

УДК 582: 574.58: 62-757.7 (262.5)

**Л.И. РЯБУШКО, Д.С. БАЛЫЧЕВА, В.Н. ПОПОВИЧЕВ,
Ю.К. ФИРСОВ, В.И. РЯБУШКО**

Ин-т биологии южных морей им. А.О. Ковалевского,
пр. Нахимова, 2, 299011, Севастополь, Крым
larisa.ryabushko@yandex.ru

ПРОДУКЦИОННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ФИТОПЕРИФИТОНА ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ СТЕКЛЯННЫХ ПЛАСТИН И ФИТОПЛАНКТОНА В КАРАНТИННОЙ БУХТЕ (КРЫМСКОЕ ПРИБРЕЖЬЕ ЧЁРНОГО МОРЯ)

Исследованы видовой состав, численность, биомасса и основные продукционные показатели микроводорослей перифитона экспериментальных стеклянных пластин и фитопланктона, полученные радиоуглеродным методом за период 2011–2012 гг. в полужакрытой части Карантинной бухты Чёрного моря (крымское побережье, близ г. Севастополя). В перифитоне пластин обнаружено 66 видов, разновидностей и форм микроводорослей (МВ), в т.ч. *Bacillariophyta* (55), *Dinophyta* (5), *Chlorophyta* (1) и *Cyanoprokaryota* (5). За период исследования численность и биомасса МВ соответственно варьировали – $(60–1229) \cdot 10^3$ кл.·см⁻² и от 0,02 до 14,64 мг·см⁻², с наибольшими значениями зимой ($t_b = 7,5–8$ °С); сухая биомасса перифитона составляла 1,6–10,4 мг·см⁻² в марте ($t_b = 11$ °С); максимум интенсивности фотосинтеза (1,41 мкг С·мг⁻¹·ч⁻¹) отмечен в ноябре ($t_b = 8$ °С) и валовой первичной продукции (517 мг С·м⁻²·сут⁻¹) – в июле ($t_b = 21,5$ °С). Концентрация общей взвеси в воде (фракции свыше 0,2 мкм) варьировала от 0,3 до 1,1 мг_{сух.}·л⁻¹ при максимуме в феврале 2011 г. ($t_b = 7$ °С), а чистая продукция фитопланктона – от 2,2 до 458,1 мг С·м³·сут⁻¹ при максимуме в августе ($t_b = 22$ °С). Приведены данные о продукционных характеристиках микрофитобентоса, фито-перифитона и фитопланктона из различных морей Мирового океана.

К л ю ч е в ы е с л о в а: микроводоросли, микрофитобентос, фитоперифитон, фитопланктон, первичная продукция, Чёрное море.

Введение

Микрофитобентос и фитопланктон, как единый эколого-флористический комплекс микроводорослей на мелководье, вносят существенный вклад в продуктивность прибрежных экосистем моря (Рябушко, 2009, 2013). Результаты исследования первичной продукции микрофитобентоса каменистых грунтов и фитоперифитона искусственных субстратов показали, что диатомовые водоросли являются ведущей группой микрофитобентоса Чёрного моря, способного активно фотосинтезировать круглый год (Алеев и др., 2005; Рябушко и др., 2008, 2013; Ryabushko et al., 2004).

Донные диатомовые водоросли довольно часто встречаются в планктоне, отрываясь от субстратов в результате штормов и ветровых вол-

©Л.И. Рябушко, Д.С. Балычева, В.Н. Поповичев, Ю.К. Фирсов, В.И. Рябушко, 2014

нений в море. Это приводит к увеличению биомассы микроводорослей в толще воды, за счёт чего общая продукция фитопланктона возрастает почти в 2 раза и, наоборот, планктонные виды оседают на дно, внося свой вклад в продукцию микрофитобентоса. На искусственных субстратах при длительных сроках экспозиции существенную роль в сообществе играют не только диатомовые водоросли, но и представители *Cyanoprokaryota*, а также других групп микро- и макроводорослей, что затрудняет сравнение полученных данных с результатами работ для других морей Мирового океана, в которых рассматриваются вопросы продуктивности фитоперифитона в основном за счёт диатомовых водорослей. Работ по исследованию продукционных характеристик микрофитобентоса Чёрного моря крайне мало, а их сравнение с данными для фитопланктона практически не проводилось.

Цель данной работы – исследовать сезонную динамику состава, количественных и продукционных характеристик фитоперифитона стеклянных пластин при ежемесячной экспозиции и фитопланктона, полученных в сходных условиях в полузакрытой части Карантинной бухты крымского побережья Чёрного моря.

Материалы и методы

Материалом для исследования служили экспериментальные стеклянные пластины (ЭСП), которые экспонировали на модельном полигоне в Карантинной бухте (44°36'56.11"N; 33°30'10.45"E) Чёрного моря с декабря 2010 по январь 2012 гг. с ежемесячным сроком экспозиции (Балычева, 2014; Balicheva, 2014). Установку с кассетами со стеклянными пластинами 70×28 мм помещали на глубину 2 м при 4-метровой глубине в районе исследования (Рябушко и др., 2013). Отбор трёх пластин для анализа проводили один раз в месяц. Численность микроводорослей определяли в камере Горяева объёмом 0,9 мм³ в трёх повторностях в световом микроскопе "Axioskop 40" С. Zeiss с программой "AxioVision Rel. 4.6" при увеличениях 10×40 и 10×100. Всего собрано и обработано 39 проб (150 водных препаратов) микроводорослей перифитона стеклянных пластин.

