АКАДЕМИЯ НАУК
СОЮЗА СОВЕТСКИХ СОЦИАЛИСТИЧЕСКИХ РЕСПУБЛИК

ПРОВ 98

ПРОВ 2010

ТРУДЫ
СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ СТАНЦИИ
ИМЕНИ А. О. КОВАЛЕВСКОГО

Том VIII

Институт биологии
южных морей АН УССР
БИБЛИОТЕКА
№.....

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА 1954 ЛЕНИНГРАД

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ТРУДЫ СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ СТАНЦИИ. Том VIII. -1954.
-С. 11-99.

Н. В. МОРОЗОВА-ВОДЯНИЦКАЯ

ФИТОПЛАНКТОН ЧЕРНОГО МОРЯ

ЧАСТЬ II

Первые исследователи фитопланктона Черного моря с 1886 г. по 1920 г. изучали планктон только прибрежной области, главным образом в районе Севастопольской бухты и Одесского залива.

К исследованию фитопланктона открытых частей Черного моря приступлено впервые в советское время, в 1922 г. Во время работ Азовско-Черноморской научно-промысловой экспедиции, возглавляемой Н. М. Книповичем (1922—1927 гг.), исследования фитопланктона в открытом море проводились В. М. Арнольди и П. И. Усачевым. Экспедиционные работы Севастопольской биологической станции при участии автора в 1938—1939 гг. были сосредоточены в открытом море против южного берега Крыма и в районе Севастополя. Работа экспедиций Азовско-Черноморского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии при участии С. М. Малятского в 1938—1939 гг. охватила северо-восточную часть Черного моря.

В послевоенный период (с 1946 г.) исследование фитопланктона открытых частей Черного моря составляет одну из основных задач изучения биологии Черного моря. Многие народнохозяйственные вопросы и проблема биологической продуктивности тесно связаны с исследованиями фитопланктона. В 1948 г. для изучения открытых вод Черного моря и его промысловых богатств организована специальная «Черноморская научно-промысловая экспедиция».

Севастопольская биологическая станция в послевоенный период возобновила изучение открытых вод Черного моря. С 1946 г. по настоящее время Станцией проведен ряд экспедиций, совместно с Институтом микробиологии АН СССР, Севастопольской морской обсерваторией, Азовско-Черноморским научно-исследовательским институтом рыбного хозяйства и океанографии. За это время собраны многочисленные материалы в срединных частях моря. В результате за последние годы опубликован ряд работ по фитопланктону Черного моря (Морозова-Водяницкая, 1948, 1950; Пицык, 1950).

Настоящая работа представляет результат обработки экспедиционных материалов, собранных в центральной части открытого моря и у берегов Крыма.

К методике количественных исследований фитопланктона

Методика количественных исследований фитопланктона, как и всякая другая методика, непрерывно совершенствуется. В настоящем разделе даны основные положения методики, которой мы пользовались

с 1946 по 1951 г., а также некоторые замечания о плане работ по изучению фитопланктона Черного моря.

Наши исследования в открытых частях восточной половины Черного моря планировались так, чтобы на протяжении ряда лет проводить наблюдения над вертикальным и горизонтальным распределением фитопланктона по стандартному разрезу Ялта—Батуми и по некоторым разрезам от берега к открытому морю.

Разрез Ялта—Батуми пересекает вдоль восточную половину Черного моря, охватывая всю центральную глубоководную часть, а также прибрежные районы у крымских берегов и у юго-западного берега Кавказа. Мы считаем, что для правильного представления о распределении жизни в Черном море такие стандартные разрезы необходимо выполнять в различные сезоны года и на протяжении ряда лет. Только при этих условиях может быть более или менее исключен элемент случайности и специфичности условий одного года.

До настоящего времени нам удалось провести четыре стандартных разреза: в сентябре 1946 г., в сентябре 1948 г., в августе 1949 г. и в феврале 1951 г. (Морозова-Водяницкая, 1950).

Учитывая большое влияние гидрологических условий на вертикальное и горизонтальное распределение фитопланктона, мы располагали пункты наблюдений (станции) по разрезу таким образом, чтобы исследованиями были охвачены участки моря с различными гидрологическими условиями.

Учитывая же огромное влияние на распределение, рост и размножение фитопланктонных организмов берега и прибрежной полосы с их специфическими особенностями, причем неодинаковыми в различных районах моря и в различные сезоны года, мы считали необходимым изучить влияние этого фактора в первую очередь. Для этой цели проводились неоднократные, в различные сезоны года, пятидесятимильные разрезы от берега по направлению к открытому морю. Станции по разрезу располагались так, чтобы охватить различные гидрологические области. Обычно работы по стандартным разрезам от берега к открытому морю проводились на следующих станциях: в полумиле от берега, в 2, 5, 10, 20, 30 и 50 милях от берега.

Ввиду того что специфические особенности берега и прибрежной полосы в различных районах моря неодинаковы, такие стандартные радиальные пятидесятимильные разрезы следовало бы проводить в восточной половине моря — против Ялты, Феодосии, Новороссийска, Сочи, Сухуми и Батуми. Мы сосредоточили в 1948 и 1949 гг. свои работы в районе Сухуми. Позже наши работы на пятидесятимильных и на тридцатимильных разрезах были перенесены в район Ялты, где работа проводилась на судах Азовско-Черноморского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии.

В течение 1946—1950 гг. нами собрано по фитопланктону открытого моря более 2000 батометрических проб и около тысячи сетяных проб; к настоящему моменту количественно обработаны 1000 проб, взятых батометром, и около 300 сетяных проб.

Обработка материалов первой глубоководной экспедиции 1946 г. показала, что влияние берега и прибрежной полосы, а также бóльшая или меньшая близость дна, очень сильно сказываются на вертикальном распределении фитопланктонных организмов, в частности на распределении их численности по глубинам. В некоторых горизонтах как в открытом море, так и у берегов фитопланктон образует скопления, иногда в слое толщиной в несколько метров; в таких случаях эти горизонты являются как бы продуктивными пастбищами, густо заселенными расти-

тельностью. В ряде случаев плодородие того или иного горизонта кратковременно, в некоторых случаях — более постоянно. Такие скопления фитопланктона наблюдались на различных глубинах, но чаще всего они расположены в области резких смен температуры воды. Учитывая такую неравномерность в вертикальном распределении фитопланктона, мы считаем необходимым в верхних слоях моря, до глубины 50 м, пробы брать возможно чаще, во всяком случае не реже, чем на 5 следующих горизонтах: 0, 10, 25, 37 и 50 м, при обязательном условии, что каждая проба должна быть обработана отдельно.

В те времена года, когда температурный скачок особенно резко выявлен, пробы следует брать еще более часто, в противном случае могут быть не замечены влияние на вертикальное распределение фитопланктона резкого понижения температуры воды и часто наблюдающееся скопление фитопланктона над более холодными и более плотными слоями моря. Не заметить этот богатый фитопланктоном слой легко, так как он имеет, как правило, незначительную толщину. Глубже 50 м мы берем пробы обычно через каждые 25 м, причем в открытом море — до глубины 150—200 м, а вблизи берега — до 250—300 м. На одной или на двух станциях по стандартным разрезам пробы берутся до дна.

Наблюдения показали, что ловы, взятые в темное время суток, дают иные показатели численности фитопланктона, чем ловы, взятые в дневные часы, в связи с чем было бы желательно на одной из удаленных от берега станций и на одной из прибрежных станций по разрезу пробы брать повторно через каждые 4 или 6 часов на протяжении одних или нескольких суток. Такие «суточные» станции вносят значительные поправки и дополнения в картину вертикального распределения, а также суточного колебания численности фитопланктона в различных горизонтах, что, возможно, позволит подойти к вопросу об определении суточной продукции, в частности быстроты восстановления в верхних слоях моря запасов растительных клеток, поедаемых за ночь зоопланктонными организмами.

При сборе материала по фитопланктону мы пользовались полуторалитровыми батометрами системы Нансена и планктонными сетями системы Джеди: малый размер сети из мельничного шелкового сита, газ № 25/77, и большой размер сети, газ № 18/67.

Просматривать живой материал на судне нам удавалось только в редких случаях. Обычно же материал фиксировался на месте, немедленно после взятия проб. Для фиксации мы пользовались обычным продажным формалином, который перед употреблением фильтровали и нейтрализовали. На литр воды в батометрических пробах приливалось 15—20 см^3 формалина, в сетяных ловах такое же количество формалина приливалось при 100 см^3 воды в пробах.

По окончании полевых работ и по возвращении на базу в каждую пробу мы снова вливали по 5 см^3 формалина, количество воды в пробе отмечали чертой на бутылках восковым карандашом, после чего пробы ставили на отстаивание. Не менее чем через 2 недели, когда фиксированные организмы уже оседали на дно, излишек воды из бутылей над осадком удалялся (отсасывался) при помощи сифона. Мы употребляли для этой цели резиновую трубку длиной 1.5—2 м, в один конец которой вставляли прямую стеклянную трубочку длиной 25—30 см, а в другой конец — стеклянную трубочку с краником. При отсутствии последнего стеклянную трубочку на наружном конце мы оттягивали, чтобы уменьшить диаметр наружного отверстия, а резиновую трубку повыше стеклянной сжимали зажимом Мора или Гофмана. Стеклянная трубка на другом

конце сифона, которая опускалась в сосуд с пробой, на наружном конце затягивалась кусочком густого мельничного газа (№ 25/77), сменявшимся после каждой пробы. Во избежание взмучивания осадка конец стеклянной трубки желательно отогнуть кверху, и в этом случае его можно не затягивать газом.

При отцеживании мы следили за тем, чтобы стеклянная трубка в сосуде с пробой не была опущена ниже 5—6 см над дном и чтобы вода из сосуда вытекала по трубке не струей, а отрывающимися друг от друга каплями. При таких условиях отцеживание литра воды продолжается в течение 1—1$^1/_2$ часов. Наблюдаются случаи, когда ток отцеживаемой воды замедляется и даже прекращается. Причиной этого большей частью бывает присутствие в морской воде большого количества слизистого и коллоидального вещества, заклеивающего поры в шелковом газе, которым затянут конец трубки, опущенной в сосуд с пробой. В таких случаях кусочки газа приходится неоднократно сменять. Подобные явления нам приходилось наблюдать в пробах, взятых из Севастопольской бухты, при обилии планктона. Приклеивания фитопланктонных организмов к поверхности кусочков газа при медленном отцеживании не происходит, что показал неоднократный просмотр под микроскопом; тем не менее кусочки мельничного газа, которыми мы обвязывали конец трубки, после употребления тщательно промывались в мыльной воде и кипятились. Во избежание заноса в пробу через сифон организмов из других проб трубки, через которые отцеживалась вода из материалов Севастопольской бухты, употреблялись только для проб, взятых там же, а для материалов из открытого моря и даже для различных горизонтов открытого моря мы пользовались другими сифонами. При взятии проб планктона из открытого моря мы старались брать не менее полутора литров воды, тогда как при изучении планктона бухты ограничивались пробами по одному литру.

После первого отцеживания в пробе обычно остается 220—250 см^3 воды. Часть отцеженной воды (15—20 см^3) употребляется впоследствии для споласкивания бутылки; оставшаяся в пробе вода с осадком хорошо взбалтывается и выливается в градуированный узкий цилиндр. Сюда же сливается 15—20 см^3 ранее отцеженной воды после споласкивания ею бутылки на тот случай, если на стенках последней задержалась часть осадка.

