

УДК 574.583 (262.54)

П.П. МАКАРЕВИЧ, В.В. ЛАРИОНОВ

Мурманский морской биол. ин-т Кольского
науч. центра РАН,
Россия, 183010 Мурманск, ул. Владимирская, 17

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ФИТОПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ В ЗОНАХ ГРАДИЕНТОВ СОЛЕННОСТИ БАССЕЙНА АЗОВСКОГО МОРЯ

Представлены данные о пространственном распределении численности и биомассы фитопланктона в районах фронтальных зон Азовского моря и прилегающих к ним водах. Отмечено резкое снижение уровня видового разнообразия и количественных характеристик фитоценозов в акваториях с высоким градиентом солености – Керченском проливе и устьевой части Таганрогского залива – по сравнению с соседними участками бассейна. Показаны значительные различия в структуре сообществ пелагических микроводорослей в разных частях исследованной акватории. По направлению от устья р. Дон к Черному морю происходит закономерное снижение в фитоценозе доли пресноводных видов и увеличение доли морских форм. Наиболее отчетливо подобные изменения проявляются именно при переходе через высокоградиентные зоны, играющие вследствие этого роль разделительных структур (биологических барьеров).

Ключевые слова: фитопланктон, сообщество пелагических микроводорослей, градиенты солености, Азовское море.

Введение

Важнейшим фактором, влияющим на распределение фитопланктона в морских экосистемах, является гидрологический режим водоема (Водоросли, 1989). Поэтому особый интерес у исследователей вызывают районы с высокими градиентами гидрологических показателей – области смещения водных масс, фронтальные зоны и пр., – где формируются специфические условия среды, определяющие структуру и динамику развития пелагических фитоценозов. Результаты этого процесса отчетливо проявляются в Азово-Черноморском регионе, представляющем собой бассейн с хорошо выраженными горизонтальными градиентами солености в пределах географически малой площади. Ранее авторами на основании анализа литературных и оригинальных данных, полученных в экспедициях, проведенных в 1997-2000 гг., было показано, что четкие различия в составе и сезонной динамике фитопланктона в пелагиали собственно Азовского моря и Таганрогского залива позволяют отнести эти водоемы, соответственно, к прибрежному и эстуарному типам (Ларионов, Макаревич, 2001). В то же время альгоценоз «соседней» черноморской пелагической экосистемы представляет собой сообщество морского типа, сформированное преимущественно океаническими видами планктонных микроводорослей, своим происхождением связанных с атлантическими водами (Зернова, 1980). В связи с этим участки акватории на границе данных областей бассейна требуют более тщательного изучения.

© П.П. Макаревич, В.В. Ларионов, 2006

Цель настоящей работы – изучение видового состава и количественных характеристик (численности и биомассы) пелагических фитопланктонов в районах с ярко выраженными градиентами солености – в Керченском проливе и устьевой зоне Таганрогского залива, а также прилегающих к ним участках акваторий Азовского и Черного морей.

Материалы и методы

Материалом для данного исследования послужили результаты исследований, проведенных ММБИ КНЦ РАН на борту среднего черноморского сейнера «40 лет Победы» в июне-июле 2001 г. Район исследований охватывал бассейн Таганрогского залива, собственно Азовское море и Керченский пролив с прилегающей к нему частью черноморской акватории (рис. 1). Гидробиологические исследования проводили на основном разрезе, от устья Дона до выхода из Керченского пролива в Черное море (ст. 1-32, 34-38 и 41-43).