На этой же станции исследована первичная продукция фитопланктона и проведены измерения некоторых факторов среды в поверхностном слое воды (рН, фосфаты, взвешенное вещество, температура и освещённость воды в Карантинной бухте варьировали в зависимости от сезона года (табл. 1, 2) при средней солёности воды в бухте 17,49 ‰. Для определения первичной продукции органического вещества кроме кислородного метода применяют радиоуглеродный метод (Винберг, 1960), который широко используют при определении продукции фитопланктона, а также фитоперифитона Чёрного моря (Рябушко и др., 2013). После экспозиции ЭСП в море пластины в трёх экземплярах переносили в лабораторию и помещали в стеклянные аквариумы с морской водой объёмом 1 л при температуре и освещённости воды, близкими к природным условиям.

Общую сухую биомассу перифитона стеклянных пластин определяли взвешиванием высушенной суспензии с каждой пластины в граммах в перерасчёте на квадратный сантиметр её площади. Первичную продукцию фитоперифитона ЭСП рассчитывали с учётом того, что средние величины дыхания сообщества микроводорослей бентоса составляют $26,4 \pm 2,9$ % валовой продукции (Duarte, Sebrian, 1996), т.е. около 30 %, что подтверждается данными других авторов (Чербаджи, 1982; Кузнецов, 2002; Рябушко и др., 2008; Ryabushko et al., 2004).

Таблица 1

Значения некоторых факторов среды у поверхности воды в Карантинной бухте Чёрного моря (Поповичев и др., 2013)

Дата отбора проб	Температура воды, °С	E_{\max} , клк	pH	PO_4 , мкг·л ⁻¹	$C_{\text{взв}}$, мг·л ⁻¹
17.01.2011 г.	9,0	24	8,36	9,8	0,6
28.01	7,0	40	8,48	7,0	0,5
07.02	8,0	55	8,33	7,0	0,4
18.02	7,0	57	8,42	7,4	1,1
28.02	6,0	31	8,49	7,0	0,4
14.03	6,5	71	8,50	6,7	0,4
29.03	8,0	72	8,57	7,0	0,5
14.04	9,0	66	8,59	4,6	0,7
16.05	15,0	98	8,42	6,3	0,5
09.06	20,3	97	8,47	6,0	0,8
20.06	23,5	101	8,46	11,6	0,6
05.07	21,0	100	8,58	4,6	0,6
20.07	25,0	94	8,55	5,3	0,3
08.08	22,0	94	8,57	1,8	0,4
31.08	23,0	82	8,59	4,2	0,6
20.09	21,0	80	8,59	6,7	0,5

Обозначения. E_{\max} – освещённость у поверхности воды, $C_{\text{взв}}$ – концентрация общей взвеси в мг сухой массы.

Для определения продукции фитопланктона радиоуглеродным методом пробы поверхностной воды отбирали в местах постановки кассет с ЭСП. Светлые и тёмные склянки с водой объёмом 67 мл после внесения ¹⁴C возвращали in situ на 1-суточную экспозицию. Величину чистой первичной продукции (ЧПП) фитопланктона оценивали по разности величины фотосинтеза (C_{ϕ}), определенной в светлых и тёмных

склянках в соответствии с формулой, приведенной в литературе (Методическое ..., 1960; Поповичев и др., 2013):

$$C_{\phi} = C_{\kappa} r / R,$$

где C_{ϕ} – величина фотосинтеза за время экспозиции, мг С·л⁻¹; C_{κ} – общее количество углерода во всех формах углекислоты в воде (CO_2 , HCO_3^- , CO_3^{2-}), мг С·л⁻¹; r – радиоактивность, приобретённая фитопланктоном за время экспозиции, Бк·л⁻¹; R – радиоактивность, внесённая в склянки, измеренная при тех же условиях, что и r , Бк·л⁻¹. При расчёте продукции фитопланктона для акваторий вблизи Севастополя нами использовалось значение $C_{\kappa} = 36$ мг С·л⁻¹ (Игнатъева, 2009). Исходная радиоактивность ¹⁴С в склянках (R) составляла 50 кБк·л⁻¹, погрешность определения ЧПП – 18 %. За период с января по сентябрь в 2011 г. выполнено 16 экспериментов. Концентрацию взвешенного вещества ($C_{\text{взв}}$, мг·л⁻¹) в пробах поверхностной воды определяли методом "мембранного фильтрования" (Витюк, 1983). Нуклеопоровые фильтры с размером пор 0,45 мкм взвешивали на микроаналитических весах "Sartorius" чувствительностью 0,1 мг, затем фильтровали через них 0,5–1,5 л воды. Фильтры с взвесью высушивали и взвешивали. Средняя погрешность определения концентрации взвеси составляла 32 %.