Если воды для отстаивания было взято всего 1 л, то проба после первого отстаивания вливалась в цилиндр емкостью 250 см^3, если же больше 1 л, то вода с осадком из двух бутылей после первого отцеживания сливалась в цилиндр емкостью 500 см^3. Второе отцеживание производилось не ранее чем через 7 дней, причем количество воды в пробе доводилось до 100 см^3. В таком объеме проба сохранялась до обработки.

Количественный учет фитопланктонных организмов производился при разной степени сгущения пробы. В ряде случаев при обилии фитопланктона, как, например, в бухтах или у берегов открытого моря в период цветения тех или иных форм, когда растительные организмы насчитывались миллионами или сотнями тысяч клеток в 1 л, первый подсчет клеток для количественного учета массовых форм мы производили в капле морской воды по фиксации пробы и до осаждения организмов. Второй подсчет в той же пробе делался после фиксации и осаждения организмов в 1 л при сгущении до 100 см^3 воды, и, наконец, третий подсчет более редко встречающихся и обычно более крупных форм в той же пробе мы производили при сгущении осадка до 25—30 см^3 воды.

При обработке материалов из открытого моря, где количество фитопланктонных организмов насчитывалось обычно тысячами или немногими

десятками тысяч, а на глубинах — всего сотнями клеток в 1 л, первый подсчет организмов в пробе мы производили при сгущении осадка до 25—30 см³ воды, а второй подсчет в той же пробе для учета более редких форм — при сгущении осадка до 10—12 см³ воды.

Капля воды для подсчета фитопланктонных организмов бралась поршневой штемпель-пипеткой емкостью 0.1 см³ и помещалась на предметное стекло с продольной штриховкой (расстояние между штрихами 1—1.5 см). Штриховка на стекле может быть более или менее частой в зависимости от увеличений микроскопа, при котором производится количественный учет. Мы вели подсчет организмов при увеличении в 103 раза (при окуляре 4 и объективе 3), постоянно пользуясь для рассмотрения отдельных форм увеличением в 690 раз (при окуляре 4 и объективе 8) (микроскоп Лейтца). В ряде случаев при определении систематического состава фитопланктона мы пользовались иммерсионной системой, дающей увеличение в 1000 раз.

Предметное стекло, перед тем как на него помещалась капля с осадком, тщательно промывалось в проточной воде с мылом, для того чтобы обезжирить поверхность стекла. После промывки нижняя поверхность стекла вытиралась насухо полностью, а верхняя, со штриховкой, — частично, таким образом, чтобы в средней части стекла оставался четырехугольник (20×25 мм), слегка, но равномерно смоченный водой. На этот мокрый участок стекла мы и помещали нашу каплю в 0.1 см³. При такой обработке стекла капля с осадком равномерно расплывается на смоченном участке, что дает возможность производить подсчет организмов, не покрывая каплю покровным стеклом, и позволяет рассматривать организмы при увеличении в 690 раз, не касаясь объективом поверхности капли.

Опыт показал, что при накрывании капли пробы с осадком покровным стеклом часть организмов, оказавшаяся по краям покровного стекла, затрудняет подсчет: наннопланктонные формы частично остаются неучтенными, также ускользают от наблюдателя организмы, лучепреломление которых совпадает с лучепреломлением покровного стекла, некоторые хрупкие формы разрушаются. При методе, применяемом нами, организмы более или менее равномерно распределяются в большой плоской капле, что облегчает количественный учет. Капля со сгущенным осадком обычно снова поступает в склянку с материалом; мы смываем ее водой, ранее отцеженной из данной пробы.

В тех случаях, когда требовалось определить систематический состав и количественно учесть немногочисленные или редкие формы, как, например, в глубинных горизонтах, где встречается мало организмов, для чего, как указано выше, мы сгущали осадок до 10—15 см³ воды, лишнюю воду из пробы, в целях большего сгущения, мы уже не отсасывали сифоном, а после отстаивания в узком цилиндре емкостью 25 см³ осторожно сливали, стараясь не потревожить осадка. Слитая таким образом вода после изучения осадка снова вливалась в банку с пробой. В данном случае мы стремились не обесценивать пробу как материал, годный для повторного количественного изучения.

Таким образом, опыт показал, что при количественном учете нельзя строго придерживаться одной стандартной степени сгущения материала. Для различных районов моря и для различных горизонтов мы применяем различную степень сгущения, в зависимости от большего или меньшего богатства фитопланктона: для определения численности фитопланктонных организмов в открытом море практикуется сгущение в 50—75 раз, а для количественного учета особо редких форм и для более точного опре-

деления систематического состава в той же пробе материал сгущается в 100—150 раз. Для определения систематического состава нами использовались также сетяные ловы.

При исследовании фитопланктона в более или менее изолированных участках моря — в бухтах и заливах, в которых количество фитопланктонных организмов обычно значительно больше, чем в открытом море, особенно в период весеннего и осеннего «цветения», практикуется меньшая степень сгущения. Бóльшую часть года материал, взятый в бухте, мы обычно сгущаем в 10—20 раз, тогда как в пору массового развития фитопланктона количественный учет, как указывалось выше, производится нами непосредственно в капле воды до фиксации и сгущения. Для учета особо редких форм и для более точного определения систематического состава 1 л воды из бухты сгущается до 20—25 см³. Таким образом, при определении численности фитопланктонных организмов мы следуем тем же принципам, что и геоботаники, а именно: при количественном учете мелких, но массовых форм мы берем малый объем воды, нередко, как и при подсчете фитопланктонных организмов в живом виде, достаточно 0.1 см³, а при учете редких и более крупных форм используется значительно больший объем воды — 1—1½ л. Тем не менее при количественной обработке какой-либо серии проб одного разреза мы стараемся придерживаться на одинаковых глубинах одной степени сгущения.

Все показатели численности переводились на 1 л воды. В тех случаях, когда первоначально в пробе было больше или меньше 1 л и на отцеживание была поставлена вся проба, то при пересчете на 1 л показатель обилия клеток в 1 л оканчивается не нулями, а некоторым количеством единиц и десятков. Приведем пример: взято воды 1550 см³, проба отцежена до 25 см³; количество организмов в 0.1 см³ при сгущении до 25 см³ оказалось 50.

При определении числа клеток в 1 л получаем:

$$\text{число клеток в 1 л} = \frac{50 \times 10 \times 25 \times 1000}{1550} = 8064.5.$$

В тех случаях, когда организмы насчитываются тысячами, числа можно округлять, отбрасывая не только десятые доли, но и единицы.

При определении численности организмов, средней для ряда слоев моря, например для толщи воды 0—100 м, мы считаем методически неправильным взятые батометром на различных глубинах пробы сливать вместе и определять среднее количество организмов по подсчету их в некотором объеме смеси. Ошибка при определении средней величины будет особенно велика в тех случаях, когда в верхних слоях моря пробы взяты более часто, чем в нижних, вследствие чего обловленные горизонты оказываются разделенными неодинаковым числом метров.

Методически неправильно также определять среднее для некоторого слоя количество организмов по средней арифметической, даже в тех случаях, когда расстояние между обловленными слоями одинаковое. Мы считаем необходимым учитывать для каждого показателя численности фитопланктона толщину слоя, который он характеризует. Приведем пример. Нужно определить среднее количество клеток в слое 0 до 50 м на основании количественного учета фитопланктона на стандартных глубинах 0, 10, 25 и 50 м, причем на глубине 0 м насчитывалось 5000 клеток в 1 л, на глубине 10 м — 10 000, на глубине 25 м — 15 000 и на глубине 50 м — 10 000 клеток.

По средней арифметической число клеток в 1 л, среднее для слоя 0—50 м, равно 10 000. При учете же толщины слоя, который характеризует каждый показатель в отдельности, мы принимаем, что численность фито-

планктона, выраженная 5000 клеток, которые мы обнаружили на глубине 0 м, характеризует только верхний пятиметровый слой от 0 до 5 м, считая, что населенность слоя от 5 до 10 м характеризуется уже показателем численности, установленным для горизонта 10 м. Количество клеток, которые мы зарегистрировали на глубине 10 м, характеризует населенность слоя от 5 до 17.5 м, т. е. до половины слоя 10—25 м (всего 12.5 м); 15 000 клеток, обнаруженные на глубине 25 м, относятся к двадцатиметровому слою — с 17.5 до 37.5 м глубины, и, наконец, 10 000 клеток, обнаруженные на глубине 50 м, относятся к 12.5-метровому слою — с 37.5 м до 50 м глубины. Таким образом, мы условно принимаем, что каждый показатель численности, полученный на основании количественного учета фитопланктона в определенном горизонте, характеризует населенность в половине слоя от данного горизонта до ближайшего вышележащего обследованного горизонта и в половине слоя от данного горизонта до нижележащего обследованного горизонта (рис. 1).

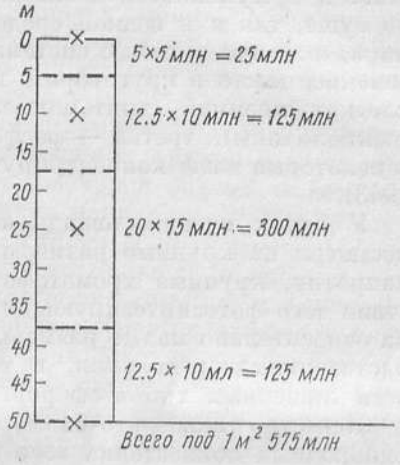

Рис. 1. Схема определения количества клеток фитопланктона под 1 м² поверхности моря, принятая в настоящей работе.
× — глубина взятия проб.

Определив численность фитопланктона в каждом отрезке столба под 1 м² и взяв их сумму, мы получим число организмов (или клеток) во всем столбе воды высотой 50 м под 1 м² поверхности моря: в данном случае это будет 575 млн клеток. Исходя из этой величины, мы определяем среднее число клеток в 1 м³ (575 000 000 : 50= =12 500 000), а затем в 1 л.

Полученное нами среднее для глубин 0—50 м число клеток (12 500 клеток в 1 л) на 2500 больше, чем число, выведенное по средней арифметической (10 000 в 1 л). При иной комбинации чисел, т. е. при иных показателях численности фитопланктона на различных глубинах, среднее для данного слоя число клеток, по нашим расчетам, может оказаться меньше, чем по средней арифметической.

Для какой цели нужно определять общее число клеток под 1 м² поверхности моря и выводить среднее число растительных организмов в тех или иных слоях моря? Средняя величина из ряда определений численности и биомассы фитопланктона уменьшает возможность ошибочной характеристики растительных богатств моря по случайным, местным или временным, скоплениям или разрежениям фитопланктона в некотором слое. Вертикальное распределение фитопланктона в море, как известно, очень неравномерно и непостоянно: оно меняется в зависимости от изменений гидрологических условий и целого ряда других факторов. Определение количества организмов под 1 м² поверхности моря от 0 м до нижней границы растительной жизни сглаживает если не все, то значительную часть периодических или апериодических колебаний и изменений в вертикальном распределении фитопланктона. При учете запасов в море растительного органического вещества и отдельных составных его частей данные о числе клеток под 1 м² поверхности моря могут быть использованы для определения растительной продуктивности в различных районах моря, а также всего моря в целом. Определение средней численности, также средней

Институт биологии
южных морей АН УССР

биомассы фитопланктона только в верхних слоях моря, особенно богатых как растительной, так и животной жизнью, бывает нужно для практических, в частности для рыбохозяйственных целей.

