

УДК 582: 574.58:262.5

**Л.И. РЯБУШКО, Ю.К. ФИРСОВ, Д.С. ЛОХОВА, О.Ю. ЕРЁМИН**

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

## **СОСТАВ, КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ И ПРОДУКЦИОННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ФИТОПЕРИФИТОНА СТЕКЛЯННЫХ ПЛАСТИН ПРИ РАЗНЫХ СРОКАХ ЭКСПОЗИЦИИ В ЧЁРНОМ МОРЕ**

Впервые исследованы видовой состав, численность и биомасса микроводорослей, интенсивность фотосинтеза (ИФ) и валовая первичная продукция (ВПП) фитоперифитона на экспериментальных стеклянных пластинах в Чёрном море при кратко- и долговременной экспозиции с января 2007 по март 2008 гг. в районе Карантинной бухты (Севастополь, Украина) на глубине 2 м. Обнаружено 111 видов и внутривидовых таксонов водорослей, в т.ч. 12 видов бурых, зеленых, красных, 99 видов из пяти отделов *Bacillariophyta* (85), *Dinophyta* (5), *Chlorophyta* (4), *Haptophyta* (2) и *Cyanoprokaryota* (3). Определены основные продукционные показатели, полученные радиоуглеродным методом. Зарегистрирован весенний (март) максимум численности ( $2180,8 \cdot 10^3$  кл. $\cdot$ см $^{-2}$ ) и биомассы ( $0,543$  мг $\cdot$ см $^{-2}$ ) диатомовых водорослей, сухой массы ( $648,0$  г $\cdot$ м $^{-2}$ ), ВПП =  $44200$  мг С $\cdot$ м $^{-2}$ ·сут $^{-1}$  и ИФ =  $5,7$  (март) и  $7,62$  мкг С $\cdot$ мг $^{-1}$ ·ч $^{-1}$  (июль) фитоперифитона.

Ключевые слова: фитоперифитон, микроводоросли, фотосинтез, первичная продукция, Чёрное море.

### **Введение**

Состояние и функционирование водной экосистемы в значительной мере зависит от качественного состава и количественных характеристик первичных продуцентов, к которым наряду с макрофитами и фитопланктоном относится микрофитобентос, вносящий существенный вклад в продуктивность прибрежных мелководных участков морей (Плант-Куни, 1982; Чербаджи, 1982; Кузнецов, 2002; Рябушко и др., 2008; Рябушко, 2009; Рябушко и др., 2011; Ryabushko et al., 2004).

Микрофитоперифитон является чувствительным биоиндикатором, удобным и доступным объектом для экспериментальных исследований, связанных с изучением продукции фотосинтеза с одновременным определением видового состава и количественных характеристик, по которым можно оценить время заселения субстрата и вклад каждого компонента экосистемы в первичную продукцию данного экотопа.

Для экспериментального изучения количественных и продукционных характеристик фитоперифитонных сообществ наиболее удобными и предпочтительными из искусственных субстратов являются стеклянные пластины (предметные стекла). Они имеют наиболее нейтральную и прозрач-

© Л.И. Рябушко, Ю.К. Фирсов, Д.С. Лохова, О.Ю. Ерёмин, 2013

ную поверхность с относительно одинаковой площадью, что позволяет более точно оценить непосредственно под микроскопом качественный и количественный вклад компонентов фитоперифитона за определенный отрезок времени и оценить периодичность заселения субстрата.

Перифитон искусственных субстратов, рассматриваемый нами как часть бентоса, важного звена морской экосистемы в прибрежных водах морей, представляет сложный трофометаболический комплекс, в состав которого входят микро- и макроводоросли, бактерии, грибы, беспозвоночные животные и детрит. На его структурные и функциональные параметры влияют гидрологические и гидрохимические условия среды, морфометрия субстрата и местообитание, сезонность, сроки и длительность пребывания в море (Рябушко, Завалко, 1992; Рябушко, 2009; Бегун и др., 2010). Поэтому каждый компонент этой сложноорганизованной системы требует индивидуального подхода в исследовании и детальной проработки.

Экспериментальные данные многолетних исследований стеклянных пластин в Севастопольской бухте Чёрного моря показали, что бактерии и диатомовые водоросли являются пионерами заселения субстратов (Кучерова, Горбенко, 1963; Кучерова, 1975). Исследования микрофитобентоса разных экотопов моря подтвердили данные о том, что диатомовые водоросли являются ведущей группой прибрежных экосистем, способных активно фотосинтезировать практически круглый год (Чербаджи, 1982; Кузнецов, 2002; Витченко, 2005; Рябушко и др., 2008; Рябушко, 2009; Brandini et al., 2001; Ryabushko et al., 2004). Однако при определении первичной продукции микрофитобентоса кроме диатомовых водорослей необходимо учитывать представителей других групп фотосинтезирующих организмов, как это было показано для микрофитобентоса каменистых грунтов и перифитона Карантинной бухты Чёрного моря с одновременным изучением его состава и количественных характеристик (Рябушко и др., 2008; Рябушко, 2009). Учитывая отсутствие данных о первичной продукции фитоперифитона искусственных субстратов Чёрного моря, было проведено настоящее исследование.

Цель работы – исследовать сезонные изменения состава, численности и биомассы микроводорослей, интенсивности фотосинтеза и валовой первичной продукции фитоперифитона стеклянных пластин в зависимости от сроков и длительности их экспозиции в Карантинной бухте Чёрного моря.

#### **Материалы и методы**

При изучении видового состава, численности и биомассы микроводорослей (МВ), интенсивности фотосинтеза (ИФ) и валовой первичной продукции (ВПП) фитоперифитона (ФП) использовали экспериментальные стеклянные пластины (ЭСП), которые экспонировали в закрытой части моря, отделенной молом на выходе из Карантинной бухты (44°36'56.11"N; 33°30'10.45"E) Чёрного моря (рис. 1), периодически подверженной влиянию хозяйственно-бытовых и сточных вод г. Севастопо-

ля. Здесь на глубине 2 м от поверхности воды и на таком же расстоянии от каменистого дна (на бетонной площадке мола) располагалась экспериментальная установка, представляющая собой металлическую конструкцию с закреплёнными на ней кассетами со стеклянными пластинами, каждая размером 70×28 мм с площадью поверхности 1960 мм<sup>2</sup> (рис. 2). Кассеты были установлены горизонтально поверхности моря, поскольку такая ориентация обеспечивает лучшую и одинаковую освещённость всех пластин и относительно одинаковые гидродинамические условия.

Проведено два эксперимента с нарастающим сроком экспозиции от 1 до 13 месяцев за период с января 2007 по февраль 2008 гг., а для сравнения — в феврале–марте 2008 г. и при кратковременной экспозиции пластин в течение 4, 7, 11, 15 и 20 суток. Температура воды за период исследования колебалась от 4,5 °С (февраль) до 28 °С (август) при солёности 17,49 ‰.



Рис. 1. Карта проведения экспериментальных работ в Карантинной бухте Чёрного моря в 2007–2008 гг.

