытах по изучению нетрофического взаимодействия микрофитобентоса твёрдых грунтов и морской звезды *Patiria pectinifera* (Müller et Troschel), обитающей на том же типе грунта, была оценена фотосинтетическая активность микроводорослей по скорости выделения кислорода (Рябушко и др., 1982; Рябушко, Холодов, 1985; Рябушко, 1986б). Опыты проводили в августе 1980 г. при температуре воды 17,6–19,8°C. Морских звёзд и грунт отбирали одновременно в разные сосуды в зал. Восток с глубины 1,0 м. Плоские камни размером 3–5 см и одноразмерные морские звёзды *P. pectinifera* собирали за 2 ч до начала опытов. С камней удаляли макрофиты и макрозообентос.

Микрообrost с камней был представлен в основном диатомовыми водорослями, среди которых по биомассе доминировали *C. scutellum*, *N. ammophila* var. *intermedia*, *T. aspera*, *T. tabulata* и др. При различных вариантах подключения респирометров, вода, протекая через сосуды с микроводорослями, обогащалась кислородом (рис. 98). Респирометры с морскими звёздами и камнями заполняли ультрафильтрованной морской водой и термостатировали в проточном аквариуме. В экспериментальный сосуд помещали по одному экземпляру либо морской звезды, либо камня. Всего для каждой серии опытов использовали 12 респирометров с животными, 12 – с камнями и 3 респирометра с водой служили контролем. Каждую пару респирометров с двумя группами морских звёзд и камней с микроводорослями соединяли между собой протоком воды с помощью перистальтических насосов. В каждом сосуде измеряли концентрацию кислорода по методу Винклера (Методы ..., 1979). Сосуды-респирометры с двумя группами разных по размеру камней с микроводорослями и морских звёзд соединяли в определенной последовательности так, чтобы происходил обмен воды между этими компонентами.

Первый вариант опыта: ультрафильтрованная вода из ёмкости с постоянной скоростью поступала в респирометр с микроводорослями, находящихся на камнях (рис. 98А). Затем вода, обогащённая кислородом, выделенным микроводорослями, поступала в респирометры с морскими звёздами. На выходе отбирали пробу воды для анализа.

Второй вариант опыта: респирометры подключали в обратной последовательности так, чтобы вода с метаболитами морской звезды воздействовала на микроводоросли грунта (рис. 98Б).





**Рис. 98.** Схема экспериментов по изучению воздействия микрофитобентоса твёрдого грунта (1) и морской звезды *Patiria pectinifera* (2) посредством внешних метаболитов. А – направление потока воды от микрофитобентоса к морской звезде, Б – противоположное воздействие (по: Рябушко, Холодов, 1985; Рябушко, 1986а).

На выходе системы отбирали пробу воды, поступающую из сосуда с микроводорослями при освещении воды близкой природной в море. Средняя сухая масса морских звёзд и биомасса диатомовых водорослей на экспериментальных камнях варьировали на двух уровнях и составляли соответственно 2,82 и 7,77 г, а для диатомовых – 14,3 и 19,3 мг. Скорость потребления кислорода ( $R$ ) морскими звёздами *P. pectinifera* в зависимости от сухой массой тела ( $W$ ) рассчитывали по формуле:  $R = a \cdot W^k$ , где  $a$  и  $k$  – коэффициенты, установленные ранее (Рябушко и др., 1982; Рябушко, Холодов, 1985; Рябушко, 2000).

Для морских звёзд скорость потребления кислорода при температуре воды 21°C составляла 73,3 и 151,7 мкл  $O_2 \cdot ч^{-1} \cdot экз^{-1}$ , соответственно. Скорость фотосинтеза микрофитобентоса в респирометрах варьировала от 200 до 298 мкл  $O_2 \cdot ч^{-1}$ . При разных вариантах подключения респирометров вода, протекая через сосуды с микроводорослями, обогащалась кислородом. В опытах, когда обеднённая кислородом вода после морских звёзд поступала в сосуд с микроводорослями, во всей системе наблюдался значительный выход кислорода. Это показывает, что метаболиты морских звёзд увеличивают фотосинтетическую активность микрофитобентоса примерно на 30 % (Рябушко, 2000).

В опытах, когда обеднённая кислородом вода после морских звезд поступала в сосуды с микрофитобентосом, во всей системе наблюдали значительный выход кислорода (табл. 51).

**Табл. 51.** Средние значения скорости выделения (+) кислорода ( $R$ , мкг  $O_2 \cdot ч^{-1}$ ) в экспериментальной системе, в которой происходит взаимодействие микрофитобентоса камней (МФБ) и морских звёзд *Patiria pectinifera* (МЗ).

Средняя биомасса		МФБ → МЗ		МЗ → МФБ	
МФБ, мг	МЗ, г <sub>сух.</sub>	$R$	$\Phi$	$R$	$\Phi$
19,3	7,77	+ 48,1	+ 199,8	+ 132,6	+ 248,3
	2,82	+ 142,8	+ 216,1	+ 174,6	+ 247,9
14,3	7,77	+ 55,2	+ 206,9	+ 107,8	+ 259,5
	2,82	+ 126,6	+ 199,9	+ 145,8	+ 297,5

П р и м е ч а н и е.  $\Phi$  – скорость фотосинтеза МФБ, мкг  $O_2 \cdot ч^{-1}$ ; стрелки указывают направление потока воды (по: Рябушко, Холодов, 1985)

Учитывая, что средняя биомасса диатомовых водорослей в опытах составляла  $16,8 \text{ мг} \cdot \text{см}^{-2}$  при площади проекции камня 30 кв. см, средняя скорость выделения кислорода составляла около 15 мкл  $O_2 \cdot ч^{-1}$  на 1 мг диатомовых водорослей или  $6,3\text{--}10,0 \text{ мкл } O_2 \cdot ч^{-1} \cdot \text{см}^{-2}$ . Эти данные соответствуют скорости фотосинтеза, достигающей до  $100 \text{ мл } O_2 \cdot ч^{-1} \cdot \text{м}^{-2}$ . Величины фотосинтеза имели сходные значения, полученные в природных условиях для микрофитобентоса твёрдых грунтов зал. Восток (Чербаджи и др., 1980). Несмотря на то, что биомасса диатомовых была в среднем в 1000 раз меньше биомассы морских звёзд, микрофитобентос выделял столько кислорода, что превосходил потребности животных в дыхании.

Рыхлые грунты. Роль микрофитобентоса в метаболизме сообщества подвижных сестонофагов зал. Восток была определена В.Г. Тарасовым (1978). Для оценки вклада разных групп бентоса в общее дыхание донного сообщества в аквариальных опытах изучена скорость потребления кислорода с одновременным исследованием фотосинтеза микрофитобентоса (Рябушко и др., 1981). Для этого использовали метод отбора проб рыхлого грунта вместе с обитающими в нём организмами стеклянными трубками диаметром отверстия 5 см.

Пробы песка в сообществах подвижных сестонофагов с доминированием плоских морских ежей *E. parma* и *S. mirabilis* бух. Прибойной отбирали с глубины 5,0 м. На месте их обитания водолаз вдавливал в песок сосуд, открытый с обоих концов, подрезая колонку грунта толщиной 2,5–8,0 см специальной пластиной. Пробы с придонной водой и неповреждённой колонкой грунта термостатировали в проточных аквариумах, и измеряли концентрацию кислорода в воде над поверхностью грунта по методу Винклера. В отдельные ёмкости одновременно с колонками грунта собирали плоских морских ежей. В термостатированных аквариумах измеряли потребление кислорода над поверхностью грунта в колонках, а в респирометрах – дыхание плоских морских ежей. Затем в респирометрах с грунтом после замены воды помещали морских ежей и проводили новый цикл измерений содержания кислорода.

По результатам натурных исследований отмечено, что донные сообщества рыхлых грунтов обеспечиваются энергией за счёт фотосинтеза микрофитобентоса, так же как и донные сообществ каменистых грунтов. Детальное изучение фотосинтеза и дыхания донных сообществ рыхлых грунтов в разные сезоны года на глубинах до 10,0 м показало, что бентосные диатомовые водоросли вносят существенный вклад в продукцию зал. Восток и за счёт фотосинтеза

микрофитобентоса образуется около 30 % первичной продукции водоёма (Чербаджи, Тарасов, 1980). Наибольшие значения фотосинтеза отмечены для микрофитобентоса песков с примесью гальки по сравнению с песками и илами, причём на илах скорость фотосинтеза ниже в 3–4 раза, чем на песках (табл. 52).

**Табл. 52.** Средние значения валового фотосинтеза ( $\Phi$ , мл  $O_2 \cdot m^{-2} \cdot сут^{-1}$ ) и дыхания ( $R$ , мл  $O_2 \cdot m^{-2} \cdot сут^{-1}$ ) донных сообществ рыхлых грунтов зал. Восток (по: Чербаджи, Тарасов, 1980)

Глубина, м	Песок		Песок с галькой		Ил	
	$\Phi$	$R$	$\Phi$	$R$	$\Phi$	$R$
0,5	102	82	258	131	-	-
5,0	166	131	-	-	63	216
10,0	150	199	-	-	14	147
Среднее за год	139	137	258	131	39	182

В бух. Прибойной в июле 1979 г. при температуре воды 17°C вырезали колонки песчаного грунта на глубине 6 м и помещали в аквариумы для проведения эксперимента по изучению дыхания у различных групп макро- мейо- и микробентоса (Рябушко и др., 1981). Кроме измерений скорости потребления кислорода бентосом, определяли также количество органического углерода в песке, поскольку число видов-детритофагов связано с содержанием  $C_{орг.}$  в грунте, а общее разнообразие животных – с общим разнообразием типов частиц в грунте (Whitlatch, 1981). В верхнем слое грунта толщиной 2 см количество органического углерода было почти таким же, как и в нижнем слое (2–4 см) и составляло 0,1 %.

Из-за низкой освещённости в аквариумах, фотосинтез в респирометрах с природным грунтом не происходил, несмотря на то, что в песчаном грунте микрофитобентос обильно был представлен донными диатомовыми водорослями (табл. 53) с высоким содержанием хлорофилла «а». В экспериментах, проведенных в то же время в сообществах рыхлых грунтов бух. Прибойной, отмечены высокие значения фотосинтеза. В респирометрах с грунтом из той же бухты инфауна представлена в основном моллюсками (табл. 54). Для каждого экземпляра животных, доминирующих в биотопе песка по численности и биомассе, рассчитывали скорость потребления кислорода с учётом структуры макросообществ (Тарасов, 1978). В некоторых сосудах макробентос отсутствовал, поэтому оказалось возможным измерить скорость потребления кислорода микро- и мейобентосом. Действительно, содержание функционального хлорофилла «а» в пробах было примерно в 2 раза выше, отмеченного ранее для лета, когда фотосинтез достигал 20 мл  $O_2 \cdot ч^{-1} \cdot м^{-2}$  (Чербаджи, Тарасов, 1980).

Общее дыхание бентосных сообществ, рассчитанное по данным аквариальных опытов, соответствовало измерениям, проведенным в природе в августе при температуре около 19°C на глубине 5,0–10,0 м. Микрофитобентос потреблял кислород примерно в 2 раза интенсивнее, чем животные инфауны, несмотря на то, что органическое вещество в сообществе представлено в основном макробентосом. Скорость потребления кислорода макро- и микробентосом примерно одинаковая.

**Табл. 53.** Видовой состав массовых видов диатомовых и животных инфауны, их численность ( $N$ ) и биомасса ( $B$ ) в песчаных грунтах бух. Прибойной, июль 1979 г. (по: Рябушко и др., 1981)

Бентосные диатомовые водоросли *			Животные <sup>x</sup>		
Таксон	$N, 10^3$ кл.·см <sup>-2</sup>	$B,$ мг·см <sup>-2</sup>	Таксон	Кол-во, экз.	Общая сырая масса, г
<i>Achnanthes septata</i>	6,2	0,076	<i>Glycemeris yessoensis</i>	9	14,6
<i>Amphora marina</i>	31,5	0,441	<i>Raeta pulchella</i>	2	0,7
<i>Cocconeis scutellum</i>	100,7	0,101	<i>Olivella borealis</i>	2	0,18
<i>Delphineis surirella</i>	176,0	0,159	<i>Echinarachnius griseus</i>	1	0,97
<i>Diploneis bombus</i>	6,2	0,157	<i>Aphiodia periecta</i>	1	0,3
<i>Fogedia finmarchica</i>	25,2	0,252	<i>Isopoda</i>	3	0,01
<i>Halamphora costata</i>	6,2	0,245	<i>Nereis virens</i>	3	1,24
<i>Navicula distans</i>	31,5	0,315	<i>Glycera onomichiensis</i>	1	0,06
<i>Navicula</i> sp.	12,6	0,123	<i>Lumbriconereis</i> sp.	2	0,3
<i>Plagiogramma staurophorum</i>	31,5	0,047	<i>Scoloples armiger</i>	2	0,08
<i>Plagiotropes lepidoptera</i>	25,2	0,252	<i>Macoma</i> sp.	3	1,7
<i>Pleurosigma elongatum</i>	6,2	0,378			
<i>Odontella aurita</i>	12,6	0,567			
<i>Seminavis ventricosa</i>	6,2	0,630			
Прочие виды	364,6	0,664			
Итого:	809,4	4,407	Итого:	29	20,14

Примечание. (\*) – определено Л.И. Рябушко, (x) – определено В.Г. Тарасовым.

**Табл. 54.** Дыхание различных групп бентоса в сообществе подвижных сестенофагов песчаных грунтов бух. Прибойной, июль 1979 г.

Бентос	Средняя биомасса, г·м <sup>-2</sup>	Численность, экз.·м <sup>-2</sup>	Дыхание, мл O <sub>2</sub> ·ч <sup>-1</sup> ·м <sup>-2</sup>
Микро- мейобентос	44,10 *	81,0·10 <sup>8</sup> *	6,11 **
Макробентос,	892,6	133	6,45
в том числе:			
инфауна	497	118	2,93
морские ежи	395,6	15	3,52
Всего:	-	-	12,56

(\*) – биомасса и численность клеток диатомовых водорослей;

(\*\*) – суммарное дыхание микро- и мейобентоса (по: Рябушко и др., 1981).

Для сопоставления с полученными выше результатами, одновременно в пробах песка из респирометров и колонок грунта был исследован видовой состав микроводорослей и их количественное распределение в природных условиях бух. Прибойной. Выявлено, что основной вклад в биотоп песка вносят бентосные диатомовые водоросли, которых отмечено более 30 видов, из них 14 – доминировали по численности и биомассе (табл. 53). Общая численность диатомовых составляла  $81,0 \cdot 10^8$  кл.·м<sup>-2</sup>, а их сырая масса –  $44,1$  г·м<sup>-2</sup> или  $84,4$  % общей биомассы микрофитобентоса.

Таким образом, летом сообщество подвижных сестонофагов в бух. Прибойной потребляет растворенный в воде кислород в следующих пропорциях: на долю микро- и мейобентоса, представленного в основном диатомовыми водорослями, бактериями и простейшими, приходится 49 %, макробентоса и фауны – 23 %, морскими ежами – 28 % от общего дыхания. Перестройка структуры микрофитобентоса твёрдых грунтов и угнетение развития диатомовых водорослей в весенний и осенний сезоны характерна, вероятно, и для рыхлых грунтов. Поэтому отношение валового фотосинтеза к дыханию донных сообществ в эти сезоны года было меньше единицы (табл. 54).

Интенсивность фотосинтеза микрофитобентоса уменьшается с глубиной, особенно на 10,0 м, из-за ухудшения светового режима. В зимний и летне-осенний сезоны бентосные микроводоросли на глубине 0,5 м выделяют кислород примерно в 2 раза больше потребностей в дыхании всего донного сообщества (табл. 55).

**Табл. 55.** Отношение валового фотосинтеза микрофитобентоса к дыханию донных сообществ рыхлых грунтов зал. Восток в разные сезоны года (по: Чербаджи, Тарасов, 1980)

Глубина, м	Зима	Весна	Лето	Осень
0,5	2,32	0,66	2,32	1,77
5,0	0,52	0,58	1,98	0,33
10,0	0,48	0,54	0,92	0,35
Средние значения	1,11	0,59	1,74	0,82

Следует также отметить, что в зимний и летний периоды на рыхлых грунтах зал. Восток наблюдается противоположная тенденция в изменении концентраций функционального хлорофилла «а» с глубиной (табл. 56).

**Табл. 56.** Валовый фотосинтез ( $\Phi$ ) микрофитобентоса и дыхание ( $R$ ) донных сообществ рыхлых грунтов зал. Восток (по: Чербаджи и др., 1980)

Месяц	Глубина, м	$T$ , °C	Тип грунта	Концентрация хлорофилла «а», мг·м <sup>-2</sup>	$\Phi$ , мл O <sub>2</sub> ·м <sup>-2</sup> ·ч <sup>-1</sup>	$R$ , мл O <sub>2</sub> ·м <sup>-2</sup> ·ч <sup>-1</sup>	Отношение $\Phi/R$
Февраль	1,8	-1,6	Песок, галька	80,0	1,9	0,4	4,75
	5,0	-1,6	Ил	56,9	4,7	4,8	0,98
	10,0	-1,6	Ил	15,2	3,1	3,6	0,86
Август	1,5	20,5	Песок	81,9	16,3	5,5	2,96
	5,0	19,6	Песок	140,2	20,6	7,2	2,86
	10,0	19,2	Песок	238,5	15,5	11,6	1,34

Если показатели хлорофилла «а» зимой понижались, то летом, наоборот, отмечено значительное повышение его концентрации с глубиной. Это вызвано тем, что зимой при низкой температуре воды у кромки льда на малых глубинах на твёрдых субстратах развиваются в основном колониальные виды диатомовых водорослей, дающих высокую продукцию. Летом доминируют в основном одиночноживущие виды донных диатомовых, особенно в рыхлых грунтах, которые из-за высокой температуры воды и инсоляции на малых глубинах спускаются в более глубокие места для своего обитания. Кроме того, летом приповерхностный



слой воды в зал. Восток обеднён биогенными элементами за счёт развития микроводорослей и стратификации вод, а регенерация биогенных элементов на границе раздела дно-вода способствует вегетации диатомовых водорослей на больших глубинах (Пропп, Пропп, 1981).

Сезонные изменения валового фотосинтеза микрофитобентоса рыхлых грунтов зал. Восток имеют те же тенденции, что и динамика фотосинтеза диатомовых водорослей каменистых грунтов. Максимальные значения фотосинтеза микрофитобентоса каменистых грунтов, перифитона стеклянных пластин и фитопланктона в Чёрном море отмечены также летом (Рябушко, 2013; Рябушко и др., 2013, 2014). Это свидетельствует о том, что гидрологические и гидрохимические условия в обоих морях изменяются сходным образом и оказывают существенное влияние на развитие микрофитобентоса разных экотопов, особенно на сезонную динамику видового состава и количественных характеристики.

Сравнительный анализ продукции микрофитобентоса твёрдых и рыхлых грунтов показал, что по степени убывания интенсивности фотосинтеза в донных сообществах на разных типах грунта их можно расположить в следующий ряд: камни → песок с галькой → песок → ил. В донных сообществах отношение фотосинтеза к дыханию, как в зимний, так и летний сезоны на глубинах до 10,0 м в основном больше единицы. Это показывает, что процессы синтеза преобладают над деструкционными процессами, а исследованные сообщества по суммарным показателям можно отнести к автотрофным.

Следовательно, продукционные показатели твёрдых и рыхлых грунтов верхней сублиторали Японского моря могут достигать высоких значений не только за счёт фотосинтеза макрофитов и фитопланктона, но и микрофитобентоса. При этом важную роль в биоэнергетике донных сообществ играют бентосные диатомовые водоросли, способные за короткое время насыщать кислородом придонные и донные слои вод в море.

Полученные оценки фотосинтеза микрофитобентоса камней и рыхлых грунтов зал. Восток (Чербаджи и др., 1980; Чербаджи, 1982) имеют сходные значения с данными, отмеченными и для различных акваторий морей Мирового океана (Рябушко, 2013), что свидетельствует об общих закономерностях развития диатомовых водорослей – первичных продуцентов в прибрежных морских экосистемах.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Монография является первым обобщением натуральных и экспериментальных исследований видового состава, численности, биомассы и структурных показателей сообществ диатомовых водорослей микрофитобентоса верхней сублиторали Японского моря. В неё вошли оригинальные работы авторов, касающиеся различных аспектов изучения диатомовых водорослей за сорокалетний период с анализом данных предшественников.

В микрофитобентосе Японского моря обнаружено 260 видов, разновидностей и форм, принадлежащих отделу Bacillariophyta, включающий 3 класса, 31 порядок, 53 семейства, 89 родов и 260 видов и ввт, из них класс Coscinodiscophyceae составляет 12 порядков, 17 семейств, 21 род, 27 видов и ввт; класс Fragilariophyceae – 8 порядков, 8 семейств, 19 родов, 37 видов и ввт; класс Bacillariophyceae является самым представительным и объединяет 11 порядков, 28 семейств, 49 родов, 196 видов и ввт. Из всех обнаруженных нами таксонов 146 видов и ввт являются новыми для российских вод бентоса Японского моря, из них 82 % принадлежит классу Bacillariophyceae, 9,5 и 8,5 % соответственно классам Fragilariophyceae и Coscinodiscophyceae. В микрофитобентосе зал. Восток, в котором наиболее планомерно проводились многолетние исследования, обнаружено 195 видов и ввт.

Установлено, что общий состав видов и доминирующих диатомовых водорослей в северо-западной части Японского моря изменяется в зависимости от качества субстратов. Преобладают бентосные виды (более 70 %), морские (59 %) и аркто-бореально-тропические, включая нотальные виды (49 %).

Видовой состав диатомовых водорослей изменяется в зависимости от сезона года, глубины и экотопа их обитания. В эпифитоне 25 видов донной растительности из разных по степени загрязнения акваторий зал. Петра Великого найдено 112 видов и ввт диатомовых водорослей. В эпифитоне бурых агарофитовых водорослей обнаружен 31 вид диатомовых при культивировании *Saccharina japonica*, по 22 вида указано на талломах природных популяций *Cystoseira crassipes* и *Ahnfeltia tobuchiensis*. Отмечено, что обилие диатомовых водорослей возрастает в эпифитоне культивируемых водорослей-макрофитов по сравнению с их природными популяциями.

В связи с тем, что некоторые виды диатомовых продуцируют токсины и вызывают «цветение» воды, они являются потенциально опасными и представляют угрозу для биоты и человека. Особенно опасны скопления таких микроводорослей с высокой биомассой в районах марихозяйств по культивированию беспозвоночных и рыб из-за возможности накопления биотоксинов водорослей в тканях промысловых гидробионтов. Поэтому был изучен состав диатомовых в пищеварительной системе некоторых видов моллюсков и иглокожих Японского моря; в пищеварительных трактах и фекалиях отмечено 68 видов с преобладанием донных форм диатомовых водорослей.

Представляются важными исследования акваторий, прилегающих к Дальневосточному морскому государственному природному биосферному

заповеднику Российской Федерации – резервуару ценных видов животных и растений Японского моря. В этом регионе обнаружено 93 вида и ввт диатомовых водорослей, из них впервые указано 43 вида с доминированием донных форм.

Наряду с флористическим изучением диатомовой флоры микрофитобентоса в различных акваториях Японского моря, представлены также количественные данные годовой и сезонной динамики обилия видов, численности, биомассы и структурных показателей сообществ диатомовых водорослей. Максимум численности ( $80 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>) бентосных диатомовых водорослей в эпилитоне зал. Восток зарегистрирован в марте, а биомассы ( $2576$  мг·м<sup>-2</sup>) – в январе на глубинах 5,0 и 0,5 м, соответственно.

При исследовании диатомовых и бактерий, обитающих в подвижном поверхностном микронном слое современных донных осадков, которые располагаются на разных коренных породах грунта, обнаружено 74 вида и ввт диатомовых водорослей. Установлено, что соотношение биомасс диатомовые/бактерии на разных грунтах варьирует в пределах 3-х порядков. При этом с увеличением глубины снижается численность, но возрастает число свободноживущих форм диатомовых по сравнению с малыми глубинами, на которых преобладают прикрепленные формы.

Впервые проведена оценка состояния разных по степени загрязнённости бухт и заливов зал. Петра Великого Японского моря (с преобладанием химического, нефтяного и термального загрязнений, бытовых и промышленных сбросов), используя индикационные характеристики диатомовых водорослей по их отношению к сапробности воды. При исследовании диатомовых водорослей перифитона антропогенных субстратов использован метод экспериментальных пластин, которые экспонировали в фоновых и загрязнённых акваториях. Обнаружено 129 видов и ввт Bacillariophyta с преобладанием бентосных микроводорослей, включая 30 % планктонных видов. Наибольшее количество видов и ввт (116) найдено в перифитоне экспериментальных субстратов, эпифитоне макрофитов отмечено 95 и эпизооне беспозвоночных – 73, в том числе 59 видов были общими для трёх указанных экотопов. В сильно загрязнённых акваториях общая численность диатомовых варьировала от 0,2 млн кл.·г<sup>-1</sup> в эпифитоне *Ulva clathrata* до 319,8 млн кл.·г<sup>-1</sup> у *Zostera marina*.