В последние годы среди гидробиологов наблюдалась некоторая переоценка показателей величины биомассы и одновременно недооценка показателей численности фитопланктонных организмов, тогда как совершенно очевидно, что численность и биомасса в большинстве случаев дополняют друг друга. При разрешении одних вопросов численность организмов имеет большее значение, чем биомасса, в других случаях величина биомассы играет первенствующую роль при разрешении поставленной задачи. Однако численность и биомасса фитопланктона имеют реальное значение только при наличии данных о систематическом составе и о численности и биомассе отдельных видов фитопланктона. Как на суше, так и в водной среде различные представители растительного мира, а иногда и целые систематические группы, занимают вполне определенное место в круговороте веществ. Одни виды накапливают в своих клетках кремний (диатомовые, кремнежгутиковые), другие — кальций (кокколитины), третьи — фосфор, железо, углерод и пр. (перидинеи), а некоторые даже концентрируют редкие тяжелые металлы (Виноградов, 1943).

У одних видов площадь ассимилирующих хроматофоров невелика, несмотря на крупные размеры клетки и большую биомассу, у других, напротив, крупные хроматофоры заполняют почти всю клетку, вследствие чего фотосинтезирующая роль их сравнительно больше, несмотря на относительно малые размеры клетки. Наконец, существует целый ряд растительных организмов, в том числе и среди крупных перидиней, совсем лишенных хроматофоров.

Известно также, что биомасса у различных видов фитопланктона при однородных показателях веса не одинакова по биохимическому составу. Ряд организмов, как известно, имеет толстую оболочку или хорошо развитый внутренний кремневый скелет, который и составляет наибольшую часть их биомассы; у многих диатомовых и кремнежгутиковых кремневые образования по весу превышают протоплазматическое содержимое клетки. Также и среди перидиней некоторые их представители (большинство крупных форм) имеют более или менее толстую оболочку в виде скорлупок или целлюлозного панцыря с грубой структурой и с различного рода выростами; у многих же видов клетка голая или покрыта тонким слоем бесструктурного перипласта — пелликулой. Не одинаковы по своему составу и прочие части клетки: у одних преобладает клеточный сок, у других — хроматофоры; у разных видов величина ядра различна; пиреноиды, крахмал, масло в некоторых клетках имеются, а в других отсутствуют. Все это приводит к тому, что числовые показатели обилия организмов, выраженные ли числом клеток или весом их — биомассой, сами по себе еще недостаточны для оценки растительной продуктивности водоема.

Бóльшая или меньшая ценность отдельных систематических групп или отдельных представителей фитопланктона, их роль и значение в той или иной области жизни моря особенно может быть выявлена при определении их биохимического состава, их роли в пищевых взаимоотношениях организмов и значения в общем круговороте веществ.

Биомасса фитопланктона определялась нами по объему клетки. Широко распространенное определение биомассы по взвешиванию осадка в пробе в большинстве случаев не приложимо для фитопланктона и особенно для наннопланктона. Мельчайшие песчинки, микроскопические частицы детрита, самые маленькие рачки обычно в сотни и тысячи раз

превосходят по весу не только наннопланктеров, но и многих представителей микропланктона. Также не дает правильного представления о биомассе фитопланктона определение последнего по объему осадка. Удлиненная форма многих диатомовых водорослей, образование колоний в виде цепочек, обилие на клетках всевозможных выростов, очень длинных щетинок, превышающих во много раз размер клетки — все это придает осадку большую рыхлость, искусственно увеличивая его объем.

Определяя биомассу фитопланктона по весу отдельных клеток, а вес по объему клетки, мы принимаем, что вес фитопланктонных организмов равен удельному весу воды. Большинство фитопланктонных организмов по форме и объему клетки можно приравнять к одному из следующих геометрических тел: шару, цилиндру, конусу, прямоугольному параллелепипеду, прямоугольной пирамиде и т. д. Таким образом, данные по биомассе фитопланктона являются лишь приближенными, поскольку они не основаны на взвешивании организмов.

Определение биомассы фитопланктона существенно затрудняют большие колебания в величине экземпляров одного вида. По нашим наблюдениям, особенно большие колебания размеров объема и веса клетки наблюдаются у крупных диатомей, как, например, *Rhizosolenia calcar-avis*, *Cerataulina Bergonii*, *Hemiaulus Hauckii* и др.; некоторые из них (первые две) относятся к массовым формам. Большие колебания в размерах клетки наблюдаются также у *Skeletonema costatum* и *Leptocylindrus danicus*, массовое развитие которых вблизи берегов вызывает цветение моря. Принадлежность перечисленных диатомей к числу массовых форм требует особенно тщательного определения среднего веса клеток в наличном планктоне и не позволяет пользоваться однажды установленным стандартным весом клетки данного вида.

Размеры некоторых диатомей, как известно, несколько изменяются в зависимости от экологических условий: диатомовые одного и того же вида в теплых морях крупнее, чем в холодных (Harvey, 1945; Харвей, 1948). По нашим наблюдениям, диатомовые одного и того же вида вблизи берегов, в мелководье, обладают более толстыми и грубыми створками, чем в открытом море в глубинных горизонтах. Размеры клеток некоторых диатомовых также колеблятся на протяжении суток, последнее связано с делением клетки. Все вышеизложенное приводит к выводу, что при определении биомассы фитопланктона не для всех видов можно пользоваться однажды вычисленным стандартным весом клетки; биомассу массовых форм в каждом отдельном случае следует вычислять по размерам клетки данного вида в наличном планктоне.

В табл. 1 приведены условные средние веса основных форм фитопланктона, которыми мы пользовались при определении биомассы. Для некоторых видов даны пределы колебаний веса клетки (сырой вес в мг).

При учете биомассы фитопланктона на суточной станции 24—30 сентября 1948 г. мы применяли в ряде случаев средние веса особей всех обнаруженных на суточной станции видов данного рода, как то: для всех зарегистрированных видов рода *Amphidinium* мы приняли за средний вес одной особи 0.000006 мг, *Gymnodinium* — 0.000016 мг, *Gyrodinium* — 0.00002 мг, *Cochlodinium* — 0.000012 мг, *Glenodinium* — 0.000004 мг, *Goniaulax* — 0.00002 мг и мелких жгутиковых — 0.0000005 мг. Средний вес одной особи видов *Dinophysis*, отличающихся относительно крупными размерами, составляет 0.000043 мг, более мелкие представители *Phalacroma* — 0.000012 мг. Среди перидиней часть видов, отличающихся относительно крупными размерами (*Peridinium crassipes*, *P. divergens*,

Таблица 1

Условные средние веса фитопланктонных организмов Черного моря, принятые в данной работе

Названия организмов	Вес одной клетки в мг, высчитанный по объему (сырой вес)
Dinoflagellatae	
Exuviaella cordata Ostenf.	0.000002
Ex. pusilla Schiller	0.0000005
Ex. compressa Ostenf.	0.000013
Ex. baltica Lohmann	0.0000005
Ex. marina Cienk.	0.000012
Ex. perforata Gran	0.000002
Ex. vaginula (Stein) Schütt	0.000002
Prorocentrum micans Ehr.	0.000013
Phalacroma rotundatum (Clap. et Lachm.) Kof. et Michen.	0.000015
Ph. Rudgei Murr. et Witt.	0.000008
Dinophysis acuta Ehr.	0.000037
D. caudata Kent	0.000065
D. hastata Stein	0.000037
D. ovum Schütt	0.000025
D. sacculus Stein	0.00002
Amphidinium curvatum Schiller	0.000006
Amph. flagellans Schiller	0.000006
Gymnodinium agiliforme Schiller	0.000002
G. neapolitanum Schiller	0.000013
G. agile Kof. et Swezy	0.000013
G. splendens Lebour	0.00002
G. fusus Schütt	0.000017
G. rhomboides Schütt	0.000002
G. najadeum Schiller	0.00001
Gyrodinium fusiforme Kof. et Swezy	0.000045
G. fissum (Levander) Kof. et Swezy	0.00001
G. lachryma (Meunier) Kof. et Swezy	0.000006
G. adriaticum Schiller	0.000045
Cochlodinium helix (Pouchet) Lemm.	0.000012
C. Lebourii Kof. et Swezy	0.000012
Pyrophacus horologicum Stein	0.00007
Glenodinium paululum Lindemann	0.000004
Gl. pilula (Ostenf.) Schiller	0.000004
Gl. lenticula (Bergh) Schiller	0.000013
Gl. danicum Pauls.	0.000004
Gl. apiculatum Zach.	0.000004
Peridinium achromaticum Lev.	0.000008
P. trochoideum (Stein) Lemm.	0.000004
P. Steinii Jörg.	0.000008
P. divergens Ehr.	0.000036
P. crassipes Kof.	0.0001
P. minutum Kof.	0.000032
P. pedunculatum Schütt	0.00005
P. pellucidum (Bergh) Schütt	0.00005
P. globulus var. *quarnerense* Schröd. (= *P. cerasus* Pauls.)	0.000024
P. oceanicum Vanh.	0.00006
P. sphaericum Ocamura	0.0001
P. triquetrum (Ehr.) Lebour	0.000007
P. solidicorne Mangin	0.0001
Goniaulax orientalis Lindemann	0.00002
G. scrippsae Kof.	0.00002
G. spinifera (Clap. et Lachm.) Diesing	0.00002
G. polyedra Stein	0.00005
G. polygramma Stein	0.00005

Таблица 1 *(продолжение)*

Названия организмов	Вес одной клетки в мг, высчитанный по объему (сырой вес)
Protoceratium reticulatum (Clap. et Lachm.) Bütschli	0.00003
Ceratium furca (Ehr.) Clap. et Lachm.	0.000035
C. fusus (Ehr.) Dujardin	0.000065
C. tripos (O. F. Müll.) Nitzsch.	0.00036
C. pentagonum Gourret	0.00017
C. inflatum (Kof.) Jörg.	0.000065
C. lineatum (Ehr.) Cl.	0.000035
Мелкие жгутиковые	0.0000005
Цисты перидиней	0.00003
Diatomeae	
Melosira moniliformis (Müll.) Ag.	0.00002
Thalassiosira nana Lohmann	0.0000006
Coscinodiscus Perforatus Ehr.	0.000075
Coscinosira Oestrupii Ostenf.	0.000002
Actinocyclus Ehrenbergii Ralfs	0.000013
Thalassionema nitzschioides Grun	0.0000004—0.0000022
Rhizosolenia calcar-avis Schultze	0.00017—0.00049
Rh. alata Bright.	0.00002
Rh. fragilissima Bergon	0.000006
Leptocylindrus danicus Cl.	0.0000012
Skeletonema costatum (Grev.) Cl.	0.0000003
Chaetoceros affinis Laud.	0.000003
Ch. simplex Ostenf.	0.0000006
Ch. densus Cl.	0.000012
Ch. peruvianus Bright.	0.000007
Ch. compressus Laud.	0.0000045
Ch. socialis Laud.	0.0000005
Ch. curvisetus Cl.	0.0000057
Hemiaulus Hauckii Grun	0.000008
Cerataulina Bergonii Perag	0.000022—0.000158
Ditylum Brightwellii (West) Grun	0.000035—0.00017
Nitzschia delicatissima Cl.	0.00000017
N. longissima (Bréb.) Ralfs	0.0000002
N. closterium W. Sm.	0.0000001
N. pungens var. *atlantica* Cl.	0.000001
Silicoflagellatae	
Hermesinum adriaticum Zach.	0.0000069
Distephanus speculum (Ehr.) Haeck	0.0000023
Coccolithineae	
Pontosphaera Huxleyi Lohmann	0.00000025
Lohmannosphaera subclausa Gran u. Braarud	0.0000014
Calyptrosphaera incisa Schiller	0.0000005
Pterospermaceae	
Pterosperma cristatum Schiller	0.0000008

P. oceanicum, *P. pedunculatum* и *P. pellucidum*), имеют средний вес одной особи 0.000059 мг, тогда как другая часть более мелких видов — 0.000006 мг. Средний вес одной особи видов рода *Ceratium* около 0.00015 мг, средний вес одной особи видов рода *Exuviaella* 0.000005 мг.