Численность микроводорослей определяли методом прямого подсчета клеток в камере Горяева объёмом 0,0009 мл в трех повторностях в световом микроскопе «Axioskop 40» С. Zeiss с программой AxioVision Rel. 4.6 при увеличениях 10×40 и 10×100. Численность клеток ( $N$ , кл.·см<sup>-2</sup>) и биомассу ( $B$ , мг·см<sup>-2</sup>) микроводорослей рассчитывали по формулам, приведенным ранее (Рябушко и др., 2003). Фотографии макро- и микроводорослей в живом состоянии выполнены непосредственно на пластинах, простоявших соответствующий срок в море, с помощью фотоаппаратов Sony DSC-P200 и Canon A-640. Всего обработано 25 количественных и 50 качественных микроскопических проб.

Интенсивность фотосинтеза фитоперифитона стеклянных пластин при кратко- и долгосрочных сроках экспозиции в Карантинной бухте определяли стандартным радиоуглеродным методом в модификации Ю.К. Фирсова, которая была им использована при определении интенсивности фотосинтеза бурой водоросли цистозеры из Чёрного моря

(Фирсов, 1978). После экспозиции в море три экспериментальные стеклянные пластины переносили в лабораторию и помещали в стеклянные аквариумы с морской водой объёмом 1 л, в которые затем вносили 1 мл раствора бикарбоната натрия  $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$  при концентрации 5 МБ кл.л<sup>-1</sup>. Время экспозиции стеклянных пластин составляло 2 ч. По результатам экспериментов с учётом общей сухой массы ( $W_{\text{сух}}$ ) перифитона стеклянных пластин рассчитывали величины валовой первичной продукции фитоперифитона и оценивали динамику ее значений. Всего обработано 120 количественных проб.