Среди индикаторов сапробности по численности доминировали  $\alpha$ -мезосапробионты. Для умеренно загрязнённых акваторий численность диатомовых варьировала от 1,4 млн кл.·г<sup>-1</sup> на *Chorda filum* до 87 млн кл.·г<sup>-1</sup> на *Codium fragile*. В целом, в загрязнённых акваториях зал. Петра Великого зарегистрировано снижение видового разнообразия, обилия видов и количественных характеристик микроводорослей. Отмечено, что для большинства условно чистых, фоновых бухт, характерно высокое видовое богатство диатомовых водорослей и преобладание  $\beta$ -мезосапробионтов – индикаторов умеренного органического загрязнения морских вод.

Для сравнения с морскими водами изучен видовой состав и количественные характеристики диатомовых перифитона экспериментальных пластин в водоёме эстуарного типа на примере гиперэвтрофной искусственной лагуны. Обнаружено 79 видов диатомовых водорослей с доминированием видов  $\alpha$ -мезосапробионтов – индикаторов сильного загрязнения вод.

Результаты сравнительного анализа видового состава и количественного распределения бентосных диатомовых водорослей Японского и Чёрного морей показали, что, несмотря на географическую изолированность водоёмов, в развитии диатомовых отмечены общие черты сходства и различия, характерные для микрофитобентоса морей умеренных широт. Показано, что при близкой температуре воды численность диатомовых водорослей на сходных субстратах в Чёрном море выше, по сравнению с Японским морем. При сравнении флор диатомовых из морей, имеющих разную солёность и температурный режим вод, выявлено, что в обоих водоёмах преобладают морские формы (более 60 %), но в Японском море выше процент эвгалобных видов, а в Чёрном море – мезогалобных.

Следует заметить, что, несмотря на большое количество работ по изучению диатомовых водорослей планктона и бентоса Японского моря, до сих пор не исследован их единый эколого-флористический комплекс, подобно тому, как это было сделано для крымского побережья Чёрного моря (Рябушко, 2009, 2013).

К основным результатам наших исследований можно отнести сводку библиографических источников по встречаемости бентосных видов *Bacillariophyta* в морях Мирового океана и их фитогеографии, а также Атлас иллюстраций, которые легли в основу 2-го тома монографии.

В заключении следует отметить, что вопросы по исследованию диатомовых водорослей микрофитобентоса Японского моря, затронутые в книге, не являются исчерпывающими, поскольку дальневосточные моря России, имеющие огромную протяжённость, всё ещё остаются достаточно слабо изученными. Между тем, диатомовые водоросли бентали морей играют исключительную роль как первичные продуценты органического вещества и создают высокую продукцию, часто превосходящую таковую фитопланктона и макрофитов, а также являются первопищей для многих морских беспозвоночных и млекопитающих животных. Всё это свидетельствует о важности и перспективности дальнейшего изучения бентосных диатомовых водорослей морей Дальнего Востока.

## ЛИТЕРАТУРА

1. **Адрианов А.В., Кусакин О.Г.** Таксономический каталог биоты зал. Петра Великого Японского моря, 1998. 350 с.
2. **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.
3. **Александров Б.Г., Гаркуша О.П.** Эпифитон *Enteromorpha intestinalis* и некоторые факторы, его определяющие // Экология моря. 2008. Вып. 76. С. 9–15.
4. **Афифи А., Эйзен К.** Статистический анализ. Подход с использованием ЭВМ. Москва: Мир. 1982. 488 с.
5. **Бабенко А.И.** Конструкции водорослёвых плантаций в Приморье // Рыб. хоз-во. 1981. № 10. С. 68–69.
6. **Багавеева Э.В.** Многощетинковые черви – обрастатели установок на плантациях ламинарии и приморского гребешка // Биологические исследования бентоса и обрастания в Японском море. Владивосток: ДВО РАН, 1991. С. 111–119.
7. **Баранова З.И.** Тип (Echinodermata) // Животные и растения залива Петра Великого. Л., 1976. С. 114–120.
8. **Барашков Г.К.** Кормовая ценность диатомовых водорослей // Журн. Природа. 1960. № 6. С. 100.
9. **Барина С.С., Медведева Л.А., Анисимова О.В.** Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. Тель-Авив, 2006. 498 с.
10. **Бегун А.А.** Фитопланктон бухты Золотой Рог и Уссурийского залива (Японское море) в условиях антропогенного загрязнения // Изв. ТИНРО. 2004. Т. 138. С. 330–344.
11. **Бегун А.А.** Диатомовые водоросли, как компонент обрастания экспериментальных пластин в Уссурийском заливе и бух. Золотой Рог (Японское море): Тез. докл. IX съезд ГБО РАН (г. Тольятти, 18–22 сент. 2006 г.). Тольятти, 2006. Т. 1. С. 39.
12. **Бегун А.А.** Состав и количественные характеристики микроводорослей планктона и перифитона в заливе Петра Великого (Японское море): Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 – экология. Владивосток, 2007. 18 с.
13. **Бегун А.А.** Роль поверхности антропогенных субстратов в количественном развитии микрофитоперифитона (залив Петра Великого, Японское море): Тез. докл. X съезд гидробиол. об-ва РАН. (Владивосток, 28 сент.–2 окт. 2009 г.) / Отв. ред. А.Ф. Алимов, А.В. Адрианов. Владивосток: Дальнаука, 2009а. С. 34.
14. **Бегун А.А.** Оценка состояния морской среды методом биоиндикации по диатомовым водорослям в обрастании антропогенных субстратов // Территориальные исследования: цели, результаты, перспективы: Тез. V региона школы-семинара молодых учёных, аспирантов и студентов (Биробиджан, 20–23 октября 2009 г.). Биробиджан: ИКАРП ДВО РАН – ГОУ ВПО «ДВГСГА», 2009б. С. 8–10.



15. Бегун А.А. Биоиндикационное состояние морской среды по диатомовым водорослям эпифитона макрофитов (залив Петра Великого, Японское море) // Изв. ТИНРО. 2012. Т. 169. С. 1–17.
16. Бегун А.А. Видовой состав Bacillariophyta эпифитона макрофитов в заливе Петра Великого (российское побережье Японского моря) // Альгология. 2013. Т. 23, № 3. С. 1–23.
17. Бегун А.А., Звягинцев А.Ю. Биоиндикация качества морской среды по диатомовым водорослям в обрастании антропогенных субстратов // Изв. ТИНРО. 2010. Т. 161. С. 177–198.
18. Бегун А.А., Звягинцев А.Ю. Bacillariophyta перифитона гиперевтрофной искусственной лагуны в черте г. Владивостока (российское побережье Японского моря) // Альгология. 2013. Т. 23, № 2. С. 167–187.
19. 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.
20. Бегун А.А., Рябушко Л.И. Диатомовые водоросли эпифитона морского льна *Phyllospadix iwatensis* Makino в бухте Лазурная Японского моря: Материалы междунар. науч. конф. «Современные проблемы альгологии» и VII Школы по морской биологии (г. Ростов-на-Дону, 9–13 июня 2008 г.). Ростов-на-Дону. 2008б. С. 44–46.
21. 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 г.). Хабаровск: ДВО РАН, 2008в. Кн. 2. С. 294–296.
22. Бегун А.А., Звягинцев А.Ю., Масленников С.И. Фитопланктон в районе очистных сооружений г. Владивостока (Амурский залив, Японское море) // Научные труды Дальрыбвтуза. 2011. Т. 24. С. 3–12.
23. Бегун А.А., Звягинцев А.Ю., Мощенко А.В. Состав, обилие и динамика сообществ микроводорослей перифитона в прибрежных водах некоторых акваторий залива Петра Великого Японского моря // Изв. ТИНРО. 2009а. Т. 157. С. 50–79.
24. Бегун А.А., Рябушко Л.И., Звягинцев А.Ю. Состав и количественные характеристики микроводорослей перифитона экспериментальных пластин из разных из разных по степени трофности акваторий залива Петра Великого (Японское море) // Альгология. 2009б. Т. 19, № 3. С. 257–272.
25. Бегун А.А., Рябушко Л.И., Звягинцев А.Ю. Диатомовые водоросли перифитона экспериментальных пластин бухты Золотой Рог Японского моря в условиях хронического антропогенного загрязнения // Альгология. 2010а. Т. 20. № 4. С. 449–470.
26. 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.
27. Бегун А.А., Елькин Ю.Н., Максимов С.О., Белогурова Л.С., Артюков А.А. Структура питания клипестер *Echinarachnius parma* и *Scaphechinus mirabilis* (Echinoidea, Clupeasteroidea) в бухте Троицы Японского моря // Изв. ТИНРО. 2014. Т. 178. С. 199–205.

28. **Бегун А.А., Рябушко Л.И., Звягинцев А.Ю.** Видовой состав *Bacillariophyta* перифитона акваторий залива Посъета, прилегающих к Дальневосточному морскому государственному природному биосферному заповеднику (Японское море) // Альгология. 2015. Т. 25, № 1. С. 2–15.
29. **Беклемишев К.В.** Питание некоторых массовых планктонных копепод в дальневосточных морях // Зоол. журн. 1954. Т. 33, № 6. С. 1210–1230.
30. **Беклемишев К.В.** О влиянии питания копеподами диатомей на ход численности последних на примере дальневосточных морей // Тр. ИОАН СССР. 1954. Т. 13. С. 77–82.
31. **Белан Т.А.** Особенности обилия и видового состава бентоса в условиях загрязнения: Залив Петра Великого, Японское море: Автореф. дисс... канд. биол. наук. Владивосток, 2001. 24 с.
32. **Белан Т.А., Мощенко А.В., Чернова А.С.** Долговременные изменения видового разнообразия таксоценов многощетинковых червей в прибрежной зоне Японского моря: Тез. докл. междунар. рабоч. совещания по изучению глобальных изменений на Дальнем Востоке (Владивосток, 11–15 сент. 2000). Владивосток: Дальнаука, 2003. С. 196–224.
33. **Беляева (Сечкина) Т.В.** Диатомовые в поверхностном слое осадка Японского моря // Тр. ИО АН СССР. 1961. Т. 46. С. 247–262.
34. **Белякова Р.Н.** Сине-зелёные водоросли в обрастании естественных субстратов залива Восток Японского моря // Обрастания в Японском и Охотском морях. Владивосток, 1975. С. 92–107.
35. **Белякова Р.Н.** Флора Суанophyta бентоса дальневосточных морей СССР: Автореф. дис. ...канд.биол. наук: 03.00.05. АН СССР, Ботанический ин-т.: Л., 1989. 18 с.
36. **Белякова Р.Н.** Конспект флоры Суанophyta бентоса Дальневосточных морей России // Ботан. журн. 2000. Т. 85, № 11. С. 87–98.
37. **Белякова Р.Н.** Синезелёные водоросли бухты Кратерной (Курильские острова) // Новости систематики низших растений. 2001. Т. 35. С. 8–12.
38. Биология анфельции // Сборник работ. № 27. ДВНЦ АН СССР: Владивосток, 1980. 124 с.
39. Биология культивируемых мидий / Иванов В.Н., Холодов В.И., Сеничева М.И. и др. Киев: Наук. думка, 1989. 100 с.
40. **Бирюлин Г.М.** Внутренние волны как фактор распределения организмов в пелагиали // Изв. ТИНРО. 1955. Т. 43. С. 208–210
41. **Бирюлин Г.М., Бирюлина М.Г., Микулич Л.В., Якунин Л.П.** Летние модификации вод залива Петра Великого // Тр. ДВНИГМИИ. 1970. Вып. 30. Т. 2. С. 300–316.
42. **Бирюлина М.Г.** Запасы трепанга в зал. Петра Великого // Вопросы гидробиологии некоторых районов Тихого океана. Владивосток, 1972. С. 22–32.
43. **Бодяну Н.** Микрофитобентос // Основы биологической продуктивности Чёрного моря. Киев: Наук. думка, 1979. С. 109–122.
44. **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.

45. **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 «Диатомовые водоросли как биоиндикаторы современного состояния окружающей среды и их роль в палеоэкологии и биостратиграфии (морфология, систематика, флористика, экология, палеогеография, биостратиграфия (27 сент.-2 окт. 2009, Минск). Минск: Право и экономика, 2009. С. 35–36.

46. **Бондарчук Л.Л.** Бентосные диатомеи Кандаляшского залива Белого моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.18 – гидробиология. М., 1970. 21 с.

47. **Бондарчук Л.Л.** Особенности распределения эпифитных диатомей на макрофитах Белого моря: Тез. докл. Всесоюз. совещ. по морской альгологии-макрофитобентосу. М., 1974. С. 22–23.

48. **Бондарчук Л.Л.** Некоторые материалы по диатомовым обрастаниям Охотского моря // Экология донного населения шельфовой зоны. М., 1979. С. 6–8.

49. **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.

50. **Бондарчук Л.Л., Кузнецов Л.Л.** Сезонная динамика диатомовой флоры верхней сублиторали Баренцева моря // Новости сист. низших растений. – Л., 1988. Т. 25. С. 27–31.

51. **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

52. **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.

53. **Бондарчук Л.Л., Кулаковский Э.Е., Халаман В.В.** Начальные стадии колонизации искусственных субстратов микроводорослями в условиях марикультуры мидий (Белое море) // Исследования фитопланктона в системе мониторинга Балтийского моря и других морей СССР. М.: Наука, 2001. С. 256–266.

54. **Борисюк М.В.** Видовой состав фитоперифитона Таганрогского залива Азовского моря // Альгология. 2002. Т. 12, № 4. С. 408–420.

55. **Боровиков В.П., Боровиков И.П.** STATISTICA® Статистический анализ и обработка данных в среде Windows®. М.: Информ. издат. дом «Филинь», 1998. 608 с.

56. **Борщов Н.Г.** Водоросли Аральского моря // Тр. Арало-Каспийской экспедиции. Приложение II к записке Аленицина «Аральское море». Санкт-Петербург, 1877. С. 32.

57. **Брайко В.Д.** Метоболиты мидий и их роль в модификации микроусловий ценоза обрастаний // Биология моря. 1979. Вып. 48. С. 9–15.

58. **Брыков В.А., Блинов С.В., Черняев М.** Экспериментальное культивирование съедобной мидии в заливе Восток Японского моря // Биология моря. 1986. № 4. С. 7–14.

59. **Бурковский И.В., Эпштейн В.С., Малибога Н.Н.** Пищевая специализация и трофическая структура сообщества морских псаммофильных инфузорий // Зоол. журн. 1980. 59. Вып. 3. С. 325–334.
60. **Бухтиярова Л.Н.** Bacillariophyta в биомониторинге речных экосистем. Современное состояние и перспективы использования // Альгология. 1999. Т. 9, № 3. С. 89–103.
61. **Буянкина С.К.** Опытное-промышленное выращивание японской ламинарии на морских подводных сооружениях в Приморье: Тез. докл. Всесоюз. совещания по биол. ресурсам морей Дальнего Востока. Владивосток, 1975. С. 89–90.
62. **Буянкина С.К., Паймеева Л.Г.** Сезонная динамика брестаний плантационных установок ламинарии японской в бухте Кит (Японское море). С. 33–49: сб. науч. тр. «Промысловые водоросли и их использование». М.: ВНИРО, 1987. 170 с.
63. **Ващенко М.А.** Загрязнение залива Петра Великого Японского моря и его биологические последствия // Биология моря. 2000. Т. 26, № 3. С. 149–159.
64. **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.
65. **Винокурова Т.Т.** О сезонной и краткочастотной изменчивости гидрологических характеристик в заливе Петра Великого // Изв. ТИНРО. 1977. Т. 101. С. 7–12.
66. **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.
67. **Владимирова К.С.** Фітомікробентос Східного Сиваша // Біологічне обґрунтування розвитку кефального господарства Східного Сиваша і Молочного лиману. Киев, 1960а. С. 31–40. (Праці Ін-ту гідробіол. АН УРСР. № 35).
68. **Владимирова К.С.** Фітомікробентос Молочного лиману // Біологічне обґрунтування розвитку кефального господарства Східного Сиваша і Молочного лиману. Киев, 1960б. С. 131–137. (Праці Ін-ту гідробіол. АН УРСР. № 35).
69. **Возжинская В.Б., Цапко А.С., Блинова Е.И., Калугина А.А., Петров Ю.Е.** Промысловые водоросли СССР. Справочник. М.: Пищ. пром-ть, 1971. 270 с.
70. **Воронков М.Г., Кузнецов И.Г.** Кремний в живой природе. Новосибирск: Наука, Сибирское отд., 1984. 156 с.
71. **Вышкварцев Д.И.** Физико-географическая и гидрохимическая характеристики мелководных бухт залива Посьета // Гидробиол. исследования заливов и бухт Приморья. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984. С. 4–11.
72. **Вышкварцев Д.И., Коновалова Г.В.** О механизмах зимнего «цветения» микроводорослей в водах залива Петра Великого (Японское море) // Биология моря. 1979. № 1. С. 72–73.
73. **Габаев Д.Д.** Оседание личинок двустворчатых моллюсков и морских звёзд на коллекторы в заливе Посьета (Японское море) // Биология моря. 1981. № 4. С. 59–65.
74. **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.

75. **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.
76. **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.
77. **Гайл Г.И.** Распределение фитопланктона в поверхностных слоях прибрежных вод северо-западной части Японского моря // Вестн. Дальневост. Фил. АН СССР. 1936. № 18. С. 81–108.
78. **Гайл Г.И.** Церации северной части Японского моря // Изв. ТИНРО. 1949. Т. 29. С. 159–172.
79. **Гайл Г.И.** Определитель фитопланктона Японского моря // Изв. ТИНРО. 1950. Т. 33. С. 3–177.
80. **Галкина В.Н., Куликовский Э.Е., Кунин Б.Л.** Влияние аквакультуры мидий в Белом море на окружающую среду // Океанология. 1982. Вып. 2. С. 321–324.
81. **Герасименко Л.М., Венецкая С.Л., Дубинин А.В., Орлеанский В.К., Заварзин Г.А.** Альгобактериальные сообщества гиперсоленых лагун Сиваша (Крым) // Альгология. 1992. Т. 2, № 2. С. 88–94.
82. **Герасименко Л.М., Некрасова В.К., Орлеанский В.К.** и др. Первичная продукция галофильных цианобактериальных сообществ // Микробиология. 1989. 58, № 3. С. 507–514.
83. **Георгиев А.А.** Эпифитные диатомовые водоросли макрофитов пролива Великая Салма (Кандалакшский залив, Белое море): Автореф. дисс... канд. биол. наук. М., 2010. 23 с.
84. **Гусарова И.С.** Трансформация растительности в условиях хронического загрязнения в кутовой части Амурского залива: Тез. докл. Междунар. науч.-практ. конф. «Экологические проблемы использования прибрежных морских акваторий» (Владивосток, 26–28 окт. 2006 г.). Владивосток, 2006. С. 48–49.
85. **Герасимюк В.П., Ковтун О.А.** Микроскопические водоросли Тилигульского лимана (Чёрное море, Украина) // Альгология. 2007. Т. 17, № 1. С. 42–52.
86. **Герасимюк В.П., Эннан А.А., Шихалеева Г.Н.** Видовой состав водорослей бентоса Куяльницкого лимана (северо-западное Причерноморье, Украина) // Альгология. 2011. Т. 21, № 2. С. 226–240.
87. **Голиков А.Н.** Класс Брюхоногие (Gastropoda) // Животные и растения залива Петра Великого. Л., 1976. С. 79–92.
88. **Голиков А.Н., Скарлато О.А.** Влияние разведения мидий в Белом море на бентос прилегающей акватории // Биология моря. 1979. № 4. С. 68–73.
89. **Горбенко Ю.А.** Экология морских микроорганизмов перифитона. Киев: Наук. думка, 1977. 252 с.
90. **Горбенко Ю.А.** Образование бактериальной пленки на погруженных в морскую воду пластинках, покрытых необрастающими красками // Тр. Севастоп. биол. ст. 1963. Т. XIV. Р. 447–452.
91. **Горбенко Ю.А., Кучерова З.С.** Взаимоотношения диатомовых водорослей и палочковидных бактерий в первичной плёнке обрастаний в море // Тр. Севастоп. биол. ст. 1964. Т. XV. С. 485–492.



92. **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.
93. **Грезе И.И.** Питание амфипод Чёрного моря // Трофология водных животных. М.: Наука, 1973. С. 183–205.
94. **Грезе И.И.** Питание бокоплава *Dexamine spinosa* (Mont.) в Чёрном море // Тр. Севастоп. биол. ст. 1963. Т. XVI. С. 224–240.
95. **Гусяков Н.Е.** Диатомовые водоросли обрастаний твёрдого субстрата прибрежья Одесского залива Чёрного моря // Укр. бот. журн. 1981. Т. 37, № 3. С. 36–39.
96. **Гусяков Н.Е., Герасимюк В.П.** О некоторых новых и интересных видах диатомовых водорослей Чёрного моря // Новости сист. низших растений. 1984. Т. 21. С. 14–16.
97. **Гусяков Н.Е., Закордонец О.А., Герасимюк В.П.** Атлас диатомовых водорослей бентоса северо-западной части Чёрного моря и прилегающих водоёмов. Киев: Наук. думка, 1992. 112 с.
98. Дальневосточный морской биосферный заповедник. Биота. (Отв. ред. А.Н. Тюрин, ред. А.Л. Дроздов). Владивосток: Дальнаука, 2004. Т. 2. 848 с.
99. Диатомовый анализ. Определитель ископаемых и современных диатомовых водорослей. Кн. 2. Л.: Госгеоллиздат, 1949. 238 с.
100. Диатомовый анализ. Книга 3. Определитель ископаемых и современных диатомовых водорослей. Л.: Госиздат, 1950. 398 с.
101. Диатомовые водоросли СССР: Ископаемые и современные. Т. I. Л.: Наука, 1974. 238 с.
102. Диатомовые водоросли СССР. Ископаемые и современные. Т. II. Вып. 1. Л.: Наука, 1988. 116 с.
103. Диатомовые водоросли России и сопредельных стран. II (4). С.Петербургский ун-т, 2006. 178 с.
104. **Дикарев В.П.** Липиды диатомовых водорослей из залива Посыета Японского моря // Биология моря. 1987. № 1. С. 43–48.
105. Ежегодник качества морских вод по гидрохимическим показателям (Японское море) за 1989 год. Инв. № 8740. Владивосток: ПУГКС, 1990. 58 с.
106. **Еленкин А.А.** Морские перидинеи и диатомовые Камчатки // Тр. Камчат. экспед. Ф.П. Рябушинского. Ботан. отд. М. 1914. Вып. 2. С. 403–408.
107. Животные и растения залива Петра Великого. Л.: Наука, 1976. 363 с.
108. **Жирмунский А.В.** Проблемы биологии и культивирования мидии *Mytilus edulis* // Биология моря. 1986. № 4. С. 3–6.
109. **Жирмунский А.В.** Тихоокеанская мидия // Биология моря. 1988. № 5. С. 72–74.
110. **Жирмунский А.В., Коновалова Г.В.** «Красные приливы» в заливе Петра Великого Японского моря // Биология моря. 1982. № 5. С. 3–6.
111. **Жузе А.П.** Диатомовые в поверхностном слое осадков Охотского моря // Тр. ИО АН СССР. 1957а. Т. 22. С. 164–220.
112. **Жузе А.П.** Диатомовые в донных осадках Берингова моря // Тр. Комиссии по изучению четвертичного периода. 1957б. Т. 13.
113. **Жузе А.П.** Диатомовые в донных отложениях северо-западной части Тихого океана // Докл. АН СССР. 1959. Т. 125, № 4. С. 891–894.