В ряде случаев при определении биомассы фитопланктона, систематический состав которого недостаточно выявлен, представляют интерес величины среднего веса одной особи отдельных систематических групп фитопланктона. По нашему определению, на суточной станции в сентябре 1948 г. средний вес одной особи динофлагеллят составляет 0.000047 мг. Эта величина получена следующим образом. Мы вычислили вес одной особи, средний для 7 массовых форм перидиней (*Exuviaella cordata*, *Ex. compressa*, *Ex. baltica*, *Protoceratium reticulatum*, *Ceratium fusus*, *C. furca*, *C. tripos*), — 0.000072 мг, и отдельно вес одной особи, средний для прочих 49 видов, зарегистрированных в открытом море на суточной станции 24—30 сентября 1948 г., — 0.000023 мг. Принимая во внимание, что массовые формы по численности составляли не менее половины всех перидиней в открытом море в сентябре 1948 г., мы уравняли их значение с прочими 49 видами, и потому при вычислении среднего веса одной особи взяли средние из двух указанных выше величин, а именно: (0.000072 + + 0.000023) : 2=0.000047.

Сходным образом при определении среднего веса одной особи диатомовых водорослей мы взяли средний вес одной особи массовых форм 0.00085 мг (в сентябре в открытом море таковыми были *Thalassiosira nana* и *Rhizosolenia calcar-avis*) и средний вес одной особи всех прочих 23 видов диатомей 0.0000096 мг. Среднее из этих двух величин, а именно 0.000047 мг, можно принять за средний вес одной особи диатомовых водорослей. Таким образом, средний вес одной особи перидиней и диатомовых оказался одинаковым — 0.000047 мг.

Средний вес одной особи кремнежгутиковых — 0.000005 мг — высчитан таким же способом, с учетом, что *Hermesinum adriaticum* в сентябре в открытом море встречался вдвое чаще, чем *Distephanus speculum*. Средний вес *Pterospermaceae* 0.000005 мг, однако чаще в море встречаются очень мелкие формы *Pterosperma cristatum*, вес которых (одной особи) составляет 0.000002 мг. Средний вес кокколитин меньше среднего веса остальных систематических групп — 0.00000072 мг (табл. 2).

Таблица 2

Условные средние веса одной особи различных систематических групп фитопланктона в открытом море в сентябре 1948 г.

	Сырой вес в мг
Dinoflagellatae	0.000047
Diatomeae	0.000047
Silicoflagellatae	0.000005
Pterospermaceae	0.000005
Coccolithineae	0.00000072

Определение численности и биомассы отдельных видов и их годовой динамики нужно рассматривать только как первый этап, первую ступень в определении биологической продуктивности моря. Показатели обилия фитопланктона (численность и биомасса) характеризуют только количественную сторону растительной продуктивности моря, тогда как

биохимический состав фитопланктонных организмов характеризует качественную сторону растительной продуктивности, в частности пищевую ценность данного фитопланктона. В последнем случае мы имеем в виду роль фитопланктона в пищевых цепях, начальными звеньями которых служат фитопланктонные организмы, а конечными — промысловые рыбы, морские млекопитающие и человек.

Среди сотен видов фитопланктонных организмов только небольшая группа массовых или широкораспространенных форм составляет основную часть фитопланктона и по численности, и по биомассе. Однако мы считаем недостаточным изучение годового и многолетнего цикла жизни, динамики численности, биомассы и продукции, биологии и экологии только таких немногих форм, развивающихся в море в массовом количестве, и в то же время игнорирование прочих более редких форм. По нашим наблюдениям, систематический состав массовых форм в открытом море непостоянен не только в разные сезоны года, но и в течение ряда лет. Многие массовые формы, повидимому, еще не выявлены, так как интенсивное развитие того или иного вида нередко наблюдается раз в несколько лет.

Для установления многолетних колебаний численности и распределения фитопланктона необходимо собирать и накапливать факты о циклах развития, также о многолетних, годовых, сезонных и суточных колебаниях в вертикальном и горизонтальном распределении по возможности всех видов фитопланктона.

Работа по количественному учету фитопланктона и особенно его нанопланктонных форм настолько трудоемка и кропотлива, требует так много сил, средств и времени для своего выполнения, что во избежание повторных исследований в этой области крайне желательно представлять исходные числовые материалы в издаваемых работах. Ограничиваться выводами из числовых материалов недостаточно, так как данные по обилию отдельных видов, по их количественному распределению в море, по динамике их численности и биомассы и проч., могут послужить основой для целого ряда дальнейших исследований в области биологической продуктивности моря, тесно связанных с разрешением самых насущных, хозяйственно важных вопросов.

О бенто-планктонных формах в фитопланктоне

Прошло уже более полувека с тех пор, когда понятие «планктон» было введено в науку (Hensen, 1887). Неоднократно проводившиеся научные дискуссии по вопросу о правильном и единообразном трактовании понятия «планктон» еще полностью не разрешили все сомнения и разногласия.

Первоначально в основу определения понятия «планктон» ставилась независимость организма от дна — планктон противопоставлялся бентосу (Hensen, 1887; Haeckel, 1897; Schröder, 1897). Впоследствии, когда в гидробиологии возникло экологическое и биоценологическое направление, в понятие «планктон» было введено биоценологическое начало. Планктон стал рассматриваться как биоценологическая группировка, как сообщество, в котором компоненты находятся в некоторой зависимости друг от друга и от окружающей среды (Wesenberg-Lund, 1910; Kolkwitz, 1912; Рылов, 1922; Naumann, 1927, Воронихин, 1931, 1940).

Фитопланктон как созидатель органического вещества в море, как одно из первых звеньев основных пищевых цепей, как основа биологи-

ческой продуктивности водоема — таковы в общих чертах основные проблемы, которые разрешает в настоящее время гидробиология в отношении фитопланктона. С ростом науки и наших знаний, с расширением вопросов, встающих перед гидробиологами, естественно, расширяется и углубляется понятие о планктоне. Характеризовать планктон тем, что он существует в море, независимо от грунта, или тем, что он образует биоценологическую группировку, стало недостаточным.

В понятие «планктон» в настоящее время введено также взаимоотношение планктона со средой, степень и форма его участия в круговороте веществ. С первых моментов введения в науку понятия «планктон» многим гидробиологам стало ясно, что планктон как биологическая группа не является резко обособленной от дна и его обитателей — бентоса. Науманн, определяя понятие «планктон», писал: «Состав фитопланктона в водоемах определяется отбором тех форм дна и литорали, которые способны применяться к существующим в водной среде условиям питания» (Naumann, 1927).

Воронихин (1931), проведя глубокий анализ понятия «планктон» в историческом разрезе (с 1897 г.), приходит к заключению, что в основу классификации организмов, ведущих планктонный образ жизни, нужно поставить степень жизненности растительных организмов в условиях пелагиали, во взвешенном состоянии. Н. Н. Воронихин намечает 4 ступени жизненности:

1) виды, обладающие специальными морфологическими приспособлениями для жизни во взвешенном состоянии; размножение во взвешенном состоянии;

2) виды, не обладающие специальными приспособлениями для планктонной жизни, но способные размножаться во взвешенном состоянии;

3) виды, не обладающие приспособлениями и не способные размножаться во взвешенном состоянии, но способные сравнительно длительно выживать в условиях планктонной жизни;

4) виды, неспособные длительно выдерживать условия планктонной жизни.

Предложенная Н. Н. Воронихиным классификация планктонных организмов, основанная на взаимоотношении организма и среды и на биотических взаимоотношениях компонентов планктона как биоценоза, охватывает не только истинно планктонные, но и факультативно планктонные формы.

Деление планктонных организмов на истинно планктонные и факультативно планктонные было намечено еще в 1922 г. В. М. Рыловым, по словам которого, «к группе факультативных планктеров относится едва ли не большая часть животного населения водоема и без сомнения многие растительные микроорганизмы» (Рылов, 1922).

А. П. Скабичевский, принимая классификацию В. М. Рылова (деление водных организмов на истинно планктонные, факультативно планктонные и бентосные), отмечает, что «экологическая группа факультативно планктонных организмов выражена довольно хорошо и нет оснований рассматривать ее целиком как переходную от бентосных к планктонным и наоборот». К этой группе форм, которые А. П. Скабичевский называет также донно-планктонными, относятся, по словам автора, «организмы, для которых биологической нормой является жизнь и в толще воды и в связи с твердым субстратом, служащим для них временной точкой опоры в промежутки между периодами нарения» (Скабичевский, 1939).

Кольбе в своей работе, посвященной экологии диатомовых водорослей, утверждает, что «для многих свободноживущих донных форм установлено,

что они ведут не исключительно бентонический образ жизни, но встречаются также и в планктоне. Происходит ли это при помощи их органов движения или же вызывается накоплением специфических легких ассимилятов, осталось еще невыясненным». «Известен случай, — пишет далее автор, — что грубая донная *Surirella capronii* регулярно, в определенное время, встречалась в большом количестве в планктоне. В глубокой влажной камере она обнаруживала в свободноплавающем состоянии энергичное передвижение, так что вполне допустимо, что она может активно подниматься с глубины 4—5 м. Озеро в это время находилось в состоянии стагнации и погода была длительно безветренная». К характерным формам, которые могут существовать и в донном илу и в планктоне, относятся и некоторые другие виды *Surirella*, *Cymatopleura*, *Cyclotella Meneghiniana* и многие другие» (Kolbe, 1932).

На наличие промежуточных форм между типично планктонными и типично бентосными формами указывает также Н. М. Книпович: «Следует иметь в виду, что бентос, с одной стороны, и организмы, входящие в состав планктона или нектона, с другой, не отделены непременно друг от друга какой-либо резкой границей. Некоторые из них могут до известной степени занимать промежуточное положение» (Книпович, 1938).

Возникает вопрос: какова роль этих факультативно планктонных организмов, которых мы называем бенто-планктонными, считая, что они занимают промежуточное положение между планктоном и бентосом и в какой-то момент своей жизни, прямо или косвенно были связаны с дном. В наше понятие бенто-планктонных форм мы отчасти включаем те свойства, которые Н. Н. Воронихин характеризует как бенто-лимнетические для пресноводных водоемов, а именно: к бенто-планктонным принадлежат организмы, которые, находясь в воде во взвешенном состоянии, не обладают специальными морфологическими приспособлениями для парения, но тем не менее могут длительно существовать во взвешенном состоянии, питаться, а многие — и размножаться.