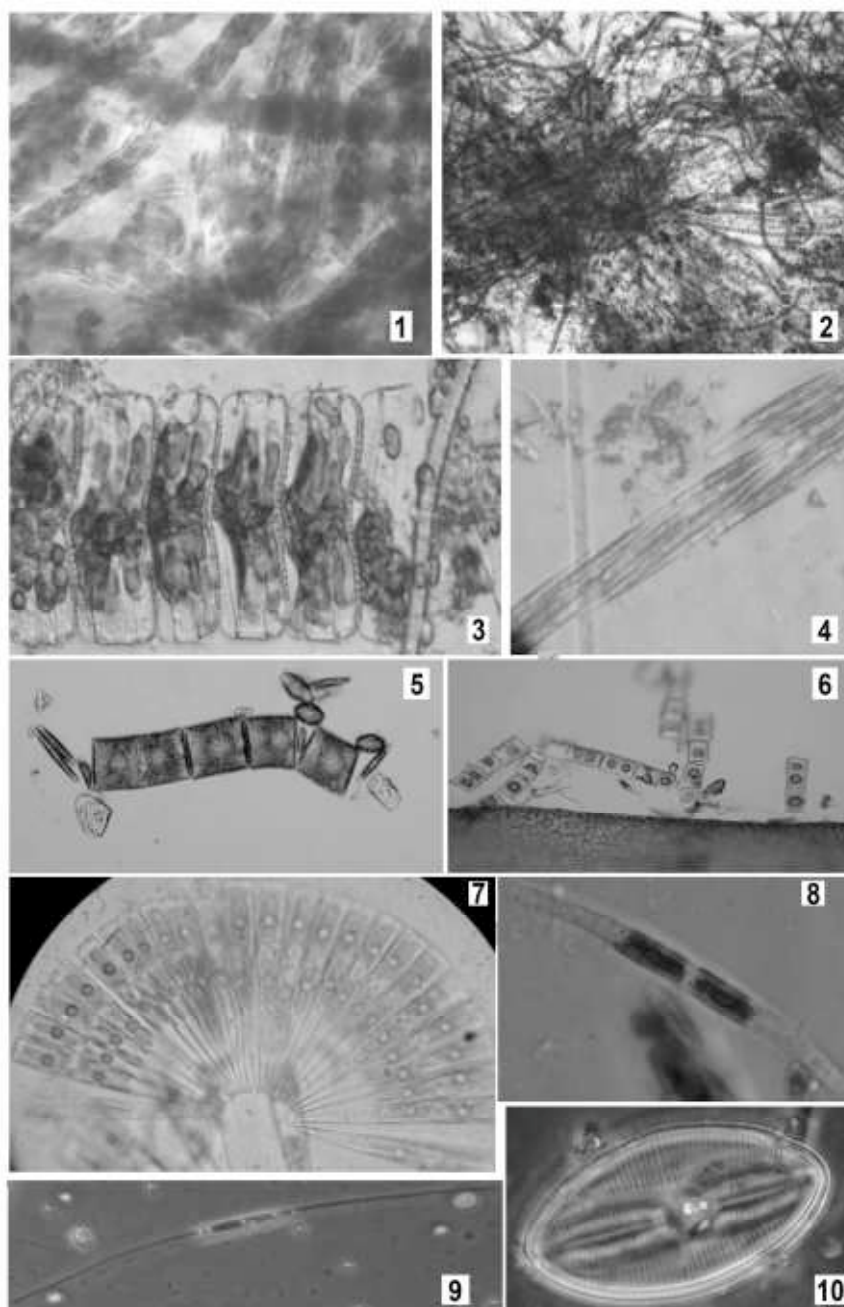


Рис. 2. Панели с экспериментальными стеклянными пластинами

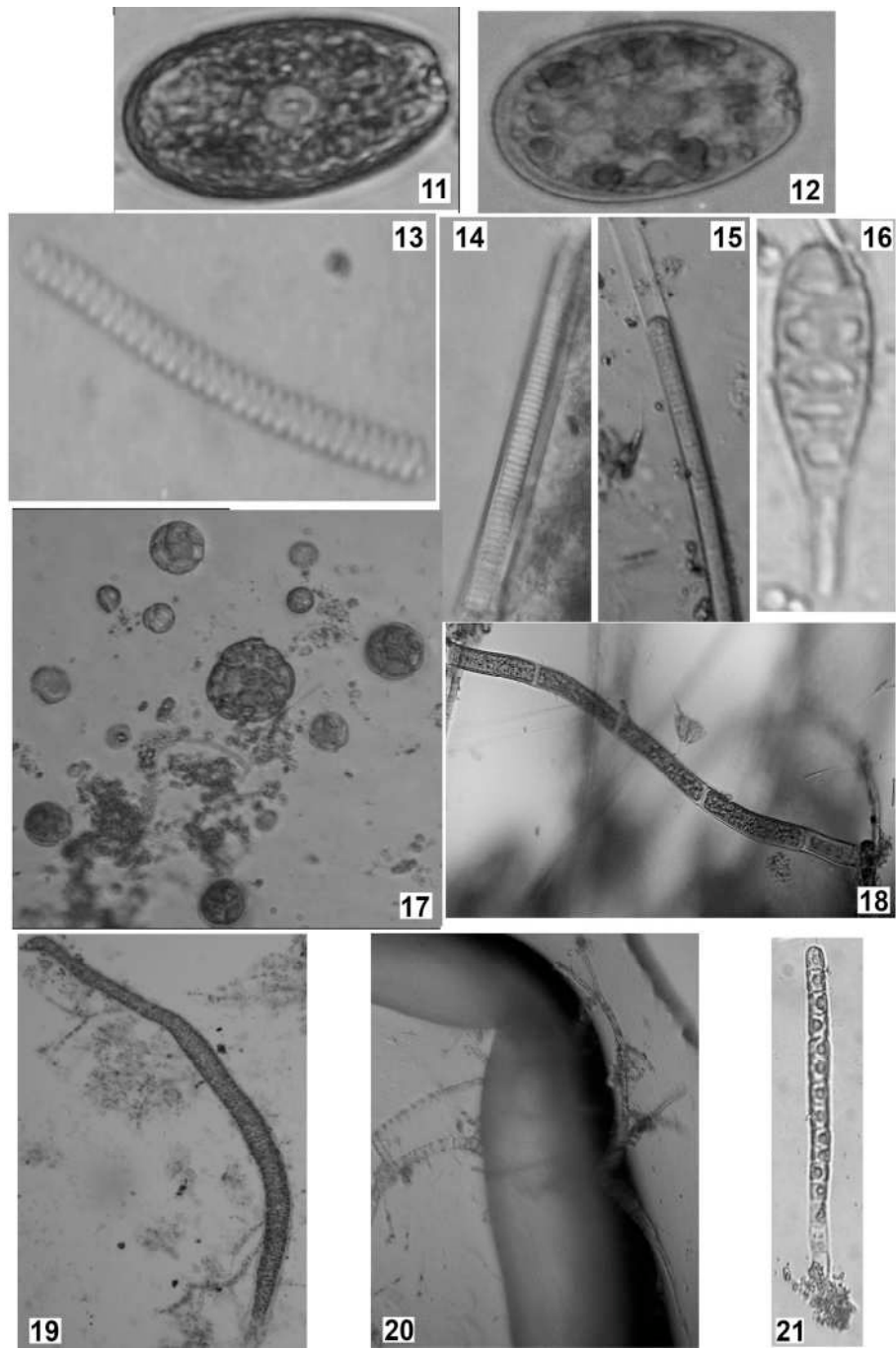
## Результаты

За период исследования фитоперифитона стеклянных пластин обнаружено 111 таксонов, включающих 12 видов и внутривидовых таксонов (ввт) красных, зеленых и бурых водорослей и 99 видов и ввт из пяти отделов: *Bacillariophyta* (85), *Dinophyta* (5), *Chlorophyta* (4), *Haptophyta* (2) и *Cyanoprokaryota* (3). Видовой состав микроводорослей формировался главным образом за счёт диатомовых водорослей с преобладанием в холодный период колониальных форм (см. таблицу, 1–7).

Описание долговременной (накопительной) экспозиции пластин в море. За период исследования отмечено 11 доминирующих видов: *Ampthora hyalina* Kütz., *Achnanthes longipes* C. Agardh, *Berkeleya rutilans* (Trentep.) Grunov, *Cylindrotheca closterium* (Ehrenb.) Reim. et Lewin, *Licmophora abbreviata* C. Agardh, *L. flabellata* (Grev.) C. Agardh, *Melosira moniliformis* (O.F. Müll.) C. Agardh, *Nitzschia hybrida* f. *hyalina* Proschk.-Lavr., *N. tenuirostris* Mereschk., *Parlibellus delognei* (V.H.) E.J. Cox, *Striatella unipunctata* (Lyngb.) C. Agardh. Летом и осенью наряду с ними встречаются динофлагелляты, наиболее часто — *Prorocentrum lima* (Ehrenb.) Dodge (см. таблицу, 11, 12) и цианопрокариоты родов *Spirulina* Turpin ex Gomont, *Chamaecalyx* Komárek et Agnost., *Phormidium* Kütz. ex Gomont и *Lyngbya* C. Agardh ex Gomont, *Myxosarcina* Printz (13–17).



**Таблица.** Микро- и макроводоросли перифитона стеклянных пластин, СМ. Диатомовые водоросли: 1–7 – колонии *Berkeleya rutilans* (1), *Achnanthes longipes* + *B. rutilans* (2), *A. longipes* (3), *Bacillaria paxillifera* (O.F. Müll.) T. Marsson (4), *Striatella unipunctata* (5), *S. unipunctata* на поверхности зеленой водоросли *Ulva* L. (6), *Licmophora flabellata* (7); одиночноживущие виды *Okedenia inflexa* (Bréb. ex Kütz.) De Toni (8), *Cylandrotheca closterium* (Ehrenb.) Reim. et Lewin (9), *Lyrella abrupta* Greg.) D.G. Mann (10); 4, 9, 10 – фазовый контраст



Продолжение таблицы. Динофитовая водоросль *Prorocentrum lima* (Ehrenb.) Dodge (11, 12); цианопрокариоты *Spirulina tenuissima* Kütz. (13 – фазовый контраст), *Phormidium* sp. (14), *Lyngbya* sp. (15), *Chamaecalyx swirenkoi* (Schirschov) Komárek et Anagnost. (16), *Myxosarcina sphaerica* Proschk.-Lavr. (17); водоросли-макрофиты родов *Chaetomorpha* Kütz., (18, 19), *Ulva* L. (20) и *Ulothrix implexa* (Kütz.) Kütz. (21)

В феврале стеклянные пластины первого месяца экспозиции в море (рис. 3) довольно активно заселяются диатомовыми водорослями. В марте при двухмесячной их экспозиции наблюдался рост микроводорослей, образующих сложнострутурированный многоярусный слой из колоний и одиночноживущих диатомовых водорослей. Колонии *Licmophora* C. Agardh, *Berkeleya* Grev., *Melosira* C. Agardh, которые в свою очередь обрастают водоросли-макрофиты, например обрастание *Striatella unipunctata* поверхности зеленой водоросли рода *Ulva* L. (см. таблицу, 6). Микроводоросли, заселяя талломы макроводорослей родов *Sphacelaria* Lyngb., *Polysiphonia* Grev., *Ulotrix* Kütz., *Chaetomorpha* Kütz., *Ulva* L., *Cladophora* Kütz. вместе с ними образуют на стеклянных пластинах макроформы обрастания, видимые невооруженным глазом, с толщиной слоя более 2 см (см. рис. 3).

Зарегистрирован весенний (март,  $t = 9,0$  °C) максимум численности  $2180,8 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> и биомассы  $0,543$  мг·см<sup>-2</sup> диатомовых водорослей (см. табл. 1) с доминированием колоний *Berkeleya rutilans* ( $1938 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>) (см. таблицу, 1). В это время наибольшая сухая масса перифитона составляла  $64,8$  мг·см<sup>-2</sup> в основном за счёт *Bacillariophyta*, численность которых с начала экспозиции субстрата увеличилась почти в 13 раз, биомасса – в 10 раз, а также отмечены наибольшие значения ИФ ( $5,7$  мкг С·мг<sup>-1</sup>·ч<sup>-1</sup>) и ВПП ( $3659$  мг С·м<sup>-2</sup>·ч<sup>-1</sup>) (табл. 1, рис. 4, 5). В апреле–мае наблюдалось снижение количественных значений микроводорослей и значительное увеличение представителей зеленых, бурых и красных водорослей-макрофитов (см. рис. 3).