114. **Жузе А.П.** Стратиграфические и палеогеографические исследования в северо-западной части Тихого океана. М.: Изд-во АН СССР. 1962. 260 с.
115. **Жузе А.П.** Атлас микроорганизмов в донных осадках океанов. М.: Наука, 1977. 196 с.
116. **Жузе А.П., Сёмина Г.И.** Общие закономерности в распределении диатомовых в планктоне Берингова моря и в поверхностных донных осадках // Докл. АН СССР. 1955. Т. 100, № 3. С. 579–582.
117. **Жузе А.П., Козлова О.Г., Мухина В.В.** Диатомеи и селикофлагелляты в поверхностном слое осадков Тихого океана. Тихий океан // Докл. АН СССР. 1966. Т. 171, № 6. С. 1435–1438.
118. **Жузе А.П., Мухина В.В., Козлова О.Г.** Диатомеи и селикофлагелляты в поверхностном слое осадков Тихого океана. Тихий океан // Микрофлора и микрофауна в современных осадках Тихого океана. М.: Наука. 1969. С. 7–47.
119. **Забелина М.М.** Диатомовые водоросли и кремневые жгутиковые илов залива Петра Великого // Диатомовый сборник ЛГУ, 1953. С. 180–185.
120. **Забелина М.М., Киселёв И.А., Прошкина-Лавренко А.И., Шешукова В.С.** Диатомовые водоросли // Определитель пресноводных водорослей. СССР. М.: Госиздат, 1951, т. 4. 619 с.
121. **Зайка В.Е.** Некоторые данные о первичной продукции донных сообществ // Первичная и вторичная продукция морских организмов. Киев: Наук. думка, 1982. С. 157–162.
122. **Зайка В.Е., Павловская Т.В.** Питание морских инфузорий одноклеточными водорослями // Биология моря. 1970. Вып. 19. С. 82–95.
123. **Зайка В.Е., Валовая Н.А., Повчун А.С., Ревков Н.М.** Митилиды Чёрного моря / АН Украинской ССР, Ин-т биологии южных морей им. А.О. Ковалевского. Киев: Наук. думка, 1990. 207 с.
124. **Зайцев О.В., Ярош В.В.** Внутрисезонная статистическая модель распространения примеси в Амурском заливе // Тр. ДВНИИ. 1986. Вып. 37. С. 63–78.
125. **Зайцева Т.В.** Статистический анализ поля скорости течений в прибрежной зоне залива Петра Великого // Гидрофизические исследования в северной части Тихого океана. Владивосток. 1981. С. 93–98.
126. **Звалинский В.И.** Световые и температурные условия обитания анфельции в проливе Старка Японского моря. С. 28 – 34: сб. работ. № 27. Биология анфельции. ДВНЦ АН СССР: Владивосток, 1980. 124 с.
127. **Звалинский В.И., Тищенко П.П., Михайлик Т.А., Тищенко П.Я.** Эвтрофикация Амурского залива // Современное экологическое состояние залива Петра Великого Японского моря: монография / Отв. ред. Н.К. Христофорова. Владивосток: Издательский дом Дальневост. федерал. ун-та, 2012. С. 76–114.
128. **Звягинцев А.Ю.** Морское обрастание в северо-западной части Тихого океана. Владивосток: Дальнаука, 2005. 432 с.
129. **Звягинцев А.Ю., Будникова Л.Л.** Разноногие раки (*Amphipoda*, *Crustacea*) в обрастании системы охлаждения Владивостокской ТЭЦ-2 // Изв. ТИНРО. 2003. Т. 131. С. 280–298.
130. **Звягинцев А.Ю., Кондратьева Е.С.** Видовой состав и сезонная динамика уловов ихтиофауны полужакрытого морского водоема в черте г. Владивостока (Амурский залив, Японское море) в условиях антропогенной эвтрофикации // Изв. ТИНРО. 2002. Т. 130. С. 509–518.

131. **Звягинцев А.Ю., Мощенко А.В.** Морские техноэкосистемы энергетических станций. Владивосток: Дальнаука, 2010. 343 с.
132. **Звягинцев А.Ю., Ивин В.В., Кашин И.А., Бегун А.А.,** Городков А.Н. Чужеродные виды в Дальневосточном морском государственном биосферном заповеднике // Изв. ТИНРО. 2012. Т. 170. С. 60–81.
133. **Згуровская Л.Н.** Видовой состав и распределение планктонных водорослей в донных илах Чёрного моря // Океанология. 1978. Т. 18, вып. 4. С. 716–721.
134. **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.
135. **Зенкевич Л.А.** Рельеф дна // Основные черты геологии и гидрологии Японского моря. М., 1961. Гл. I. Ч. I. С. 5–23.
136. **Зернов С.А.** Отчёт по командировке в северо-западной части Чёрного моря для изучения фауны и собрания коллекции для зоологического музея Императорской Академии наук (за 1907 г.) // Ежегодник Зоол. музея Имп. АН. 1908. Т. 13. С. 0154–0166.
137. **Зинова А.Д., Калугина А.А.** К систематике видов рода *Cystoseira* Ag. в Чёрном море // Новости сист. низших растений. 1974. Т. 11. С. 116–125.
138. **Золотарев В.Н.** Склерохронология морских двустворчатых моллюсков. Киев: Наук. думка, 1989. 112 с.
139. **Зуенко Ю.И.** Элементы структуры вод Японского моря // Изв. ТИНРО. 1998. Т. 123. С. 262–290.
140. **Зуенко Ю.И., Юрасов Г.И.** Водные массы северо-западной части Японского моря // Метеорол. и гидрол. 1995. № 8. С. 50–57.
141. **Иванов А.И.** Фитопланктон // Биология северо-западной части Чёрного моря. Киев: Наук. думка, 1967. С. 59–75.
142. **Кабалайне М.В.** Развитие косы Куршю-Нария и залива Куршю-Марес // Тр. Ин-та геол. (Вильнюс). 1967, вып. 5. С. 181–207.
143. **Калугина-Гутник А.А.** Фитобентос Чёрного моря. Киев: Наук. думка, 1975. 248.
144. **Калугина-Гутник А.А., Куфгаркова 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.
145. **Каменский Л.Ф.** Состояние зарослей анфельции в бухтах Троица, Андреева и заливе Славянском // Изв. ТИНРО. 1972. Т. 81. С. 259–261.
146. **Караева Н.И.** Бентические диатомовые водоросли западного побережья Каспийского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05–ботаника. Баку, 1961. 20 с.
147. **Караева Н.И.** Диатомовые водоросли бентоса Каспийского моря. Баку: Элм, 1972. 258 с.
148. **Караева Н.И.** Диатомовые водоросли бентоса Каспийского моря: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.05 – ботаника. Баку, 1975. 43 с.
149. **Караева Н.И.** Новый подпорядок диатомовых водорослей // Ботан. журн. 1978. Т. 63, № 12. С. 1747–1750.
150. **Караева Н.И.** О географических элементах эвгалобных диатомей в бентосе Каспийского моря: материалы 5 конф. по низшим растениям Закавказья (Баку, сент. 1979 г.). Баку, 1979. С. 18–19.

151. **Караева Н.И., Мусаева С.К.** О морфологии и таксономии двух видов из рода *Grammatophora* Ehr. (Bacillariophyta): материалы 5 конф. по низшим растениям Закавказья (Баку, сент. 1979 г.). Баку, 1979. С. 19–21.
152. **Касьянов В.Л., Коновалова Г.В., Крючкова Г.А., Горохова В.Н.** Динамика численности личиночного планктона и фитопланктона в заливе Восток Японского моря // Закономерности распределения и экол. прибрежных биоценозов. Л.: Наука, 1978. С. 27–29.
153. **Кашенко В.П.** Биологическая станция «Восток» // Биологические исследования залива Восток. Владивосток, 1976. С. 7–11.
154. **Кашина В.А.** Диатомовые водоросли обрастаний экспериментальных пластин Тауйской губы Охотского моря (предварительное сообщение // Обрастания в Японском и Охотском морях. Владивосток: АН СССР ДВНЦ ИБМ, 1975. № 3. С. 180–183.
155. **Кизеветтер И.В.** Технология дальневосточного агара // Изв. ТИНРО. 1952. Т. 36. 310 с.
156. **Ким Дж., Клекка У.Р., Мьюлер К.У.** Факторный, дискриминантный и кластерный анализ. М.: Финансы и статистика. 1989. 312 с.
157. **Киселев И.А.** Состав и распределение фитопланктона в Амурском лимане // Исследование морей СССР, Гос. гидролог. ин-т, 1931. вып. 14. 116 с.
158. **Киселев И.А.** Сезонные изменения фитопланктона в бухте Патрокл (Усурийский залив) Японского моря // Бюлл. Тихоокеан. Комитета АН СССР. 1934. № 3. С. 45–48.
- Киселев И.А.** Состав и периодичность фитопланктона в бухте Патрокл Японского моря // Исследование морей СССР, Гос. гидролог. ин-т, 1935. Вып. 22. С. 82–118.
- Киселев И.А.** Фитопланктон дальневосточных морей как показатель некоторых особенностей их гидрологического режима // Тр. ГОИН. 1947. Вып. 1(13). С. 189–212.
159. **Киселев И.А.** Периодичность планктонных водорослей одной из гаваней Японского моря // Диатомовый сборник ЛГУ, 1953. С. 173–179.
160. **Киреева М.С.** Эпифитные диатомовые озера Гилли // Тр. Севанской озерной ст. 1929. Т. II, вып. 3. С. 5–30.
161. **Кирпенко Н.И.** Механизмы биотического взаимовлияния пресноводных микроводорослей: Автореф. дисс... докт. биол. наук. Киев, 2011. 41 с.
162. Климат Владивостока. Л.: Гидрометеиздат, 1978. 167 с.
163. **Кляшторин Л.Б.** Диатомовые обрастания китов дальневосточных морей // Тр. ИО АН СССР. 1962. Т. 58. С. 314–321.
164. **Кобзарь А.Д., Христофорова Н.К.** Оценка загрязнения вод залива Петра Великого тяжёлыми металлами по их содержанию в бурых водорослях-макрофитах / Современное экологическое состояние залива Петра Великого Японского моря: монография. Отв. ред. Н.К. Христофорова. Владивосток: Издательский дом Дальневост. федерал. ун-та. 2012. С. 362–381.
165. **Ковалёва 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.
166. **Ковалёва Г.В.** Систематический список микроводорослей бентоса и планктона прибрежной части Азовского моря и прилегающих водоёмов: 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. 174–192.

167. **Ковалевская Р.А.** Сезонная смена эпифитов цистозирры толстоногой *Cystoseira crassipes* (Turn.) Ag. (Phaeophyta, Fucales) // Изв. ТИНРО. 1982. Т. 106. С. 154–158.

168. **Ковальчук Ю.Л.** Диатомовые обрастания на антропогенных субстратах // Биоповреждения. Обрастание и защита от него: климатические, биохимические и экотоксикологические факторы. М., 1996. С. 40–48.

169. **Ковардаков С.А.** Движение воды как экологический фактор (на примере макрофитов): Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.18 – гидробиология. Севастополь, 1983. 21 с.

170. **Коган Ш.И.** Альгофлора озера ТССР: Материалы по гидрохимии и гидробиологии водоёмов ТССР. Ашхабад, 1963. С. 49–74.

171. **Козлова О.Г., Мухина В.В.** Диатомовые и силикофлагелляты во взвеси и донных осадках Тихого океана // Геохимия кремнезема. М.: Наука. 1966. С. 192–219.

172. **Колганова Н.Т.** Сезонная характеристика планктона лагуны Буссе (залив Анива): материалы III науч.-практ. конф. «Итоги исследований по вопросам рационального использования и охраны водных, земельных и биологических ресурсов Сахалина и Курильских островов» (27–28 марта 1987 г.). Южно-Сахалинск, 1987. С. 124–136.

173. **Колганова Н.Т., Могильникова Т.А.** О фитопланктоне Ныйского залива в августе–сентябре 1996 и 1997 гг.: Материалы XXXIII науч.-метод. конф. (апрель, 1998 г.). Ч. 2. Южно-Сахалинск: Изд-во СахГУ, 1999. С. 110–112.

174. **Колпаков Н.В., Ольховик А.В., Колпаков Е.В., Милованкин П.Г.** Первые данные по составу и структуре фитоконсорций эстуариев залива Петра Великого // Изв. ТИНРО. 2012. Т. 170. С. 3–16.

175. **Кольбе Р.В.** К технике изготовления препаратов диатомовых водорослей // Журн. микробиол. 1916. Т. 3, № 1–2. С. 69–76.

176. **Конгисер Р.А.** Несколько наблюдений над наннопланктоном и илами Японского моря (залив Петра Великого) // Ботан. журн. СССР. 1935. 20, № 1. С. 75–80.

177. **Коновалова Г.В.** Видовой состав и численность фитопланктона залива Посьета (Японское море) // Исследование пелагических и донных организмов дальневосточных морей. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1979. С. 53–16.

178. **Коновалова Г.В.** Видовой состав фитопланктона залива Восток // Гидробиол. исследования заливов и бухт Приморья. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1984а. С. 93–98.

179. **Коновалова Г.В.** Структура планктонного фитоценоза залива Восток Японского моря // Биология моря. 1984б. № 1. С. 13–23.

180. **Коновалова Г.В.** «Красные приливы» в морях (некоторые итоги изучения) // Альгология. 1992а. Т. 2, № 3. С. 18–25.

181. **Коновалова Г.В.** «Красные приливы» в дальневосточных морях России и прилегающих акваториях Тихого океана (обзор) // Альгология. 1992б. Т. 2, № 4. С. 96–102.

182. **Коновалова Г.В.** Динофлагелляты дальневосточных морей России и сопредельных акваторий Тихого океана. Владивосток: Дальнаука, 1998. 298 с.



183. **Коновалова Г.В.** «Красные приливы» и «цветение» воды в дальневосточных морях России и прилегающих акваторий Тихого океана // Биология моря. 1999. Т. 25, № 4. С. 263–273.
184. **Коновалова Г.В., Орлова Т.Ю.** Структура фитопланктона мелководной северо-западной части Японского моря // Биология моря. 1988. № 5. С. 10–20.
185. **Коновалова Г.В., Тяпкин В.С.** Биомасса фитопланктона в заливе Посьета Японского моря // Биология моря. 1982. № 2. С. 12–19.
186. **Коптяева Т.Ф.** Фитопланктон Вавайских озер Южного Сахалина // Озера Южного Сахалина и их ихтиофауна. М.: Изд-во МГУ, 1964. С. 141–153.
187. **Корн О.М., Кашин И.А.** Влияние промышленного культивирования двустворчатых моллюсков на личиночный планктон акваторий: Тез. докл. конф. «Научно-технические проблемы марикультуры в стране». Владивосток: ТИНРО. 1989. С. 97–98.
188. **Корякова М.Д.** Гидрохимическая и гидрологическая характеристики морской воды одной из бухт зал. Петра Великого // Вопросы океанографии дальневосточных морей. Л.: Гидрометиздат, 1987. С. 59–66.
189. **Корякова М.Д., Никитин В.М., Звягинцев А.Ю., Белогурова Л.С.** Влияние загрязненных портовых вод на обрастание и коррозию высоколегированной стали // Биология моря. 2002. Т. 28, № 2. С. 138–142.
190. **Корякова М.Д., Супонина А.П., Звягинцев А.Ю.** О возможности оценки загрязнения портовых вод по минеральному составу сообщества обрастания // Океанология. 2003. Т. 43, № 2. С. 203–208.
191. **Короткевич О.С.** Диатомовая флора литорали Баренцева моря // Тр. ММБИ. 1960. Вып. 1. С. 68–338.
192. **Козн Р.К., Пудовкин А.И.** О видовой принадлежности съедобной мидии, обитающей в приазиатской части Тихого океана // Биология моря. 1988. № 5. С. 70–72.
193. **Крупнова Т.Н.** Закономерности размножения ламинарии японской (*Laminaria japonica* Agesch.) – объекта марикультуры: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 – ботаника. Владивосток, 1984. 26 с.
194. **Куваева С.Б.** Диатомовые обрастания в Чёрном море // Тр. ИОАН СССР. 1962. Т. 58. С. 328–331.
195. **Кузнецов А.П.** Экология донных сообществ Мирового океана (Трофическая структура морской донной фауны). М.: Наука, 1980. 244 с.
196. **Кузнецов А.П.** Трофическая структура морского донного населения как система экологической организации // Первичная и вторичная продукция морских организмов. Киев: Наук. думка, 1982. С. 169–180, 196.
197. **Кузнецов Л.Л.** Хлорофиллы и первичная продукция микроводорослей, связанных со льдом Амурского залива Японского моря // Биология моря. 1980. № 5. С. 72–74.
198. **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.
199. **Кузнецов Л.Л.** Функциональные характеристики криофлоры в морях Европейского бассейна Арктики // Жизнь и среда полярных морей. Л.: Наука, 1989. С. 89–92.

200. **Кузнецов Л.Л.** Сезонная динамика продукционных характеристик фитопланктона и микрофитобентоса в прибрежье Баренцева моря // Исследования фитопланктона в системе мониторинга Балтийского моря и других морей СССР. М.: Гидрометеиздат, 1991. С. 232–241.
201. **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.
202. **Кузнецов Л.Л., Строгая Т.Л.** Дыхание и фотосинтез микрофитобентоса литоральной зоны Баренцева моря: Тез. докл. Всесоюз. конф. «Природная среда и проблемы изучения, освоения и охраны биол. ресурсов морей СССР и Мирового океана». Л., 1984. С. 110–111.
203. **Кузнецов Л.Л., Шошина Е.В.** Фитоценозы Баренцева моря. Физиологические и структурные характеристики. Апатиты: Кольский научн. центр, ММБИ РАН, 2003. 308 с.
204. **Кулаичев А.П.** STADIA 6.0. Методы анализа и средства анализа данных в среде Windows. М.: НПО «Информатика и компьютеры». 1996. 256 с.
205. **Кусакин О.Г.** Гидробиологические исследования Института биологии моря на литорали дальневосточных морей СССР. Научные сообщения Института биологии моря. Владивосток, 1971. Вып. 2. С. 134–135.
206. **Кустенко Н.Г.** Некоторые особенности развития диатомовых водорослей в культурах и их устойчивость к специфическим факторам среды: сб. науч. тр., посвящ. 85-летию Карадагской биол. ст. им. Т.И. Вяземского. Симферополь: «Сонат», 2001. С. 176–182.
207. **Кучерова З.С.** Диатомовые обрастания некоторых моллюсков и крабов // Тр. СБС. 1960. Т. 13. С. 39–48.
208. **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.
209. **Кучерова З.С.** Динамика численности и биомассы диатомовых водорослей в ценозе обрастаний / Биология моря. 1975. Вып. 35. С. 67–73.
210. **Кучерова З.С., Горбенко Ю.А.** Влияние бактериальной пленки на оседание диатомовых водорослей // Тр. СБС. 1963. Т. 16. С. 443–446.
211. **Лебедев А.М.** Состояние промысла и запасов дальневосточного трепанга *Apostichopus japonicus* в Приморье // Биология моря. 2000. Т. 26, № 4. С. 284–289.
212. **Левенец И.Р., Скрипцова А.В.** Донная растительность кутовой части Амурского залива: Тез. докл. Междунар. науч.-практ. конф. "Экологические проблемы использования прибрежных морских акваторий" (Владивосток, 26–28 окт. 2006 г.). Владивосток, 2006. С. 125–128.
213. **Левин В.С.** Дальневосточный трепанг. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982. 191 с.
214. **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.
215. **Левич А.П.** Структура экологических сообществ // Биол. науки. 1977. № 10. С. 63–74.

216. **Левченко Е.В., Бегун А.А., Селина М.С., Орлова Т.Ю.** Микроэпифитон бухты Соболя (Уссурийский залив, Японское море): Тез. докл. III междунар. науч.-практ. конф. «Морские прибрежные экосистемы. Водоросли, беспозвоночные и продукты их переработки» (Владивосток, 8–10 сент. 2008 г.). Владивосток: ТИНРО-Центр, 2008. С. 95–96.
217. **Левченко Е.В., Бегун А.А.** Диатомовые водоросли эпифитона на макрофитах бухты Соболя (Уссурийский залив, Японское море) // Изв. ТИНРО. 2008а. Т. 154. С. 248–258.
218. **Левченко Е.В., Бегун А.А.** Оценка состояния морской среды Уссурийского залива органическими веществами методом биоиндикации по сообществу диатомовых водорослей эпифитона: Материалы Междунар. науч.-практ. конф. ЮНЕСКО «Современное экологическое состояние, ресурсы и перспективы природопользования. Морская экология», посвящ. 10-летию Междунар. кафедры ДВГУ (Владивосток, 29 нояб. 2008 г.). Владивосток, 2008б. С. 29–30.
219. **Лисицын А.П., Богданов Ю.А.** Взвешенный аморфный кремнезём в водах Тихого океана // Океанологические исследования. 1968. № 18. С. 5–14.
220. **Лихт Ф.Р., Астахов А.С., Боцул А.И., Деркачев А.Н., Дударев О.В., Марков Ю.Д., Уткин И.В.** Структура осадков и фаций Японского моря. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1983. 286 с.
221. **Лосева Э.И.** Атлас позднеплиоценовых диатомей Прикамья. Л.: Наука, 1982. 204 с. 104 табл.
222. **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.
223. **Лохова Д.С., Рябушко Л.И.** Диатомовые водоросли перифитона стеклянных пластин при разных сроках их экспозиции в Карантинной бухте Чёрного моря в зимне-весенний сезон // Альгология. 2012. Suppl. С. 174–175.
224. Лоция северо-западного берега Японского моря. От реки Туманная до мыса Белкина. Л.: Министерство обороны СССР, Гл. управление навигации и океанографии, 1984. 320 с.
225. **Луцик Н.В.** Сезонные изменения содержания аденозинтрифосфата, хлорофилла и органического углерода в микросестоне залива Восток (Японское море) // Биология моря. 1981. № 4. С. 36–41.
226. **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.
227. **Макарова И.В.** О принципах видовой и внутривидовой систематики у диатомовых водорослей // Ботан. журн. 1974. Т. 59, № 2. С. 283–295.
228. **Макарова И.В., Невретдинова Т.Л.** Новые данные по диатомовым водорослям первого позднеплейстоценового межледниковья северо-западной части Берингова моря // Альгология. 1991. Т. 2, № 3. С. 96–98.
229. **Макарова И.В., Пичкилы Л.О.** К некоторым вопросам методики вычисления биомассы фитопланктона // Ботан. журн. 1970. Т. 55, № 10. С. 1488–1494.
230. **Макиенко В.Ф., Мальцев В.Н., Крупнова Т.Н.** Культивирование водорослей на Дальнем Востоке // Рыб. хоз-во. 1981. № 10. С. 51–53.

231. **Маккавеева Е.Б.** Биоценоз *Cystoseira barbata* Ag. (Wor.) прибрежного участка Чёрного моря // Тр. СБС. 1959. Т. 13. С. 27–38.
232. **Маккавеева Е.Б.** К экологии и сезонным изменениям диатомовых обрастаний на цистозире // Тр. Севастоп. биол. ст. 1960. Т. XIII. С. 27–38.
233. **Маккавеева Е.Б.** Беспозвоночные зарослей макрофитов Чёрного моря. Киев: Наук. думка, 1979. 227 с.
234. **Макрушин А.В.** Биологический анализ качества вод. Л., 1974. 60 с.
235. **Мальцев В.Н.** Культивирование ламинарии японской на Дальнем Востоке: Тез. докл. I Всесоюз. конф. по морской биологии. Владивосток, 1977. С. 165.
236. **Мальцев В.Н., Моисеенко Т.Н.** Результаты исследований культивирования ламинарии японской в Приморье // Изв. ТИНРО. 1979. Т. 103. С. 47–54.
237. **Марковцев В.Г.** Взаимодействие плантаций марикультуры и прибрежных экосистем, с. 417: Тез. докл. Третьей междунауч.-практ. конф. Владивосток: ТИНРО-Центр. 2008. 442 с.
238. **Мережковский К.С.** Заметка о диатомовых водорослях Геническа (Азовское море) // Зап. Новорос. об-ва естествоиспытателей. 1902. Т. 24, № 2. С. 33–72.
239. Методы гидрохимических исследований океана. М.: Наука, 1978. 270 с.
240. Методы химического анализа в гидробиологических исследованиях. Владивосток, 1979. 127 с.
241. **Микулич Л.В., Козак Л.П.** Некоторые биолого-экологические особенности трепанга (*Stichopus japonicus* var. *armatus* Selenka) // Тр. Тихоокеанского океанол. ин-та. 1975. Т. 9. С. 119–127.
242. **Микулич Л.В., Цихон-Луканина Е.А.** Состав пищи приморского гребешка // Океанология. 1981. Т. 21, вып. 5. С. 894–897.
243. **Миронов Г.Н.** Фильтрационная работа и питание мидий Чёрного моря // Тр. Севаст. биол. ст. 1948. Т. 6. С. 338–352.
244. **Миронов Г.Н.** О питании некоторых планктонных организмов Чёрного моря // Тр. ЗИН АН СССР. 1941. Т. 7, вып. 2. С. 217–220.
245. **Миронова Н.В.** Количественная характеристика *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. в районе Севастополя // Биология моря. 1979. Вып. 51. С. 9–12.
246. **Миронова Н.В.** Морфо-биологическая характеристика и распространение *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. в Чёрном море // Экология моря. 2000а. Вып. 50. С. 48–52.
247. **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.
248. **Могильникова Т.А., Мотылькова И.В.** Летний фитопланктон лагуны Пильтун (Северо-восточный Сахалин) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 2. Владивосток: Дальнаука, 2003. С. 295–303.
249. **Моисеева А.И.** Атлас неогеновых диатомовых водорослей Приморского края. Л.: Недра, 1971. 152 с.
250. **Мокиевская В.В.** Химическая характеристика водных масс // Основные черты геологии и гидрологии Японского моря. М., 1961. Гл. 4, ч. 2. С. 122–125.