Бенто-планктонные формы менее приспособлены к парению в воде, чем истинно планктонные формы; они нередко поддерживаются во взвешенном состоянии не только накоплением внутри клеток специфических легких веществ, но и течением, конвекционными токами, большой разницей в солености и плотности воды в различных слоях моря. При отсутствии течений и разности в солености бенто-планктонные формы несколько быстрее, чем истинно планктонные формы, погружаются в глубинные слои. Как временные компоненты фитопланктонного сообщества бенто-планктонные формы можно сравнить с сезонными организмами, которые неожиданно появляются в фитопланктоне и также неожиданно исчезают на протяжении иногда очень короткого времени.

Анализируя формулу Оствальда, характеризующую скорость погружения планктеров ($a=\frac{b}{cd}$, где a — скорость погружения, b — остаточный вес планктеров, c — сопротивление формы и d — внутреннее трение, т. е. вязкость воды), А. П. Скабичевский отмечает, что в формуле Оствальда «не отражено влияние водных струй, токов воды, возникающих под действием ветров, на взвешенное состояние планктеров». «Можно предполагать, — пишет далее автор, — что водные токи играли не малую роль в эволюции вторично планктонных организмов, способствуя их переходу от донного образа жизни к жизни в толще воды. Большое значение водные токи имеют для современной группы донно-планктонных организмов, не обладающих хорошо выраженной способностью удерживаться долгое время в толще воды» (Скабичевский, 1948).

Группа бенто-планктонных форм может пополняться не только за счет бентосных форм, но также и за счет планктонных. Известны не только случаи, когда бентосные формы, оторвавшись от дна, вступают в пелагическую область и в дальнейшем наравне с истинно планктонными формами ведут пелагический образ жизни, но и случаи оседания планктонных форм на поверхности погруженных в воду предметов, на планктонных животных, на донные заросли макрофитов.

Неоднократно отмеченные факты «развития планктонных водорослей в обрастаниях подводных предметов» А. П. Скабичевский объясняет тем, что «несмотря на все приспособления абсолютный вес планктеров остается значительным и большей частью превышает вес воды», вследствие чего не только донно-планктонным, но и истинно планктонным организмам свойственно постепенное погружение. По мнению автора, планктеры обладают кроме морфологических приспособлений к жизни во взвешенном состоянии также и приспособлениями физиологического порядка. Автор приводит случаи, когда одни виды рода *Melosira* относятся к планктонным формам, а другие — к бентосным, несмотря на то, что по морфологическим признакам (по толщине створок) первые должны были бы быть бентосными, а не планктонными (*Melosira baikalensis*); другие виды (*Melosira varians*), по своим морфологическим признакам не имеющие существенных отличий от истинно планктонных форм, обнаруживают явную склонность к донному образу жизни (Скабичевский, 1948).

П. П. Ширшов, анализируя причины, вызывающие «весеннее цветение» фитопланктона в полярных морях, указывает ряд форм, которые можно встретить в виде обрастаний, образующих «на карнизах и выступах льдин слизистые комки». «Однако, эти водоросли, как почти все весенние виды,— пишет П. П. Ширшов, — с успехом развиваются в большом количестве не только во всей толще воды под льдом, но и в планктоне более южных морей, вовсе лишенных льдов» (Ширшов, 1937).

Из приведенных примеров становится очевидным, что не только бентосные формы периодически могут существовать как планктонные организмы, но и некоторые истинно планктонные организмы периодически могут вести образ жизни бентосных форм. Наличие бенто-планктонных форм в зоопланктоне — факт давно установленный.

В работах по фитопланктону известных гидробиологов (Аксентьева, Воронихина, Грана, Киселева, Порецкого, Рейнгарда, Усачева, Фажа, Исселя, Ватова и многих других) в списках фитопланктонных организмов всегда приводится больший или меньший процент бенто-планктонных форм. Занесенные в море реками, льдами, мигрирующими животными, птицами или какими-либо другими путями, бенто-планктонные формы наравне со случайными формами нередко играют большую роль в жизни планктона. Если они солоноватоводные организмы, но попали в морскую воду, или если они были прикреплены ко дну, а, оторвавшись, попали в толщу воды, не исключена возможность их приспособления к новым условиям жизни и акклиматизация в водоеме. Известно немало случаев приспособления и у более высоко организованных растений к резким колебаниям солености, температуры, химического состава воды и пр., тем более можно предполагать широкую экологическую приспособляемость среди низших растений — водорослей.

«Случайно планктонные организмы, по мнению Н. Н. Воронихина, также характеризуют собою планктон водоема, как и типично планктонные формы». В реке Большая Невка Н. Н. Воронихиным и В. С. Порецким обнаружено 286 форм, громадное большинство которых (86%) является случайно планктонными (Воронихин, 1931, 1940; Порецкий, 1931).

Роль в водоеме бенто-планктонных форм, которые в ряде случаев остаются случайно планктонными, многообразна; они, так же как и истинно планктонные формы, участвуют в образовании органического вещества, так же служат пищей для животного населения водоема, отмирая, они перерабатываются и усваиваются бактериями. Естественно, что в наибольшем количестве они примешиваются к планктону вблизи берегов, но и в открытых частях Черного моря они встречаютя в достаточно заметных количествах. Присутствие их в средних частях открытого моря, в большом отдалении от берегов, свидетельствует о том, что жизнедеятельность их в условиях парения в воде протекает успешно.

В планктоне Черного моря зарегистрировано более 60 видов бентопланктонных форм диатомей, из них в открытых частях моря более часто встречаются представители родов *Cocconeis*, *Diploneis*, *Melosira*, *Nitzschia*, *Navicula*, *Pleurosigma* и др. В фитопланктоне Севастопольской бухты из 110 видов диатомовых водорослей 43 вида (около 40%) относятся к бенто-планктонным формам.

Определение понятия «планктон» как некоторой биологической группировки организмов, находящихся в определенных взаимоотношениях друг с другом и с окружающей средой, тесно связано с определением понятия «биоценоз». Не в первый раз уже перед гидробиологами возникает вопрос: имеются ли достаточные основания к тому, чтобы планктон рассматривать как самостоятельный биоценоз или хотя бы как часть одного водного биоценоза, включающего планктон и бентос данного участка моря.

Детальный анализ планктона как биоценоза, как указано выше, дает Н. Н. Воронихин (1931). Признавая наличие планктонных биоценозов, борьбу за существование среди планктеров, вытеснение одних видов другими, следствием чего является периодичность планктона, А. П. Скабичевский, однако, утверждает, что «у планктонных биоценозов, образованных организмами, стоящими на низкой ступени эволюционного развития, ...нет и не может быть относительной устойчивости, прочности связей между отдельными компонентами, периодичности (смены аспектов) и т. д., характерных для биоценозов высших растений» (Скабичевский, 1950).

По нашему мнению, признание планктона биоценозом уже обусловливает признание относительной устойчивости биологической группировки, без которой группировка не могла бы существовать как биоценоз. Борьба за существование — вытеснение одних видов другими, отмеченное А. П. Скабичевским, — также служит достаточным показателем наличия связей между отдельными компонентами в планктонных биоценозах. Прочность этих связей, как и взаимозависимая связь между планктоном и средой, выявляется также в постоянстве и в повторяемости систематического состава и строения фитопланктонных группировок, характерных для определенного сезона года, определенного района моря или для определенного водоема. Совершенно очевидно, что дело идет не об отрицании в планктонном биоценозе вышеперечисленных свойств, присущих биоценозам высших растений, а о той или иной степени их выраженности.

Биологическая классификация Н. Н. Воронихина по степени «жизненности» организмов, по нашему мнению, не исключает экологической классификации, построенной на различном отношении организмов к субстрату как к точке опоры, а также на основании большей или меньшей быстроты погружения организма, находящегося в состоянии парения.

Как известно, существует целый ряд биологических классификаций водных организмов, построенных на различном отношении последних к самым разнообразным факторам, как то: к содержанию солей в воде (их качеству и количеству), к примеси в воде большего или меньшего коли-

чества органических веществ (по сапробности), к свету, к температуре и т. д. Во всех перечисленных классификациях исходным началом является экологический фактор и отношение к нему организма. При построении биологической классификации, основанной на степени «жизненности» организмов в планктоне, в центре внимания стоит организм и его отношение к совокупности всех факторов, действующих в биоценозе и в окружающей среде. По нашему мнению, классификация по степени «жизненности» организмов в условиях планктона еще мало разработана вследствие недостаточной изученности биологии и экологии отдельных видов микроскопических растений, населяющих водоем.

О систематическом составе фитопланктона Черного моря

В первой сводке по фитопланктону Черного моря, составленной в 1909 г. Л. В. Рейнгардом, помещен список 44 видов фитопланктонных организмов. В отчете П. М. Книповича о работах Азовско-Черноморской научно-промысловой экспедиции за 1922—1924 гг. для Черного моря указывается, согласно предварительным данным П. И. Усачева, 80 видов (Книпович, 1926). В более поздней работе П. И. Усачев для северо-западной части Черного моря дает 144 вида, а для центрального района восточной половины Черного моря — 123 вида (Усачев, 1947). В списки фитопланктонных организмов, обнаруженных З. Н. Михайловской в 1936 г. в районе Новороссийска, включено 130 видов (Михайловская, 1936). Для района Карадага В. Г. Стройкина отмечает 94 вида (Стройкина, 1940, 1950). Для района Одессы Б. Н. Аксентьев приводит 134 вида (Аксентьев, 1926, 1930).

По опубликованной нами в 1948 г. сводке во всем Черном море до 1948 г. зарегистрировано 272 вида — 83 рода, не считая 53 видов диатомовых водорослей из списка Б. Н. Аксентьева, обнаруженных только в опресненном Одесском заливе. Процентное соотношение видов основных систематических групп представлялось нам ранее в следующем виде: диатомовые составляют 55.5% всех видов, перидиней — 35.5%, прочие виды — 9% (Морозова-Водяницкая, 1948).

В течение 3 лет (1949—1951 гг.) Севастопольской биологической станцией получены новые данные о систематическом составе фитопланктона, которые несколько меняют представление о растительности Черного моря. Прежде всего нужно отметить, что число видов оказалось значительно больше, чем было зарегистрировано до настоящего времени. Обнаружено 90 видов, ранее не указанных для Черного моря, причем большинство их относится к жгутиковым водорослям. Список *Dinoflagellatae* пополнился 54 видами, список *Diatomeae* — 6, *Coccolithineae* —6, *Silicoflagellatae* — 3 видами. Кроме того, обнаружены представители следующих семейств, до настоящего времени для Черного моря или совсем не указанных или представленных всего одним видом: *Volvocaceae* — 11 видов, *Pterospermaceae* — 5 видов, *Euglenaceae* — 3 вида, *Silicococcaceae* — 1 вид и *Heterococcaceae* — 1 вид.

В настоящее время процентное соотношение видов основных систематических групп фитопланктона представляется несколько иным: диатомовые в Черном море (150 видов) составляют значительно меньший процент, чем предполагалось ранее, а именно — 42.9%, а динофлагелляты (146 видов), напротив, составляют более заметную часть видового состава фитопланктона, чем указывалось ранее, — 41.7%, все прочие виды составляют около 15% фитопланктонных организмов (табл. 3).