Летом макрообрастания стеклянных пластин были выражены слабее, чем в зимне-весеннее время, значительно возрастала роль макроводорослей, которые, в свою очередь, обрастали диатомовыми. Зеленые водоросли сильнее обрастали колониальными видами *Bacillariophyta* родов *Striatella* C. Agardh, *Licmophora*, *Achnanthes* Bory de Saint-Vincent и др. по сравнению с бурой водорослью *Sphacelaria cirrosa* (Roth) Howe, которая обычно интенсивнее обрастает диатомовыми. В это время года всё чаще появляются динофлагелляты и цианопрокариоты (см. таблицу). Значения численности ( $401,5$  кл.·см<sup>-2</sup>) и биомассы ( $0,176$  мг·см<sup>-2</sup>) микроводорослей в июле снижались в 3,1 и 5,4 раза соответственно (см. табл. 1).

Минимальные значения численности  $26,9 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> и биомассы  $0,002$  мг·см<sup>-2</sup> микроводорослей отмечены в ноябре при температуре  $11$  °C на пластинах, простоявших в море 10 мес (17.01–20.11.07 г.) после сильного шторма. Несмотря на шторм, на пластинах наблюдалось увеличение общей массы перифитона ( $189,0$  г·м<sup>-2</sup>) за счёт прироста массы водорослей-макрофитов, а значение ВПП составляло  $962$  мг С·м<sup>-2</sup>·сут<sup>-1</sup>, соизмеримое с февралём 2007 г. (см. табл. 1).



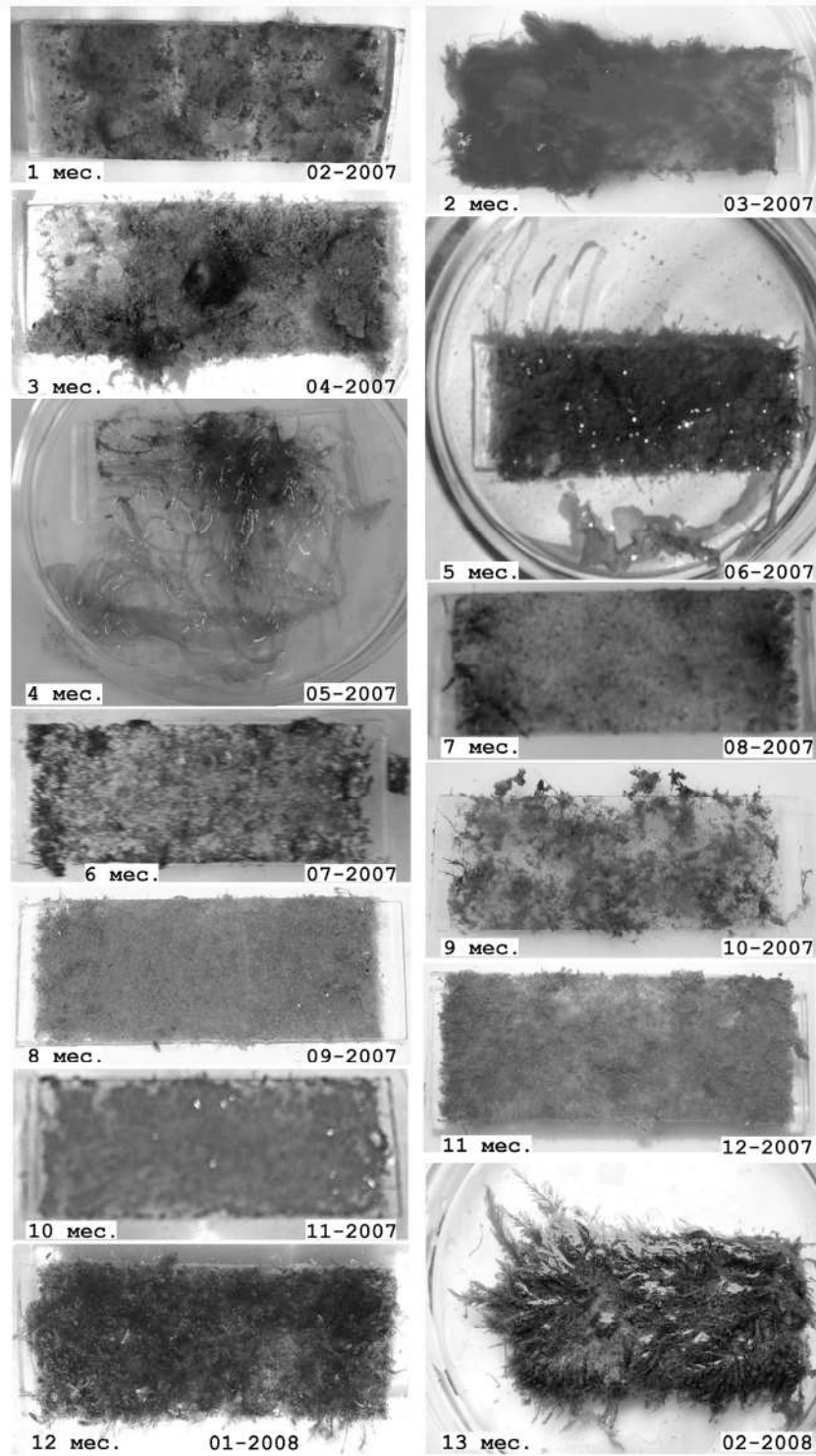


Рис. 3. Обрастание стеклянных пластин микро- и макроводорослями при долговременной экспозиции в течение 2007–2008 гг. в Карантинной бухте Чёрного моря



Таблица 1

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

| Срок экспозиции   | Температура воды, °С | И <sub>сух.</sub> , г·м <sup>-2</sup> | Фитоперифитон                                       |   |   |   |                          |
|-------------------|----------------------|---------------------------------------|---|---|---|---|--------------------------|
|                   |                      |                                       | ИФ (μИ),<br>мкг С·мг <sup>-1</sup> ·ч <sup>-1</sup> | ВПП (GPP)                               |   | Микро-<br>водоросли                     |                          |
|                   |                      |                                       |   | мг С · м <sup>-2</sup> ·ч <sup>-1</sup> | мг С · м <sup>-2</sup> ·сут <sup>-1</sup> | N·10 <sup>3</sup> , кл·см <sup>-2</sup> | B, мг · см <sup>-2</sup> |
| 17.01.07–21.02.07 | 8,5                  | 46,0                                  | 2,07  | 95                                      | 990                                       | 169,8                                   | 0,053                    |
| 17.01.07–20.03.07 | 9,0                  | 648,0                                 | 5,70  | 3 659                                   | 44 200                                    | 2 180,8                                 | 0,543                    |
| 17.01.07–08.04.07 | 10,0                 | 209,0                                 | 0,91  | 189                                     | 2 538                                     | 885,7                                   | 0,224                    |
| 17.01.07–21.05.07 | 18,0                 | 41,0                                  | 0,52  | 21                                      | 306                                       | 914,4                                   | 0,131                    |
| 17.01.07–21.06.07 | 22,0                 | 143,0                                 | 1,53  | 218                                     | 3 344                                     | 331,6                                   | 0,149                    |
| 17.01.07–19.07.07 | 25,0                 | 148,0                                 | 7,62  | 1 109                                   | 16 701                                    | 401,5                                   | 0,176                    |
| 17.01.07–21.08.07 | 28,0                 | 56,0                                  | 0,86  | 47                                      | 635                                       | 210,5                                   | 0,021                    |
| 17.01.07–19.09.07 | 21,0                 | 122,0                                 | 0,37  | 47                                      | 573                                       | 121,9                                   | 0,132                    |
| 17.01.07–22.10.07 | 18,0                 | 66,0                                  | 0,89  | 60                                      | 628                                       | 89,7                                    | 0,012                    |
| 17.01.07–20.11.07 | 11,0                 | 189,0                                 | 0,55  | 104                                     | 962                                       | 26,9                                    | 0,002                    |
| 17.01.07–20.12.07 | 10,5                 | 102,0                                 | 0,29  | 29                                      | 246                                       | 412,6                                   | 0,119                    |
| 17.01.07–22.01.08 | 9,0                  | 173,0                                 | 0,48  | 84                                      | 775                                       | 977,2                                   | 0,466                    |
| 17.01.07–21.02.08 | 6,0                  | -                                     | -   | -                                       | -   | 2072,4                                  | 0,516                    |