251. **Морозова Т.В., Орлова Т.Ю.** Мониторинг фитопланктона в районе хозяйства марикультуры в заливе Восток Японского моря // Биология моря. 2005. Т. 31, № 1. С. 11–16.
252. **Морозова Т.В., Орлова Т.Ю., Селина М.С.** Фитопланктон в районе хозяйства марикультуры бухты Миносок залива Посьета Японского моря // Биология моря. 2002. Т. 28, № 2. С. 107–112.
253. **Морозова-Водяницкая Н.В.** Фитопланктон Чёрного моря. Ч. 1. Фитопланктон в районе Севастополя и общий обзор фитопланктона Чёрного моря // Тр. СБС АН СССР. 1948. Т. VI. С. 39–172.
254. **Мотылькова И.В., Коновалова Н.В.** Весенний фитопланктон озера Тунайча (южный Сахалин) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. Вып. 2. Владивосток: Дальнаука, 2003. С. 287–294.
255. **Мощенко А.В.** Роль микромасштабной турбулентности в распределении и изменчивости бентосных животных. Владивосток: Дальнаука, 2006. 321 с.
256. **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, 1992. 19 с.
257. **Неврова Н.Л.** Донные диатомовые водоросли (Bacillariophyta) Чёрного моря: разнообразие и структура таксоценозов различных биотопов: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.02.01 – ботаника; 03.02.10 – гидробиология. М.: МГУ, 2015. 46 с.
258. **Несис К.Н.** Общие экологические понятия в приложении к морским сообществам. Сообщество как континуум // Биология океана. Т. 2. Биологическая продуктивность океана. М.: Наука, 1977. С. 5–13.
259. **Нестерова О.В., Трегубова В.Г.** Органическое вещество в донных осадках залива Петра Великого / Современное экологическое состояние залива Петра Великого Японского моря: монография / Отв. ред. Н.К. Христофорова. Владивосток: Издат. дом Дальневост. федерал. ун-та. 2012. С. 114–128.
260. **Николаев В.А.** Новый род и вид *Naviculopsis septata* Nik. (Bacillariophyta) // Новости сист. низших растений. 1966. Т. 3. С. 21–23.
261. **Николаев В.А.** Одних тождественных видах рода *Navicula* (Bacillariophyta) // Новости сист. низших растений. 1967. Т. 4. С. 46–50.
262. **Николаев В.А.** Новые виды морских эпифитных диатомовых водорослей // Новости сист. низших растений. 1969. Т. 6. С. 29–34.
263. **Николаев В.А.** Диатомовые водоросли бентоса залива Посьет Японского моря: Дисс. ... канд. биол. наук: 03.00.05 – ботаника. Л., 1970а. 227 с.
264. **Николаев В.А.** Диатомовые водоросли бентоса залива Посьет Японского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05 – ботаника. Л., 1970б. 17 с.
265. **Николаев В.А.** Основные черты состава и распределения диатомовых водорослей бентоса залива Посьет Японского моря. Л.: БИН АН СССР, 1970в. 20 с. (препринт).
266. **Николаев В.А.** Сообщества диатомовых водорослей бентоса бухты Троицкой Японского моря // Ботан. журн. 1970д. Т. 55, № 6. С. 859–864.
267. **Николаев В.А.** Вертикальное распределение бентосных диатомовых водорослей в заливе Посьета // Прибрежные сообщества дальневосточных морей. 1976. № 6. С. 94–98.



268. **Никулина Т.В.** Сообщества диатомовых водорослей реки Раздольная (Приморье) // Чтения памяти В.Я. Леванидова. 2003. Вып. 2. С. 254–262.
269. **Никулина Т.В.** Водоросли горячих источников Курильских островов (Россия) // Альгология. 2010. Т. 20, № 3. С. 334–356.
270. Обзор экологического состояния морей СССР и отдельных районов Мирового океана за 1989 г. Л.: Гидрометеоиздат. 1990. 173 с.
271. **Огородникова А.А.** Эколого-экономическая оценка воздействия береговых источников загрязнения на природную среду и биоресурсы залива Петра Великого. Владивосток: Изд-во ТИНРО. 2001. 193 с.
272. **Оксинок О.П., Юрченко В.В.** О весе диатомовых водорослей // Гидробиол. журн. 1971. Т. 7, № 3. С. 116–119.
273. **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.
274. **Орлова Т.Ю., Селина М.С., Стоник И.В.** Видовой состав микроводорослей планктона Охотоморского побережья о. Сахалин // Биология моря. 2004. Т. 30, № 2. С. 96–104.
275. Отчет Дальневост. регионального гидромет. ин-та о НИР «Оценка видового разнообразия зообентоса и содержание приоритетных поллютантов в донных отложениях прибрежной зоны Японского моря» Кн. 1. Т. 1. Владивосток: 2002. 57 с.
276. **Павловская Т.В.** Питание и размножение массовых видов инфузорий Чёрного моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.18 – гидробиология. Севастополь, 1971. 24 с.
277. **Паймеева Л.Г.** Обрастания зостеры Японского моря // Изв. ТИНРО. 1975. Т. 98. С. 193–198.
278. **Панфилова С.Г.** Солёность вод // Основные черты геологии и гидрологии Японского моря. М., 1961. Гл. 4, ч. 2. С. 170–179.
279. **Парталы Е.М.** Экология гидроида *Garveia franciscana* (Tortey) в Азовском море. Мариуполь: Новый мир, 2006. 184 с.
280. **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.
281. **Паутова Л.А.** Структура планктонного фитоценоза в районе промышленной плантации приморского гребешка (бухта Алексева, Японское море) // Биология морского планктона. Владивосток: ИБМ ДВО АН СССР, 1990. С. 46–52.
282. **Паутова Л.А., Коновалова Г.В.** Летне-осенний фитопланктон пролива Старка Японского моря // Биология моря. 1982. № 5. С. 20–28.
283. **Перес Ж.-М.** Жизнь в океане. Л.: Гидромет., 1969. 288 с.
284. **Перестенко Л.П.** Растения: водоросли и цветковые // Животные и растения залива Петра Великого. Л.: Наука, 1976. С. 153–174.
285. **Перестенко Л.П.** Водоросли залива Петра Великого. Л.: Наука, 1980. С. 70–71.
286. **Перестенко Л.П.** Морская биогеография. М.: Наука, 1982. С. 99–114.
287. **Перфильев Б.В.** Микроразнообразие строения иловых озёрных отложений и методы его исследования. Л.: Наука, 1972. 215 с.

288. **Песенко Ю.А.** Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.
289. **Петров Ю.Е.** Особенности возобновления зарослей морских водорослей, влияние антропогенных факторов на их существование и продуктивность прибрежной зоны: Тез. докл. 2-й Всесоюз. конф. по морской биологии «Биология шельфовых зон Мирового океана» (Владивосток, сент. 1982 г.). Владивосток, 1982. Ч. 3. С. 34–36.
290. **Петрова-Караджова В.И., Темнискова-Топалова Д.** Динамика численности бентосных Bacillariophyta болгарского шельфа Чёрного моря // Альгология. 1994. Т. 4, № 4. С. 36–40.
291. **Плант-Кунн М.-Р.** Микрофитобентос рыхлых субстратов, хлорофилла и певичная продукция // Первичная и вторичн. продукция морских организмов. Киев: Наук. думка, 1982. С. 133–151.
292. **Плант-Кунн М.-Р., Бодуа А.** Пищевые взаимоотношения микрофитов (планктона и бентоса) и двустворчатых моллюсков // Экология моря. 1989. Вып. 33. С. 70–78.
293. **Погребов В.Б.** Донные сообщества водоёмов с выраженными градиентами среды на примере заливов Баренцева, Японского и Охотского морей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.18. Владивосток, 1978. 22 с.
294. **Погребов В.Б., Кашенко В.П.** Донные сообщества твёрдых грунтов залива Восток Японского моря // Биологические исследования залива Восток. Владивосток, 1976. С. 63–83.
295. **Погребов В.Б., Ревков Н.К., Рябушко В.И.** Влияние мидиевого хозяйства на макробентос бухты Ласпи Чёрного моря: Тез. докл. V Всесоюз. конф. по промысловым беспозвоночным: (Минск-Нарочь, 9–13 окт. 1990). М., 1990. С. 21–22.
296. **Погребняк И.И.** Новые материалы по фитобентосу Шаболатского лимана // Тр. Одесского ун-та. Серия биол. наук. 1962. Т. 152, вып. 11. С. 55–64.
297. **Подорванова Н.Ф., Ивашинникова Т.С., Петренко В.С., Хомичук Л.С.** Основные черты гидрохимии залива Петра Великого (Японское море). Владивосток: ДВО АН СССР. 1989. 201 с.
298. **Порецкий В.С.** Диатомовые пловучих льдов Печорского моря // Изв. Гос. географ. общ-ва. 1939. № 10. С. 1536–1552.
299. **Порк М.И.** Диатомовые водоросли (Bacillariophyta) Эстонской ССР // Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тарту, 1967. 28 с.
300. Промысловые водоросли и их использование. Сб. науч. тр. М.: ВНИРО, 1987. 170 с.
301. **Пропп М.В.** Экология прибрежных донных сообществ Мурманского побережья баренцева моря. Л.: Наука, 1971. 128 с.
302. **Пропп М.В.** Метаболизм прибрежных морских экосистем: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.18 – гидробиология. Севастополь, 1982. 26 с.
303. **Пропп М.В., Пропп Л.Н.** Гидрохимические основы процесса первичного продуцирования в прибрежном районе Японского моря // Биология моря. 1981. С. 29–38.
304. **Пропп М.В., Пропп Л.Н.** Поровые воды и преобразование биогенных элементов в морских сублиторальных песках // Биология моря. 2001. Т. 27, № 1. С. 48–55.

305. **Прошкина-Лавренко А.И.** Новые виды водорослей из соленых водоемов СССР. II. // Ботан. матер. отдела споровых растений БИН АН СССР. 1951. Т. 7. С. 69–75.
306. **Прошкина-Лавренко А.И.** Диатомовые водоросли – показатели солёности воды // Диатомовый сборник ЛГУ. Л., 1953. С. 186–205.
307. **Прошкина-Лавренко А.И.** Диатомовые водоросли планктона Чёрного моря. М.; Л.: АН СССР, 1955. 222 с.
308. **Прошкина-Лавренко А.И.** Диатомовые водоросли планктона Азовского моря. М.; Л.: АН СССР, 1963а. 190 с.
309. **Прошкина-Лавренко А.И.** Диатомовые водоросли бентоса Чёрного моря. М.; Л.: Наука, 1963б. 243 с.
310. **Прошкина-Лавренко А.И.** Новые диатомовые водоросли из бентоса Чёрного моря // Ботан. материалы отдела споровых растений БИН АН СССР. 1963в. XVI. С. 36 – 45.
311. **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.
312. **Радзиховская М.А.** Водные массы Японского моря // Основные черты геологии и гидрологии Японского моря. М., 1961. Гл. 4, ч. 2. С. 108–122.
313. **Рощин А.М.** Жизненные циклы диатомовых водорослей. Киев: Наук. думка. 1994. 170 с.
314. **Рура А.Д.** Список фауны и флоры залива Посьета Японского моря // Исследования фауны морей. 1971. Вып. 8, № 16. С. 302–303.
315. **Рура А.Д.** Сезонные изменения видового состава фитопланктона в заливе Посьета (Японское море) // Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана. Л.: Наука, 1974. С. 82–83.
316. **Рындина Л.В.** Морские грибы-сапротрофы и патогены ламинарии японской в заливе Петра Великого (Японское море): Тез. докл. III Всесоюз. конф. по морской биологии (Севастополь, 18–20 окт. 1988). Ч. 2. Севастополь. 1988. С. 81–82.
317. **Рябушко В.И.** Энергетический обмен иглокожих Баренцева и Японского морей // Биология моря. 1978. № 2. С. 56–63.
318. **Рябушко В.И.** Энергетический обмен иглокожих. Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского НАН Украины. Севастополь: ЭКОСИ-гидрофизика, 2000. 233 с.
319. **Рябушко В.И., Холодов В.И.** Нетрофическое взаимодействие морских звезд и микрофлоры каменистого грунта // Биология моря. 1985. № 5. С. 18–26.
320. **Рябушко В.И., Холодов В.И., Чербаджи И.И., Рябушко Л.И.** Метаболизм морской звезды и микрофитобентоса твёрдых грунтов и их взаимное влияние: Тез. докл. 2-й Всесоюз. съезд океанологов. (Ялта, 10–17 дек. 1982). Севастополь, 1982. Вып. 5: Биология океана. Ч. 1. С. 166–167.
321. **Рябушко В.И., Тарасов В.Г., Чербаджи И.И., Рябушко Л.И.** Дыхание плоских морских ежей в сообществе подвижных сестонофагов // Биология моря. 1981. № 5. С. 60–65.
322. **Рябушко Л.И.** Пеннатные диатомовые водоросли верхней сублиторали залива Восток // Гидробиологические исследования заливов и бухт Приморья. Владивосток, 1984. С. 104–108.

323. **Рябушко Л.И.** Диатомовые водоросли верхней сублиторали северо-западной части Японского моря // Дис. ... канд. биол. наук: 03.00.18 – гидробиология. Севастополь, 1986а. 244 с.
324. **Рябушко Л.И.** Диатомовые водоросли верхней сублиторали северо-западной части Японского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.18 – гидробиология. Севастополь, 1986б. 24 с.
325. **Рябушко Л.И.** Пеннатные диатомовые водоросли-эпифиты ламинарии // Экология и биол. продуктивность Баренцева моря: Тез. докл. Всесоюз. конф. (Мурманск, июль 1986). Мурманск, 1986в. С. 153–154.
326. **Рябушко Л.И.** Диатомовые обрастания мидии, культивируемой в Японском море // Сырьевые ресурсы и биологические основы рационального использования промысловых беспозвоночных: Тез. докл. Всесоюз. совещ. (Владивосток, 22–24 нояб. 1988). Владивосток, 1988а. С. 120–122.
327. **Рябушко Л.И.** Сезонные изменения таксономического состава диатомовых водорослей эпифитов *Gracilaria verrucosa* из Чёрного моря: Тез. докл. 3-й Всесоюз. конф. по морской биологии (Севастополь, 18–20 окт. 1988). Киев, 1988б. Ч. 1. С. 191–192.
328. **Рябушко Л.И.** Видовой состав, сезонная динамика плотности и биомассы диатомовых водорослей твёрдых грунтов верхней сублиторали залива Восток Японского моря // Биология моря. 1990а. № 5. С. 3–11.
329. **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.
330. **Рябушко Л.И.** Микрофитобентос Филлофорного поля Зернова // АН Украины. ИнБЮМ им. А.О. Ковалевского: Деп. в ВИНТИ, 2.07.91, № 2981-В91. Севастополь, 1991а. 28 с.
331. **Рябушко Л.И.** Диатомовые водоросли – эпифиты *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. из Чёрного моря // Альгология. 1991б. Т. 1, № 3. С. 53–60.
332. **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.
333. **Рябушко Л.И.** Структура сообществ диатомовых водорослей эпифитона *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. из Чёрного моря // Альгология. 1993а. Т. 3, № 3. С. 42–49.
334. **Рябушко Л.И.** Новые сведения о бентосных диатомовых водорослях из Японского моря // Новости сист. низших растений. 1993б. Т. 29. С. 17–21.
335. **Рябушко Л.И.** Диатомовые водоросли микрофитобентоса твёрдых грунтов прибрежных районов Севастопольской бухты (Чёрное море) // Альгология. 1994а. Т. 4, № 2. С. 15–21.
336. **Рябушко Л.И.** Диатомовые водоросли обрастаний донной растительности у мыса Омега Чёрного моря // Альгология. 1994б. Т. 4, № 1. С. 62–71.
337. **Рябушко Л.И.** Микроводоросли кожных покровов черноморских дельфинов-афалин и мест их обитания: Зб. наук. статей «Морські біотехнічні системи». Вип. 2. Севастополь, 2002. С. 188–203.
338. **Рябушко Л.И.** Потенциально опасные микроводоросли Азово-Черноморского бассейна. НАНУ, Институт биологии южных морей НАН Украины,

Океанологический центр НАНУ, Операционный Центр Междун. Ин-та океана в Украине. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003а. 288 с.

339. **Рябушко Л.И.** Атлас токсичных микроводорослей Чёрного и Азовского морей. НИЦ вооруженных сил Украины «Государственный океанариум». Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003б. 140 с.

340. **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. Гідроекологія. 2005а. № 4(27). С. 201–203.

341. **Рябушко Л.И.** Микроводоросли бентоса Чёрного моря (Чек-лист, синонимика, комментарий). ИнБЮМ НАН Украины. Севастополь: НПЦ ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006. 143 с.

342. **Рябушко Л.И.** Микроводоросли – продуценты токсинов, опасных для объектов рыбного промысла и аквакультуры в Азово-Черноморском бассейне // Рибне господарство України. 2008. № 2/3. С. 50–55.

343. **Рябушко Л.И.** Микрофитобентос Чёрного моря: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.17. гидробиология. Севастополь: ИнБЮМ НАНУ, 2009. 44 с.

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

345. **Рябушко Л.И.** Диатомовые водоросли (Bacillariophyta) залива Восток Японского моря // Биота заповедников Дальнего Востока. 2014. Т. 2. С. 9–19.

346. **Рябушко Л.И., Бондаренко А.В.** Микроводоросли планктона и бентоса Азовского моря (Чек-лист, синонимика, комментарий). Севастополь: «ЭКОСИ-Гидрофизика», 2011. 211 с.

347. **Рябушко Л.И., Буянкина С.К.** Диатомовые обрастания ламинарии японской, культивируемой в Приморье // Биология шельфовых зон Мирового океана: Тез. докл. 2-й Всесоюз. конф. по морской биологии (Владивосток, сент. 1982). Владивосток, 1982. Ч. 3. С. 91–92.

348. **Рябушко Л.И., Завалко С.Е.** Микрофитообрастания искусственных и природных субстратов в Чёрном море // Ботан. журн. 1992. Т. 77, № 5. С. 33–39.

349. **Рябушко Л.И., Рябушко В.И.** Структура сообщества диатомовых водорослей твёрдых грунтов верхней сублиторали залива Восток Японского моря // Биология моря. 1991а. № 3. С. 14–21.

350. **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.

351. **Рябушко Л.И., Рябушко В.И.** Сообщества диатомовых водорослей на раковинах моллюсков рода *Mytilus* L. // Альгология. 1998. Т. 8, № 3. С. 254–259.

352. **Рябушко Л.И., Рябушко В.И.** Микрофитобентос бухты Казачья Чёрного моря (Украина) // Альгология. 2001. Т. 11, № 1. С. 70–82.

353. **Рябушко Л.И., Тарасов В.Г.** Качественный состав диатомовых водорослей микрофитобентоса бухты Кратерной // Биология моря. 1989. № 3. С. 83–88.

354. **Рябушко Л.И., Балычева Д.С., Стрижак А.В.** Диатомовые эпифитона некоторых видов зелёных водорослей-макрофитов и перифитона



антропогенных субстратов крымского побережья Чёрного моря // Альгология. 2013а. Т. 23, № 4. С. 419–437.

355. **Рябушко Л.И., Бегун А.А., Лохова Д.С.** Сравнение видового состава, экологических и фитогеографических характеристик диатомовых водорослей перифитона антропогенных субстратов из Чёрного и Японского морей // Изв. ТИНРО. 2013б. Т. 174. С. 234–246.

356. **Рябушко Л.И., Миронова Н.В., Беляев Б.Н.** Диатомовые водоросли эпифитона черноморской грацилярии в условиях её экспериментального выращивания // Альгология. 2003. Т. 13, № 2. С. 148–157.

357. **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.

358. **Рябушко Л.И., Ли Р.И., Алеев М.Ю., Рябушко В.И.** Экология микрофитобентоса каменистых грунтов Чёрного моря: зб. матеріалів міжнарод. наукова-практ. конф. «Екологічні проблеми Чорного моря» (Одеса, 28-29 жовт. 2010). Одеса, 2010. С. 189–192.

359. **Рябушко Л.И., Фирсов Ю.К., Лохова Д.С., Еремин О.Ю.** Исследования количественных характеристик микроводорослей, фотосинтеза и первичной продукции фитоперифитона стеклянных пластин при кратко- и долговременной экспозиции (Чёрное море) // Альгология. 2013в. Т. 23, № 1. С. 65–81.

360. **Рябушко Л.И., Балычева Д.С., Поповичев В.Н., Фирсов Ю.К., Рябушко В.И.** Продукционные характеристики фитоперифитона экспериментальных стеклянных пластин и фитопланктона в Карантинной бухте (крымское побережье Чёрного моря) // Альгология. 2014. Т. 24, № 4. С. 504–517.

361. **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.

362. **Савилов А.И.** Материалы по биологии трепанга в заливе Петра Великого: Сб. науч. студенческих работ МГУ: Зоология. 1939. Вып. 9. С. 41–52.

363. **Селина М.** Фитопланктон в районе мидийного хозяйства в заливе Восток Японского моря // Биология моря. 1992. № 5–6. С. 15–24.

364. **Сечкина Т.В.** Диатомовые в длинной колонке донных отложений из Японского моря // Докл. АН СССР. 1959. Т. 126, № 1. С. 171–174.

365. **Сечкина Т.В.** Диатомовые в поверхностном слое осадков северо-западной части Тихого океана // Тр. ИО АН СССР. 1961. Т. 46. С. 231–246.

366. **Сёмина Г.И.** Сезонная смена фитопланктона западной части Берингова моря // Ботан. матер. отдела споровых раст. БИН АН СССР. 1956. Т. 11

367. **Сёмина Г.И.** Фитопланктон // Тихий океан. Биология Тихого океана. М., 1967. Кн. I. Планктон. С. 27–85.

368. **Сёмина Г.И.** Фитопланктон Тихого океана. М.: Наука, 1974. 239 с.

369. **Сёмина Г.И.** Фитопланктон // Биология океана. М.: Наука, 1977. Т. I: Биологическая структура океана. С. 58–62.

370. **Сёмина Г.И.** Качественный состав фитопланктона западной части Берингова моря и прилегающей части Тихого океана // Экология морского фитопланктона. М., 1981. С. 5–32.

371. **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.
372. **Скарлато О.А., Голиков А.Н., Василенко С.В.** и др. Состав, структура и распределение донных биоценозов в прибрежных водах залива Посъет (Японское море) // Исследование фауны морей. М.; Л., 1967. Вып. 5. С. 5–62.
373. **Смирнова Л.Л., Рябушко В.И., Рябушко Л.И., Бабич И.И.** Влияние концентрации биогенных элементов на сообщества микроводорослей прибрежного мелководья Чёрного моря // Альгология. 1999. Т. 9, № 3. С. 32–42.
374. **Соколова М.Н., Кузнецов А.П.** О характере питания и роли трофического фактора в распределении плоского морского ежа *Echinarachnius parma* Lam. // Зоол. журн. 1960. Т. 39, вып. 8. С. 1253–1256.
375. **Сорокин Ю.И.** Продукция микрофлоры // Биология океана. Т. 2: Биологическая продуктивность океана. М., 1977. С. 209–233.
376. Состояние морских экосистем, находящихся под влияние речного стока. Владивосток: Дальнаука, 2005. 261 с.
377. **Старынин Д.А., Горленко В.М., Иванов М.В., Карначук О.В.** Намсараев Б.Б. Альгобактериальные маты бухты Кратерной // Биология моря. 1989. № 3. С. 70–77.
378. **Степанов В.В.** Характеристика температуры и солёности воды залива Восток Японского моря // Биологические исследования залива Восток. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976. С. 12–22.
379. **Стоник И.В.** Фитопланктон Амурского залива (Японское море) в условиях евтрофирования. Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.18 – гидробиология. Владивосток, 1999. 26 с.
380. **Стоник И.В., Орлова Т.Ю.** Видовой состав и количественное распределение диатомовых водорослей рода *Pseudo-nitzschia* H. Peragallo, 1900 в российских водах Японского моря и в Охотском море // Биология моря. 2013. Т. 39, № 4. С. 246–253.
381. **Стоник И.В., Орлова Т.Ю., Айздайчер Н.А.** Диатомовые водоросли рода *Attheya* West, 1860 из Японского моря // Биология моря. 2006. Т. 32, № 2. С. 142–145.
382. **Стоник И.В., Орлова Т.Ю., Пропп Л.Н., Демченко Н.Л., Скрипцова А.В.** Осеннее «цветение» диатомовых водорослей рода *Pseudo-nitzschia* H. Peragallo, 1900 в Амурском заливе Японского моря // Биология моря. 2012. Т. 38, № 3. С. 197–202.
383. **Суховеева М.В.** Эпифиты ламинариевых дальневосточных морей // Изв. ТИНРО. 1975. Т. 98. С. 184–192.
384. **Тарасов В.Г.** Распределение и трофическое районирование донных сообществ мягких грунтов залива Восток Японского моря // Биология моря. 1978. № 6. С. 16–22.
385. **Тарасов В.Г.** Дыхание донных сообществ мягких грунтов залива Восток (Японское море) в зависимости от факторов среды и плотности поселения макробентоса // Биология моря. 1981. № 2. С. 32–39.
386. **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). Киев, 1988. Ч. 2. С. 40.
387. **Тарасов В.Г.** Морские экосистемы районов мелководных газогидротерм западной части Тихого океана: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук: 03.00.18 – гидробиология. Владивосток, 1994. 50 с.
388. **Тарасов В.Г., Жирмунский А.В.** Исследование экосистемы бухты Кратерной (Курильские острова) // Биология моря. 1989. № 3. С. 4–12.
389. **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.
390. **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.
391. **Титлянов Э.А., Колмаков П.В., Коробейникова Л.С.** Дневные изменения скорости видимого и потенциального фотосинтеза в течение года у некоторых бентических водорослей Японского моря // Экологические аспекты фотосинтеза морских макроводорослей. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978. С. 136–149.
392. **Титлянов Э.А., Новожилов А.В., Буторин Н.В.** Естественные поля анфельдии в проливе Старка Японского моря и рекомендации по их рациональной эксплуатации // Биология моря. 1986. № 5. С. 58–66.
393. **Титлянов Э.А., Чербаджи И.И., Чепмен Д.Дж.** Обзор биологии, продуктивности и экономического потенциала агарсодержащей красной водоросли, *Ahnfeltia tobuchiensis* (Kanno et Matsubara) Makijenko в морях Дальнего Востока // Альгология. 1999. Т. 9, № 4. С. 83–118.
394. **Требухова Ю.А.** Состав и распределение свободноживущих морских нематод как компонента мейобентоса верхней сублиторали бухт залива Петра Великого: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2005. 22 с.
395. **Турпаева Е.П.** Питание и пищевые группировки морских донных беспозвоночных // Тр. ИО АН СССР. 1953. № 7. С. 259–299.
396. Унифицированные методы исследования качества вод. Ч. 3. Методы биологического анализа вод. Приложение I. Индикаторы сапробности. М.: Изд-во СЭВ, 1977. С. 11–42.
397. **Усачев П.И.** Обрастание китов диатомовыми водорослями // Зоол. журн. 1940. Т. XIX, вып. 2. С. 306–312.
398. **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. 1. С. 113–150.
399. **Уиттекер Р.** Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 326 с.
400. **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.
401. **Харламенко В.И.** Деструкция органических соединений микроорганизмами прибрежных экосистем: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.18 – гидробиология. Владивосток, 1985. 23 с.