Таблица 3

Количественное соотношение числа видов и родов основных систематических групп фитопланктона в Черном море

	1948 г.			1951 г.		
	число родов	число видов		число родов	число видов	
		абс.	%		абс.	%
Diatomeae	47	151	55.5	48	150	42.9
Dinoflagellatae	19	97	35.6	23	146	41.7
Coccolithineae	6	12	4.4	7	18	5.1
Cyanophyceae	5	6	2.2	5	6	1.7
Silicoflagellatae	3	3	1.1	5	6	1.7
Pterospermaceae	1	1	0.4	2	6	1.7
Heterocontae	1	1	0.4	2	2	0.6
Cystoflagellatae	1	1	0.4	1	1	0.3
Volvocaceae	—	—	—	6	11	3.1
Euglenaceae	—	—	—	2	3	0.9
Chrysomonadineae	—	—	—	1	1	0.3
Итого	83	272	100	102	350	100

Таким образом, по последним данным, перидинеи в Черном море по количеству видов почти не уступают диатомовым.

Процентное соотношение диатомовых и перидиней в планктоне, как известно, служит важным признаком при характеристике морей различных широт. Число диатомовых в планктоне возрастает по направлению к более высоким широтам, тогда как число видов перидиней — к более низким.

На основании литературных материалов, которыми мы располагали до 1948 г. по процентному соотношению числа видов основных групп фитопланктона, мы высказывали предположение, что Черное море в этом отношении наиболее близко к Северному морю, для которого характерно, что число видов диатомовых составляет в нем 57%, а динофлагеллят — 36% от общего числа видов.

В настоящее время, после того как был обнаружен целый ряд новых видов перидиней, выяснилось, что процентное соотношение числа видов основных систематических групп приближает Черное море к Адриатическому и к северным областям Средиземного моря, в частности к Неаполитанскому заливу. Близость Черного моря по фитопланктону к Адриатическому и Средиземному морям подтверждается также и систематическим составом фитопланктона, на что указывалось нами и ранее. В настоящее время получены еще новые факты о численном преобладании в Черном море над прочими некоторых видов, характерных для Средиземного и Адриатического морей, подтверждающие сходство фитопланктона Черного моря с фитопланктоном указанных морей.

Средиземное море очень богато кокколитинами, которые развиваются в нем в массовом количестве и встречаются от поверхности моря до больших глубин (Bernard et Fage, 1936). В Черном море мы еще в 1938 и 1939 гг. обнаружили до 20 видов кокколитин, которые, однако, были встречены нами в небольшом количестве или единичными экземплярами. Поэтому было высказано предположение, что кокколитофориды в Черном море относятся к числу тех средиземноморских пришельцев, которые не нашли в нем достаточно подходящих для себя условий.

В течение 1950 г. при более тщательных исследованиях наннопланктона в живом виде, в капле морской воды, до фиксации и осаждения пробы нами было обнаружено как в открытом море, так и в районе Севастопольской бухты массовое развитие мельчайших кокколитин — *Pontosphaera Huxleyi* Lohm. (диаметр клетки 7—11 μ). Весной и осенью 1950 и 1951 гг. численность понтосфер у берегов открытого моря составляла 200 000 особей в 1 л (биомасса 70 мг в 1 м³), а в Севастопольской бухте — до 800 000 особей (биомасса около 300 мг в 1 м³). Помимо *Pontosphaera Huxleyi* в открытом море довольно часто встречаются *Lohmanosphaera subclausa* Gran et. Braarud, виды рода *Rhabdosphaera* и *Acanthoica*, причем *Rh. longistylis* Schiller, *Rh. hispida* Lohm., *Rh. tubulosa* Schiller и *Acanthoica quatrospina* Lohm. новые для Черного моря.

В нашей сводке 1948 г. для Черного моря указан 151 вид диатомовых водорослей, в настоящей работе мы приводим то же количество видов (150) несмотря на пополнение списка диатомей новыми для Черного моря видами. Это обстоятельство объясняется следующим: из числа 151 вида сводки 1948 г. мы исключили некоторые виды, в настоящее время отнесенные к синонимам других видов, приведенных в нашем списке: 1) *Actinocyclus crassus* W.Sm. как синоним *A. Ehrenbergii* Ralfs, 2) *Chaetoceros angulatus* Schütt и 3) *Ch. Willeii* Gran как синонимы *Ch. affinis* Laud., 4) *Ch. contortus* Schütt как синоним *Ch. compressus* Laud. и 5) *Synedra affinis* Kütz. как синоним *S. tabulata* (Ag.) Kütz.; кроме того, исключена из списка 6) *Nitzschia dissipata* (Kütz.) Grun. как пресноводная форма, случайно попавшая в Черное море.

К числу новых для Черного моря форм, обогативших список диатомовых водорослей, относятся следующие: *Bacteriastrum delicatulum* Cl., *Nitzschia pungens* var. *atlantica* Cl., *N. delicatissima* Cl., *Biddulphia rhombus* (Ehr.) W. Sm., *Tropidoneis lepidoptera* (Greg.) Cl., *Synedra curvata* Proschk.-Lavr. Перечисленные виды за исключением последнего являются истинно планктонными формами (морскими, в большинстве случаев неритическими).

Synedra curvata встречается главным образом в виде обрастаний на живых планктонных рачках, но нередко и в виде свободноплавающих клеток среди фитопланктонных организмов. Как новый вид для науки *S. curvata* описана А. И. Прошкиной-Лавренко, впервые обнаружившей этот вид в Новороссийской бухте в 1948 г. (Прошкина-Лавренко, 1951). В Севастопольской бухте *S. curvata* встречена нами в 1950 г. в массовом количестве.

Среди диатомовых водорослей, обнаруженных в Черном море в течение 3 последних лет в массовом количестве, интересной находкой являются колониальные ницшии: *Nitzschia pungens* var. *atlantica* Cl. и *N. delicatissima* Cl. Первая была замечена нами впервые в планктоне Севастопольской бухты весной 1949 г., а вторая — там же осенью 1950 г. Позже оба вида были найдены также и в открытых частях моря.

В живом материале обе ницшии встречаются в виде нитчатых колоний по 10—15 клеток (до 25 клеток) в колонии, клетки в которых расположены цепочкой и соединены друг с другом только своими кончиками. При фиксировании цепочки часто распадаются на одиночные клетки. *Nitzschia pungens* var. *atlantica* иногда имеет характер переходной формы между *N. pungens* и *N. seriata*.

Заслуживает внимания следующее интересное обстоятельство: *N. pungens* var. *atlantica* впервые обнаруженная в Черном море весной 1949 г. и находимая в планктоне в значительном количестве в течение всего года, до весны 1950 г., позже почти полностью исчезла; вновь

N. pungens var. *atlantica* появилась только через 2 года — весной 1952 г. Неожиданное появление в планктоне Черного моря и такое же неожиданное исчезновение *N. pungens* var. *atlantica* наводит на мысль, что она случайный пришелец из Средиземного моря или же относится к числу тех форм, которые в Черном море развиваются в большом количестве только изредка, раз в несколько лет, при особо для них благоприятных условиях.

Трудно предположить, что такая крупная форма, как колониальная *N. pungens* var. *atlantica*, осталась в предыдущие годы незамеченной Зерновым, Рейнгардом, Усачевым, Михайловской и другими исследователями. Для Средиземного и Адриатического морей характерно массовое развитие *N. seriata*, тогда как *N. pungens* var. *atlantica* даже отсутствует в списках фитопланктонных организмов, зарегистрированных в вышеуказанных морях (Vatova, 1928; Paulsen, 1930; Issel, 1934). Последнее, возможно, объясняется тем обстоятельством, что между обеими ницшиями существуют очень постепенные переходы, вследствие чего многие исследователи отожествляют эти два вида. *N. pungens* var. *atlantica* по своим признакам больше приближается к *N. seriata*, чем к своей основной форме — *N. pungens*. Наше предположение подтверждается тем, что большинство исследователей фитопланктона Атлантического океана указывает только *N. seriata*, тогда как *N. pungens* var. *atlantica* в списках водорослей Атлантического океана отсутствует (Karsten, 1906; Pavillard, 1926; Hentschel, 1933—1936, и др.). Капп в своей сводке по диатомовым водорослям у западного берега Северной Америки о *N. pungens* var. *atlantica* пишет следующее: «Распределение и обилие точно не известно, потому что часто смешивается с *N. seriata* и *N. pacifica*» (Cupp, 1943).

Другой вид колониальной ницшии — *N. delicatissima* — был обнаружен нами осенью 1950 г. в районе Севастополя; тогда же *N. delicatissima* была найдена при обработке экспедиционных сборов в открытом море на суточной станции в сентябре 1948 г. Относительно *N. delicatissima* мы не исключаем возможности, что эта форма, будучи обычной в Черном море, могла остаться до настоящего времени незамеченной: очень тонкие, почти волосковидные колонии ее трудно различимы и легко могут быть приняты за отломавшиеся щетинки хэтоцеросов или за царапинки на предметном стекле. По числу клеток в колонии, а также по длине клеток *N. delicatissima* не отличается от *N. seriata*, но ширина клетки ее составляет не более $^1/_3$ ширины клетки *N. seriata*. Клетки в колонии *N. delicatissima* сочленены так слабо, что при фиксации колонии легко распадаются. Это обстоятельство также могло послужить причиной того, что *N. delicatissima* до настоящего времени оставалась незамеченной в планктоне Черного моря.

Интересно, что оба вида ницшии развиваются в большом количестве как в условиях защищенной, загрязненной и мелководной бухты, так и в открытом море на глубинах 50—100 м. Таким образом, массового развития обе ницшии достигают не только в мелководных бухтах, богатых примесями органических веществ, но и в открытых частях моря; в последнем случае, однако, они встречаются по преимуществу в глубинных горизонтах, в теневой зоне, ниже слоя температурного скачка. Представители рода *Nitzschia* относятся к числу тех немногих диатомей, которые могут существовать в теневой зоне при очень малом количестве света; повидимому, им свойственно миксотрофное питание.

В числе прочих новых для Черного моря видов диатомовых водорослей заслуживает внимания *Bacteriastrum delicatulum* Cl. О нахождении

в Черном море представителей рода *Bacteriastrum* (*B. varians*) впервые было сообщено еще в 1902 г. Мережковским (Мережковский, 1902—1903). Впоследствии, в 1909 г., наличие в Черном море *Bacteriastrum* опровергалось Рейнгардом. По словам последнего, включение Мережковским в список фитопланктонных организмов Черного моря *Bacteriastrum* основано на ошибке автора, так как «несмотря на тщательные поиски, — пишет Рейнгард, — *Bacteriastrum* в Черном море не был нами обнаружен» (Рейнгард, 1909).

Bacteriastrum delicatulum попадался нам неоднократно в районе Сухуми у берегов открытого моря осенью 1949 г. и тогда же, в несколько меньшем количестве, в районе Севастопольской бухты. Возможно, что *Bacteriastrum* относится к числу тех средиземноморских форм, которые недостаточно приспособлены к условиям жизни в Черном море, вследствие чего развиваются там не всегда и в небольших количествах.

В числе 150 видов диатомовых водорослей, приводимых нами в сводке 1948 г. и в настоящей работе, значительная часть, а именно 60 видов (40%), относится к бенто-планктонным формам. Последние по своему происхождению литоральные или бентосные формы; они встречаются в планктоне главным образом в бухтах или вблизи берегов открытого моря.

Истинно планктонных форм среди диатомовых Черного моря насчитывается 90 видов, причем основную массу их составляют неритические формы, в наибольшем количестве развивающиеся вблизи берегов; к числу океанических форм относятся всего 13 видов: *Asteromphalus heptactis* (Bréb.) Ralfs., *Bacteriastrum delicatulum* Cl., *Chaetoceros borealis* Bail., *Ch. convolutus* Gastr., *Ch. densus* Cl., *Ch. decipiens* Cl., *Ch. peruvianus* Bright., *Coscinodiscus centralis* Ehr., *C. oculus iridis* Ehr., *Rhizosolenia calcar-avis* Schulz, *Rh. alata* Bright., *Rh. acuminata* (Perag.) Gran, *Thalassiothrix Frauenfeldii* Grun.