Средние значения:  $W_{\text{сух}}$  – сухой массы перифитона,  $N$  – численности и  $B$  – биомассы микроводорослей, ИФ ( $\mu_w$ ) – интенсивности фотосинтеза; ВПП (GPP) – валовой первичной продукции фитоперифитона.

Второй пик численности  $2072,4 \cdot 10^3$  кл·см<sup>-2</sup> и биомассы  $0,516$  мг·см<sup>-2</sup> микроводорослей зарегистрирован на пластинах, простоявших в море 12 мес (см. табл. 1) с доминированием диатомовых водорослей: *Berkeleya rutilans*, *Licmophora flabellata*, *Achnanthes longipes*, *Striatella unipunctata* и цианобактерия *Myxosarcina sphaerica* Proschk.-Lavr. (см. таблицу, 17), которая впервые была определена в Чёрном море (Рябушко, 2009). Впервые этот вид обнаружен в Азовском море (Прошкина-Лавренко, 1951) и позже отнесен к другому роду, ныне известен как *Pseudocapsa sphaerica* (Proschk.-Lavr.) Kovačik, 1988.

В течение года валовая продукция фитоперифитона изменялась в пределах от 246 в декабре (11 мес) до 16701 мг С·м<sup>-2</sup>·сут<sup>-1</sup> в июле (см. табл. 1). В апреле масса перифитона снижалась в 3 раза и в мае составляла 41 г·м<sup>-2</sup> (см. табл. 1, рис. 5). Вторым пиком интенсивности фотосинтеза фитоперифитона отмечен в июле ( $7,62$  мкг С·мг<sup>-1</sup>·ч<sup>-1</sup>) при 25 °С и был

немного выше, чем в марте ( $5,70 \text{ мкг С} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ ), при снижении массы фитоперифитона ( $0,5 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ ) и ВПП ( $1109 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$ ). К осенне-зимнему сезону ИФ снижалась от  $0,3$  до  $0,5 \text{ мкг С} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ , а численность и биомасса МВ достигали показателей, близких к таковым в мае (см. табл. 1). Под влиянием сточных вод г. Севастополя, которые периодически поступали в район исследования, минимальные значения численности ( $26,9\text{--}412,6$ )  $\cdot 10^3 \text{ кл.} \cdot \text{см}^{-2}$  микроводорослей при накопительных сроках экспозиции были гораздо выше по сравнению с таковыми ( $0,51\text{--}1,93$ )  $\cdot 10^3 \text{ кл.} \cdot \text{см}^{-2}$  при ежемесячном отборе проб каменистого грунта в Карантинной бухте (Рябушко, 2009).

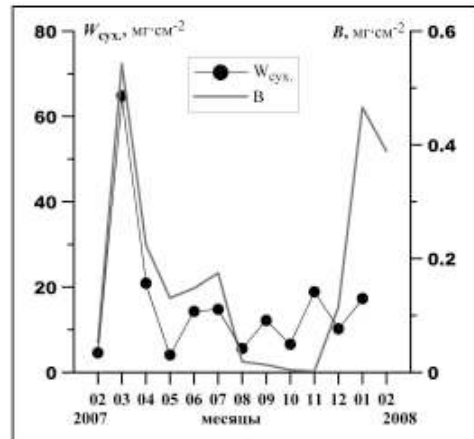


Рис. 4. Динамика сухой массы перифитона ( $W_{\text{сух}}$ ) и биомассы ( $B$ ) микроводорослей при долговременной экспозиции (от 1 до 12 мес) в Карантинной бухте Чёрного моря

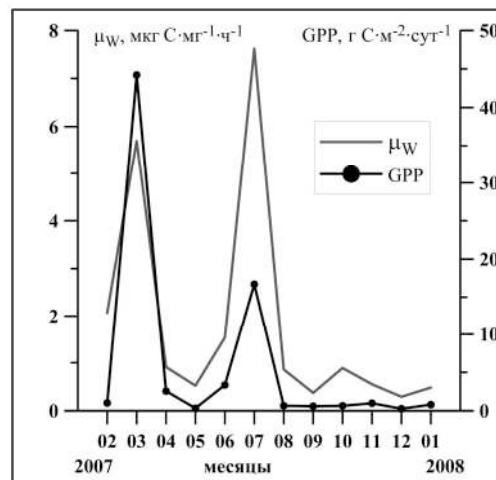


Рис. 5. Динамика интенсивности фотосинтеза ( $\mu_w$ ) и валовой первичной продукции (GPP) фитоперифитона стеклянных пластин при накопительном сроке экспозиции в Карантинной бухте Чёрного моря (2007–2008 гг.)

Описание кратковременной экспозиции пластин в море. Результаты анализа фитообрастания пластин, находившихся в море с февраля по март 2008 г. в течение 4, 7, 11, 15 и 20 сут при колебаниях температуры воды от 4,5 до 7,5 °С, представлены в табл. 2. Чистые пластины уже на 4-е сут начинали заселяться одиночными и колониальными видами ДВ, которые вместе с цианобактериями за очень короткое время образовывали первичную пленку для последующего заселения макро- и мейобентосными организмами (рис. 6). Полученные значения продукции фитоперифитона за этот период практически полностью формировали ДВ, поскольку только на 20-е сут на пластинах наблюдали значительное преобладание зеленых водорослей-макрофитов (см. рис. 2, 3).