402. **Цзэн Чэн-куй, У Чжао-юань.** Разведение морской капусты и связанные с этим проблемы // Ботан. журн. 1956. Т. 41, № 2. С. 182–191.
403. **Цихон-Луканина Е.А.** Пищевые спектры донных моллюсков // Океанология. 1982. Т. 22, вып. 6. С. 1016–1020.
404. **Цихон-Луканина Е.А.** Трофология водных моллюсков. М: Наука, 1987. 175 с.
405. **Цой И.Б.** Силикофлагелляты кайнозоя Японского и Охотского морей и Курило-Камчатского желоба. Владивосток: Дальнаука, 2011. 226 с.
406. **Цой И.Б., Моисеенко И.А.** Диатомеи поверхностных осадков Амурского залива Японского моря // Биология моря. 2014. Т. 40, № 1. С. 12–25.
407. **Цой И.Б., Шастина В.В.** Кремнистый микропланктон неогена Японского моря (диатомеи и радиолярии) Владивосток: Дальнаука, 1999. 241 с.
408. **Цой И.Б., Шастина В.В.** Кайнозойский кремнистый микропланктон из отложений Охотского и Курило-Камчатского желоба. Владивосток: Дальнаука, 2005. 181 с.
409. **Цой И.Б., Обрезкова М.С., Артёмова А.В.** Диатомеи поверхностных осадков Охотского моря и северо-западной части Тихого океана // Океанология. 2009. Т. 49, № 1. С. 141–150.
410. **Чельшева Э.А.** Обрастания анфельции в заливе Петра Великого // Изв. ТИНРО. 1955. Т. 43. С. 69–77.
411. **Чепурнов В.А.** О роли бентосных диатомовых водорослей в питании Harpacticoida (Copepoda) // Зоол. журн. 1987. Т. 66, вып. 7. С. 1005–1012.
412. **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.
413. **Чепурнов В.А.** Половой процесс двудомной водоросли *Haslea subagnita* (Pr.-Lavg.) Makar. et Kar. (Bacillariophyta) // Альгология. 1993. Т. 3. С. 37–40.
414. **Чербаджи И.И.** Продукционные показатели микрофитобентоса залива Восток: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.18 – гидробиология. Владивосток, 1982. 21 с.
415. **Чербаджи И.И., Бондарчук Л.Л.** Качественный и количественный состав микрофитобентоса и содержание хлорофилла в мягких грунтах залива Восток (Японское море) // Экология фауны и флоры прибрежных зон океана. М.: ИО АН СССР, 1985. С. 68–74.
416. **Чербаджи И.И., Пропп М.В.** Сравнительная характеристика продукционных показателей кораллов и перифитона искусственных и естественных субстратов // Биология моря. 1981. № 4. С. 31–35.
417. **Чербаджи И.И., Тарасов В.Г.** Фотосинтез и дыхание донных сообществ на мягких грунтах залива Восток (Японское море) // Биология моря. 1980. № 2. С. 21–30.
418. **Чербаджи И.И., Пропп М.В., Рябушко В.И., Погребов В.Б.** Фотосинтез и дыхание донных сообществ на твёрдых грунтах залива Восток (Японское море) // Биология моря. 1980. № 4. С. 46–53.
419. **Численко Л.Л.** Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела (морской мезобентос и планктон). Л.: Наука, 1968. 106 с.

420. **Чухчин В.Д.** Экология брюхоногих моллюсков Чёрного моря. Киев: Наук. думка, 1984. 175 с.
421. **Шалар В.М.** Материалы по фитобентосу малых водохранилищ Молдавии // Биол. ресурсы водоёмов Молдавии. 1962, вып. 1. С. 59–67.
422. **Щеченко О.Г., Масленников С.И., Бложко Т.В.** Мониторинг потенциально токсичных микроводорослей в бухте Северная (Славянский залив) в 2008, 2009 гг. // Науч. тр. Дальрыбвтуза. 2011. Т. 24. С. 34–42
423. **Шевченко О.Г., Селина М.С., Орлова Т.Ю.** и др. Фитопланктон Амурского лимана (Охотское море) в летние периоды 2005–2007 годов // Биология моря. 2013. Т. 39, № 2. С. 85–97.
424. **Шешукова-Порецкая В.С.** Неогеновые морские диатомовые водоросли Сахалина и Камчатки. Л.,:ЛГУ, 1967. С. 5–426.
425. **Шешукова-Порецкая В.С.** Неогеновые морские диатомовые водоросли Сахалина и Камчатки // Ботан. журн. 1968. Т. 5, № 2. С. 271–273.
426. **Шурова Н.М., Золотарев В.Н.** Сезонные слои роста в раковинах мидии Чёрного моря // Биология моря. 1988. № 1. С. 18–22.
427. **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.
428. **Янковская А.И.** Зоопланктон и питание иваси в северо-западной части Японского моря // Вест. Дальневост. филиала АН СССР. 1937. Т. 1, № 4.
429. **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, no 1. P. 35–43.
430. **Aberle N., Wiltshire K.H.** Seasonality and diversity patterns of microphytobenthos in a mesotrophic lake // Arch. Hydrobiol. 2006. Vol. 167. P. 447–465.
431. **Aboal M.** Flora algal de la rambla del Tinajón (río Segura, Murcia, SE de España) // Limnética. 1986. Vol. 2. P. 103–108.
432. **Aboal M., Puig M.A., Soler G.** Diatom assemblages in some Mediterranean temporary streams in southeastern Spain // Arch. Hydrobiol. 1996. Vol. 136. P. 509–527.
433. **Aboal M., Alvarez Cobelas M., Cambra J., Ector L.** Floristic list of non-marine diatoms (*Bacillariophyceae*) of Iberian Peninsula, Balearic Islands and Canary Islands. Updated taxonomy and bibliography // Diat. Monogr. 2003. Vol. 4. P. 1–639.
434. **Abreu, P., Odebrecht C., Gonzalez A.** Particulate and dissolved phytoplankton production of the Patos lagoon estuary, southern Brazil: comparison of methods and influencing factors // J. Plankton Res. 1994. Vol. 16. P. 727–735.
435. **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, no 1. P. 35–43.
436. **Agardh C.A.** Systema algarum. Lundae: Literis Berlingianis, 1824. P. 1–312.
437. **Agardh C.A.** Conspectus Criticus Diatomacearum. 1832. Part 4. P. 49–66.
438. **Aké-Castillo J.A., Hernández-Becerril D.U., Meave del Castillo M.E.** Species of the genus *Thalassiosira* (Bacillariophyceae) from the Gulf of Tehuantepec, Mexico // Botanica Marina. 1999. Vol. 42. P. 487–503, 56 figs, 5 tables.
439. **Aleem A.A.** Distribution and Ecology of British marine littoral diatoms // J. Ecology. 1950. Vol. 38, no 1. P. 75–106.



440. **Al-Handal A.Y., Wulff A.** Marine epiphytic diatoms from the shallow sublittoral zone in Potter Cove, King George Island, Antarctica // *Botanica Marina*. 2008. Vol. 51. P. 411–435.
441. **Al-Handal A.Y., Riaux-Gobin C., Wulff A.** *Cocconeis pottercover* sp. nov. and *Cocconeis pinnata* var. *matsii* var. nov., two new marine diatom taxa (Bacillariophyceae) from King George Island, Antarctica // *Diatom Res.* 2010. Vol. 25, no 1. P. 1–11.
442. **Al-Kandari M., Al-Yamani F., Al-Rifaie K.** Marine phytoplankton Atlas of Kuwait's waters. Inst. Sci. Research: Kuwait, 2009. 354 p.
443. **Al-Yamani F.Y., Saburova M.A.** Illustrated Guide on the benthic diatoms of Kuwait's marine environment. Inst. Sci. Research: Kuwait, 2011. 352 p.
444. **Amin S.A., Parker M.S., Armbrust E.V.** Interactions between Diatoms and Bacteria // *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 2012. Vol. 76, no 3. P. 667–684.
445. **Andrews G.W.** Taxonomy and stratigraphic occurrence of the marine diatoms genus *Rhaphoneis* // Third symp. on recent and fossil marine diatoms (Kiel, Sept. 9-13, 1974), 1975. P. 193–222.
446. **Antoniades D., Douglas M.S.V., Smol J.P.** Benthic diatom autecology and inference model development from the Canadian High Arctic Archipelago // *Jour. Phycology*. 2005. Vol. 41. P. 30–45.
447. **Armbrust E.V.** The life of diatoms in the world's oceans // *Nature*. 2009. No 459. P. 185–192.
448. **Asaoka O.** Distribution of *Melosara sulcata* (Ehrenberg) Kützing, a diatom species in the seas waters of Japan // *Oceanogr. Mag.* 1980. Vol. 31, no 1 – 2. P. 1–13.
449. **Asmus R.** Field measurements 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.
450. **Aycel V.** Check-list of the freshwater algae of Turkey // *J. Black Sea/Mediterranea Environment*. 2005. Vol. 11. P. 1–124.
451. **Baardseth E., Taasen J.P.** *Navicula dumontiae* sp. nov., an endophytic diatom inhabiting the mucilage of *Dumontia incrassate* (Rhodophyceae) // *Norwegian Journ. of Botany*. 1973. Vol. 20. P. 80–87
452. Bacillarophycotax in fish farms at Multan City, Pakistan // *Int. J. Phycol. Phycochem.* 2010. Vol. 6, no 2. P. 69–72.
453. **Bagnis R.** Ciguatera fish poisoning // *Algal toxins in seafood and drinking water*. New York: Academic Press, 1993. P. 105–115.
454. **Bahls L.L.** Benthic diatom diversity as a measure of water quality // *Proc. Mont. Acad. Sci.* 1979. Vol. 38. P. 1–6.
455. **Bahls L.L.** A checklist of diatoms from inland waters of the Northwestern United States // *Proceed. of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. 2009. Vol. 158, no 1. P. 1–35.
456. **Bailey J.W.** Notes on new species and localities of microscopical organisms // *Smithsonian Contributions to Knowledge*. 1854. Vol. 7, no 3. P. 1–15.
457. **Bak M., Witkowski A., Zelazna-Wieczorek J., Wojtal A.Z., Szczepocka E., Szulc A., Szulc B.** Klucz do oznaczania okrzemek w fitobentosie na potrzeby oceny stanu ekologicznego wód powierzchniowych // *Polsce Biblioteka Monitoringu Srodowiska*. 2012. P. 1–452.

458. **Bangqin H., Zhaodi Ch., De Xiang J.J.** Экологические исследования прикреплённых диатомовых водорослей на искусственных субстратах в Ксиамене, Китай // *J. Xiamen Univ. Nat. Sci.* 1989. Vol. 28, no 5. С. 549–553.
459. **Barranguet C.** The role of microphytobenthic primary production in a Mediterranean mussel culture area // *Estuarine Coastal & Shelf Science.* 1997. Vol. 44, no 6. P. 753–765.
460. **Barranguet C., Plantecuny M.R., Alivon E.** Microphytobenthos production in the Gulf of Fos, French Mediterranean coast // *Hydrobiologia.* 1996. Vol. 333, no 3. P. 181–193.
461. **Bartoni G.** Bacteria in intertidal sediments: factors related to their distribution // *Limnol. & Oceanography.* 1974. Vol. 19, no 3. P. 509–518.
462. **Bauld J.** Microbial mats in Shark Bay and Spencer Gulf / Eds. N.Y. Alan, R. Liss. // *Microbial mats: stromatolites.* 1984. P. 39–58.
463. **Bayne B.L., Thompson R.J., Widdows J.** Physiology of marine mussels, their ecology and physiology. Cambridge: Cambridge Univ. press, 1976. P. 121–206.
464. **Begun A.A., Ryabushko L.I., Zvyaginsev A.Yu.** *Bacillariophyta* of periphyton of navigation buoys in the Posiet Bay area (the Sea of Japan, Russia) // *Intern. J. Algae.* 2015. Vol. 17, no 1. P. 23–27.
465. **Belan T.A., Moshchenko A.V.** *Polychaete* taxocene variability associated with sediment pollution loading in the Peter the Great Bay (Sea of Japan) // *Ocean Sci. J.* 2005. Vol. 40, no 1. P. 1–10.
466. **Belan T.A., Tkalin A.V., Lishavskaya T.S.** The present status of bottom ecosystems of Peter the Great Bay (the Sea of Japan) // *Pacific Oceanography.* 2003. Vol. 1, no 2. P. 158–167.
467. **Beltrones D.A.S., Fuerte F.O.L.** Epiphytic diatoms associated with red mangrove (*Rhizophora mangle*) prop roots in Bahía Magdalena, Baja California Sur, Mexico // *Rev. biol. trop.* 2006. Vol. 54, no 2. P. 287–297.
468. **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.
469. **Bérard-Therriault L., Poulin M., Bossé L.** Guide d'identification du phytoplancton marine de l'estuaire et du Golfe du Saint-Laurent incluant également certains protozoaires // *Publication Spéciale Canadienne des Sciences Halieutiques et Aquatiques.* 1999. Vol. 128. P. 1–387.
470. **Berkeley M.J., Sowerby C.E.** Gleanings of British algae; being an appendix to the supplement to English Botany. London, 1832. P. 1–32, 20 plates.
471. **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.
472. **Bessudova A.Y., Sorokovikova L.M., Firsova A.D., Kuz'mina A.Y., Tomberg I.V., Likoshway Y.V.** Changes in phytoplankton community composition along a salinity gradient from lower Yenisei River to the Kara sea, Russia // *Botanica Marina* 2014. Vol. 57, no 3. P. 225–239.
473. Black Sea Biological Diversity. Georgia. (P. 65–69). New York: UN Publ., 1998. Vol. 8. 167 p.
474. **Bienfang P.K., Harrison P.J., Quarmby L.M.** Sinking rate silicate in four marine diatoms Bienfang // *Mar. Biol.* 1982. Vol. 67, no 3. P. 295–302.

475. **Bixby R.J., Jahn R.** *Hannaea arcus* (Ehrenberg) R.M. Patrick: lectotypification and nomenclatural history // *Diatom Research*. 2005. Vol. 20. P. 210–226.
476. Black Sea Biological diversity. Turkey. (P. 67–75). New York: UN Publ., 1998. Vol. 9. 144 p.
477. **Blank G.S., Sullivan C.W.** Diatom mineralization of silicic acid. III. Si (OH)<sub>4</sub> binding and light dependent transport in *Nitzschia angularis* // *Arch. Microbiol.* 1979. Vol. 123, no 2. P. 157–164.
478. **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, no 1. P. 11–18.
479. **Bodeanu N.** Structure et dynamique de l' algoflore unicellulaire dans les eaux du littoral Roumain de la mer Noire // *Cercetări marine*. 1987–1988. No 20/21. 19–250 p.
480. **Bostock P.D., Holland A.E.** Census of the Queensland Flora. Brisbane: Queensland Herbarium Biodiversity and Ecosystem Sciences, Department of Environment and Resource Management, 2010. 320 p.
481. **Bouwman L.A.** Systematics, ecology and feeding biology of estuarine Nematodes. Innsbruck en Verslagen, 1983. No 3. 173 p.
482. **Brightwell T.** Further observations on the genera *Triceratium* and *Chaetoceros* // *Quart. J. micr. Sci.* 1858. Vol. 6. C 153–155.
483. **Brandini F.P, de Silva E.T., Pellizari F.M., Fonseca A.L.,** Fernandes L.F. 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) // *Mar. Biol.* 2001. Vol. 138, no 1. P. 163–171.
484. **Buchanan J.B.** The Biology of *Echinocardium cordatum* [*Echinodermata: spatungoidea*] from different habitats // *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 1966. 46. P. 97–114.
485. **Burckle L.H.** Diatom distribution in the Weddell Gyre region during late winter *Micropaleontology*. 1987. Vol. 33, no 2. P. 177–184.
486. **Busse S., Snoeijs P.** Gradient responses of diatom communities in the Bothnian Sea (northern Baltic Sea), with emphasis on responses to water movement // *Phycologia*. 2003. Vol. 42. P. 451–464.
487. **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, no 2/3. P. 260–291.
488. **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, no 1. P. 37–50.
489. **Cantonati M., Lange-Bertalot H.** Diatom biodiversity of springs in the Berchtesgaden National Park (north-eastern Alps, Germany), with the ecological and morphological characterization of two species new to science // *Diatom Research*. 2010. Vol. 25, no 2. P. 251–280, 102 fig., 4 tables.
490. **Cao X., Strojsová A., Znachor P. & Zapomelová E.** Detection of extracellular phosphatases in natural spring phytoplankton of a shallow eutrophic lake (Donghu, China) // *Europ. J. of Phycology*. 2005. Vol. 40. P. 251–258.
491. **Caraus I.** The algae of Romania // *Studii si Cercetari, Universitatea Bacau, Biologie*, 2002. Vol. 7. P. 1–694.
492. **Castenholz R.W.** The effect of grazing on marine littoral diatom populations // *Ecology*. 1961. Vol. 42, no 4. P.783–794.

493. **Castenholz R.W.** On experimental study of the vertical distribution of littoral marine diatoms // *Limnol. & Oceanogr.* 1963. Vol. 8, no 4. P. 450–462.
494. **Castenholz R.W.** The effect of grazing of marine littoral epiphytic diatoms on Great Cumbrae Island // *Trans. Bot. Soc. Edinburgh.* 1985. Vol. 44, no 4. P. 309–322.
495. **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.
496. **Chamberlain A.H.L.** Algal settlement and secretion of adhesive materials: Proc. 3<sup>rd</sup> Intern. Biodegrad. Symp. (Kingston, 1975). London, 1976. P. 417–432.
497. **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, no 4. P. 307–311.
498. **Choe S.** Biology of the Japanese common sea cucumber *Stichopus japonicus* var. *armatus* Selenka. Pusan: Fisher. Col. Pusan Nation. University, 1962. 226 p.
499. **Cleve P.T.** Synopsis of the naviculoid diatoms. Part I. Kongliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar, ser. 4. 1894. Bd. 26, no 2. P. 1–194.
500. **Cleve P.T.** Synopsis of the naviculoid diatoms. K. Svenska Vetensk. Akad. Handl. 1895. Bd. 26, no 3. P. 1–219.
501. **Cleve P.T., Grunow A.** Beiträge zur kenntniss der arctischen Diatomeen // Kongl. Svenska Vetensk.-Akad. Handl. 1880. Ser. 4. Vol. 17, no 2. P. 1–121, pls I–VII.
502. **Cleve P.T., Jentzsch A.** Über einige diluviale und aluviale Diatomeenschichten Norddeutschlands. Schriften der Physikalisch-ökonomischen. Ges. Königsberg. 1882. Vol. 22. P. 129–170.
503. **Cleve-Euler A.** Die Diatomeen von Schweden und Finnland. Stockholm: Almqvist & Wiksells Boktryckeri AB, 1951. Teil I. Bd. 2, no 1. 161 s.
504. **Cleve-Euler A.** Die Diatomeen von Schweden und Finnland. Stockholm: Almqvist & Wiksells Boktryckeri AB, 1952. Teil V. Bd. 3, no 3. 153 s.
505. **Cleve-Euler A.** Die Diatomeen von Schweden und Finnland. Stockholm: Almqvist & Wiksells Boktryckeri AB, 1953. Teil II. Bd. 4, no 1. 158 s., figs 292–483.
506. **Cobelas A.M., García A.E.** Catálogo de las algas continentales españolas. I. *Diatomophyceae* Rabenhorst 1864 // *Lazaroa.* 1982. Vol. 4. P. 269–285.
507. **Colocoloff M.** Recherches sur la production primaire d'un fond sableux. 2. Biomasse et production // These de specialite. Aix-Marseille, 1972. 98 p.
508. **Colocoloff C.** Recherches sur la production primaire d'un fond sableux. 3. Ecological quantitative des diatomees // *Tethys.* 1974. Vol. 6, no 4. P. 667–680.
509. **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.* 1973. Vol. 22, no 4. P. 61–63.
510. **Cox E.J.** A reappraisal of the diatom genus *Amphipleura* Kützing using light and electron microscopy // *Brit. Phycol. J.* 1975a. Vol. 10. P. 1–12.
511. **Cox E.J.** Further studies in the genus *Berkeleya* Grev. // *Brit. Phycol. J.* 1975b. Vol. 10. P. 205–217.
512. **Cox E.J.** Observations on the morphology and vegetative cell division of the diatom *Donkinia recta* // *Helgolander Meeresunters.* 1981. No 34. P. 497–506.
513. **Cox E.J.** Observations on the Diatom Genus *Donkinia* Ralfs in Pritchard. II. Frustular Studies and Intraspecific Variation // *Bot. Marina.* 1983a. Vol. XXVI, Fasc. 12. P. 553–566.

514. **Cox E.J.** Observations on the Diatom Genus *Donkinia* Ralfs in Pritchard. III. Taxonomy // *Botanica Marina*. 1983b. Vol. XXVI, Fasc. 12. P. 567–580.
515. **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.
516. **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.
517. **Cupp E.E.** Marine plankton Diatoms of the West coast of North America // *Bull. Scripps Inst. of Oceanography*. 1943. P. 1–217.
518. **Cunningham L., McMinn A.** The influence of natural environmental factors on benthic diatom communities from the Windmill Islands, Antarctica // *Phycologia*. 2004. Vol. 43. P. 744–755.
519. **Danielidis D.B., Mann D.G.** The systematics of *Seminavis* (Bacillariophyta): the lost identities of *Amphora angusta*, *A. ventricosa* and *A. macilenta* // *Eur. J. Phycol.* 2002. Vol. 37. P. 429–448.
520. **Davidovich N.A.** Cell division time in the diatom alga *Haslea subagnita* (Pr.-Lavr.) Makar. et Kar. (Bacillariophyta) at different stages of the life cycle // *Sov. Plant Physiol-Engl. Tr.* 1992. Vol. 39, Part 2. P. 386–390.
521. **Davidovich N.A., Mouget J.-L., Gaudin P.** Heterothallism in the pennate diatom *Haslea ostrearia* (Bacillariophyta) // *Eur. J. Phycol.* 2009. Vol. 44, no 2. P. 251–261.
522. **Davidovich N., Kaczmarzka I., Ehrman J. M.** Heterothallic and homothallic sexual reproduction in *Tabularia fasciculata* (Bacillariophyta) // *Fottea*. 2010. Vol. 10, no 2. P. 251–266.
523. **Day S.A., Wickham R.P., Entwisle T.J., Tyler P.A.** Bibliographic checklist of non-marine algae in Australia // *Flora of Australia Supplementary Series 4*. 1995. P. 1–276.
524. **Denys L.** Historical distribution of 'Red List Diatoms' (Bacillariophyceae) in Flanders (Belgium) // *Systematics and Geography of Plants*. 2000. Vol. 70, no 2. P. 409–420.
525. **De Stefano M., Marino D.** Morphology and taxonomy of *Amphicocconeis* gen. nov. (*Achnanthes*, *Bacillariophyceae*, *Bacillariophyta*) with considerations on its relationship to other monoraphid diatom genera // *Europ. J. of Phycology*. 2003. Vol. 38. P. 361–370.
526. **De Stefano M., Sacchi U., Totti C., Romero O.E.** *Cocconeis distans* Gregory and *Amphicocconeis debesi* (Hustedt) De Stefano comb. nov. (Bacillariophyta), an intricate taxonomical history // *Bot. Marina*. 2006. Vol. 49. P. 438–449.
527. **Dodd C.A.** Epiphytic diatoms of *Zostera marina* in Great South Bay // *Tesis Adelphi Univ. Garden City*. 1966. No 4. P. 208.
528. **Donkin A.S.** On the marine Diatomaceae of Northumberland, with a description of eighteen new species // *Trans. of the micr. Soc. of London. N.S.* 1858. Part 2. Vol. 6. P. 12–34, pl. III, V.
529. **Donkin A.S.** The Natural History of the British Diatomaceae. Part 2, pl. 8, fig. 4b.
530. **Droop S.J.M.** The identity of *Diploneis splendida* (Bacillariophyta) and some related species // *Phycologia*. 1996. Vol. 35. P. 404–420, 43 figs.
531. **Drum R.W.** Diatoms in the Des Moines river // *Proc. Iowa Acad. Sci.* 1981. Vol. 83, no 2. P. 52–62.