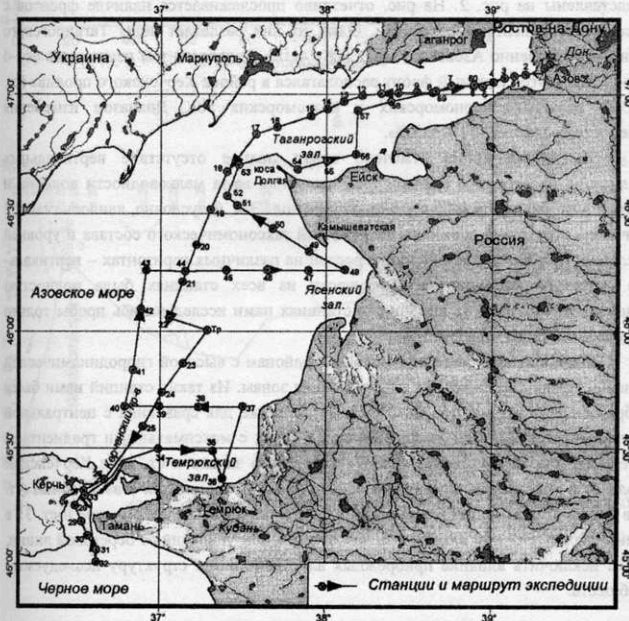


Рис. 1. Карта-схема расположения станций отбора проб фитопланктона и маршрута комплексной экспедиции по Азовскому и Черному морям (29.06-04.07. 2001 г.).

Всего в ходе экспедиции было отобрано 120 проб микрофитопланктона на 40 станциях по трем горизонтам: 0 м, 2 м, придонный слой. Первичную обработку проб проводили стандартным методом обратной фильтрации (Суханова, 1983), с последующей фиксацией 40 %-м формалином (конечная концентрация раствора 1-2 %). Количественный учет клеток проводили в счетной камере Ножотта объемом 0,05 мл по общепринятой методике (Федоров, 1979). К сожалению, эта методика не позволяет осуществить достоверный учет численности организмов нанофитопланктона – мелких автотрофных жгутиковых, поэтому изменчивость количественных характеристик данного компонента сообщества нами не рассматривалась. Биомассу фитопланктона вычисляли с использованием таблиц стандартных средних весов микроводорослей (Makarevich et al., 1993).

Параллельно с отбором проб осуществляли профилирование температуры и солёности водных масс гидрологическим зондом SEACAT SBE-19. Вся съемка на основном разрезе (ст. 1-32) была выполнена в течение трех суток: 29 июня – 1 июля 2001 г. Профили распределения температуры и солёности на данном разрезе представлены на рис. 2. На рис. отчетливо прослеживается наличие фронтов с высокими градиентами солёности. Один из них разделяет воды Таганрогского залива и собственно Азовского моря (ст. 14-18). Солёность там изменялась от ~4 до ~11 ‰. Другой мощный фронт располагался в районе Керченского пролива (ст. 27-30), на стыке черноморских и азовоморских вод. Диапазон изменения солёности составлял ~11 – ~17 ‰.

В то же время отмечено почти полное отсутствие вертикальных градиентов солёности и температуры, очевидно, из-за мелководности водоема и постоянного вертикального перемешивания вод. Это, безусловно, явилось главной причиной отсутствия достоверных различий таксономического состава и уровней численности и биомассы микроводорослей на различных горизонтах – вертикальная структура фитоценозов практически на всех станциях была полностью однородной. Поэтому на выбранных станциях нами исследовались пробы только из поверхностного горизонта.

Точки отбора были приурочены к районам с высокой гидродинамической активностью водных масс, т.е. фронтальным зонам. Из таких станций нами были выбраны шесть (ст. 14, 16, 18, 25, 28, 31), а также для сравнения с центральной частью моря ст. 22. Они локализовались в водах с максимальными градиентами солёности (ст. 16 в устьевой зоне Таганрогского залива и ст. 28 в Керченском проливе) и участках акватории, непосредственно прилегающих к этим зонам (ст. 14 в Таганрогском заливе, станции 18 и 25 в собственно Азовском море и ст. 31 в Черном море). Все они находились на значительном удалении от береговой линии, чтобы исключить влияние прибрежных альгоценозов на структуру исследуемых сообществ.