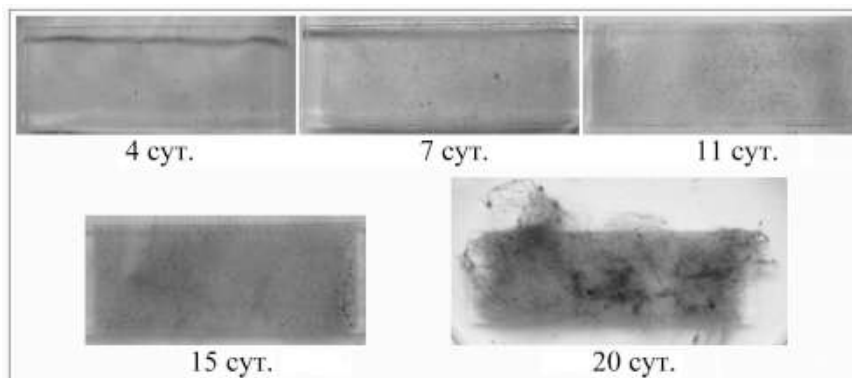


Рис. 6. Фитообрастания стеклянных пластин при кратковременной (февраль–март 2008 г.) экспозиции в Карантинной бухте Чёрного моря

На 4-е сут при температуре 4,5 °С появляются первые поселенцы ДВ, доминирующие по численности – *Berkeleya rutilans* ( $27,4 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>) и *Licmophora abbreviata* ( $8,64 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>). На 7-е сут при температуре 6 °С численность сообщества МВ заметно возрастает (от 42,4 до  $198,0 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> при биомассе 0,3 мг·см<sup>-2</sup> с доминированием тех же видов. На 11-е сут при повышении температуры воды в море до 7,9 °С увеличивалась численность до  $275,3 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> и биомасса от 0,005 до 0,034 мг·см<sup>-2</sup> с доминированием *B. rutilans* ( $111,2 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>) и *Melosira moniliformis* ( $62,8 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>). В течение 4–20 сут количественные значения ДВ варьировали по численности (от 3,3 до  $280,7 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> и биомассе (от 0,002 до 0,323 мг·см<sup>-2</sup>) (см. табл. 2).

Если на 4-е сут значения сухой массы перифитона были минимальными, то на 15-е сут их показатели значительно возрастали и достигали 20 г·м<sup>-2</sup>, ИФ увеличивалась с начала эксперимента почти в 12,7 раза, а ВПП – в 100 раз (см. табл. 2). В начале марта на 20-е сут эти значения достигли своего максимума (см. табл. 2, рис. 6, 7). Величины ВПП фитоперифитона через две недели экспонирования пластин в море составляли 400 мг·С·м<sup>-2</sup>·сут<sup>-1</sup> или 38,7 мг С·м<sup>-2</sup>·ч<sup>-1</sup>, а через три недели эти значения увеличились до 1799 мг С·м<sup>-2</sup>·сут<sup>-1</sup> или 172,7 мг С·м<sup>-2</sup>·ч<sup>-1</sup> (рис. 7).

Краткосрочная экспозиция перифитона стеклянных пластин (от 4 до 20 сут) в  
Карантинной бухте Чёрного моря (2008 г.)

| Дата экспозиции   | Срок экспозиции, сут | Температура воды, °С | $W_{\text{ок}}$ , г·м <sup>-2</sup> | Фитоперифитон   |                                       |   |   |                        |
|-------------------|----------------------|----------------------|-------------------------------------|---|---------------------------------------|---|---|------------------------|
|                   |                      |                      |                                     | ИФ ( $\mu_{\text{ф}}$ ),<br>мкг С·мг <sup>-1</sup> ·ч <sup>-1</sup> | ПП (GPP)                              |   | Микро-<br>водоросли                     |                        |
|                   |                      |                      |                                     |   | мг С·м <sup>-2</sup> ·ч <sup>-1</sup> | мг С·м <sup>-2</sup> ·сут <sup>-1</sup> | №·10 <sup>3</sup> , кл·см <sup>-2</sup> | В, мг·см <sup>-2</sup> |
| 14.02.08–18.02.08 | 4                    | 4,5                  | 2,21                                | 0,258   | 0,6                                   | 6                                       | 49,3                                    | 0,042                  |
| -«-               | -«-                  | -«-                  | -                                   | -   | -                                     | -                                       | 3,3                                     | 0,002                  |
| -«-               | -«-                  | -«-                  | -                                   | -   | -                                     | -                                       | 18,5                                    | 0,010                  |
| 14.02.08–21.02.08 | 7                    | 6,0                  | -                                   | -   | -                                     | -                                       | 76,7                                    | 0,008                  |
| -«-               | -«-                  | -«-                  | 4,51                                | 1,656   | 7,5                                   | 78                                      | 42,4                                    | 0,005                  |
| -«-               | -«-                  | -«-                  | -                                   | -   | -                                     | -                                       | 198,0                                   | 0,034                  |
| 14.02.08–25.02.08 | 11                   | 7,9                  | 9,18                                | 4,216   | 38,7                                  | 403                                     | 280,7                                   | 0,243                  |
| 14.02.08–29.02.08 | 15                   | 7,5                  | 19,56                               | 3,272   | 64,0                                  | 667                                     | -                                       | -                      |
| 14.02.08–05.03.08 | 20                   | 8,0                  | 56,12                               | 3,077   | 172,7                                 | 1799                                    | 119,0                                   | 0,323                  |

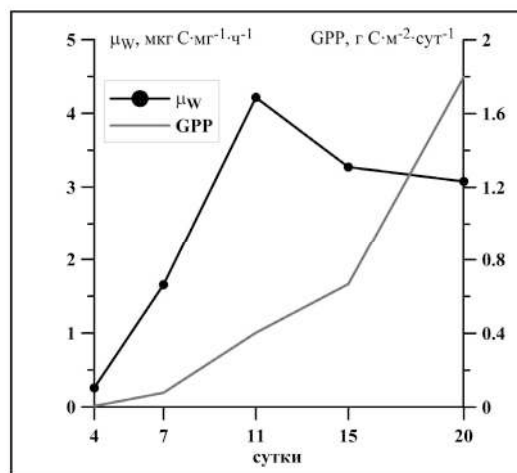


Рис. 7. Динамика интенсивности фотосинтеза ( $\mu_w$ ) и валовой первичной продукции (GPP) фитоперифитона на стеклянных пластинах (2008 г.)

### Обсуждение

Анализ количественных и продукционных характеристик перифитона ЭСП при кратко- и долговременной экспозиции показал заметные различия. Установлено, что при экспозиции стеклянных пластин в море

более трех месяцев выявляются общие закономерности их заселения водорослями и накопления биомассы обрастания, которые характерны в целом для микрофитобентоса природных субстратов (Рябушко, 2009; Рябушко и др., 2011). Весенний максимум численности и биомассы ДВ, отмеченный для перифитона стеклянных пластин, соответствует срокам максимального развития микрофитобентоса природных субстратов Чёрного моря (Кучерова, 1975; Рябушко, 2009).

Исследования диатомовых водорослей на искусственных и природных субстратах показали, что видовой состав и количественные характеристики первичных продуцентов изменяются в зависимости от сезона года, местообитания и длительности экспозиции субстрата (Кучерова, 1975; Чербаджи, 1982; Рябушко, Завалко, 1992; Рябушко, 2009; Бегун и др., 2010; Рябушко и др., 2011). В феврале–марте первыми на искусственных субстратах появляются виды-обрастатели рода *Licmophora*, которые являются массовыми для мелководья Чёрного моря. Микро- и макроводоросли рационально используют пространство, обеспечивая максимальный контакт со средой через поверхность, тем самым поддерживая свою метаболическую активность на высоком уровне. Поэтому численность, биомасса и первичная продукция микроводорослей весной возрастают независимо от сроков экспозиции и качества субстратов в море, но интенсивность фотосинтеза достигает своего максимума летом.

От весны к лету снижается концентрация неорганических форм биогенных элементов и растворенной органики в море как результат интенсификации ассимиляционных процессов в звене макрофитов, связанных с разложением элиминированной массы и увеличением их прижизненных выделений, что приводит к смене видового и доминантного состава диатомовых водорослей (Рябушко, Завалко, 1992). В апреле интенсивность фотосинтеза перифитона ниже единицы сохраняется приблизительно до июня. К началу лета происходит существенное снижение концентрации фосфатов и нитратов в воде, что неблагоприятно сказывается на видах ДВ с преобладающим автотрофным питанием и способствует развитию видов с развитой способностью к гетеротрофии.