Результаты и обсуждение

За период исследования фитоперифитона стеклянных пластин 2011–2012 гг. обнаружено 66 видов, разновидностей и форм микроводорослей (МВ), в т.ч. *Bacillariophyta* (55), *Dinophyta* (5), *Chlorophyta* (1) и *Суанопрокариота* (5). Виды *Bacillariophyta* относятся к 3 классам (*Bacillariophyceae*, *Cocconodiscophyceae*, *Fragilariophyceae*), 13 порядкам, 19 семействам, 35 родам (Лохова, Рябушко, 2012). Число обнаруженных видов диатомовых водорослей колебалось по сезонам года: зима – 26 видов, весна – 31, лето – 43, осень – 38. Численность и биомасса МВ на пластинах варьировали соответственно от $60 \cdot 10^3$ до $1229 \cdot 10^3$ кл·см⁻² и от 0,021 до 14,638 мг·см⁻², сухая масса всего перифитона стеклянных пластин – от 16,1 до 103,9 г·м⁻², интенсивность фотосинтеза – от 0,17 до 1,41 мкг·мг⁻¹·ч⁻¹ и валовая первичная продукция фитоперифитона – от 7 до 33 мг С·м⁻²·ч⁻¹ или от 89 до 517 мг С·м⁻²·сут⁻¹ (см. табл. 2).

В течение годового цикла по численности и биомассе доминировали массовые виды *Bacillariophyta*: *Cylindrotheca closterium* (Ehrenb.) Reim. et Lewin, *Navicula ramosissima* (C. Agardh) Cleve, *Berkeleya micans* (Lyngb.) Grunow, *Nitzschia hybrida* f. *hyalina* Proschk.-Lavr., *N. tenuirostris* Mereschk., *Cocconeis scutellum* Ehrenb., *Licmophora abbreviata* C. Agardh, *Neosynedra provincialis* (Grunow) Will. et Round, а также представители *Суанопрокариота* и зелёных микроводорослей.

Максимальная численность микроводорослей отмечена в январе–феврале 2011 г. в диапазоне температуры воды 6–9 °С при низкой её освещённости 31–57 клк, но при высоком содержании фосфатов

(рис. 1) и за счёт развития вида *C. closterium* ($N = 868 \cdot 10^3$ кл.·см⁻²), составляющего 71 % сообщества МВ. Зимой наблюдались низкие значения интенсивности фотосинтеза (рис. 2) и валовой первичной продукции фитоперифитона пластин (89 мг С·м⁻²·сут⁻¹) за весь период исследования (см. табл. 2, рис. 3).

В мае при увеличении температуры и освещённости воды происходит снижение численности диатомовых и отмечаются минимальные значения (0,17 мкг С·мг⁻¹·ч⁻¹) интенсивности фотосинтеза (см. табл. 1, 2).

Таблица 2

Сезонная динамика количественных и продукционных характеристик перифитона стеклянных пластин при ежемесячной экспозиции в Карантинной бухте Чёрного моря

Срок экспозиции	Температура воды, °С	Микроводоросли перифитона		Сухая масса перифитона, $I_{\text{сух}}$ г·м ⁻²	Интенсивность фотосинтеза, мкг С·мг ⁻¹ ·ч ⁻¹	Валовая первичная продукция	
		$N \cdot 10^3$, кл.·см ⁻²	B , мг·см ⁻²			мг С·м ⁻² ·ч ⁻¹	мг С·м ⁻² ·сут ⁻¹
27.12.2010–26.01.2011	8,0	1 229	0,082	28,6	0,35	33	89
26.01–24.02	7,5	1090	0,353	45,9	0,75	36	312
24.02–25.03	11,0	398	0,054	103,9	0,35	25	394
25.03–22.04	11,0	377	0,089	45,2	0,55	7	317
22.04–23.05	16,5	142	0,021	39,8	0,17	7	95
23.05–23.06	22,5	428	14,638	16,1	0,42	33	98
23.06–25.07	21,5	613	1,451	69,6	0,48	25	517
25.07–22.08	22,0	204	0,522	47,1	0,53	14	371
22.08–26.09	21,0	279	0,277	17,7	0,82	24	197
26.09–25.10	15,0	216	0,061	18,1	1,33	24	294
25.10–24.11	9,4	472	0,128	18,4	1,41	14	252
24.11–22.12	10,0	291	0,201	42,6	0,33	10	134
22.12.2011–23.01.2012	7,7	60	0,057	–	–	–	–

В зимне-весенний период наибольший вклад в количественную составляющую фитоперифитона вносят колониальные виды-доминанты диатомовых водорослей: *Striatella unipunctata* (Lyngb.) C. Agardh, *Achnanthes longipes* C. Agardh, *Berkeleya rutilans* (Trentep.) Grunow, *L. abbreviata* и субдоминант *N. hybrida* f. *hyalina*.