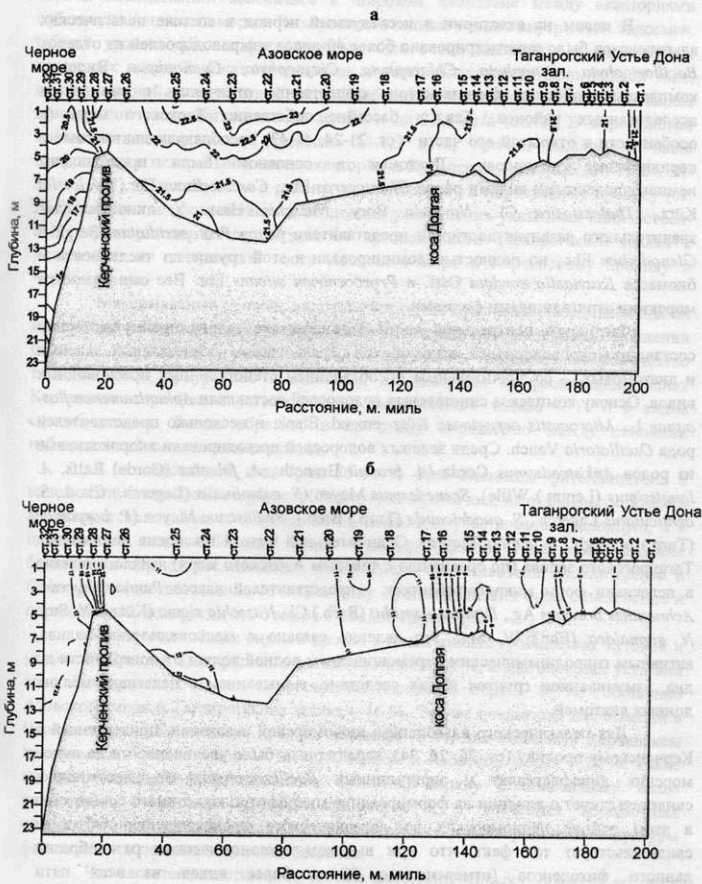


Рис. 2. Распределение температуры (а) и солёности (б) в плоскости разреза от устья р. Дон до выхода из Керченского пролива в Черное море (29.06-01.07. 2001 г.).

Результаты и обсуждение

В целом на акватории в исследуемый период в составе пелагических альгоценозов было зарегистрировано более 40 видов микроводорослей из отделов *Bacillariophyta*, *Dinophyta*, *Chlorophyta*, *Chrysophyta*, *Cyanophyta*. Видовые комплексы сообществ фитопланктона существенно отличались в каждом из исследованных районов. Так, в бассейне собственно Азовского моря (в особенности в открытой его части – ст. 21-24, 41-43) преобладали диатомовые и перидиниевые водоросли. Диатомеи в основном были представлены немногочисленными видами родов *Chaetoceros* Ehr., *Coscinodiscus* Ehr., *Cyclotella* Kütz., *Thalassiosira* Cl., *Navicula* Bory, *Nitzschia* Hass. У динофлагеллят значительного развития достигали представители родов *Protoperdinium* Bergh и *Glenodinium* Ehr., но полностью доминировали в этой группе по численности и биомассе *Exuviaella cordata* Ostf. и *Proocentrum micans* Ehr. Все они являются морскими эвригалинными формами.

Фитоценоз центральной части Таганрогского залива преимущественно состоял из микроводорослей, относящихся к трем отделам – синезеленых, зеленых и диатомовых, – со значительным преобладанием стеногалинных пресноводных видов. Основу комплекса синезеленых водорослей составляли *Aphanizomenon flos-aquae* L., *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk. и несколько представителей рода *Oscillatoria* Vauch. Среди зеленых водорослей преобладали хлорококковые из родов *Ankistrodesmus* Corda (*A. braunii* Brunth., *A. falcatus* (Corda) Ralfs, *A. longissimus* (Lemm.) Wille), *Scenedesmus* Meyen (*S. acuminatus* (Lagerch.) Chod., *S. denticulatus* Lagerch., *S. quadricauda* (Turp.) Bréb.), *Pediastrum* Meyen (*P. boryanum* (Turp.) Menegh., *P. duplex* Meyen). Отличительной чертой таксоценоза диатомовых Таганрогского залива (по сравнению с таковым Азовского моря) являлось обилие в пелагиали форм микрофитобентоса – представителей класса *Pemmatophyceae*: *Achnanthes brevipes* Ag., *Diploneis smithii* (Bréb.) Cl., *Nitzschia sigma* (Kütz.) W. Sm., *N. sigmoidea* (Ehr.) W. Sm. Это явление связано с мелководностью залива, активным гидродинамическим перемешиванием водной толщи от поверхности до дна, взмучиванием грунтов и, как следствие, вымыванием в пелагиаль мелких донных диатомей.