532. **Economou-Amilli A.** *Achnanthes longipes* Ag. (Bacillariophyceae): SEM-Studies on valve and Girdle morphology // *Bot. Chron.* 1982. Vol. 2. P. 102–108.
533. **Edgar, S.M., Theriot E.C.** Phylogeny of *Aulacoseira* (Bacillariophyta) based on molecules and morphology // *J. Phycol.* 2004. Vol. 40. P. 772–788.
534. **Edlund M.B., Soninkhishig N., Williams R.M., Stoermer E.F.** Biodiversity of Mongolia: checklist of diatoms, including new distributional reports of 31 taxa // *Nova Hedwigia.* 2001. Vol. 72. P. 59–90.
535. **Edlund M.B., Williams R.M., Soninkhishig N.** The planktonic diatom diversity of ancient Lake Hovsgol, Mongolia // *Phycologia.* 2003. Vol. 42. P. 232–260.
536. **Edwards A.M.C.** Silicon depletions in some Norfolk rivers // *Freshwater Biol.* 1974. Vol. 4, no 3. P. 267–274.
537. **Ehrenberg C.G.** Infusionsthierchen als vollkommene Organismen Leipzig: Leopold Voss, 1838. I–II. P. 1 – 547, 64 pls.
538. **Ehrenberg C.G.** Mittheilung über 2 neue lager von Gebirgsmassen aus infusorien als Meeres-Absatz in Nord Amerika und eine vergleichung derselben mit den organischen Kreide-Ge-bilden in Europa und Afrika // *Bericht über die zur Bekanntmachung Geeigneten Verhandlungen der Königl. Preuss. Akademie Der Wissenschaften zu Berlin,* 1844. P. 57–97.
539. **Ehrenberg C.G.** Vorläufige zweite Mettheilung über die weitere Erkenntnifs der Beziehungen des kleinsten organischen Lebens zu den vulkanischen Massen der Erde. Bericht über die zur Bekanntmachung geeigneten Verhandlungen der Königlich-Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, 1845. P. 133–157.
540. **Ehrenberg C.G.** Über einige neue Materialien zur Übersicht des kleinsten Lebens. Bericht über die zur Bekanntmachung geeigneten Verhandlungen der Königlich-Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, 1853. P. 505–533.
541. **Ersanli E., Gönülol A.** A study on the phytoplankton of Lake Simenit, Turkey // *Cryptogamie, Algologie.* 2006. Vol. 27. P. 289–305, 28 figs.
542. **Eskinazi-Leça E., Gonçalves da Silva Cunha M. da Santiago G. 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.
543. **Ettl H., Gärtner G.** Syllabus der Boden-, Luft- und Flechtenalgen. Stuttgart: Gustav Fischer, 1995. 721 p.
544. 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.
545. **Fenaux L.** Nutrition des larves plantotrophiques d'échinodermes // *Oceanis.* 1982. Vol. 8, no 5. P. 355–362.
546. **Fenchel T.** The ecology of marine microbenthos // *Ophelia.* 1968. Vol. 5. P. 123–136.
547. **Fernandes L.F., Brandini F.P., Gutseit K.S., Fonseca A.L., Pellizari F.M.** Benthic diatoms growing on glass slides in the Paranaguá Bay, southern Brazil: taxonomic structure and seasonal variation // *INSULA. Florianópolis.* 1999. No 28. P. 53–100.
548. **Findlay R.H., White D.C.** The effects of feeding by the sand dollar *Mellita quinquiesperforata* (Leske) on the benthic microbiological community // *J. Exp. Mar. Biol. and Ecol.* 1983. 72, no 1. P. 25–41.

549. **Florin M.-B.** Notes on the taxonomy of *Navicula diluviana* Krasske // Svensk Botanisk Tidskrift. 1971. Vol 65. P. 112–113.
550. **Frenguelli J.** Diatomeas del Neuguén (Patagonia). XVII. Contribución al conocimiento de las diatomeas argentinas // Rev. Mus. La Plata, Nueva Serie, Sección Botánica. 1942. Vol. 5, no 20. P. 73–219, 12 pl.
551. **Foged N.** Some littoral diatoms from the coast of Tanzania. Berlin, J. Cramer, 1975. 127 p. (Bibliot. Phycologia, 16).
552. **Foged N.** Diatoms in Samos, Kos and Kalymnos a Greek Island in the Aegean // Bibl. Diatomol. 1985. No 10. P. 1–119.
553. **Foged N.** Diatoms in Gambia // Bibl. Diatomol. 1986. No 12. P. 1–153.
554. **Foged N.** Diatoms from Viti Levu, Fiji Islands // Bibl. Diatomol. 1987. No 14. P. 1–167.
555. **Garcia-Baptista M.** Psammic algae from Praia Azul, Brazil // Bibliotheca Phycologica. 1993. Vol. 94. P. 1–167.
556. **Garcia M.** Psammococconeis, a new genus of *Bacillariophyta* from Brazilian sand beaches // Diatom Research. 2001. Vol. 16, no 2. P. 307–316.
557. **Garcia M.** Morphology and taxonomy of *Neohuttonia reichardtii* (Grunow) O. Kuntze (*Bacillariophyta*) from southern Brazil // IHERINGIA, Ser. Bot., Porto Alegre. 2004. Vol. 59, no 2. P. 179–182.
558. **Gargas M., Gargas E.** Influence of temperature and oxygen conditions on phytomicrobenthos stored for longer periods in darkness // Vatten. 1982. Vol. 38, no 3. P. 306–316.
559. **Geitler L.** Die infraspezifischen Sippen von *Cocconeis placentula* des Lunzer Seebachs // Algological Studies. 1982. Vol. 30. P. 1–11.
560. **Gellenbeck K.W., Chapman D.J.** Seaweeduses: the outlook for mariculture // Endeavour. 1983. Vol. 7, no 1. P. 31–37.
561. GEOHAB (Global Ecology and Oceanography of Harmful Algal Blooms), Science Plan / Eds P. Glibert, G. Pitcher. – Baltimor, Paris: SCOR & IOC, 2001. 86 p.
562. **Ghiold J.** The role of external appendages in the distribution and life habits of the sand dollar *Echinarachnius parma* (Echinodermata: Echinoidea) // J. Zool. Lond. 1983. Vol. 200, no 3. P. 405–419.
563. **Giffen M.H.** An Account of the Littoral Diatoms from Langebaan, Saldanha Bay, Cape Province, South Africa // Bot. Marina. 1975. Fasc. 2. Vol. XVIII. P. 71–95
564. **Giffen M.H.** A checklist of marine littoral diatoms from Mahé, Seychelles Islands // Bacillaria. 1980. Vol. 3. P. 129–159.
565. **Gil-Rodríguez M.C., Haroun R., Ojeda Rodríguez et al.** Lista de especies marinas de Canarias (algas, hongos, plantas y animales) / Eds L. Moro, J.L. Martín, M.J. Garrido, I. Izquierdo. Las Palmas: Consejería de Política Territorial y Medio Ambiente del Gobierno de Canarias, 2003. P. 5–30.
566. **Gmelin J.F.** Caroli à Linné. Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis. Tomus II. Editio decima tertia, aucta, reformata. Leipzig: Georg Emanuel Beer, 1791. Vol. 2. P. 1–884.
567. **Gopinathan C.P.** A systematic account of the littoral Diatoms of the southwest coast of India // Journ. Mar. Biol. Ass. India. 1984. Vol. 26, no 1–2. P. 1–31.
568. **Gotoh T.** Прикрепленные диатомеи в солоноватых водах эстуария р. Yodo. II. // Рикусуйгаку дзассии. Japane J. Limnology. 1979. Vol. 40, no 4. P. 191–200.

569. **Graham A.A., McCaughan D.J., McKee F.S.** Measurement of surface area of stones // *Hydrobiologia* 1988. Vol. 157, no 1. P. 85–87.
570. **Gregory W.** On the post-Tertiary sand containing diatomaceous exuviae from Glenshire near Inverary. *Quarterly // Journ. of Microscop. Sci.* 1855. Vol. 3. P. 30–43.
571. **Gregory W.** On new forms of marine diatomaceae found in the Firth of Clyde and in Loch Fyne, illustrated by numerous figures drawn by R.K. Greville, LL.D., F.R.S.E. // *Trans. Roy. Soc. of Edinburgh*, 1857. Vol. 21. P. 473–542, pl. 9–14.
572. **Greville R.K.** Descriptions of new and rare Diatoms. Series XI // *Transactions of the Microscopical Society, New Series*, London, 1864. Vol. 12. P. 8–14, pls I, II.
573. **Griffith J.W., Henfrey A.** The micrographic dictionary: a guide to the examination and investigation of the structure and nature of microscopic objects; illustrated by forty-one plates and eight hundred and sixteen woodcuts. London: John van Voorst, 1856. 696 p., 41 pls.
574. **Grunow A.** Die Österreichischen Diatomaceen nebst Anschluss einiger neuen Arten von andern Lokalitäten und einer kritischen Uebersicht der bisher bekannten Gattungen und Arten. *Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien*. 1862. Vol. 11. P. 315–472; 545–588.
575. **Grunow A.** Über einige neue und ungenügend bekannte Arten und Gattungen. *Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien*, 1863. Vol. 12. P. 137–162.
576. **Grunow A.** Beiträge zur Kenntnis der fossilen Diatomeenflora. Österreichischen Ungarns. *Beiträge zur Paläontologie von Öst.-Ung. und d. Orients*, 1882, Bd. 2.
577. **Grunow A.** Algen und Diatomaceen aus dem Kaspischen Meere // *Naturwissenschaftliche Beiträge zur Kenntnis der Kaukasusländer, auf Grund seiner Sammelbeute* / Ed. Schneider O. Dresden. 1878. P. 98–132.
578. **Guiry M.D., Guiry G.M.** *Algae Base* // Word-wide electron publication. – Galway: Nat. Univ. Ireland, 2009. <http://www.algaebase.org>.
579. **Guiry M.D., Guiry G.M.** *Algae Base* // Word-wide electron publication. – Galway: Nat. Univ. Ireland, 2014–2015. <http://www.algaebase.org>.
580. **Hagelstein R.** Diatomaceae of Puerto Rico and the Virgin Islands // *Sci. Puerto Rico*. 1938. Vol. 8. P. 313–450.
581. **Hällfors G.** Checklist of Baltic Sea phytoplankton species (including some heterotrophic protistan groups) // *Baltic Sea Environment Proceedings*. 2004. Vol. 95. 210 p.
582. **Hargraves P.T., Guillard R.R.L.** Structural and physiological on some small marine diatoms // *Phycologia*. 1974. Vol. 13, no 2. P. 163–172.
583. **Harris A.S.D., Medlin L.K., Lewis J., Jones K.J.** *Thalassiosira* species (Bacillariophyceae) from a Scottish sea-loch // *Europ. J. Phycology*. 1995. Vol. 30, no 2. P. 117–131, 36 figs, 2 tables.
584. **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. *Kingdoms Bacteria, Protozoa, Chromista, Plantae, Fungi*. Christchurch: Canterbury University Press, 2012. Vol. 3. P. 114–163.
585. **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.
586. **Hartley B., Ross R., Williams D.M.** A check-list of the freshwater, brackish and marine diatoms of the British Isles and adjoining coastal waters // *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 1986. Vol. 66, no 3. P. 531–610.

587. **Hartwig E.O.** Factors affecting respiration and photosynthesis be the benthic community of a subtidal siliceous sediment // *Ibid.* 1978. Vol. 6, no 4. P. 283–293.
588. **Harvey R.W., Lion L.W., Young L.Y.** Transport and distribution of bacterial and diatoms in the aqueous surface microlayer of a salt marsh // *Estuarine, coast and shelf science.* 1983. Vol. 16. P. 543–547.
589. **Hasle G.R., Syvertsen E.E.** The marine diatoms *Fragilaria striatula* and *F. hyalina* // *Striae.* 1980. Vol. 14. P. 110–118.
590. **Hasle G.R., Syvertsen E.E.** Marine diatoms // *Identifying Marine Phytoplankton* / Eds C.R. Tomas. San Diego: Academic Press, 1996. P. 5–385.
591. **Hasle G.R., Stosch H.A. von, Syvertsen E.E.** Cymatosiraceae, a new diatom family // *Bacillaria.* 1983. Vol. 6. P. 9–156.
592. **Hauksson E.** Feeding biology of *Stichopus tremulus*, a deposit feeding holothurian // *Sarsia.* 1979. 64, no 3. P. 155–160.
593. **Hawes I.** Filamentous green algae in freshwater streams on signy Island, Antarctica // *Hydrobiologia.* 1989. Vol. 172. P. 1–15.
594. **Heiberg P.A.C.** Conspectus criticus *Diatomacearum danicarum.* Kritisk oversigt over de danske Diatomeer. Kjøbenhavn: Wilhelm Priors Forlag, 1863. P. 1–135, 6 pls.
595. **Heimdal B.R.** Morphology and distribution of two *Navicula* species in Norwegian coastal waters // *Nytt. Mag. Bot.* 1970. Vol. 17, 65–75.
596. **Hein M.K., Winsborough B.M., Sullivan M.J.** *Iconographia Diatomologica. Annotated Diatom Monographs. Bacillariophyta of the Bahamas.* Vol. 19 / Ed. H. Lange-Bertalot. A.R.G. Gantner Verlag K.G., 2008. 303 p.
597. **Hendey N.I.** A preliminary check-list of British marine diatoms // *J. Mar. Boil. As. U. K.* 1954. Vol. 33, no 2. P. 537–560.
598. **Hendey N.I.** Marine diatoms from some West African ports // *Jour. Royal Microscopical Society.* 1958. Series 3. Vol. 77, no 1. P. 28–85, 6 pls.
599. **Hendey N.I.** An introductory account of the smaller algae of British coastal waters. Part 5. Bacillariophyceae (Diatoms). London, 1964. 740 p.
600. **Hendey N.I.** A revised check-list of the British marine diatoms // *J. Mar. Biol. As. U.K.* 1974. Vol. 54. P. 77–300.
601. **Hoban M.A.** Biddulphoid diatoms. II: The morphology and systematics of the pseudocellate species, *Biddulphia biddulphiana* (Smith) Boyer, *B. alternans* (Bailey) Van Heurck, and *Trigonium arcticum* (Brightwell) Cleve // *Botanica Marina.* 1983. Vol. XXVI, fasc. 6. P. 271–284.
602. **Hoban M., Fryxell G., Buck K.** Biddulphoid diatoms: resting spores in antarctic *Eucampia* and *Odontella* // *J. Phycol.* 1980. Vol. 16. P. 591–602.
603. **Holmes R.W.** The morphology of diatoms epizoic on cetaceans and their transfer from *Cocconeis* to two new genera, *Bennettella* and *Epipellis* // *Brit. Phycol. Journ.* 1985. Vol. 20, no 1. P. 43–57, 49 figs.
604. **Holt G.** Fastsittende diatomeer pa gronnalger i Norge og pa Faroyene // *Bryttia.* 1980. Vol. 38, no 1. P. 9–17.
605. **Hopkins J.T.** A study of the diatoms of the Ouse estuary, Sussex. I. The movement of the mudflat diatoms in response to some chemical and physical changes // *J. Mar. Biol. As. U.K.* 1963. Vol. 43, no 3. P. 653–663.

606. **Hoppenrath M., Elbrächter M., Drebes G.** Marine phytoplankton Selected microphytoplankton species from the North Sea around Helgoland and Sylt. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, 2009. P. 1–264, figs 1–87.
607. **Huang R., Boney A.D.** Seasonal ecology of littoral epiphytic diatoms on Great Cumbrae Island // Trans. Bot. Soc. Edinburgh. 1985. Vol. 44, no 4. P. 309–322.
608. **Hudon C., Bourget E.** The effect of light on the vertical structure of epibenthic diatom communities // Bot. Mar. 1983. Vol. XXVI, no 7. P. 317–330.
609. **Hu H., Wei Y.** The freshwater algae of China // Systematics, taxonomy and ecology. 2006. P. 1–1023, 4 pls, 16 figs.
610. **Husna R., Zarina A., Masud-ul-Hasan, Shameel M.** Taxonomic study of some diatoms from Lahore, Pakistan // Intern. J. of Phycology and Phycochemistry. 2007. Vol. 3, no 1. P. 55–64.
611. **Hustedt F.** Fossile bacillariaceen aus dem Loa-Becken in der Atacama-Wüste, Chile // Archiv für Hydrobiologie. Hustedt F. 1927. Vol. 18, no 2. P. 224–251, tafs 7–9.
612. **Hustedt F.** Bacillariophyta (Diatomeae) // Die Süßwasser – Flora Mitteleuropas. 1930. Heft. 10, no 2. Aufl. / Eds A. Pascher. 466 p., 875 figs.
613. **Hustedt F.** Marine littoral diatoms of Beaufort, North Carolina // Marine Station Bull. Duke Univ. Durham. 1955. Vol. 6. P. 1–67.
614. **Hustedt F.** Die Kieselalgen Flora Deutschland, Osterreich und Schweiz. Leipsing C1.: Akad. Verl. Geest & Portig, 1962. Bd. VII. Teil 3, Lief 2. S. 161–348.
615. **Hustedt F.** Die Kieselalgen Flora Deutschland, Osterreich und Schweiz. Leipsing C1.: Akad. Verl. Geest & Portig, 1964. Bd. VII. Teil 3, Lief 3. S. 349–556.
616. Identifying marine phytoplankton / Ed. C.R. Tomas // San Diego etc.: Acad. Press, 1997. 858 p.
617. **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.
618. **Jahn R., Kusber W.H., Romero O.E.** *Cocconeis pediculus* Ehrenberg and *C. placentula* Ehrenberg var. *placentula*: Typification and taxonomy // Fottea. 2009, vol. 9, no 2. P. 275–288.
619. **Jamaloo F., Falahian F., Nejadsatari T., Majd A.** Study of diatoms flora in Jajrood river // Sci. and Technology of Environment. 2006. Vol. 26. P. 98–112.
620. **Jansson B., Wulff F.** Ecosystem analysis of a shallow sound in the Northern Baltik // A joint study by the ASCO group. Univ. Stockholm, 1977. Vol. 18. 160 pp.
621. **Jensen P.** Diatom-feeding behaviour of the free-living marine nematode *Chromadorita tenuis* // Nematologica. 1982. Vol. 28. P. 71–76.
622. **Jensen P.** Feeding ecology of free-living aquatic nematodes // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1987. Vol. 35. P. 187–196.
623. **Jewson D.H., Lowry S.F., Bowen R.** Co-existence and survival of diatoms on sand grains // European Journal of Phycology. 2006. Vol. 41. P. 131–146.
624. **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.
625. **Jones H.M., Simpson G.E., Stickle A.J., Mann D.G.** Life history and systematics of *Petronopsis* (Bacillariophyta) with special reference to British waters // Europ. Journ. of Phycology. 2005. Vol. 40. P. 61–87.



626. Intercalibration and Distribution of Diatom Species in the Baltic Sea / Eds P.J. Snoeijs & S. Vilbaste. Vol 2. Opulus Press: Upsala, 1994.
627. **Kamatani A.** Dissolution rate of silica from diatoms decomposing at various temperatures // *Mar. Biol.* 1982. Vol. 68, no 1. P. 91–96.
628. **Kamatani A., Riley J.P.** Rate of dissolution of diatom silica walls in seawater // *Mar. Biol.* 1979. Vol. 55, no 1. P. 29–35.
629. **Kazarina G.K., Yushina I.G.** Diatoms in Recent and Golocene sediments of the North Pacific and Bering Sea // *Rep. Polar Res.* 1999. No 306. P. 134–148.
630. **Kikuchi-Kawan K., Kudo S.** Species composition of ice algal assemblages in Saroma Lagoon and resolute passage, 1992 (extended abstract) // *Proc. NIPR Symp. Polar Biol.* 1995. Vol. 8. P. 59–63.
631. **Kim K.Y., Garbary D.J., McLachlan J.L.** Phytoplankton dynamics in Pomquet Harbour, Nova Scotia: a lagoon in the southern Gulf of St. Lawrence // *Phycologia.* 2004. Vol. 43. P. 311–328.
632. **Kociolek J.P.** A checklist and preliminary bibliography of the Recent, freshwater diatoms of inland environments of the continental United States // *Proceed. of the California Academy of Sciences. Fourth Series.* 2005. Vol. 56, no 27. P. 395–525.
633. **Krammer K., Lange-Bertalot H.** *Bacillatiophyceae*. 1. Teil; *Naviculaceae* // *Süßwasserflora von Mitteleuropa.* 1986. Vol. 2, no 1. 876 p.
634. **Krasske G.** Über Kieselguhr-Geschiebe von Oderberg-Bralitz // *Zeitschrift für Geschiebeforschung.* 1933. Vol. 9, no 2. P. 84–95.
635. **Krayesky D.M., Meave del Castillo E., Zamudio E., et al.** Diatoms (Bacillariophyta) of the Gulf of Mexico. / Eds Felder D.L., Camp D.K. // *Gulf of Mexico—Origins, Waters and Biota.* 2009. P. 155–186
636. **Kuntze O.** *Revisio generum plantarum.* Leipzig, London, Milano, New York, Paris, 1898. Pars III, no 3. P. 1–576.
637. **Kuroda K.** Surface distribution of diatoms before and after typhoon // *Bull. Kobe Mar. Observ.* 1972. No 188. P. 39–40.
638. **Kützing F.T.** Die kieselschaligen Bacillarien oder Diatomeen. Nordhausen: zu finden bei W. Köhne. 1844. P. 1–52, pls 1 – 30.
639. **Kützing F.T.** *Species algarum.* Lipsiae [Leipzig]: F.A. Brockhaus, 1849. 922 p.
640. **Kuylenskierna M.** Benthic Algal Vegetation in the Nordre Älv Estuary (Swedish West coast) // *Dep. of Mar. Bot. Univ. of Göteborg-Sweden,* 1989. Vol. 1. 244 p.
641. **Kuylenskierna M.** Benthic Algal Vegetation in the Nordre Älv Estuary (Swedish West coast) // *Dep. of Mar. Bot. Univ. of Göteborg-Sweden,* 1990. Vol. 2. 76 pl.
642. **Le Cohu R.** Morphologie des valves et évolution du cingulum chez *Achnanthes inflata* (Bacillariophyceae) // *Annl. Limnol.* 1989. Vol. 25, no 1. P. 39–45.
643. **Leach J.H.** Epibenthic algal production in an intertidal mudflat // *Limnol. Oceanogr.* 1970. Vol. 15. P. 514–521.
644. **Lee J.H., Lee S.D., Park J.S.** New Record of Diatom Species in Korean Coastal Waters // *Korean Society of Environ. Biology, Korea Res. Ins. Bioscience and Biotechnology, Eoeundong, Yuseonggu, Daejeon, Korea,* 2013. 102 p.
645. **Lee S.D., Park J.S., Lee J.H.** New record of diatom species in Korean coastal waters // *Korean J. Environ. Biol.* 2012. Vol. 30, no 3. P. 245–271.
646. **Lee S.S., Gaiser E.E., Van de Vijver, Edlund M.B., Spaulding S.A.** Morphology and typification of *Mastogloia smithii* and *M. lacustris*, with descriptions of

two new species from the Florida Everglades and the Caribbean region // *Diatom Research*. 2014. Vol. 29, no 4. P. 325–350, 88 fig., 7 tables.