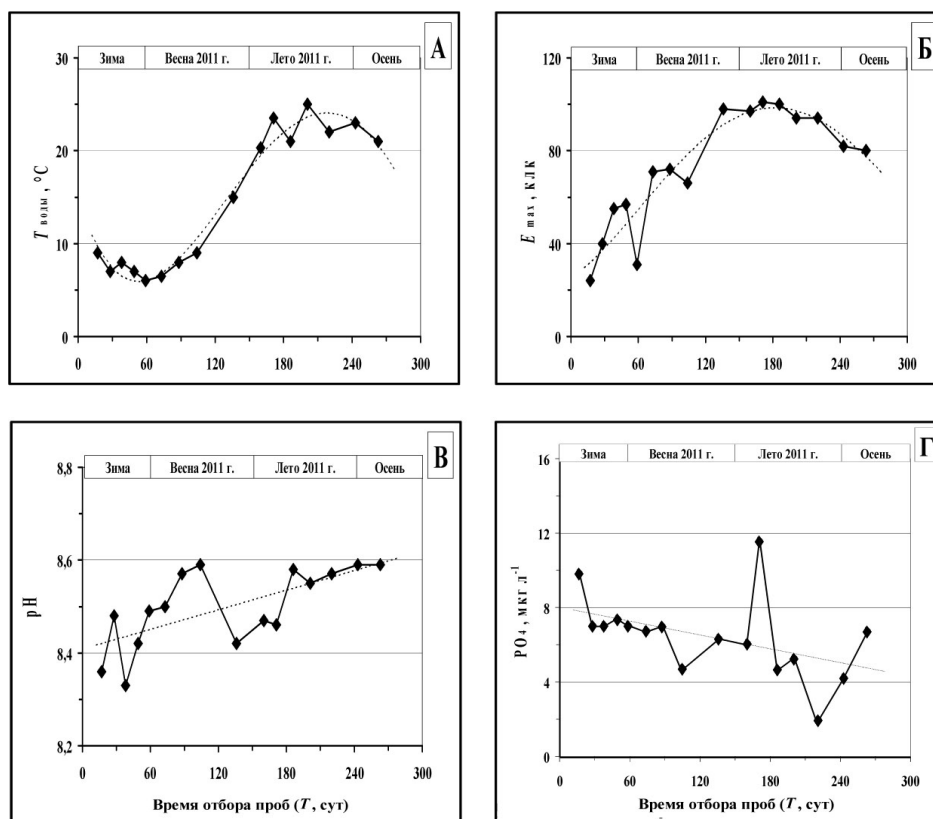


Рис. 1. Сезонные изменения абиотических факторов среды с аппроксимирующими линиями трендов: *A* – температура у поверхности воды; *B* – максимальная дневная освещённость у поверхности воды; *B* – водородный показатель воды; *Г* – концентрация фосфатов. Здесь и на рис. 2, 3 начало отсчёта 31.12.2010 г.

В июне на пластинах происходит смена доминирующих видов и реже встречаются колонии диатомовых *Berkeleya micans* (Lyngb.) Grunow, *B. rutilans*, *N. provincialis*, *Parlibellus delognei* (V.H.) E.J. Cox, *Licmophora flabellata* (Grev.) C. Agardh, *L. abbreviata*, но чаще отмечены одиночноживущие виды родов *Amphora* Ehrenb. ex Kütz., *Gyrosigma* Hass., *Navicula* Borg, *Nitzschia* Hass., *Pleurosigma* W. Smith.

Интенсивность освещённости воды влияет как на общую биомассу, так и на численность эпибентосных диатомей. Однако не все водоросли реагируют на эти факторы среды одинаково, поэтому происходит сезонная смена доминирования видов в сообществе микрофитобентоса, влияющих на его биомассу (Рябушко и др., 2013). Изменения в

структуре сообщества диатомовых водорослей могут определяться также трофическим фактором, когда в сообществе первичных продуцентов, особенно летом, происходит выедание их консументами (Гаевская, 1954; Рябушко, 1990, 1993; Castenholz, 1961; Nicotri, 1977; Smith et al., 1985; и др.), поэтому этот фактор следует учитывать.

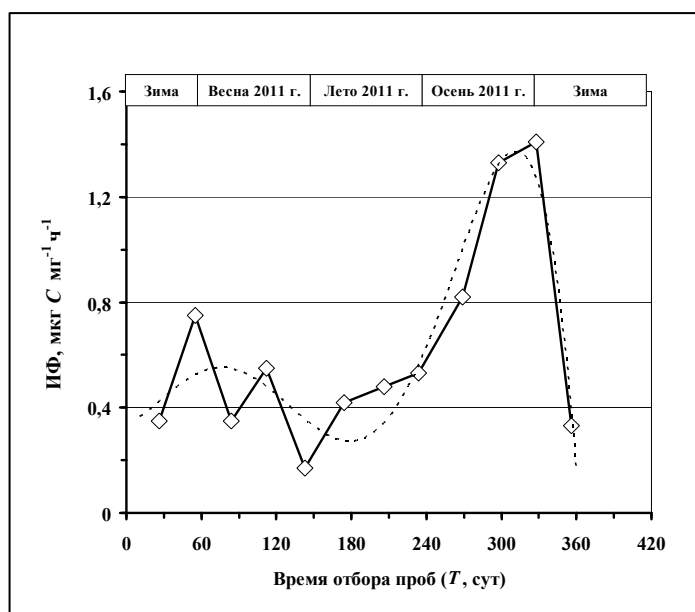


Рис. 2. Интенсивность фотосинтеза фитоперифитона стеклянных пластин при ежемесячной экспозиции (2011 г.) в Карантинной бухте Чёрного моря

Летом при наибольших значениях освещённости и содержания в воде фосфатов наблюдается максимальная биомасса ($14,64 \text{ мг} \cdot \text{см}^{-2}$) микроводорослей сообщества перифитона за весь период исследования и заметное увеличение интенсивности фотосинтеза. Отмечена максимальная валовая первичная продукция фитоперифитона (см. табл. 2) за счёт развития *Bacillariophyta*, *Cyanoprokaryota*, микроскопических видов *Chlorophyta* и макроводорослей. Максимум сухой биомассы перифитона стеклянных пластин ($103,9 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$), не совпадающий с пиком биомассы микроводорослей, зарегистрирован в марте (см. табл. 2), был обеспечен не только за счёт МВ, но и обрастания пластин водорослями-макрофитами.