Для пелагического альгоценоза азовоморской акватории, прилегающей к Керченскому проливу (ст. 25, 26, 34), характерным было увеличение числа видов морских динофлагеллят и эвригалинных *Bacillariophyta*, что, несомненно, свидетельствует о влиянии на формирование микрофитопланктонного сообщества в этом районе черноморских вод океанического происхождения. Об этом свидетельствует тот факт, что при высоком таксономическом разнообразии данного фитоценоза (отмечено до 30 и более видов из всех пяти зарегистрированных отделов) почти 80 % его биомассы составляли динофитовые водоросли, среди которых преобладали крупные океанические формы рода *Protoperdinium* (*P. crassipes* (Kof.) Balech, *P. globulum* (Stein) Balech) и *Dinophysis caudata* Kent. Были отмечены также океанические виды *Bacillariophyta* – *Rhizosolenia calcar-avis* (M. Schüttze) Schroeder и *Coscinodiscus oculus-iridis* Ehr., – являющиеся типичными не только для открытых вод Азовского моря, но и для Таганрогского залива (Студеникина и др., 1999).

Уровни значений численности и биомассы планктонных водорослей в период исследований колебались в широком диапазоне между акваториями собственно Азовского моря и Таганрогского залива, а также внутри этих водоемов. Общий уровень обилия фитопланктона был очень высоким в распресненных эстуарных водах Таганрогского залива и резко снижался во фронтальной зоне, локализованной в его устьевой части. Наибольшие значения биомассы отмечались в восточной части Таганрогского залива – до 3,84 мг/л (ст. 6). В море данный показатель варьировал в пределах 0,4-1,9 мг/л, причем максимумы были приурочены к центральной части акватории и Кубанскому взморью (ст. 19-24, 34-38 и 41-43), а минимумы – к району, прилегающему к Керченскому проливу (ст. 26-30). В целом прослеживалась тенденция уменьшения указанных количественных характеристик фитопланктона от кутовой части Таганрогского залива к устьевой и от центральной части Азовского моря к Керченскому проливу и Черному морю.

Максимальный уровень видового богатства микроводорослей наблюдался в открытой области Азовского моря. Наиболее характерной в данном отношении была ст. 25, где обнаружено 32 вида водорослей. Минимальное количество таксонов было приурочено к станциям, находящимся во фронтальных зонах Керченского пролива и устьевой зоны Таганрогского залива – 11 и 9 видов соответственно. Таким образом, и по этому показателю между районами наблюдались значительные различия.

В исследованной акватории 60-80 % всей биомассы фитопланктона в целом составляли *Bacillariophyta* и *Chlorophyta*. Кроме них, на отдельных станциях в Таганрогском заливе в формировании биомассы участвовали *Suanophyta*, а в центральной части собственно моря – динофлагелляты. Наибольшее видовое богатство в период исследований также имели представители *Bacillariophyta* и *Chlorophyta* (соответственно 16 и 12 видов). Субдоминантами были синезеленые и перидиниевые водоросли (по 6 видов в каждой группе).

Количество общих видов в пробах в планктонных сообществах кутовой и устьевой областей Таганрогского залива составило 16 %, в альгоценозах устьевой зоны Таганрогского залива и собственно Азовского моря – 43 %, собственно Азовского моря и Таганрогского залива – 16 %. Тот же показатель для станций в Черном море и Керченском проливе достигал 18 %, для станций в Керченском проливе и в Азовском море – 36 %, в Черном и Азовском морях – 14 %. Такие низкие величины флористического сходства, наряду с описанными выше различиями в уровнях видового богатства и в значениях абсолютных количественных характеристик, свидетельствуют о неоднородности структуры фитоценозов в пелагиали данного бассейна.