Летом гидрохимические условия среды в прибрежных участках моря под влиянием муниципальных сточных вод г. Севастополя, вероятно, в большей степени благоприятны для видов с развитой способностью к гетеротрофному питанию, что выражается в преобладании видов-доминантов *Nitzschia* Hass. и *Cylindrotheca* Rabenh., влияющих на сезонные производционные показатели микрофитобентоса.

В целом, летнее снижение численности диатомовых водорослей, служащих пищей для многих гидробионтов, сопряжено с активностью некоторых донных беспозвоночных. Так, процесс оседания гидробионтов-обрастателей на стеклянных пластинах в Севастопольской бухте имел максимум в летне-осенний сезон, а минимум – с января по апрель, что согласуется с сезонной динамикой диатомовых водорослей и фактором их выедания беспозвоночными (Рябушко, 1993). Балянусы и мидии оседают на стеклянных пластинах в Севастопольской бухте на протяжении

всего года, что совпадает с круглогодичным нахождением их личинок в планктоне Чёрного моря (Долгопольская, 1954). Автором указаны высокие значения численности балянусов на стеклянных пластинах в море в летне-осенний период с максимум в июле. В сентябре отмечены мшанки, достигавшие 70 % площади покрытия стеклянных пластин, в ноябре их максимальная численность составляла 19,2 тыс. экз. $\cdot$ м<sup>-2</sup>, при этом в большом количестве отмечены *Bacillariophyta*.

Значения валовой первичной продукции фитоперифитона Карантинной бухты Чёрного моря в течение года при долговременной экспозиции субстратов варьировали от 246 до 44200 мг С $\cdot$ м<sup>-2</sup> $\cdot$ сут<sup>-1</sup>; (21–3659 мг С $\cdot$ м<sup>-2</sup> $\cdot$ ч<sup>-1</sup>) и на порядок превосходили значения 29,41–1102,89 мг С $\cdot$ м<sup>-2</sup> $\cdot$ сут<sup>-1</sup> (50–200 мг С $\cdot$ м<sup>-2</sup> $\cdot$ ч<sup>-1</sup>) при массе 2–5 г $\cdot$ м<sup>-2</sup>), полученные ранее для микрофитобентоса каменистых грунтов этой же бухты на глубине 0,5 м, но при ежемесячном отборе проб (Алеев и др., 2005; Рябушко и др., 2008). При этом минимальные значения ВПП фитоперифитона в 8,3 раз, а максимальные в 40 раз выше, чем полученные для эпилимнтона, что можно объяснить различием альгокомпонентов двух экотопов и глубинами исследования, а также накопительным сроком экспозиции фитоперифитона.

Некоторые авторы отмечают, что первичная продукция микрофитобентоса морей северных, умеренных и тропических широт подчас превышает продукцию фитопланктонного звена морской экосистемы. Так, первичная продукция микрофитобентоса сублиторали Японского моря составляла 83 г С $\cdot$ м<sup>-2</sup> в год (Чербаджи, 1982); в литорали Баренцева моря – 118 мг С $\cdot$ м<sup>-2</sup> в сут<sup>-1</sup> (Витченко, 2005), сублиторали – 30–40 г С $\cdot$ м<sup>-2</sup> в год, а фитопланктона – 50 г С $\cdot$ м<sup>-2</sup> (Кузнецов, 2002; Кузнецов, Шошина, 2003); на песках острова Мадагаскар – 150 г С $\cdot$ м<sup>-2</sup> в год (Планте-Куни, 1982), в коралловых песках Маршалловых островов – 800 мг С $\cdot$ м<sup>-2</sup> $\cdot$ сут<sup>-1</sup> или 300 г С $\cdot$ м<sup>-2</sup> в год, что в 20 раз превышает таковую фитопланктона – 30 мг С $\cdot$ м<sup>-2</sup> $\cdot$ сут<sup>-1</sup> (Сорокин, 1973). Продукция ДВ перифитона в субтропической зоне у берегов Бразилии составляла 0,2–1,4 г С $\cdot$ м<sup>-2</sup> (Brandini et al., 2001) и превышала таковую фитопланктона (от 0,3 до 0,6 г С $\cdot$ м<sup>-2</sup> сут<sup>-1</sup>) почти в 4 раза (Brandini, 1990). Продукция микрофитобентоса Чёрного моря достигала 300 г С $\cdot$ м<sup>-2</sup> в год (Ryabushko et al., 2004), а средняя годовая первичная продукция фитопланктона оценивается в пределах 130–150 г С $\cdot$ м<sup>-2</sup> (Финенко и др., 2011). В целом, несмотря на географические различия морей, первичная продукция микрофитобентоса выше фитопланктона от 4 до 20 раз.

## Выводы

Всего в перифитоне стеклянных пластин обнаружено 111 таксонов водорослей, включающих 12 видов и внутривидовых таксонов (ввт) красных, зеленых и бурых водорослей, 99 видов и ввт водорослей из пяти отделов: *Bacillariophyta* (85), *Dinophyta* (5), *Chlorophyta* (4), *Haptophyta* (2) и *Cyanoprokaryota* (3). Видовой состав микроводорослей формируется главным образом за счёт диатомовых водорослей с преобладанием в



холодный сезон колониальных форм. В течение года отмечено 11 доминирующих видов.

При долговременной 2-месячной экспозиции стеклянных пластин в море зарегистрирован весенний (20 марта 2007 г., 9 °С) максимум численности  $2180,8 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup> и биомассы  $0,543$  мг·см<sup>-2</sup> диатомовых водорослей, характерный для микрофитобентоса Чёрного моря. К этому времени приурочены также максимальные значения сухой массы всего перифитона ( $648$  г·м<sup>-2</sup>), валовой первичной продукции ( $44200$  мг С·м<sup>-2</sup>·сут<sup>-1</sup> или  $3659$  мг·С·м<sup>-2</sup>·ч<sup>-1</sup>) и отмечен первый пик интенсивности фотосинтеза фитоперифитона ( $5,7$  мкг С·мг<sup>-1</sup>·ч<sup>-1</sup>), а второй – в июле ( $7,6$  мкг С·мг<sup>-1</sup>·ч<sup>-1</sup>) при 25 °С и минимальным значением ( $0,5$  мкг С мг<sup>-1</sup>·ч<sup>-1</sup>) – в декабре.

При кратковременной экспозиции в феврале на 4-е сутки стеклянные пластины заселялись *Bacillariophyta* со средней численностью  $23,5 \cdot 10^3$  кл.·см<sup>-2</sup>, а на 11-е сутки их численность увеличивалась в 36 раз, валовая первичная продукция фитоперифитона – в 67 раз (от 6 до  $403$  мг С·м<sup>-2</sup>·ч<sup>-1</sup>), интенсивность фотосинтеза в 16 раз (от  $0,258$  до  $4,216$  мкг С·мг<sup>-1</sup>·ч<sup>-1</sup>), а сухая масса перифитона в 4 раза. На 20-е сутки (05.03.08 г., 8 °С) численность возросла в 26,5 раза за счет обрастания пластин макроводорослями, при этом отмечена максимальная биомасса  $0,323$  мг·см<sup>-2</sup> макроводорослей.