В конце лета на фоне снижения запасов фосфатов и перепада температуры воды наблюдалось увеличение интенсивности фотосинтеза ($1,33 - 1,41 \text{ мгт С} \cdot \text{мгт}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$) (см. табл. 2, рис. 2).

Осенью в массе развивались гетеротрофные виды диатомовых водорослей: *Nitzschia longissima* (Bréb.) Ralfs ex Pritch., *N. tenuirostris* и колонии видов зимне-весеннего комплекса *L. abbreviata*, *A. longipes*, *B. rutilans*, *N. provincialis*, *St. unipunctata*. В ноябре и декабре 2011 г.

температура воды имела близкие значения, а величины продуктивности фитоперифитона и количественные характеристики ведущего комплекса диатомовых уменьшались. В январе 2012 г. отмечены минимальные значения температуры воды, численности и биомассы сообщества МВ с доминированием диатомеи *S. scutellum*.

Анализ динамики чистой продукции фитопланктона (ЧПП_ф) показал, что в течение 2011 г. её значения варьировали в пределах 2,2–458,1 мг С·м⁻³·сут⁻¹ при максимуме в августе ($t_b = 22 \text{ }^\circ\text{C}$), а концентрация общей взвеси в воде – 0,3–1,1 мг·л⁻¹ при максимуме в феврале ($t_b = 7 \text{ }^\circ\text{C}$) (см. рис. 3, табл. 1), когда активно развивались бентосые и планктонные диатомовые водоросли.

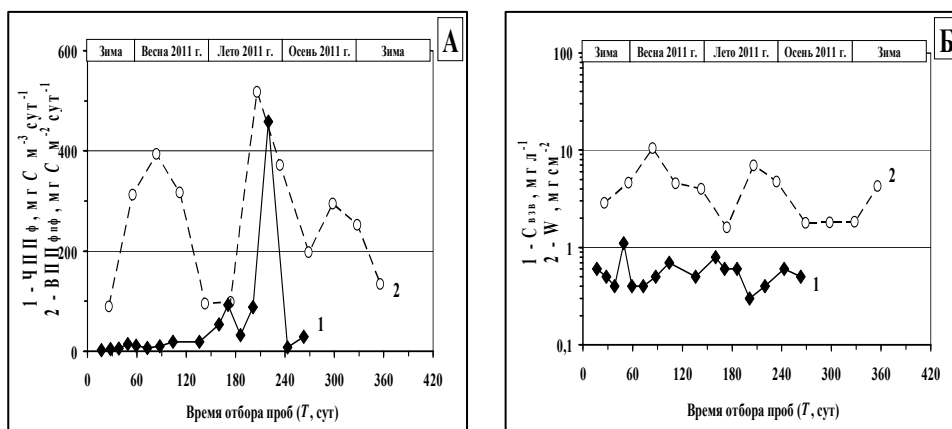


Рис. 3. Сезонные изменения: А – чистой первичной продукции фитопланктона (1) и валовой первичной продукции фитоперифитона (2); Б – концентрация общей взвеси (1) и удельная (на ед. стеклянной поверхности) сух. биомасса перифитона (2)

Отмечена тенденция сезонных изменений чистой первичной продукции фитопланктона и валовой первичной продукции фитоперифитона (ВПП_{фл}) с максимумом летом (рис. 3, А). При этом максимум ЧПП_ф приходился на лето со смещением в один месяц относительно июльского максимума фитоперифитона: слабо выраженный пик в июне (92,5 мг С·м⁻³·сут⁻¹, при $t_b = 23,5 \text{ }^\circ\text{C}$ и $E_{\max} = 101$ клк), ярко выраженный максимум в августе (458,1 мг С·м⁻³·сут⁻¹, при $t_b = 22 \text{ }^\circ\text{C}$ и $E_{\max} = 94$ клк). Максимальные показатели величин находятся в противофазе, так же как и их биомассы (рис. 3, Б). Из этого следует, что микроводоросли, входящие в состав перифитонного и планктонного сообществ, вероятно, являются конкурентами по отношению к питательным ресурсам водной среды, а также к свету.

Сравнение продукционных характеристик фитоперифитона стеклянных пластин при накопительной (2007–2008 гг.) (Рябушко и др., 2013) и ежемесячной (2010–2012 гг.) экспозициях показало, что сроки и длительность пребывания пластин под водой влияют на количественные показатели (обилие видов, состав доминант, численность и биомассу)

сообществ микроводорослей. Независимо от сроков экспозиции субстрата интенсивность фотосинтеза и продукция фитоперифитона достигают наибольших значений в июле. Однако интенсивность фотосинтеза ($7,62 \text{ мкг С} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$) в 2007 г. в 5,4 раза превышала значения июльского максимума 2011 г. Валовая первичная продукция фитоперифитона при ежемесячной и накопительной экспозициях эквивалентны по двум экстремальным значениям: величины $\text{ВПП}_{\text{флф}}$ при ежемесячной экспозиции 2011 г. имели относительные максимумы в марте ($394 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$) и июле ($517 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$) (см. табл. 2), т.е. в те же месяцы 2007 г. – в марте ($44200 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$) и июле ($16701 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$), но различались по абсолютным значениям и были соответственно в 112 и 32 раза выше при накопительной экспозиции, чем при ежемесячной.