Что касается качественного состава фитопланктонных сообществ, то здесь прослеживалась хорошо выраженная закономерность: каждое из них характеризовалось преобладанием определенных крупных таксономических групп (отделов) микроводорослей. На исследованном участке река – эстуарий – море по направлению от станции в дельте Дона к станциям, расположенным в море, наблюдалось постепенное увеличение доли в альгоценозе диатомовых и перидиниевых и снижение доли зеленых и синезеленых водорослей. Уменьшалась также доля пресноводных форм. Эти изменения были особенно заметны во фронтальной зоне в устье Таганрогского залива. Здесь на фоне быстрого падения

биомассы, формируемой на выходе из залива преимущественно пресноводным фитопланктоном, происходила кардинальная перестройка базовой структуры фитоценоза (рис. 3). Из рисунка видно, что в составе последнего начинали резко преобладать популяции морских диатомовых и перидиниевых водорослей, доля биомассы которых по направлению к открытому морю заметно возрастала от 20 до 95 %. По таксономическому составу можно выделить несколько сообществ: первое, с доминированием диатомовых и перидиниевых водорослей, было приурочено к открытым водам Азовского моря; второе, с преобладанием зеленых и синезеленых, – к распресненным водам Таганрогского залива; третье, специфическое, флористически отличавшееся от двух вышеописанных, – к району смещения водных масс. Таким образом, фронтальная зона может рассматриваться как граница двух альгоценозов: собственно морского, где резко снижается численность пресноводных видов и обильно представлены панталассные и океанические формы, характерные для открытой части Азовского моря, и эстуарного, в котором интенсивно развивается пресноводный фитопланктон.

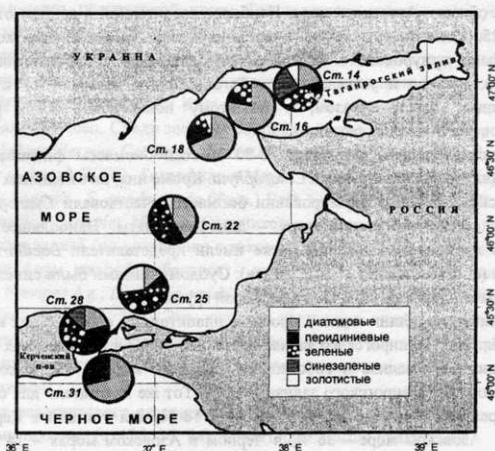


Рис. 3. Соотношение численности клеток различных систематических групп фитопланктона на исследованной акватории.

Подобная ситуация наблюдалась и в районе трансформации азово-черноморских вод (см. рис. 3): увеличение значимости диатомовых и перидиниевых по направлению от станций в Азовском море к станциям в Черном море и одновременное снижение видового разнообразия и количественных показателей представителей зеленых, синезеленых и золотистых микроводорослей. По таксономической структуре здесь также четко выделялись сообщества, приуроченные к водам Азовского и Черного морей, и обособленное положение занимал фитоценоз зоны градиентов солености Керченского пролива с видовым составом, не присущим ни черноморским, ни азовоморским водам.

Специфика «промежуточных» сообществ обоих участков акватории проявлялась не просто в различиях видового состава, а именно в соотношении числа представителей крупных систематических групп микроводорослей. Характерной чертой были также минимальные для всего района исследований величины численности, биомассы и видового разнообразия этих альгоценозов. При этом в обеих областях фронтальных зон в данный период не обнаруживалось механического смешения (суммирования или усреднения) компонентов двух биот.

Для всех морских станций характерным было наличие в составе альгоценоза пресноводных форм. Среди диатомовых они составляли более 50 % определенных до вида организмов и абсолютно доминировали в составе других отделов (за исключением перидиниевых, представленных в подавляющем большинстве морскими таксонами). Подобное явление широко распространено в эстуарных зонах, например в Обской губе и Енисейском заливе Карского моря (Макаревич и др., 2003). Давно известно, что многие пресноводные формы могут адаптироваться к повышенной солености и достаточно долго активно вегетировать (Киселев, 1925). Однако в пробах, взятых в открытой части Азовского моря, такие пресноводные формы встречались эпизодически. Очевидно, только малая часть популяций пресноводных микроводорослей-галофилов способна встраиваться в структуру морского сообщества, при этом не играя в нем значительной роли. Эта ситуация типична для пелагических фитоценозов прибрежных экосистем: обычно являясь наиболее богатыми по числу видов (и наиболее продуктивными!), они оказываются в значительной степени «закрытыми» для представителей других экологических групп – как океанических, так и пресноводных, сохраняя свой автономный видовой комплекс.