Число видов диатомовых водорослей в планктоне Черного моря, по всей вероятности, больше, чем приведено в нашей сводке. Бентосные, литоральные и эпифитные формы диатомей Черного моря до последних лет оставались неизученными, а часть из них относится, вероятно, к бентопланктонным формам. Подробное изучение диатомовых водорослей Черного моря, начтое в 1950 г. А. И. Прошкиной-Лавренко, несомненно должно пополнить список диатомей и вообще значительно обогатить наши сведения о флоре диатомовых Черного моря.

Систематический состав *Silicoflagellatae* в Черном море еще недостаточно изучен. В нашей сводке 1948 г. приводится всего 3 вида: *Ebria tripartita* (Schumann) Lemm., *Hermesinum adriaticum* Zach. и *Distephanus speculum* (Ehr.) Haeck. К настоящему времени мы зарегистрировали еще 3 вида: *Mesocena circulus* Ehr., *Dictyocha fibula* Ehr. и *Ebria antiqua* Schulz.

По данным П. И. Усачева, в центральном районе восточной половины Черного моря насчитывается 7 видов кремнежгутиковых, названия которых, автором, к сожалению, не приведены (Усачев, 1947).

К числу широко распространенных и массовых кремнежгутиковых как в открытом море, так и в бухтах, по нашим данным, относятся *Hermesinum adriaticum* (лето и осень), *Distephanus speculum* (осень и зима), *Ebria tripartita* (весна). Наиболее многочисленны в Черном море первые 2 вида, причем *Hermesinum adriaticum* характерен для верхних горизонтов, а *Distephanus speculum* находится большей частью в теневой зоне на глубинах от 25 до 110 м, появляясь в верхних горизонтах только в зимнее время года.

Список перидиней, приведенный в нашей сводке 1948 г. и включающий 97 видов, мы сократили на 6 видов в связи с тем, что некоторые виды в настоящее время отнесены к синонимам других видов, а именно: *Dinophysis ovata* Cl. et Lachm. и *D. rotundata* Cl. et Lachm. — к *Phalacroma rotundatum* (Cl. et Lachm.) Kof. et Michen., *Goniodoma acuminata* (Ehr.) Stein — к *G. polyedricum* (Pouchet) Jörgensen; *Spirodinium spirale* (Bergh) Schütt соединен с *Gyrodinium spirale* (Bergh) Kof. et Swezy, а *Hypnodinium sphaericum* Klebs и *Ceratium hirundinella* O. L. Müller исключены из списка как пресноводные виды, попавшие в Черное море случайно. Таким образом, число зарегистрированных в Черном море видов *Dinoflagellatae* с учетом 55 видов, обнаруженных впервые в Черном море в течение последних 3 лет (1949—1951 гг.), в настоящее время достигает 146.

Наибольшее число новых для Черного моря видов *Dinoflagellatae*, обнаруженных нами в течение последних 3 лет, относится к родам *Gymnodinium* Stein и *Gyrodinium* Kofoid et Swezy. Большинство последних встречено в теневой зоне, на глубинах ниже слоя температурного скачка; многие из них бесцветны, лишены хроматофоров. К числу наиболее часто встречающихся видов рода *Gymnodinium* относятся следующие: *G. neapolitanum* Schiller, *G. fuscum* (Ehr.) Stein, *G. splendens* Lebour, *G. fusus* Schütt, *G. agiliforme* Schiller, *G. rhomboides* Schütt. Большинство их указывается для Черного моря впервые. Также многочисленными оказались виды рода *Gyrodinium*. До настоящего времени в Черном море были известны всего 2 вида — *G. fissum* (Lev.) Kof. et Swezy и *G. spirale* (Bergh) Kof. et Swezy. Теперь мы имеем возможность добавить еще 8 видов: *G. adriaticum* Schiller, *G. britannia* Kof. et Swezy, *G. capsulatum* Kof. et Swezy, *G. dorsum* Kof. et Swezy, *G. fusiforme* Kof. et Swezy, *G. lachryma* (Meunier) Kof. et Swezy, *G. pingue* (Schütt) Kof. et Swezy, *G. prunus* (Wulff) Lebour.

Увеличилось также число видов рода *Amphidinium* за счет следующих 9 видов: *Amph. crassum* Lohm., *Amph. curvatum* Schiller, *Amph. cucurbita* Kof. et Swezy, *Amph. extensum* Wulff, *Amph. flagellans* Schiller, *Amph. ovum* Herdm., *Amph. globosum* Schröd., *Amph. longum* Lohm., *Amph. phaeocysticola* Lebour; некоторые виды *Gymnodinium*, *Gyrodinium* и *Amphidinium* остались еще не определенными.

Представители рода *Cochlodinium* до настоящего времени обнаружены в Черном море только нами, причем было указано лишь 2 вида: *C. archimedes* (Pouchet) Lemm., встретившийся в районе Севастополя еще в 1935 г., и *C. citron* Kof. et Swezy, встреченный в открытом море у южного берега Крыма в 1938—1939 гг. За последние годы нами зарегистрированы в Черном море как постоянные, а нередко и как часто встречающиеся формы, еще 2 вида *Cochlodinium*, а именно — *C. helix* (Pouchet) Lemm. и *C. Lebourii* Kof. et Swezy. Оба вида характерны для открытого моря, встречаются обычно в более глубинных горизонтах теневой зоны, на глубинах 50—100 м. Вследствие чрезвычайно асимметричной формы, также по причине нередко полного отсутствия окрашенных пигментов представители рода *Cochlodinium* в фиксированном виде трудно различимы среди массы бесцветного и бесформенного детрита.

Ценная находка была сделана осенью 1950 г.: в ловах планктонной сеткой в районе Балаклавской бухты в живом материале был впервые обнаружен *Polykrikos Schwarzii* Bütschli. Нам встретилась четырехклеточная колония, в каждой клетке по одному крупному ядру, протоплазма окрашена в бледнорозовый цвет. По размерам (215 μ) найденный экземпляр не отличался от типичной формы. Весной 1951 г. *P. Schwarzii* был

обнаружен также в Севастопольской бухте. На примере с *Polykrikos* мы убедились, насколько нежны и хрупки клетки *Dinoflagellatae*. После нескольких минут пребывания на предметном стекле в капле морской воды окраска и очертания клеток *Polykrikos* расплывались, превращаясь в бесформенный комок зерен и плазмы.

Не менее интересной находкой были 2 новых для Черного моря рода и вида сем. *Gymnodinidae* — *Oxyrrhis marina* Dujardin и *Massartia rotundata* (Lohm.) Schiller. Неподвижная клетка *M. rotundata* имеет форму перевернутого волчка. При долгом пребывании в капле воды на предметном стекле клетка округляется и превращается в шарик. Возможно, что этим свойством и объясняется ее видовое название.

В дополнение к ранее обнаруженному нами в Черном море *Pyrocystis lunula* Schütt [1] (сем. *Phytodinidae*) в стадии полумесяца с подвижными гимнодиниальными клетками была найдена также более ранняя стадия образования гимнодиниальных клеток, а именно — стадия деления протопласта шаровидной клетки *Pyrocystis* взаимно перпендикулярными перегородками на 8 одинаковых частей.

Род *Glenodinium* (сем. *Peridinidae*) обогатился 2 видами, ранее в Черном море не зарегистрированными, — *Gl. inflatum* Meunier и *Gl. caspicum* (Ostenf.) Schiller. Последний обнаружен в большом количестве во время февральской экспедиции 1951 г. вблизи Ялты. Клетки его, с бесцветным содержимым, по своим размерам не уклоняются от типичной формы (длина клетки 50—64 μ, ширина — 40—46 μ).

До настоящего времени в Черном море было зарегистрировано всего 4 вида *Ceratium*: *C. tripos* (O. F. Müller) Nitzsch., *C. furca* (Ehr.) Cl. et Lachm., *C. fusus* (Ehr.) Dujardin и *C. extensum* (Gourret) Cl. К этому списку мы можем теперь добавить еще следующие 5 видов: *C. pentagonum* Gourret и *C. candelabrum* (Ehr.) Stein, обнаруженные в районе Сухуми в ноябре 1949 г., и *C. unflatum* (Kof.) Jörgens, наблюдавшийся повсеместно в период весеннего расцвета фитопланктона. К списку видов *Ceratium* нужно добавить также *C. minutum* Jörgens и *C. lineatum* (Ehr.) Cl., ранее считавшиеся разновидностями *C. tripos*. Таким образом, мы насчитываем в настоящее время в Черном море 9 видов рода *Ceratium*. Нами обнаружен также *Ceratium* в стадии образования рогов; в таком виде он очень близок к *C. protuberans* (Karst.) Pauls. Некоторые из перечисленных видов в течение года под влиянием сезонных изменений экологических условий морфологически несколько видоизменяются, что особенно заметно у *C. furca*.

К числу новых для Черного моря видов перидиней относятся также следующие: *Exuviaella vaginula* (Stein) Schütt, обнаруженная в открытом море в сентябре 1948 г., *Ex. cordata* var. *aralensis* Kisselew, которая была найдена в Севастопольской бухте и в большом количестве развивалась в культурах на Севастопольской биологической станции в октябре 1950 г. *Prorocentrum obtusum* Ostenf. обнаружен в массовом количестве в феврале 1951 г. в открытом море в 2 милях от Ялты в горизонте 0—10 м (длина клетки 38—43 μ, ширина — 35—38 μ). Наша форма ближе стоит к форме, изображенной Киселевым, нежели Остенфельдом. *Pr. obtusum* считается солоноватоводной формой, встречен в Аральском и Каспийском морях (Киселев, 1950). В том же материале (февраль 1951 г.) были обнаружены еще 2 новых для Черного моря вида рода *Phalacroma* — *Ph. acutum* (Schütt) Pavill. и *Ph. minutum* Cl. Интересна также находка очень

---

[1] В сводке автора (Морозова-Водяницкая, 1948) приводится как *Diplodinium lunula* Dogiel.

маленького *Dinophysis apiculatum* Meunier, по своим размерам относящегося к наннопланктонным формам (длина клетки 18 μ, ширина — 12 μ). Этот вид был зарегистрирован в марте 1949 г. вблизи Сухуми; до настоящего времени он был известен только для Баренцова и Карского морей.

В Черном море оказались чрезвычайно распространенными представители сем. *Pterospermaceae*: к ранее указанному одному виду *Trochiscia brachiolata* в настоящем можно добавить еще 5 новых видов: *Pterosperma cristatum* Schiller, *Pt. Joergensenii* Schiller, *Pt. hemisphaericum* Meunier, *Pt. ornatum* Schiller, *Trochiscia centrota* Schiller. Особенно широко распространена и многочисленна в Черном море *Pt. cristatum*, которая встречается во все времена года, на различных глубинах как в открытых частях моря, так и в защищенных бухтах. *Pt. cristatum* отличается большими колебаниями размера клетки; чаще встречаются очень мелкие наннопланктонные формы (8—10 μ в диаметре). Несколько варьирует также характерная для птероспермы структура ребрышек на оболочке. *Pt. hemisphaericum* была находима нами в большом количестве в районе Каркинитского залива. *Pt. ornatum* обнаружена в единственном числе в центральной части восточной половины Черного моря в тотальном сетяном лове в феврале 1951 г.