Если сравнить полученные нами результаты по продукции фитопланктона с литературными данными, то для исследованного района можно отметить следующее. Регулярные наблюдения *in situ* на выходе из Севастопольской бухты показали (Финенко, 1979), что продукция фитопланктона с конца января по март постепенно увеличивалась, а общая численность и биомасса повышалась в основном за счёт диатомового комплекса. При этом значения биомассы и численности диатомовых водорослей более чем на порядок превышали эти же показатели для динофитовых водорослей. Одновременно происходило увеличение скорости фотосинтеза, зависящей от предшествующих метеорологических условий. После весеннего пика развития диатомовых наблюдалось снижение скорости фотосинтеза фитопланктона и уменьшение его численности, обусловленное истощением биогенных элементов в воде и массовым развитием гетеротрофных организмов. Летнее развитие фитопланктона длилось до сентября–октября и характеризовалось нерегулярными изменениями численности водорослей и первичной продукции, зависящих от сгонно-нагонных явлений в данной акватории. Однако несмотря на неустойчивость гидрологических условий в конце июля или в первой половине августа, отмечены максимальные значения продукции фитопланктона за счёт массового развития динофлагеллят. В декабре наблюдались минимальные количественные характеристики фитопланктона, что связано с деструкционными процессами, в результате которых увеличивается концентрация биогенных элементов в воде, что приводит к последующему весеннему пику развития фитопланктона.

Сопоставление полученных величин ВПП при ежемесячном отборе проб в Карантинной бухте Чёрного моря показало, что для микрофитобентоса каменистых грунтов в течение 2000–2001 гг. её значения варьировали от 29 до $1103 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ (Алеев и др., 2005; Рябушко и др., 2008), а ВПП фитоперифитона стеклянных пластин в 2010–2012 гг. – от 89 до $517 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$. При этом расчётные значения продукции фитоперифитона стеклянных пластин за год составляли: при еже-

месячной экспозиции – 93,4 г С·м⁻², при накопительной экспозиции – 2186,9 г С·м⁻² (табл. 3).

Таблица 3

Продукция микрофитобентоса и фитопланктона морей Мирового океана

Объект исследования	Район	Продукция, г С·м ⁻² ·год ⁻¹	Литературный источник
Каменистые грунты	Чёрное море	300,0	Рябушко и др., 2008; Ryabushko et al., 2004
Фитоперифитон стеклянных пластин при накопительной экспозиции	Чёрное море	2186,9	Рябушко и др., 2013
Фитоперифитон стеклянных пластин при ежемесячной экспозиции	Чёрное море	93,4	Наши данные
Микрофитобентос	Маршалловы о-ва	300,0	Сорокин, 1973
Микрофитобентос	Маршалловы о-ва	2664,5	Fonseca, 1998
Микрофитобентос	Баренцево море	30–40	Кузнецов, Шошина, 2003
Микрофитобентос	о. Мадагаскар	150,0	Плант-Куни, 1982
Каменистые грунты	Японское море	83,0–721,6	Чербаджи, 1982
Рыхлые грунты	Японское море	109,8	Чербаджи, Тарасов, 1980
Фитопланктон	Чёрное море	130–150	Финенко и др., 2011
Фитопланктон	Чёрное море	84,0	Наши данные
Фитопланктон	Баренцево море	50–60	Кузнецов, 2002
Фитопланктон	У берегов Бразилии	109,5	Brandini et al., 2001
Фитопланктон	Маршалловы о-ва	11,0	Сорокин, 1973

Сравнительные данные среднегодовых значений продукции микрофитобентоса и фитопланктона некоторых морей Мирового океана, представленные в табл. 3, показывают, что продукция микрофитобентоса каменистых грунтов в полузамкнутой части Карантинной бухты достигала 300 г С·м⁻² в год (Рябушко и др., 2008; Ryabushko et al., 2004) и в среднем близка к данным, полученным для тех же субстратов Японского моря (Чербаджи, 1982) и для коралловых песков Маршалловых островов (Сорокин, 1973).

В целом, продукция микрофитобентоса морей превышает таковую фитопланктона. Так, для Чёрного моря среднегодовая продукция

фитопланктона изменялась в пределах 130–150 г $C \cdot m^{-2}$ (Финенко и др., 2011), а, по нашим данным, для района исследований – почти в 2 раза ниже (84 г $C \cdot m^{-2}$). Близкие значения продукции фитоперифитона стеклянных пластин указаны для юго-восточного побережья Бразилии (Brandini et al., 2001), однако там же значения продукции фитопланктона (0,3–0,6 г $C \cdot m^{-2} \cdot сут^{-1}$) были в 2 раза ниже таковых продукции фитоперифитона экспериментальных пластин (0,2–1,4 г $C \cdot m^{-2} \cdot сут^{-1}$, $t_b = 20$ °C) в основном только для комплекса диатомовых водорослей при максимальной их численности ($310 \cdot 10^3$ кл. cm^{-2} , $t_b = 25$ °C), отмеченной в сентябре 1993 г. (Brandini, 1990; Brandini et al., 2001). При этом значения продукции микрофитобентоса (7,3 г $C \cdot m^{-2} \cdot сут^{-1}$) сравнимы с продуктивностью диатомовых искусственных субстратов в той же бухте (Fonseca, 1998).