Изменения, аналогичные описанным выше, прослеживались в сообществах и на уровне рода, и ниже. В черноморских водах, в отличие от азовоморских, значительно большим числом видов были представлены роды *Chaetoceros* из диатомовых водорослей и *Protoperidinium* из динофитовых, а такие виды, как *C. compressus* Laud., *C. densus* Cl., встреченные в этой области исследованной акватории, в пелагиали Азовского моря вообще не были нами обнаружены. В водах Таганрогского залива видовое разнообразие родов *Microcystis* (Kütz.) Elenk. и *Oscillatoria* отдела *Cyanophyta*, родов *Ankistrodesmus* и *Scenedesmus* отдела *Chlorophyta* превышало таковое в водах открытой части Азовского моря, где на отдельных станциях отмечалось не более одного вида из указанных таксонов.

Что касается количественных характеристик фитоценозов, то на исследованной акватории наблюдалось резкое снижение общей численности и биомассы стеногаллиных видов фитопланктона в обоих исследованных районах градиентов солености по сравнению с прилегающими к ним водными массами (рис. 4). Так, при переходе от вод Таганрогского залива к водам собственно Азовского моря эти показатели на станции в зоне смешения водных масс снижались в несколько раз и далее в азовских водах снова возрастали. Сходная картина наблюдалась в Керченском проливе и прилегающих к нему водах Азовского и Черного морей, хотя здесь колебания были не столь значительны.

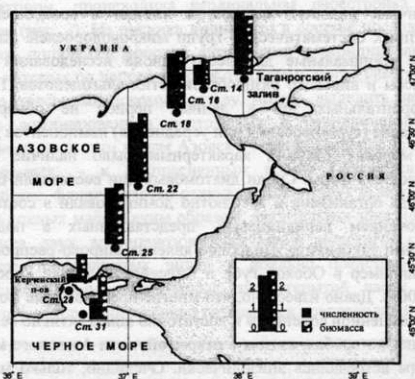


Рис. 4. Распределение количественных характеристик планктонных фитоценозов на исследованной акватории (цифры на шкалах соответствуют десятичным логарифмам значений численности и биомассы микроводорослей).

Заключение

Все описанные различия в таксономическом составе и количественных характеристиках фитопланктонных сообществ не могут быть связаны со сменой фаз сукцессионного цикла микроводорослей, так как отбор проб в районе Керченского пролива и в водах устьевой части Таганрогского залива проводился в интервале нескольких часов между станциями. Причинами описанных явлений могут быть только гидродинамическая активность и термохалинная структура исследуемых водных масс. Принимая положение, что основным фактором, определяющим распределение фитопланктона в Азовском море, является соленость (Студеникина и др., 1999), можно утверждать следующее. Высокоградиентные по солености зоны, расположенные в устьевой зоне Таганрогского залива и Керченском проливе, оказываются трудно преодолимым препятствием для стеногалинных видов (например, синезеленых и зеленых водорослей), что служит основным фактором, определяющим различия в структуре сообществ микроводорослей по обе стороны этих зон (Хлебович, 1986). В этом случае указанные области смешения водных масс представляют собой своеобразный природный «фильтр», пропускающий в одну и другую сторону эврибионтные формы и отсеивающий виды с узким диапазоном толерантности. Это явление можно расценивать как специфический эффект биологического барьера, описанного для эстуарных областей Обь-Енисейского мелководья (Виноградов, Шушкина, 2000), и в данной ситуации оказывающего влияние не

только на распределение количественных показателей, но и на таксономическую структуру планктонных фитоценозов.