647. **Levkov Z.** *Amphora sensu lato* / Ed H. Lange-Bertalot // *Diatoms of Europe: Diatoms of the European Inland Waters and Comparable Habitats*. A.R.G. Gantner: K.G. Verlag. 2009. Vol. 5. P. 5–916.

648. **Lewin J.C.** Heterotrophy in marine diatoms // *J. Gen. Microbiol.* 1953. Vol. 9. P. 305–313.

649. **Lewin J.C., Guillard R.R.L.** Diatoms // *Ann. Rev. Microbiol.* 1963. Vol. 17. P. 373–414.

650. **Lewin J.C., Helluebust J.A.** Heterotrophic nutrition of the marine pennate diatom *Nitzschia angularis* var. *affinis* // *Mar. Biol.* 1976. Vol. 36. 313–320.

651. **Lewin J.C., Lewin R.A.** Auxotrophy and heterotrophy in marine littoral diatoms // *Can. J. Microbiol.* 1960. Vol. 6. P. 127–134.

652. **Liu J.Y.** Checklist of biota of Chinese seas. Beijing: Science Press, Academia Sinica, 2008. P. 1–1267.

653. **Lópes F.O.F., Siqueiros D.A.B., Navarro N.R.** Benthic diatoms associated with mangrove environments in the northwest region of Mexico. Conabio: Gobierno Federal, 2010. 206 p.

654. **Lozano-Duque Y., Vidal L.A., Navas G.R.S.** Check-list of diatoms (Bacillariophyta) reported from Colombian Caribbean Sea // *Bol. Invest. Mar. costeras invemar*. 2010. Vol. 39, no 1. P. 83–116.

655. **Luchini L.** Etude des populations de diatomees developpees sur des substrats artificiels et naturels // *Tethys*. 1974. Vol. 6, no 4. P. 681–688.

656. **Ludwig G., Schnittler M.** Rote Liste gefährdeter Pflanzen Deutschlands // *Schriftenreihe für Vegetationskunde*. 1996. Vol. 28. P. 1–744.

657. **Main S.P., McIntire C.D.** The distribution of epiphytic diatoms in Yaquina estuary, Oregon (U.S.A.) // *Bot. Mar.* 1974. Vol. XVII, no 2. P. 88–89.

658. *Manual on Harmful Marine Microalgae* / Eds. G.M. Hallegraeff, D.M. Anderson, A.D. Cembella. UNESCO, 2003. 793 p.

659. **Mann A.** Report on the diatoms of the Albatross voyages in the Pacific Ocean, 1888–1904 // *Contributions from the United States National Herbarium* 1907. Vol. 10, no 5. P. 221–419.

660. **Maranda L., Wang R., Masuda K., Shimuzu Y.** Investigation of the source of domoic acid in mussels // *Toxic marine phytoplankton* / Eds. E. Graneli, B. Sundstrom, L. Edler, D.M. Anderson. New York: Elsevier, 1990. P. 300–304.

661. **Margalef R.** Temporal succession and spatial heterogeneity in phytoplankton / Ed. Buzzati Traverso // *Perspect. Mar. Biol.* Berkeley Univ. California Press., 1958. P. 323–347.

662. **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, no 6. P. 947–956.

663. **Marsson T.** Diatomaceen von Neu-Vorpommern, Rügen und Usedom // *Zeitschrift für Angewandte Mikroskopie und Klinische Chemie*. 1901. Vol. 6. P. 253–268.

664. **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.

665. **Martinez-Goss M.R.** A checklist of *Navicula* (Class Bacillariophyceae) of the Philippines // Science Diliman. 2001, vol. 13, no 1. P. 1–32.
666. **Marumo R.** Diatom Plankton in the south of cape Shionomisaki in 1953 // Oceanogr. Mag. 1954. Vol. 6, no 3. P. 145–152.
667. **Marumo R.** Marine diatoms of the East coast of Northern Japan in the winter from 1953 to 1954 // Oceanogr. Mag. 1955. Vol. 6, no 4. P. 165–173.
668. **Mather L., MacIntosh K., Kaczmarska I., Klein G., Martin J.L.** A checklist of diatom species reported (and presumed native) from Canadian coastal waters // Canad. Techn. Report of Fisheries and Aquatic Sciences. 2010. No 2881. P. 1–78.
669. **McClatchie S., Juniper S.K., Knox G.A.** Structure of a mudflat diatom community in the Avon-Heathcote estuary, New Zealand // New Zealand J. Mar. and Freshwater Res. 1982. Vol. 16, no 3 – 4. P. 299–309.
670. **McCarthy P.M.** Census of Australian Marine Diatoms. Australian Biological Resources Study, Canberra. 2013. [http://www.anbg.gov.au/abrs/Marine\\_Diatoms/index.html](http://www.anbg.gov.au/abrs/Marine_Diatoms/index.html).
671. **McLean R.O., Corrigan I., Webster J.** Heterotrophic nutrition in *Melosira numaruloides* a possible role in affecting distribution in the Clyde estuarii // Br. Phycol. J. 1981. Vol. 16, no 1. P. 95–106.
672. **Medlin L.K.** Effects of grazers on epiphytic diatom communities: 6-th Diatom Symposium. 1980. P. 399–412.
673. **Medlin, L.K.** A reappraisal of the diatom genus *Rhoiconeis* and the description of *Campylopyxis*, gen. nov. // British Phycological Journal. 1985. Vol. 20. P. 313–328, 52 figs.
674. **Medlin L.K., Hasle G.R.** Some *Nitzschia* and related diatoms species from east ice samples in the Arctic and Antarctic // Polar Biol. 1990. Vol. 10. P. 451–479.
675. **Medlin L.K., Round F.E.** Taxonomic studies of marine *Gomphonemoid* diatoms // Diatom Research. 1986. Vol. 1, no 2. P. 205–225.
676. **Medvedeva L.A., Nikulina T.V.** Catalogue of freshwater algae of the southern part of the Russian Far East. Vladivostok: Dalnauka, 2014. 271 p.
677. **Méléder V., Rincé Y., Barillé L., Gaudin P., Rosa P.** Spatiotemporal changes in microphytobenthos assemblages in a macrotidal flat (Bourgneuf Bay, France) // Journal of Phycology. 2007. Vol. 43. P. 1177–1190.
678. **Mereschkowsky C.S.** Über *Placoneis*, ein neues Diatomeen Genus // Beihefte zum Botanischen Centralblatt. 1903. Vol. 15, no 1. P. 1–30, pl. 1.
679. **Metzeltin D., Lange-Bertalot H., Nergui S.** Diatoms in Mongolia / Ed. H. Lange-Bertalot. Iconographia Diatomologica. Annotated Diatom Micrographs. A.R.G. Gantner Verlag K.G., 2009. Vol. 20. P. 3–686.
680. **Meunier A.** Microplankton des Mers de Barents et de Kara. Duc d'Orleans Campagne Arctique de 1907. Bruxelles, 1910. P. 1–355.
681. **Mills E.I.** The community concept in marine zoology, with comments on continua and instability in some marine communities: a review // J. Fish. Res. Board. Can. 1969. Vol. 26. P. 1415–1428.
682. **Mizuno M.** On the tube-dwelling diatom *Berkeleya rutillans* (Trentepohl) Grun. // Bull. Japan Soc. Phycol. 1977. Vol. 25. P. 143–149.
683. **Mizuno M.** Taxonomic study on *Berkeleya obtusa* (Grev.) Grunow (Bacillariophyceae) from Hokkaido, Japan // Japan J. Phycol. 1979. Vol. 27, no 4. P. 175–181.

684. **Mizuno M.** tube-dwelling diatom *Berkeleya sparsa* sp. nov. a tube-dwelling diatom from Hokkaido, Japan // Jap. J. Phycol. 1981. Vol. 29. P. 95–99.
685. **Mizuno M.** Change in striation density and systematics of *Cocconeis scutellum* var. *ornata* (Bacillariophyceae) // Bot. Mag. Tokyo. 1982. Vol. 95. P. 349–357.
686. **Mizuno M.** Phenology and seasonal size change of the marine tube-dwelling diatom *Berkeleya rutillans* // Jap. J. Phycol. 1984. Vol. 32, no 3. P. 262–268.
687. **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 // Journ. of Phycology. 1985. Vol. 21. P. 547–553, 8 figs, 1 table.
688. **Moshchenko A.V., Zvyagintsev A.Yu.** Composition and structure of macrofouling communities on ocean-going ships of Far East Sea Basin // Ocean and Polar Research. 2001. Vol. 23, no 2. P. 63–75.
689. **Moshchenko A.V., Belan T.A., Oleynik E.V.** Influence of contamination on communities of soft bottom sediments in Peter The Great Bay, Sea of Japan: choice of variables // Climate variability and human activities in relation to Northeast Asia land-ocean interactions and their implications for coastal zone management. Vladivostok: Dalnauka, 2009. P. 173–204.
690. **Müller O.F.** *Rhopalodia* ein neues genus der Bacillariaceen // Botanische Jahrbucher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie. 1895. Vol. 22. P. 54–71, 2 pl.
691. **Müller O.F.** Bacillariaceen aus den Natronthälern von El Kab (Oberägypten) // Hedwigia. 1899. Vol. 38. P. 274–288.
692. **Munda I.M.** Seasonal fouling by diatoms on artificial substrata at different depths near Piran (Gulf of Trieste, Northern Adriatic). // Acta Adriat. 2005. Vol. 46, no 2. P. 137–157.
693. **Nakata K.** The Fine structure of two marine diatom species of the family Cymatosiraceae // Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab. 1987. no 121.
694. **Navarro J.N.** A survey of the marine diatoms of Puerto Rico. V. Suborder Raphidineae: Families Achnanthaceae and Naviculaceae (excluding *Navicula* and *Mastogloia*) // Bot. Mar. 1982. Vol. XXV, no 7. P. 321–338.
695. **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.
696. **Navarro J.N., Hernández-Becerril D.U.** Listados florísticos de México. XV. Check-list of marine diatoms from the Caribbean Sea // Univ. Autónoma de México, México D.F., 1997. 48 p.
697. **Nicotri M.E.** Grazing effects of four marine intertidal Herbivores on the microflora // Ecology. 1977. Vol. 58, no 5. P. 1020–1032.
698. **Nizamuddin M.** New combinations of diatoms found in Libya // Nova Hedwigia. 1982. Vol. 36, no 2–4. P. 703–707.
699. **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, no 1. P. 27–35.
700. **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, no 7. P. 1157–1163.

701. **Okaichi T., Nishio S.** Identification of ammonia as the toxic principle of red tide of *Noctiluca scintillans* // Bull. Plank. Soc. Japan. 1976. Vol. 23. P. 75–80.
702. **Okita T.W., Volcani B.E.** Role of silicon in diatom metabolism. X. Polypeptide labeling patterns during the cell cycle, silicate starvation and recovery in *Cylindrotheca fusiformis* // Exp. Cell. Res. 1980. Vol. 125, no 2. P. 471–481.
703. **Okuno H.** Electron microscopical study on fine structure of diatom frustules // Kagaku, Tokyo. 1944. Vol. XIV. P. 166–169.
704. **Okuno H.** Electron microscopical study of the fine structure of diatom frustules // Botanical Magazine, Tokyo. 1957. XVI. 70. P. 216–222.
705. **Okuno H.** The fine structure of the frustules of the *Bacillariophyta* // Phycology, Tokida. 1975. Vol. 3, no 2. P. 97–113.
706. **Ojeda R.A., Gil-Rodríguez M.C., Moreira-Reyes A.** Aportaciones al conocimiento de diatomeas bentónicas y ticoplanctónicas del Puerto de Santa Cruz de Tenerife (islas Canarias) // Vieraea. 2005. Vol. 33. P. 59–78.
707. **Orlova T.Yu., Zhukova N.V., Stonik I.V.** Bloom-forming diatom *Pseudonitzschia pungens* in Amurskii Bay (the Sea of Japan): morphology, ecology and biochemistry // Harmful and Toxic Algal Blooms / Eds T. Yasumoto, Y. Oshima, Y. Fukuyo. Paris: IOC of UNESCO, 1996. P. 147–150.
708. **Oshite K.** On diatoms found in bottom-deposits of Mutsu Bay // J. Geol. Soc. Japan. 1954. Vol. 60, no 704.
709. **Oshite K.** On diatoms found in bottom-deposits of Uranouchi Bay // J. Geol. Soc. Japan. 1955. Vol. 61, no 715. P. 145–150.
710. **Paasche B.** Silicon and the ecology of marine plankton diatoms. II. Silicate-uptake kinetics in five diatoms species // Marine Biol. 1973. Vol. 19, no 3. P. 262–269.
711. **Pamatmat M.M.** Ecology and metabolism of a benthic community on an intertidal sandflat // Int. Rev. Gesamt. Hydrobiol. 1968. Vol. 53, no 2. P. 211–298.
712. **Pantazidou A., Louvrou I., Economou-Amilli A.** Euendolithic shell-boring cyanobacteria and chlorophytes from the saline lagoon Ahivadolimni on Milos Island, Greece // European Journal of Phycology. 2006. Vol. 41. P. 189–200.
713. **Park J., Khim J. S., Ohtsuka T.,** Araki H., Witkowski A., Koh Ch.-H. Diatom assemblages on Nanaura mudflat, Ariake Sea, Japan: with reference to the biogeography of marine benthic diatoms in Northeast Asia // Botanical Studies. 2012. Vol. 53. P. 105–124.
714. **Patrick R.M.** New species and nomenclature changes in the genus *Navicula* (Bacillariophyceae) // Proc. Acad. Nat. Sci. Philad., 1959. No 111. P. 91–108.
715. **Patrick R.M., Freese L.R.** Diatoms (Bacillariophyceae) from Northern Alaska // Proceed. of the Academy of Natural Sci. of Philadelphia. 1961. Vol. 112, no 6. P. 129–293, 1–4pl.
716. **Patrick R., Reimer C.W.** The diatoms of the United States exclusive of Alaska and Hawaii. Volume 1: *Fragilariaceae, Eunotiaceae, Achnanthaceae, Naviculaceae*. Philadelphia: Academy of Natural Sciences, 1966. 688 p.
717. **Patrick R., Reimer C.W.** The diatoms of the United States exclusive of Alaska and Hawaii. *Entomoneidaceae, Cymbellaceae, Gomphonemaceae, Epithemiaceae*. Philadelphia: Academy of Natural Sci., 1975. Part 1. Vol. 2. 213 p.
718. **Peragallo H., Peragallo M.** Diatomees marines de France et des districts maritimes voisins. Grezsur.; Loing., 1897–1908. 491 s.



719. **Pérez M.C., Maidana N.I., Comas A.** Phytoplankton composition of the Ebro River estuary, Spain // *Acta Botanica Croatica*. 2009. Vol. 68. P. 11–27.
720. **Pham M.N., Tan H.T.W., Mitrovic S., Yeo H.H.T.** A checklist of the algae of Singapore. Singapore: Raffles Museum of Biodiversity Research, National University of Singapore, 2011. 100 p.
721. **Pickett-Heaps J., Hill D.R.A., Blaze K.L.** Active gliding motility in an araphid marine diatom, *Ardissonea* (formerly *Synedra*) *crystallina* // *Journal of Phycology*. 1991. Vol. 27. P. 718–725, 19 figs.
722. **Pielou E.C.** The measurement of diversity in different types of biological collections // *J. Theoret. Biol.* 1966. Vol. 10. P. 370–383.
723. **Plante C.J., Feipel S., Wilkie J.L.** Disturbance effects of deposit feeding on microalgal community structure and mechanisms of recolonization // *Journ. of Phycology*. 2010. Vol. 46, no 5. P. 907–916.
724. **Plante-Cuny M.R.** Distribution selon la profondeur de la chlorophylle «a» fonctionnelle et des pheopigments sur les sediments de la lagune Ebrie (Abidjan) // *C. R. Acad. Sci. Paris*. 1975. Vol. 281, no 18. P. 1325–1328.
725. **Plante-Cuny M.R.** Pigment photosyntetignes et production primare des fonds meubles nritiques dune region tropicale (Nose-Be, Madagascar) // *J. Res. Oceanogr.* 1978. Vol. 3, no 1. P. 1–14.
726. **Pocock K.L., Cox E.J.** Frustule structure in the diatom *Rhabdonema adriaticum* (Lyngb.) Kütz. // *Nova Hedwigia* (Braunshweig). 1982. Bd. XXXVI. S. 621–641.
727. **Polge N., Sukatar A., Souly E.N., Gonulol A.** Epipellic algal flora in the Kucukcekmece lagoon // *Turk. J. Fisch. Auat. Sci.* 2010. Vol. 10. P. 39–45.
728. **Pomeroy L.R.** Algal productivity in Georgia salt marshes // *Limnol. Oceanogr.* 1959. Vol. 4. P. 386–397.
729. **Prasad A.K.S.K., Neinow J.A., Livingston R.J.** The genus *Cyclotella* (Bacillariophyta) in Choctawhatchee Bay, Florida, with special reference to *C. striata* and *C. choctawhatcheeana* sp. nov. // *Phycologia*. 1990. Vol. 29. P. 418–436.
730. **Prasad R., Yayaraman.** Preliminary studies on certain changes in the plankton and hydrological conditions associated with the swarming of *Noctiluca* // *Proc. Indian Acad. Sci. Sect. B* 40. P. 49–57.
731. **Pritchard A.** A history of the infusoria, living and fossil: arranged according to Die infusionsthierchen of C.G. Ehrenberg Ralfs in Pritchard. London: Whittaker, 1861. 968 p. 40 pls.
732. **Pritchard A.** A history of the infusoria, including the Desmidiaceae and Diatomaceae, Brith and Foregn: 4<sup>th</sup> Edition Diatoms by J. Ralfs. London, 1861. P. 756–947.
733. **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, no 3. P. 1–28.
734. **Propp M.V.** Exchange of energy, nitrogen and phosphorus between water, bottom and ice in near-shore ecosystem of the Sea of Japan. Helgoland. Wiss. Mee-resuntersuch., 1977. Vol. 30, no 4. P. 598–610.
735. **Pryfogle 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.

736. **Rech M., Mouget J.-L., Morant-Manceau A.** et al. Long-term acclimation to UV radiation: effects on growth, photosynthesis and carbonic anhydrase activity in marine diatoms // *Botanica Marina*. 2005. Vol. 48. P. 407–420.
737. 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.
738. **Reid G.** A revision of the family Pleurosigmales (Bacillariophyta). Ruggell: A.R.G. Gantner Verlag K.G., 2012. P. 7–163, 24 pls.
739. **Reimann B.E.F., Lewin J.C.** The diatom genus *Cylindrotheca* Rabenhorst (with a reconsideration of *Nitzschia closterium*) // *Journ. Roy. Microscop. Soc.* 1964. Vol. 83, no 3. P. 283–296.
740. **Riaux C.** Structure d'un peuplement estuarien de diatomées épipéliques du Nord-Finistère // *Oceanologia Acta*. 1983. Vol. 6, no 2. P. 173–183.
741. **Riaux-Gobin C.** Diatomées d'une vasière intertidale du Nord Finistère (Dourduff): genres *Cocconeis*, *Campyloneis*, *Delphineis*, *Mastogloia* et *Rhaphoneis* // *Diat. Res.* 1991. Vol. 6. P. 125–135.
742. **Riaux-Gobin C., Romero O., Coste M., Galzin R.** A new loc (Bacillariophyceae) from Moorea Island, Society Archipelago, South Pacific Ocean with distinctive valvocopula morphology and linking system // *Botanica Marina*. 2013. Vol. 56. P. 339–356.
743. **Riaux-Gobin C., Compère P., Romero O.E., Williams D.M.** *Cocconeis pinnata* W. Gregory ex Greville (Bacillariophyta): Lectotypification and an emended description after examination of type material and south Pacific specimens // *Phytotaxa*. 2014. Vol. 156, no 3. P. 81–99.
744. **Ribeiro L., Brotas V., Brotas V., Rincé Y., Jesus B.** Structure and diversity of intertidal benthic diatom assemblages in contrasting shores: a case study from the Tagus estuary // *Journ. Phycology*. 2013. Vol. 49, no 2. P. 258–270.
745. **Rivera P., Cruces F., Inostroza I.** *Extubocellulus spinifer* (Hargraves & Guillard) Hasle, Von Stosch & Syvertsen (Cymatosiraceae, Bacillariophyceae): First report of the species from the Southeastern Pacific with comments on the variability of some of its morphological features // *Gayana Botánica*. 2010. Vol. 67, no 2. P. 153–157.
746. **Rodríguez O.A., Gil-Rodríguez M.C., Moreira-Reyes A.** Aportaciones al conocimiento de diatomeas bentónicas y picoplánctónicas del puerto de Santa Cruz de Tenerife (islas Canarias) // *Vieraea*. 2005. Vol. 33. P. 59–78.
747. **Rodríguez P.L., Pizarro H., Maidana N.** et al. Epixylic algae from a polluted lowland river of Buenos Aires province (Argentina) // *Cryptogamie, Algologie*. 2006. Vol. 27. P. 63–83.
748. **Romero O.E.** Ultrastructure of four species of the diatom genus *Cocconeis* // *N. Hedwigia*. 1996. Vol. 63, no 3–4. P. 361–396.
749. **Romero O.E., Jahn R.** Typification of *Cocconeis lineata* and *Cocconeis euglypta* (Bacillariophyta) // *Diat. Res.* 2013, vol. 28, no 2. P. 175–184.
750. **Romero O.E., Rivera P.** Morphology and taxonomy of three varieties of *Cocconeis costata* and *C. pinnata* (Bacillariophyceae) with consideration on *Pleuroneis* // *Doat. Res.* 1996, vol. 11, no 2. P. 317–343.
751. **Romero O.E., Navarro J.N.** Two marine species of *Cocconeis* Ehrenberg (Bacillariophyceae): *C. pseudomarginata* Gregory and *C. caribensis* sp. nov. // *Botanica Marina*. 1999. Vol. 42. P. 581–592, 43 figs, 1 table.

752. **Romeyn K., Bouwman L.A.** Food selection and consumption by estuarine nematodes // *Hydrobiol. Bull.* 1983. 17, no 2. P. 103–109.
753. **Roth A.G.** *Catalecta botanica* quibus plantae novae et minus cognitae describuntur atque illustrantur // Fasciculus tertius cum tabulis aenaeis. Lipsiae: Bibliopolio Io. Fr. Gleditschiano. 1806. 350 p. Pls I–XII.
754. **Round F.E.** Benthic marine diatoms // *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 1971. Vol. 9. P. 83–139.
755. **Round F.E.** A diatom assemblage living below the surface of intertidal sandflats // *Mar. Biol.* 1979. Vol. 54, no 3. P. 219–223.
756. **Round F.E., Basson P.W.** A new diatom genus (*Giffenia*) based on *Nitzschia cocconeiformis* Grun. and a note on *Nitzschia (Tryblionella) lanceola* Grun. // *Diatom Research.* 1997. Vol. 12, no 2. P. 347–355.
757. **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.
758. **Round F.E., Crawford R.M., Mann D.G.** The Diatoms. Biology and morphology of the genera. Cambridge: Cambridge University, 1990. 747 p.
759. **Rublee P., Dornseif B.B.** Direct counts of the bacteria in the sediments of a North Carolina salt march // *Estuaries.* 1978. Vol. 1, no 3. P. 188–191.
760. **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. Athens, 2000. P. 125.
761. **Ryabushko L.I.** The influence of hydrothermal vents on the microphytobenthos composition of marine volcano Ushishir (Kurile Islands): Program & Abstr. EMBS<sup>33</sup> Symp. (Wilhelmshaven, 07–11 Sept. 1998). Wilhelmshaven, Germany, 1998. P. 33.
762. **Ryabushko L.I.** The autecology of pennate diatoms *Licmophora* spp.: Abstr. 16-th Intern. Diatom Symp. (Athens, 25–27 Aug. 2000; Aegean Islands, 28 Aug.-1 Sept. 2000). Athens (Greece): Univ. Athens, 2000. P. 125.
763. **Ryabushko L.I., Kozintsev A.F.** Distribution of diatoms on the shells of the Black Sea mussels *Mytilus galloprovincialis* Lam. depending on age of the mussels // *Intern. J. Algae.* 2003. Vol. 5, no 1. P. 18–25.
764. **Ryabushko L.I., Ryabushko V.I.** The structure of a community of diatoms on hard grounds in the upper sublittoral zone of Vostok Bay, the Sea of Japan // *Biologiya morya.* 1991. no 3. P. 14–21.
765. **Ryabushko L.I., Ryabushko V.I.** Communities of diatoms on the shells of mollusks of the genus *Mytilus* L. // *Intern. J. Algae.* 2000. Vol. 2, N 2. P. 15–22.
766. **Ryther J.H.** The ratio of photosynthesis to respiration in marine plankton algae and its effect upon the measurement of productivity // *Deep-Sea Res.* 1954. Vol. 2. P. 134–139.
767. **Sabancı F.Ç.** Contributions to the knowledge of algal flora of Homa Lagoon (Aegean Sea, Turkey) // *J. Black Sea/Mediterranean Environment.* 2010. Vol. 16, no 3. P. 311–327.
768. **Sabancı F.Ç.** Taxonomic Survey of Diatoms on Natural Substrata From Coastal Lagoon (Aegean Sea, Turkey) // *Turkish Journ. Fish. & Aquatic Sci.* 2012. Vol. 12. P. 841–849.
769. **Sabancı F.Ç., Koray T.** Four new records for the benthic diatoms (genera *Cocconeis*, *Seminavis*, *Synedra* and *Trachysphenia*) from the Aegean Sea // *Turk. J. Bot.* 2010. Vol. 34. P. 531–540.