Для микрофитобентоса французского побережья Средиземного моря наибольшие значения продукции наблюдались в зимне-весенний сезон с максимумом 60 мг $O_2 \cdot m^{-2} \cdot ч^{-1}$ (Barranguet et al., 1996). Для заполярного микрофитобентоса рыхлых грунтов Баренцева моря наибольшие значения продукции составляли 430 мг $O_2 \cdot m^{-2} \cdot сут^{-1}$ или 250 мг $C \cdot m^{-2} \cdot сут^{-1}$ в мае–июне 2003 г., при этом численность диатомовых варьировала ($155–377$) $\cdot 10^3$ кл. cm^{-2} для разных типов рыхлого грунта, наибольшая отмечена весной, а биомасса – осенью.

Заключение

Впервые исследованы годовая и сезонная динамика состава, численности и биомассы микроводорослей, первичная продукция, интенсивность фотосинтеза и сухая масса перифитона экспериментальных стеклянных пластин при ежемесячной их экспозиции, а также первичная продукция фитопланктона на модельном полигоне в Карантинной бухте Чёрного моря. В зависимости от сезона года численность ($1229 \cdot 10^3$ кл. cm^{-2}) и биомасса ($14,638$ мг cm^{-2}) микроводорослей отмечены зимой ($t_b = 7,5–8$ °C); сухая масса перифитона ($10,4$ мг cm^{-2}) – в марте при 11 °C, интенсивность фотосинтеза ($1,41$ мкг $C \cdot mg^{-1} \cdot ч^{-1}$) в ноябре при 8 °C, а валовая первичная продукция (517 мг $C \cdot m^{-2} \cdot сут^{-1}$) фитоперифитона в июле при 21,5 °C. При этом значения первичной продукции за год для фитоперифитона стеклянных пластин при ежемесячной экспозиции составляли 93,4 г $C \cdot m^{-2}$, а при накопительной экспозиции (до 12 мес.) – 2186,9 г $C \cdot m^{-2}$.

Максимальная продукция фитопланктона бухты ($458,1$ мг $C \cdot m^{-3} \cdot сут^{-1}$) зарегистрирована в августе при 22 °C, её среднегодовая величина достигала 84 г $C \cdot m^{-2}$. Благодаря круглогодичным параллельным экспериментальным исследованиям фитоперифитона стеклянных пластин и фитопланктона оценен их вклад в первичную продукцию прибрежных вод Чёрного моря.

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 // Современные проблемы водной токсикологии: Тез. докл. междунар. конф. – Борок, 2005. – С. 7–8.
- Балычева Д.С. Сезонная динамика *Vacillariophyta* перифитона экспериментальных стеклянных пластин при ежемесячной экспозиции в крымском прибрежье (Чёрное море) // Альгология. – 2014. – 24(3). – С. 319–326.
- Винберг Г.Г. Первичная продукция водоёмов. – Минск: АН БССР, 1960. – 329 с.
- Витюк Д.М. Взвешенное вещество и его биогенные компоненты. – Киев: Наук. думка, 1983. – 212 с.
- Гаевская Н.С. Питание и пищевые связи животных, обитающих среди донной растительности и в береговых выбросах Чёрного моря. Сообщ. 1. Питание брюхоногого моллюска *Rissoia splendida* Eichw. // Тр. ИО АН СССР. – 1954. – 8(1). – С. 269–290.
- Игнатьева О.Г. Состояние компонентов карбонатной системы вод Севастопольской бухты по данным экспедиционных исследований 2006 – 2007 гг. // Мор. экол. журн. – 2009. – 2. – С. 37–48.
- Кузнецов Л.Л. Продукция фитоценозов 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, ММБИ РАН, 2003. – 308 с.
- 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 // Актуальные проблемы современной альгологии: Тез. докл. IV междунар. конф. (Киев, 23–25 мая 2012 г.). – Киев, 2012. – С. 174–175.
- Методическое пособие по определению первичной продукции органического вещества в водоемах радиоуглеродным методом. – Минск: Белгосуниверситет, 1960. – 26 с.
- Плант-Куни М.-Р. Микрофитобентос рыхлых субстратов, хлорофилла и первичная продукция // Первичная и вторичная продукция морских организмов. – Киев: Наук. думка, 1982. – С. 133–151.
- Поповичев В.Н., Егоров В.Н., Царина Т.В., Родионова Н.Ю., Бобко Н.И. Биотические и абиотические характеристики взвеси поверхностной воды "РБК" бухты у радиобиологического корпуса ИнБИОМ НАНУ за период 2009–2011 гг.: Мат. науч. конф. – Севастополь: ООО "Экспресс-печать", 2013. – С. 43–44.
- 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 г.). – Москва, 1990. – С. 22–23.
- Рябушко Л.И. Структура сообществ диатомовых водорослей эпифитона *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Raref. из Чёрного моря // Альгология. – 1993. – 3(3). – С. 42–49.
- Рябушко Л.И. Микрофитобентос Чёрного моря: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – Севастополь, 2009. – 44 с.
- Рябушко Л.И. Микрофитобентос Чёрного моря. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2013. – 416 с.