Вероятно также, что особую роль играет активный гидродинамический режим зон термохалинных градиентов, характеризующийся смещением и трансформацией водных масс и возникновением фронтальных зон, что в конечном итоге приводит к общей нестабильности водной толщи. Именно поэтому здесь обнаруживаются специфические пелагические альгоценозы промежуточного характера, возможно, представляющие собой не самостоятельные фитопланктонные сообщества, а лишь их отдельные компоненты, наиболее приспособленные к существованию в условиях экотона.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность главному специалисту ММБИ Д.В. Моисееву за выполнение гидрологических работ, обработку полученных данных в ходе исследований, построение карт и профилей.

P.R. Makarevich, V.V. Lariouov

Murmansk Marine Biological Institute of Kola Scientific Centre of RAS,
Russia, 183010 Murmansk, Vladimirskaaya St., 17

THE PECULIARITIES OF THE STRUCTURE OF PHYTOPLANKTON COMMUNITIES IN THE SEA AZOV BASIN SALINITY GRADIENT AREAS

Data on taxonomic composition and spatial distribution of the phytoplankton community abundance and biomass from the frontal areas of the Sea Azov and adjacent waters are submitted. Abrupt fall in species number and quantitative indices was observed in high salinity gradient regions such as Kerchensky Strait and the Taganrogsky Bay estuary (in comparison with nearby waters). Considerable difference in qualitative structure of the community of pelagic microalgae from the different parts of studied area was demonstrated. From the Don river mouth towards the Black Sea freshwater species are naturally supplanted by marine forms. But special attention should be devoted to the fact that phytoplankton community undergoes such changes just while passing through salinity gradient areas, as the last are playing the role of biological barriers.

К е у в о р д с : phytoplankton, community of pelagic microalgae, salinity gradients, Azov Sea.

Водоросли: Справочник / Под ред. С.П. Вассера, Н.В. Кондратьевой, Н.П. Масюк и др. – Киев: Наук. думка, 1989. – 608 с.

Виноградов М.Е., Шушкина Э.А. Биологические барьеры в эстуариях Оби и Енисея // Биологические ресурсы побережья Российской Арктики: Мат. симп. Беломорск, апрель 2001 г. – М.: Изд-во ВНИРО, 2000. – С. 22-27.

Зернова В.В. Изменение количества фитопланктона в течение года в прибрежных водах северо-восточной части Черного моря // Экосистемы пелагиали Черного моря. – М.: Наука, 1980. – С. 96-105.

Киселев И.А. Фитопланктон Белого моря // Исслед. рус. морей. – 1925. – Вып. 2, № 105. – С. 43-50.

Ларионов В.В., Макаревич П.Р. Общие закономерности развития фитопланктонных сообществ эстуарных областей Азовского и северных морей России // Среда, биота и моделирование экологических процессов в Азовском море. – Апатиты: Изд-во Кольск. НЦ РАН, 2001. – С. 88-97.

- Макаревич П.Р., Ларионов В.В., Дружков Н.В., Дружкова Е.И. Роль обского фитопланктона в формировании продуктивности Обь-Енисейского мелководья // Экология. – 2003. – 34, № 2 – С. 86-90.
- Студеникина Е.И., Алдакимова А.Я., Губина Г.С. Фитопланктон Азовского моря в условиях антропогенных воздействий. – Ростов н/Д: Эверест, 1999. – 175 с.
- Суханова И.Н. Концентрирование фитопланктона в пробе // Современные методы количественной оценки распределения морского планктона. – М.: Наука, 1983. – С. 97-108.
- Федоров В.Д. О методах изучения фитопланктона и его активности. – М.: Изд-во МГУ, 1979. – 168 с.
- Хлебович В.В. К биологической типологии эстуариев Советского Союза: Гидробиологические исследования эстуариев // Тр. ЗИН АН СССР. – 1986. – 141. – С. 5-16.
- Makarevich P.R., Larionov V.V., Druzhrov N.V. Mean weights of dominant phytoplankton species of the Barents Sea // Альгология. – 1993. – 13, № 1. – С. 103-106.

Получена 13.09.04

Подписала в печать К.Л. Виноградова