Установлено, что длительность экспозиции искусственных субстратов в море, температурный фактор и сезонность, а также поступление сточных вод г. Севастополя в район исследования оказывают влияние на увеличение количественных характеристик макроводорослей с учетом их сезонных пиков развития.

*Выражаем свою признательность сотруднику ИнБЮМ НАН Украины, к.б.н. И.К. Евстигнеевой за определение водорослей-макрофитов.*

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 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. (Борок, 20–24 сент. 2005 г.). – Борок, 2005. – С. 7–8.
- 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. – 2010. – 163. – С. 240–263.
- Витченко Т.В.* Структурно-продукционные характеристики морского микрофитобентоса литоральной зоны Восточного Мурмана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Москва, 2005. – 25 с.
- Долгопольская М.А.* Экспериментальное изучение процесса обрастания в море // Тр. Севастоп. биол. ст. – 1954. – 8. – С. 157–173.
- Кузнецов Л.Л.* Продукция фитопланктона и трансформация биогенных веществ в экосистеме Баренцева моря: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Москва, 2002. – 40 с.

- Кузнецов Л.Л., Шошина Е.В. Фитоценозы Баренцева моря. Физиологические и структурные характеристики. – Апатиты: КНЦ РАН, 2003. – 308 с.
- Кучерова З.С., Горбенко Ю.А. Влияние бактериальной пленки на оседание диатомовых водорослей // Тр. Севастоп. биол. ст. – 1963. – 16. – С. 443–446.
- Кучерова З.С. Динамика численности и биомассы диатомовых водорослей в ценозе обрастаний // Биол. моря. – 1975. – Вып. 35. – С. 67–73.
- Плант-Куни М.-Р. Микрофитобентос рыхлых субстратов, хлорофилла и первичная продукция // Первичная и вторичная продукция морских организмов. – Киев: Наук. думка, 1982. – С. 133–151.
- Прошкина-Лавренко А.И. Новые виды водорослей из соленых водоемов СССР. II // Бот. мат. отд. спор. раст. БИН АН СССР. – 1951. – 7. – С. 69–74.
- Рябушко В.И., Алеев М.Ю., Радченко В.Н., Рябушко Л.И., Чубчикова И.Н. Применение некоторых биоиндикаторов для оценки состояния импактных морских экосистем // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа: Сб. науч. тр. (Севастополь). – 2003. – Вып. 2(7). – С. 144–154.
- Рябушко В.И., Алеев М.Ю., Рябушко Л.И., Ли Р.И. Микрофитобентос Чёрного моря: продуктивность сообщества микрофитобентоса твердых грунтов прибрежной зоны Чёрного моря и её адаптационный потенциал в условиях переменных факторов внешней среды. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008. – 454 с.
- Рябушко Л.И., Завалко С.Е. Микрофитообрастания искусственных и природных субстратов в Чёрном море // Бот. журн. – 1992. – 77, № 5. – С. 33–39.
- Рябушко Л.И. Структура сообщества *Vacillariophyta* эпифитона *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Parnеf. из Черного моря // Альгология. – 1993. – 3, № 3. – С. 42–49.
- Рябушко Л.И. Микрофитобентос Чёрного моря: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Севастополь, 2009. – 44 с.
- Рябушко Л.И., Фирсов Ю.К., Лохова Д.С. Видовой состав и количественная оценка микроводорослей перифитона стеклянных пластин (Крым, Чёрное море): Мат. XIII з'їзду Укр. бот. тов-ва (Львів, 19-23 вер. 2011 р.). – Львів, 2011. – С. 322.
- Сорокин Ю.И. Продукционная характеристика микрофлоры перифитона и фитопланктона коралловых биоценозов атолла Маджуро (Маршалловы острова) // Океанология. – 1973. – 13, вып. 3. – С. 487–492.
- Финенко З.З., Чурилова Т. Я., Суслин В.В. Оценка биомассы фитопланктона и первичной продукции в Черном море по спутниковым данным. Гл. 7.1. – С. 221–236 // Промысловые биоресурсы Чёрного и Азовского морей. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. – 367 с.
- Фирсов Ю.К. Связь физиологических функций морфологических элементов слоевища цистозиры с их возрастом и структурой // Биол. моря. – 1978. – Вып. 44. – С. 68–74.
- Чербаджи И.И. Продукционные показатели микрофитобентоса залива Восток: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 1982. – 21 с.
- Brandini F.P., de Silva E.T., Pellizzari F.M., Fonseca A.L., Fernandes L.F. Production and biomass accumulation of periphytic diatoms growing on glass slides during a 1-year cy-

cle in a subtropical estuarine environment (Bay of Paranagua, southern Brazil) // Mar. Biol. – 2001. – **138**, N 1. – P. 163–171.

Ryabushko V.I., Aleyev M.Y., Ryabushko L.I., Chubchikova I.N. Microphytobenthos community productive characteristics and their use for bioindication of marine natural environment quality in the southern coast shallow waters rocky bottom biotope of the Crimea region (Kiev, 27<sup>th</sup> to 30<sup>th</sup> Oct. 2003). – Sevastopol: EKOSI-Gidrofizica, 2004. – P. 170–182.

Поступила 15 мая 2012 г.

Подписала в печать А.В. Лишук-Курейшевич

L.I. Ryabushko, Yu.K. Firsov, D.S. Likhova, O.Yu. Eremin

A.O. Kovalevsky Institute of Biology of Southern Seas, NAS of Ukraine,  
2, Nakhimov Av., 99011 Sevastopol, Ukraine

#### COMPOSITION, QUANTITATIVE AND PRODUCTION CHARACTERISTICS OF PHYTOPERIPHYTON GLASS PLATES AT DIFFERENT TERMS EXPOSURE IN THE BLACK SEA

For the first time investigated the species composition, abundance and biomass of microalgae, the intensity of photosynthesis (R/W) and primary production (GPP) of phytoperiphyton experimental glass-plates in the Black Sea in short-term and long-term. Exposure during the period at January 2007 to March 2008 in the Karantinnay Bay (Sevastopol) at a depth of 2 m. 111 taxa of algae, including 12 species of brown, green and red, 99 taxa from five phyla of *Bacillariophyta* (85), *Dinophyta* (5), *Chlorophyta* (4), *Haptophyta* (2) and *Cyanoprokaryota* (3) was found. The main condition-indices obtained by the radiocarbon method. The spring (March) of maximum abundance ( $2180,8 \cdot 10^3$  cells  $\cdot$  cm<sup>-2</sup>) and biomass (0,543 mg  $\cdot$  cm<sup>-2</sup>) of diatoms, dry weight (648,0 g  $\cdot$  m<sup>-2</sup>), GPP = 44200 mg C  $\cdot$  m<sup>2</sup>  $\cdot$  day<sup>-1</sup> and R/W = 5.7 (March) and 7,62 mkg C  $\cdot$  mg<sup>-1</sup>  $\cdot$  h<sup>-1</sup> (July) of phytoperiphyton were recorded.

**Key words:** phytoperiphyton, microalgae, photosynthesis, primary production, Black Sea.