770. **Saks N.M.** Primary production and heterotrophy of a pinnate and a centric salt marsh diatom // *Marine Biology*. 1983. Vol. 76, no 3. P. 241–246.
771. **Sallal A.-K.J., Al-Shihab S.A.** Enumeration and identification of various diatom species in a domestic sewage of Kuwait // *Microbios Lett.* 1983. Vol. 24, no 93. P. 31–38.
772. **Sancetta C.** Distribution of diatom species in surface sediments of the Bering and Okhotsk seas // *Micropaleontology*. 1982, no 3. P. 1–6.
773. **Sar E.A., Sunesen I., Fernández P.V.** Marine diatoms from Buenos Aires coastal waters (Argentina). II. *Thalassionemataceae* and *Rhaphoneidaceae* // *Revista Chilena de Historia Natural*. 2007. Vol. 80. P. 63–79.
774. **Sato S.** Valve and girdle band morphogenesis in a bipolar centric diatom *Plagiogrammopsis vanheurckii* (Cymatosiraceae, Bacillariophyta) // *European Journ. of Phycology*. 2010. Vol. 45, no 2. P. 167–176.
775. **Sato S., Tamotsu N., Mann D.G.** Morphology and life history of *Amphora commutata* (Bacillariophyta) I: The vegetative cell and phylogenetic position // *Phycologia*. 2013. Vol. 52, no 3. P. 225–238.
776. **Saunders K., Lane C., Cook S., McMinn A., Hallaegraeff G.M.** Benthic diatoms // *Algae of Australia. Phytoplankton of temperate waters* / Eds G.M. Hallegraeff, C.J.S. Bolch, D.R.A. Hill et al. Canberra & Melbourne: ABRIS; CSIRO Publishing, 2010. P. 83–144.
777. **Scheibling R.E.** The microphagous feeding behavior of *Oreaster reticulatus* (Echinodermata: Asteroidea) // *Mar. Behav. and Physiol.* 1980. Vol. 7, no 3. P. 225–232.
778. **Scheibling R.E.** Habitat utilization and bioturbation by *Oreaster reticulatus* (Asteroidea) and *Meoma ventricosa* (Echinoidea) in a subtidal sand patch // *Bull. Var. Sci.* 1982. Vol. 32, no 2. P. 624–629.
779. **Schmidt A.** Die in den Grundproben der Nordseefahrt vom 21 Juli bis 9 Sept. 1872 enthaltenen Diatomaceen. Erste Folge // *Jahresbericht der Kommission zur Untersuchung der Deutsch Meer: Kiel*, 1874. Vol. 2. P. 81–95, 3 pls.
780. **Schmidt A.** Atlas der Diatomaceenkunde. Leizig: Aschersleben, 1875.
781. **Schmidt A.** Atlas der Diatomaceenkunde. Leizig: Aschersleben, 1894.
782. **Scholz B., Liebezeit G.** Microphytobenthic dynamics in a Wadden Sea intertidal flat. Part I: Seasonal and spatial variation of diatom communities in relation to macronutrient supply // *Eur. J. Phycol.* 2012. Vol. 47, no 2. P. 105–119.
783. **Scott F.J., Thomas D.P.** Diatoms // *Antarctic marine protists* / Eds F.J. Scott, H.J. Marchant. Canberra & Hobart: Australian Biological Resources Study; Australian Antarctic Division, 2005. P. 13–201.
784. **Shannon C.E.** A mathematical theory of communication // *Bell. Syst. Techn. J.* 1948. N 27. P. 379–423.
785. **Shannon C.E., Weaver W.** The mathematical theory of communication. Urbana: Univer. of Illinois Press, 1949. 117 p.
786. **Sherwood A.R.** Bibliographic checklist of the nonmarine algae of the Hawaiian Islands // *Records of the Hawaii Biological Survey for 2003*. Bishop Museum Occasional Papers. 2004. Vol. 80. P. 1–26.
787. **Shevchenko O.G., Orlova T.Yu.** Effect of harmful algal blooms in Far Eastern seas of Russia and necessity of development of countermeasures // *The Bioscan*. 2010. Vol. 5, no 4. P. 531–536.

788. **Shumways S.E.** A review of the effects of algal blooms on shellfish and aquaculture // *J. World Aquacult. Soc.* 1990. Vol. 21. P. 659–104.
789. **Sieburth J.M.N., Smetacek V., Lenz J.** Pelagic ecosystem structure. Heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions // *Limnol. & Oceanogr.* 1978. Vol. 23, no 6. P. 1256–1263.
790. **Simonsen R.** The Diatoms *Navicula pygmaea* Kützing and *N. hudsonis* Grunow // *Br. Phycol. J.* 1975. Vol. 10. 169–178.
791. **Simonsen R.** The diatom system: ideas on phylogeny // *Bacillaria.* 1979. Vol. 2. P. 9–71.
792. **Simonsen R.** Atlas and Catalogue of the Diatom Types of Friedrich Hustedt. Vol. 1. Catalogue. J. Cramer: Berlin-Stuttgart, 1987. 525 p.
793. **Simonsen R.** The diatom types of Heinrich Heiden in Heiden and Kolbe 1928 // *Bibliotheca Diatomologica.* Vol. 24. Berlin-Stuttgart: J. Cramer, 1992. 100 p.
794. **Skvortzow B.W.** On some marine diatoms from Siberian shore of Japanese sea // *Bot. Magaz.* 1929. Vol. XLIII, no 506. P.125–138.
795. **Skvortzow B.W.** Marine diatoms from the Kanazawa oyster experimental station of Japan // *Philippine J. Sci.* 1932a. Vol. 47, no 1. P. 119–126.
796. **Skvortzow B.W.** Marine littoral diatoms from environs of Vladivostok // *Philippine J. Sci.* 1932b. Vol. 47, no 1. P. 129–150.
797. **Skvortzow B.W.** Marine diatoms from formosa striat // *Philippine J. Sci.* 1932c. Vol. 47, no 1. P. 151–160.
798. **Skvortzow B.W.** Diatoms from the bottom of the Sea of Japan // *Philippine J. Sci.* 1932d. Vol. 47, no 2. P. 265–277.
799. **Sladeček V.** Diatoms as indicators of organic pollution // *Acta Hydrochem. hydrobiol.* 1986. Vol. 14, no 5. P. 555–566.
800. **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, no 4. P. 405–415.
801. **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, no 2. P. 143–156.
802. **Smith K.L.Jr.** Respiration of a sublittoral community // *Ecology.* 1973. Vol. 5, no 54. P. 1065–1075.
803. **Smith W.** A synopsis of the British diatomaceae. London, 1853. Vol. 1. 89 p.
804. **Smith W.** A synopsis of the British diatomaceae. London, 1856. Vol. 2. 107 p.
805. **Smith W.** Notes of an Excursion to the Perynees in search of Diatomaceae // *The Annals and Magazine of Natural History, Zoology, Botany and Geology.* 1857. Vol. XIX. Ser. 2. P. 1–13, p. 7, fig. 2.
806. **Snoeijs P.** Studies in the *Tabularia fasciculata* complex // *Diatom Research.* 1992. Vol. 7, no 2. P. 313–344.
807. **Snoeijs P., Balashova N.** Intercalibration and distribution of diatom species in the Baltic Sea. The Baltic marine biologists publ. Opulus Press, Uppsala, Suecia, 1998. Vol. 5, no 16e. 144 p.
808. **Snoeijs P., Kasperovicine J.** Intercalibration and distribution of diatom species in the Baltic Sea. The Baltic marine biologists publ. Opulus Press, Uppsala, Suecia, 1998. Vol. 4, no 16d. 126 p.



809. **Sörensen 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 Dannish commons // Kgl. Dan. videnskab. selskab. biol. skr. 1948. Vol. 5, no 4. S. 1–34.
810. **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.
811. **Sournia A.** Primary production of sand in the lagoon of an atoll and the role of foraminifera sympionts // Mar. Biol. 1976. Vol. 37, no 1. P. 29–37.
812. **Stanbury F.A.** The effect of light of different intensities, reduced selectively and non-selectively, upon the rate of growth of *Nitzschia closterium* // Journ. Mar. Biol. Ass. 1931. Vol. XVII, no 3. P. 633–653.
813. **Steele J.H., Baird I.E.** Production ecology of a sundy beach // Limnol. Oceanogr. 1968. Vol. 13. P. 14–25.
814. **Sterrenburg F.A.S.** Studies on the genera *Pleurosigma* and *Gyrosigma* // Proc. Acad. Nation. Sci. Philadepphia, 2001. Vol. 151. P. 121–127.
815. **Stoermer E.F., Kreis R.G. Jr., Andresen N.A.** Checklist of Diatoms from the Laurentian Great Lakes. II. // Journ. Great Lakes Res. 1999. Vol. 25, no 3. P. 515–566.
816. **Stonik I.V., Orlova T.Y., Lundholm N.** Diversity of *Pseudo-nitzschia* from the Western North Pacific // Diatom Research. 2011. No 1. P. 121–134.
817. **Strickland J.D., Parsons T.R.** A manual of sea water analysis (with special reference to the more common micronutrients and to particulate organic material) / Ottawa: Fish. Res. Board of Canada. 1965. 203 p.
818. **Stoermer E.F., Kreis R.G. Jr., Andresen N.A.** Checklist of diatoms from the Laurentian Great Lakes. II // Journ. of Great Lakes Res. 1999. Vol. 25, no 3. P. 515–566.
819. **Sullivan M.J., Volcani B.E.** Silicon in the cellular metabolism of diatoms // Silicon and siliceous struct. biol. syst. N.-Y. e. a. 1981. C. 15–42.
820. **Sun J., Zhang L., Pan Y., Lin Ch.** et al. Feeding behavior and digestive physiology in sea cucumber *Apostichopus japonicus* // Physiology & Behavior. 2015. Vol. 139. P. 336–343.
821. **Suzuki H., Nagumo T., Tanaka J.** Epiphytic diatoms on a red alga *Ceramium tenerrimum* (Martens) Okumura from Kanagama // Pref. Japan Bull. Fjevuf Gakuin Hight School. 2000. No 23. P. 13–25.
822. **Suzuki H., Tanaka J., Nagumo T.** Epiphytic diatoms on a red alga *Plocamium telfairiae* (Hooker & Harver) Harver in Shikina Island, the Izu Islands // Japan Bull. Nippon Dental Univ., General education. 1999. No 28. P. 147–160.
823. **Taasen J.P.** Remarks on the epiphytic diatom flora of *Dumantia incrassata* (Mull.) Lamour. (Rhodophyceae) // Sarsia. 1974. Vol. 55. P. 129–132.
824. **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 programm // Sarsia. 1977. Vol. 63, no 2. P. 93–96.
825. **Taasen J.P.** The shallow-water soft-bottom benthos in Lindåspollene, Western Norway. Benthic marine diatoms // Acta Bot. Fenn. 1979. Vol. 86, no 110. P. 213–218.

826. **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, no 4. P. 293–316.
827. **Takano H.** Epiphytic diatoms upon Japanese agar sea-weeds // *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.* 1961. P. 269–274. Pl. I–II.
828. **Takano H.** Notes on Epiphytic diatoms upon sea-weeds from Japan // *Lourn. of the Oceanogr. Soc. Japan*. 1962. Vol. 18, no 1. P. 29–33.
829. **Takano H.** Notes on marine littoral diatoms from Japan. I. // *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.* 1963. Vol. 36.
830. **Takano H.** Notes on marine littoral diatoms from Japan. II. // *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.* 1964. Vol. 39. P. 13–20. Pl. II.
831. **Takano H.** Notes on marine littoral diatoms from Japan. III. // *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.* 1967a. Vol. 49.
832. **Takano H.** Reproduction of diatoms // *Bull. of Planktology in Japan*. 1967. no 14. P. 1–12.
833. **Takano H.** A new diatom in the genus *Fragilaria* from shallow waters in Mikawa Bay, Japan // *Bull. Tokai Reg. Fish. Res. Lab.* 1986. Vol. 120. P. 27–33.
834. **Takano H.** Two *Licmophora* species fouling laver thalli // *Bull. Nokai Reg. Fish. Res. Lab.* 1987. Vol. 123. P. 51–55.
835. **Tanaka N.** The cell division rates of ten species of attaching diatoms in natural seawater // *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 1984. Vol. 50, N 6. P. 969–972.
836. **Tanimura Y.** Late Quaternary diatoms of the ea of Japan // *Tohoku Univ. Sci. Rep.* 2<sup>nd</sup> Ser. 1981. Vol. 51, no 1–2. P. 1–37.
837. **Tanimura Y., Kato M., Fukusawa H.** et al. Cytoplasmic masses preserved in early holocene diatoms: a possible taphonomic process and its paleo-ecological implications // *J. Phycology*. 2006. Vol. 42. P. 270–279.
838. **Tenore K.R., Dunstan W.M.** Comparison of feeding and biodeposition of three bivalves at different food levels // *Mar. Biol.* 1973. Vol. 21. P. 190–195.
839. **Thwaites G.H.K.** Further observations on the Diatomaceae with descriptions of new genera and species // *Annals and Magazine of Natural History*. 1848. Series 21. P. 161–172, pls 11, 12.
840. **Timko P.L.** Sand dollars as suspension feeders: a new description of feeding in *Dendraster excentricus* // *Biol. Bull.* 1976. Vol. 151, no 1. P. 247–253.
841. **Tkalin A.V., Belan T.A., Shapovalov E.N.** The state of the marine environment near Vladivostok, Russia // *Mar. Pollut. Bull.* 1993. 26, no 8. P. 418–422.
842. **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, no 1. P. 1–5.
843. **Thompson R.J., Bayne B.L.** Some relationships between growth, metabolism and foot in the mussel *Mytilus edulis* // *Mar. Biol.* 1974. Vol. 27. P. 317–326.
844. **Topcuoglu S., Gungor N., Kromkamp C.** Physical and chemical parameters of brackish water lagoon, Kucukcekmece Lake, in northwestern Turkey // *Toxicol. Environ. Chem.* 1999. Vol. 69. P. 101–108.
845. **Toyoda K., Tanaka J., Williams D.M.** Morphological note on the marine diatom *Achnanthes longipes* C. Agardh from Japanese material // *Diatom. The Japanese Society of Diatomology*. 2006, Vol. 22. P. 27–33.

846. **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, no 3. P. 199–200.
847. **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.
848. UNEP. Statistical Analysis and Interpretation of Marine Community Data. UNEP Reference Methods for Marine Pollution Studies. 1995. No 64. 75 p.
849. **Varela M.** Catálogo florístico de las diatomeas bentónicas de las costas de Galicia // *Collectanea Botanica.* 1982. Vol. 13, no 2. 987–996.
850. **Van Baalen C., O'Donnel R.** Isolation and a growth of psychrophilic diatoms from the ice-edge in the Bering Sea // *J. Gen. Microbiol.* 1983. Vol. 129, no 3. P. 1019–1023.
851. **Van Heurck H.** *Traité Des Diatomées.* Anvers: Édite aux Trais de L'Auteur, 1899. No 134. 574 s.
852. **Ventilla R.F.** The scallop industry in Japan // *Adv. Mar. Biol.* 1982. Vol. 20. P. 310–382.
853. **Vilicic D., Marasovic I., Miokovic D.** Checklist of phytoplankton in the eastern Adriatic Sea // *Acta Botanica Croatica.* 2002. Vol. 13, no 2. P. 57–91.
854. **Vilicic D., Djakovac T., Buric Z., Bosak S.** Composition and annual cycle of phytoplankton assemblages in the northeastern Adriatic Sea // *Botaica Marina.* 2009. Vol. 52, no 4. P. 291–305.
855. **Voight M.** *Falcula* un nouveau genre de Diatomees de la Mediterranee // *Rev. Algol.* 1960. No 5. P. 85–94.
856. **Volcani B.E.** Role of silicon in diatom metabolism and silicification: Proc. 40<sup>th</sup> Nobel. Symp. «Biochem. Silicon. Relat. Probl.» (Lidingo, 1977). New York, London, 1978. P. 177–204.
857. **Volcani B.E.** Cell wall formation in diatoms: morphogenesis and biochemistry // *Silicon and siliceouse struct. biol. syst. N.-Y. e. a.* 1981. C. 157–200.
858. **Wang P., Park B.S., Kim J.H., Kim J.-H., Lee H.-O. & Han M.-S.** Phylogenetic position of eight *Amphora sensu lato* (Bacillariophyceae) species and comparative analysis of morphological characteristics. *Algae // Intern. Journ. Algal Res.* 2014. Vol. 29, no 2. P. 57–73.
859. **Wahrer R.J., Fryxell G.A., Cox E.R.** Studies in pinnate diatoms: valve morphologies of *Licmophora* and *Campylostylus* // *J. Phycol.* 1985. Vol. 21. P. 206–217.
860. **Waksman S.A, Carey C.L, Reuszer H.W.** Marine bacteria and their role in the cycle of life in the sea. I. Decomposition of marine plant and animal residues by bacteria // *Biol. Bull.,* 1933. P. 65–57.
861. **Waksman S.A, Butler M.R.** Relation of bacteria to diatoms in sea water // *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 1937. Vol 22. P. 359–373.
862. **Walker G.K., Sicko-Good L., Stoermer E.F.** Intercalary band formation and cell growth in the diatom *Fragilaria capucina* // *Microbios Lett.* 1978. Vol. 9, no 35–36. P. 147–154.
863. **Wang P., Park B.S., Kim J.H., Kim J.-H., Lee H.-O., Han M.-S.** Phylogenetic position of eight *Amphora sensu lato* (Bacillariophyceae) species and comparative analysis of morphological characteristics // *Intern. Journ. of Algal Res.* 2014. Vol. 29, no 2. P. 57–73.

864. **Watanabe T., Negoro R., Fukushima G., Kobayasi H.,** Asai K., Gotoh T., Nagumo T., Kobayasi T., Mayama S., Houki A. Studies on the quantitative water quality estimation on freshwater pollution using diatom communities as the biological indicator // Ann. Rep. Nissan Sci. Found. 1986. Vol. 11. P. 308–317.
865. **Weckstrom K., Juggins S.** Coastal diatom-environment relationships from the Gulf of Finland, Baltic Sea // J. Phycol. 2006. Vol. 42. P. 21–35.
866. **Whitlatch R.B.** Animal-sediment relationships in intertidal marine benthic habitats: Some determinants of deposit-feeding species diversity // J. Exp. Mar. Biol. and Ecol. 1981. Vol. 53, no 1. P. 31–45.
867. **Whitman W.B., Coleman D.C., Wiebe W.J.** Prokaryotes: the unseen majority // Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 1998. Vol. 95, no 12. P. 6578–6583.
868. **Whitton B.A., John D.M., Johnson L.R., Boulton P.N.G.,** Kelly M.G., Haworth E.Y. A coded list of freshwater algae of the British Isles. LOIS Wallingford: Institute of Hydrology & NERC, 1998. 274 p.
869. **Williams D.M., Round F.E.** Revision of the genus *Synedra* Ehrenb. // Diatom Research. 1986. Vol. 1. P. 313–339.
870. **Winter J.E.** A critical review of some aspects of filter-feeding in lamellibranchiate bivalves // Haliotis. 1976. No 7. P. 71–87.
871. **Witkowski A.** Fogedia gen. nov. (Bacillariophyceae) a new naviculoid genus from the marine littoral / Int. oceanogr. University of Gdansk, pilsudskiego. Gdynia, Poland // Nova Hedwigia. 1997. Vol. 65, no 1 – 4. P. 81–378, fig. 46–63.
872. **Witkowski A., Lange-Bertalot H., Metzeltin D.** Diatom flora of marine coasts // Iconographia Diatomologica. Vol. 7: Diversity – Taxonomy – Identification / Ed. Lange-Bertalot H. – Ruggell, Königstein: A.R.G. Gantner Verlag K.G., 2000. 925 p.
873. **Wolnik L., Carter R.T.** Diatoms Ireland <http://www.diatomsireland.com>., 2014.
874. **Wood E.J.F.** Studies on Australian and New Zealand diatoms. IV // Trans. Roy. Soc. New Zealand. 1961. Vol. 88. Part 4. P. 669–698.
875. **Wu J.-T., Wang Y.-F.** Diatoms of the Mystery Lake, Taiwan // Taiwaniana. 2002. Vol. 47, no 2. P. 71–96.
876. **Yang H., Zhou Y., Zhang T., Yuan X.** et al. Metabolic characteristics of sea cucumber *Apostichopus japonicus* (Selenka) during aestivation // Journ. of Experim. Marine Biology and Ecology. 2006. No 330. P. 505–510.
877. **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, no 1. P. 243–266.
878. **Zelazna-Wieczorek J.** Diatom flora in springs of Łódź Hills (Central Poland) // Biodiversity, taxonomy and temporal changes of epipsammic diatom assemblages in springs affected by human impact. A.R.G. Gantner: K.G. Verlag, 2011. 419 p, 124 pl.
879. **Zhu Gen-hai.** Preliminary results of the study of algae in the intertidal areas of the island Deceplon. Antarctic // Acta botasin. 1989, vol. 31, no 8. P. 629–637.
880. **Zuzuki H., Nagumo T., Tanaka J.** Epiphytic diatoms on a red alga *Ceramium tenerrimum* (Martens) Okamura from Kanagama // Pref. Japan Bull. Ayma Gakuin Hight School. 2000. Vol. 23. P. 13–25.
881. **Zuzuki H., Tanaka J., Nagumo T.** Epiphytic diatoms on a red alga *Plocamium telfairiae* (Hooker & Harver) Harver in Shikine Island, the Izu Islands // Japan Bull. Nippon Dental Univ. Gener. Education. 1999. Vol. 28. P.

Знак информационной  
продукции

**16+**

Научное издание

**Лариса Ивановна Рябушко  
Андрей Аркадьевич Бегун**

**ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРСЛИ  
МИКРОФИТОБЕНТОСА  
ЯПОНСКОГО МОРЯ**

Печатается в авторской редакции

Ответственный редактор д-р биол. наук *В.И. Рябушко*

«Н.Орианда»™  
ИП Пинчук А.В. 23 № 008849391 от 13.11.2014 г.

Подписано к печати с оригинал-макета 08.12.2015.  
Формат 70x100 1/16. Гарнитура «Таймс». Печать офсетная.  
Усл. печ. л. 23,7. Тираж 300 экз. Заказ № 380.

«Н.Орианда»™ 295000 г. Симферополь  
Тел. 7 (3652) 25-99-39, 7 (978) 79-33-709  
E-mail: n-orianda@mail.ru, <http://n-orianda.ru>

Полиграфическое исполнение:  
ООО «Фирма «Салта» ЛТД»  
Россия, Республика Крым, г. Симферополь, ул. Коммунальная, 24/3  
тел.: 7 (3652) 24-84-72. [www.saltaprint.com](http://www.saltaprint.com)





### **Андрей Аркадьевич Бегун**

Родился в 1980 году в с. Вольно-Надежденское Приморского края. В 2003 г. окончил Дальневосточный госуниверситет (г. Владивосток) и поступил в аспирантуру Института биологии моря ДВО РАН. В 2007 г. защитил кандидатскую диссертацию «Состав и количественные характеристики микроводорослей планктона и перифитона в заливе Петра Великого (Японское море)» по специальности «экология». Автор и соавтор более 50 научных работ, включая одну коллективную монографию.

### **Лариса Ивановна Рябушко (Ковалёва)**

Родилась в 1947 году в г. Геленджике Краснодарского края. В 1975 г. окончила Ростовский-на-Дону госуниверситет. В 1974-1984 гг. – сотрудник Института биологии моря ДВНЦ АН СССР, принимала участие в организации первого в СССР Морского заповедника (ныне ДВГМЗ) и Музея охраны природы моря (о. Попова зал. Петра Великого) Японского моря. В 1986 г. защитила кандидатскую диссертацию «Диатомовые водоросли верхней сублиторали северо-западной части Японского моря», в 2009 г. – докторскую диссертацию «Микрофитобентос Чёрного моря» по специальности «гидробиология» (г. Севастополь). Автор и соавтор более 150 научных работ, включая 8 авторских монографий, в том числе «Атлас токсичных микроводорослей Чёрного и Азовского морей» (2003), «Потенциально опасные микроводоросли Азово-Черноморского бассейна» (2003), «Микроводоросли бентоса Чёрного моря» (2006), «Микроводоросли планктона и бентоса Азовского моря» (2011), «Микрофитобентос Чёрного моря» (2013) и др.