- 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 // Микроводоросли Чёрного моря: проблемы биоразнообразия, сохранения и биотехнологического использования. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008. – 454 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 вересня 2011 р.). – Л., 2011. – С. 322.
- 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) Украина // Альгология. – 2013. – 23(1). – С. 65–81.
- Сорокин Ю.И. Продукционная характеристика микрофлоры перифитона и фитопланктона коралловых биоценозов атолла Маджуро (Маршалловы острова) // Океанология. – 1973. – 13(3). – С. 487–492.
- Финенко З.З. Продукция фитопланктона // Основы биологической продуктивности Чёрного моря. – Киев: Наук. думка, 1979. – С. 88–99.
- Финенко З.З., Чурилова Т.Я., Суслин В.В. Оценка биомассы фитопланктона и первичной продукции в Черном море по спутниковым данным // Промысловые биоресурсы Чёрного и Азовского морей. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. – 367 с.
- Чербаджи И.И. Продукционные показатели микрофитобентоса залива Восток: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Владивосток, 1982. – 21 с.
- Чербаджи И.И., Тарасов В.Г. Фотосинтез и дыхание донных сообществ на мягких грунтах залива Восток (Японское море) // Биол. моря. – 1980. – (2). – С. 21–30.
- Balicheva D.S. Seasonal quantitative dynamic of periphyton *Bacillariophyta* on the experimental glass slides monthly exposed in a coastal seawater area of the Crimea (Black Sea) // Int. J. Algae. – 2014. – 24(3) – P. 229–236.
- Barranguet C., Plante-Cuny M.R., Alivon E. Microphytobenthos production in the Gulf of Fos, French Mediterranean coast // Hydrobiologia. – 1996. – (333). – P. 181–193.
- Brandini F.P. Hydrography and characteristics of the phytoplankton in shelf and oceanic waters of southeastern Brazil during winter (July/August 1982) and summer (February/March 1984) // Hydrobiologia. – 1990. – (196). – P. 111–148.
- Brandini F.P., da 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 cycle in a subtropical estuarine environment (Bay of Paranaguá, southern Brazil) // Mar. Biol. – 2001. – 138(1). – P. 163–171.
- Castenholz R.W. The effect of grazing on marine littoral diatom populations // Ecology. – 1961. – 42(4). – P.783–794.
- Duarte C.M., Cebrian J. The fate of marine autotrophic production // Limnol. and Oceanogr. – 1996. – 41(8). – P. 1758–1766.
- Fonseca A.L. Composição, distribuição, variabilidade sazonal e produção primária microfitobêntica na Baía de Paranaguá (Paraná, Brasil): Master Thesis in Botany. – Paraná: Univ. Federal do Paraná, 1998. – 118 p.

- Nicotri M.E. Grazing effects of four marine intertidal Herbivores on the microflora // Ecology. – 1977. – 58(5). – P. 1020–1032.
- 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, 27–30 Oct. 2003). – Sevastopol: EKOSI-Gidrofizica. – 2004. – P. 170–182.
- 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. Exp. Mar. Biol. and Ecol. – 1985. – 92(2). – P. 143–156.

Поступила 5 февраля 2014 г.

Подписала в печать А.В. Лишук-Курейшевич

L.I. Ryabushko, D.S. Balicheva, V.N. Popovichev, Yu.K. Firsov, V.I. Ryabushko

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

THE PRODUCTIVE CHARACTERISTICS OF EXPERIMENTAL GLASS PLATES
PHYTOPERIPHYTON AND PHYTOPLANKTON IN THE KARANTINNAYA BAY
(CRIMEAN COASTAL WATERS OF THE BLACK SEA)

The species composition, abundance, biomass and main production indicators of experimental glass plates periphyton microalgae and phytoplankton were studied. Data were obtained using radiocarbon method for the period 2011–2012, in the Karantinnaya Bay of the Black Sea (near Sevastopol). In the glass plates periphyton 66 taxa of microalgae (MA) were found, including *Bacillariophyta* (55), *Dinophyta* (5), *Chlorophyta* (1) and *Cyanoprokaryota* (5). In 2011 in periphyton greatest abundance and biomass noted in the winter ($t = 7.5\text{--}8\text{ }^{\circ}\text{C}$), when it's values varied during the year accordingly $(60\text{--}1229)\cdot 10^3\text{ cells}\cdot\text{cm}^{-2}$ and from $0.02\text{--}14.64\text{ mg}\cdot\text{cm}^{-2}$; dry weight of the periphyton was greatest in March ($t = 11\text{ }^{\circ}\text{C}$), while it's values varied during the year from 1.6 to $10.4\text{ mg}\cdot\text{cm}^{-2}$; the intensity of photosynthesis maximum ($1.41\text{ mg C}\cdot\text{mg}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$) was in November ($t = 8\text{ }^{\circ}\text{C}$) and gross primary production of phytoperiphyton – in July ($517\text{ mg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$, $t = 21.5\text{ }^{\circ}\text{C}$). The concentration of total suspended matter in the water (fraction more than $0.2\text{ }\mu\text{m}$) varied from $0.3\text{ to }1.1\text{ mg}_{\text{dry}}\cdot\text{l}^{-1}$, with maximum in February 2011 ($t = 7\text{ }^{\circ}\text{C}$), and net production of phytoplankton – from $2.2\text{--}458.1\text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}\cdot\text{day}^{-1}$ with maximum in August ($t = 22\text{ }^{\circ}\text{C}$). The results of the data for the production characteristics of microphytobenthos, phytoperiphyton and phytoplankton from different seas of the World ocean are discussed.

Key words: microalgae, microphytobenthos, phytoperiphyton, phytoplankton, photosynthetic rate, primary production, Black Sea.