Интересной находкой мы считаем *Meringosphaera mediterranea* Lohm. из сем. *Heterococcales*. Впервые этот новый для Черного моря род был отмечен сотрудниками Института микробиологии АН СССР А. Е. Криссом и Е. А. Рукиной в материалах экспедиций 1948 г. в восточной половине Черного моря почти во всех горизонтах глубоководной станции, вплоть до глубины 1000 м. Мы обнаружили этот интересный организм впервые в Балаклавской бухте в июле 1950 г. и наблюдали его в живом виде; позже, в 1951—1952 гг. мы неоднократно находили его в Севастопольской бухте с февраля по июнь непосредственно в воде батометрических проб до фиксации. В открытом море, в 50 милях от Ялты, *M. mediterranea* была вновь зарегистрирована М. Н. Лебедевой в экспедиционных материалах июня 1950 г. (на мембранных фильтрах). Количество особей мерингосфер, по подсчетам М. Н. Лебедевой, достигало 50—60 тысяч в 1 л. В том же районе *M. mediterranea* была обнаружена научным сотрудником Е. В. Белогорской в количестве 30 тысяч особей в 1 л в апреле 1952 г. (в живом виде, в батометрических пробах, до фиксации). Удивительным нужно считать нахождение мерингосфер на больших глубинах; нельзя, конечно, думать, что они находятся в живом состоянии на глубинах более 200 м, можно только предполагать, что покрывающие клетку шипы предохраняют ее от заглатывания зоопланктонными организмами, а присутствие в клетках кремния препятствует ее быстрому разрушению.

В 1950—1951 гг. мы впервые наблюдали массовое развитие в районе Севастопольской и Балаклавской бухт эвгленид и хризомонад. Мы обнаружили их весной 1950 г. в живом виде при изучении капли воды до фиксации и осаждения организмов в батометрических пробах. Как известно, эвглениды, особенно обладающие метаболическими движениями, при фиксации так сильно меняют свои размеры и форму, что нередко становятся неузнаваемыми. Наблюдавшиеся нами в Севастопольской бухте эвглены были лишены жгутиков; прикрепившись к стеклу препарата задним концом своей клетки, эвглена очень энергично метаболировала, причем содержимое ее то скапливалось у основания, то переливалось в среднюю и в верхнюю части клетки, раздувая попеременно различные ее участки. Хромотофоры яркозеленого цвета, имеют форму продолговатых зерен. Подобную эвглену под названием *Euglena* sp. приводит Ломан в своей работе по Атлантическому океану (Lohmann, 1920).

В фиксированном виде эвглены, найденные нами в Севастопольской бухте, приняли совершенно неузнаваемую форму, а именно — клетка стала равномерно тонкой и согнутой в верхней части, напоминая несколько морского конька. В таком виде наша эвглена близка к *E. deses* Ehr. В Севастопольской бухте эвглены обнаружены нами в значительном количестве весной и осенью — около 10 000 особей в 1 л; в ноябре 1950 г. мы находили эвглен в каждой капле (0.1 см^3) нефиксированной воды, взятой из пробы с поверхности моря.

В Балаклавской бухте были обнаружены другие виды эвгленид, по нашим определениям: *Eutreptia Lanowii* Steuer и *Euglena acusformis* Schiller. Более многочисленная *Eutreptia Lanowii* имеет форму сигары. По данным Шиллера, эта форма в Адриатическом море встречается очень часто в загрязненных бухтах и единичными экземплярами в чистых водах открытого моря (Schiller, 1926). Присутствие в море эвглен и большое их развитие свидительствует об опреснении верхних слоев моря у берегов весной и осенью береговым стоком. Представители эвгленид впервые были обнаружены нами осенью 1939 г. в районе Батуми, но мы тогда объяснили их присутствие в море выносом их ручьями и реками, многоводными в этом районе (Морозова-Водяницкая, 1940).

Большинство представителей *Volvocales*, описанные Шиллером для Адриатического моря, мы обнаружили и в Черном море. К настоящему моменту нами зарегистрировано 6 родов и 11 видов последних. Из *Polyblepharideae* в Черном море встречено 2 вида: *Pyramidomonas adriaticus* Schiller и *P. impressus* Schiller. В Адриатическом море первый встречается с марта по ноябрь на глубинах 0—120 м, второй вид — летом. В Черном море оба вида наблюдались с мая по сентябрь в районе Севастополя и Балаклавы в живом материале, в батометрических пробах до отцеживания и фиксации.

Из *Chlamydomonadeae* в Черном море встречены следующие 3 рода: *Chlamydomonas* Ehr., *Chloromonas* Gobi и *Carteria* Diesing. К настоящему моменту мы определили следующие виды рода *Chlamydomonas*: *Chl. cor* Schiller, *Chl. piriformis* Schiller; повидимому, число видов *Chlamydomonas*, обитающих в Черном море, значительно больше. Род *Chloromonas* в Черном море представлен 2 видами — *Chl. sphaera* Schiller и *Chl. tener* Schiller. Оба вида обнаружены в районе Севастополя весной и летом 1951 г. В Адриатическом море перечисленные виды встречаются повсеместно, большей частью с весны до осени. *Chl. sphaera* в июне 1951 г. развился в Севастопольской бухте в количестве до 220 000 особей в 1 л.

Представители рода *Carteria* в Черном море впервые обнаружены в открытом море в теневой зоне, на глубине 50 м, в некоторых случаях до 2200 особей в 1 л, что составляло 28% всех фитопланктонных организмов в этом горизонте. Вследствие того что пробы, в которых найдены *Carteria*, изучались в фиксированном состоянии, установить точно вид не удалось: по морфологическим признакам найденные нами формы ближе всего подходят к *Carteria cylindracea* Schiller или к *C. Willei* Schiller. Первая форма в Адриатическом море указана для глубин 20—50 м, вторая — для глубин 20—75 м. Кроме вышеуказанных видов мы обнаружили еще следующие 2 вида — *C. crassifilis* Schiller и *C. acuta* Schiller. Число видов *Carteria* в Черном море, повидимому, больше, чем мы приводим здесь. Представителей *Carteria*, так же как и многие другие жгутиковые водоросли, можно определить до вида только в живом состоянии.

Мелкие шаровидные и овальные клетки с окрашенными хроматофорами, встречающиеся во всех горизонтах и которых при количе-

ственном учете мы регистрируем как мелких жгутиковых, возможно, состоят в основном из представителей *Carteria*. Многие *Carteria* в Адриатическом море характерны для глубин 50—75 м (Schiller, 1926). Все представители *Volvocales* относятся к наннопланктону, большинство их отличается очень малыми размерами.

Из хризомонад в Черном море обнаружен *Dinobryon* sp. Ежегодно ранней весной, в феврале—апреле, в планктоне Севастопольской бухты появляются в массовом количестве мелкие колонии *Dinobryon* sp., исчисляемые десятками, а иногда и сотнями тысяч клеток в 1 л. В каждой капле воды, взятой весной из поверхностных слоев Севастопольской бухты, можно встретить 2—3 живые, быстро движущиеся колонии по 8—12 клеток в каждой колонии, имеющие вид миниатюрных, дихотомически разветвленных кустиков.

По морфологическим признакам обнаруженный нами *Dinobryon* не подходит ни к одному из морских видов *Dinobryon*, зарегистрированному в ряде морей: в Адриатическом море Шиллером (*D. porrectum* Schiller, *D. coalescens* Schiller), в Северном море Остенфельдом (*D. pellucidum* Levand.), в Каспийском море И. А. Киселевым (тот же *D. pellucidum* Levand.). Отличительными особенностями черноморского динобриона являются: асимметрия формы домика, стилевидная заостренность нижнего конца клетки и очень малые размеры (длина клетки 12—13 μ, ширина — 3 μ). Некоторая суженность домика в верхней части, также косо срезанный край входного отверстия придают клетке форму кувшинчика. Колония очень нежная и хрупкая, при фиксации формалином, при умирании и при накрывании препарата покровным стеклышком легко рассыпается на отдельные клетки. Колонию *Dinobryon* мы наблюдали только в живом виде, в капле воды, до фиксации и отцеживания.

Впервые *Dinobryon* был обнаружен нами в 1947 г. и с тех пор наблюдается ежегодно в Севастопольской бухте в массовом количестве ранней весной и в небольшом числе экземпляров осенью. Черноморский *Dinobryon* относится к резко выраженным наннопланктонным формам: не только отдельные клетки, но и вся колония по своим размерам не превышает 50 μ. Этой форме присущи также признаки, которые необходимо включать в понятие «наннопланктон». Наннопланктонные формы нельзя уловить планктонными сетями не только потому, что они маленькие и проходят через отверстия в мельничном газе, но и потому, что они хрупкие, легко рассыпаются и лопаются от прикосновения к ним. Изучение наннопланктона требует иных методов лова и фиксации, чем применяемые для обычного микропланктона.

Анализируя систематический состав фитопланктона Черного моря с учетом новых данных, полученных в течение последних лет, мы, как указано выше, приходим к заключению, что средиземноморский характер планктона Черного моря значительно более резко выражен, чем мы предполагали до сих пор. Близость к Средиземному морю обнаруживается не только по систематическому составу, о чем уже говорилось выше, но и по степени развития в Черном море перидиней.

Если исключить из числа 150 видов диатомовых водорослей зарегистрированные в Черном море 60 видов бенто-планктонных форм, то процентное соотношение видов основных систематических групп фитопланктона еще больше будет приближаться к процентному соотношению видов тех же групп в Средиземном море.

Представители всех прочих систематических групп фитопланктона за исключением 60 видов диатомей и, может быть, также 6 видов синезеленых относятся к истинно планктонным формам.

Таким образом, из 350 видов фитопланктонных организмов, зарегистрированных в Черном море, 284 вида, или 81%, составляют истинно планктонные формы, а 66 видов, или 19%, — группу случайных и бентопланктонных форм.

После исключения из списка диатомей бенто-планктонных форм на первое место по количеству видов в планктоне выходят перидинеи — 51.2%; диатомовые занимают второе место — 31.6%, кокколитины третье — 6.3%; все прочие виды составляют около 11% (табл. 4).

Приведенное в табл. 4 процентное соотношение числа видов различных систематических групп фитопланктона особенно характерно для открытых районов Черного моря. В открытом море перидинеи в течение всего года преобладают над диатомовыми не только по количеству видов, но и по количеству особей.

Таблица 4

Процентное соотношение числа видов основных систематических групп фитопланктона в открытом море

(без бенто-планктонных форм)

	Число видов	
	абс.	%
Dinoflagellatae	146	51.2
Diatomeae	90	31.6
Coccolithineae	18	6.3
Silicoflagellatae	6	2.5
Pterospermaceae	6	2.1
Heterocontae	2	0.7
Cystoflagellatae	1	0.3
Chrysomonadineae	1	0.3
Volvocaceae	11	3.9
Euglenaceae	3	1.1
Итого	284	100

Можно предполагать, что некоторая часть новых для Черного моря видов, зарегистрированных в течение последних лет, относятся к недавним вселенцам. К числу последних мы относим прежде всего такие массовые формы диатомовых водорослей, как *Rhizosolenia calcar-avis* Schultze, *Chaetoceros socialis* Laud., *Nitzschia pungens* var. *atlantica* Cl., которые вследствие крупных размеров клеток или колоний не могли бы остаться незамеченными, если бы они населяли Черное море в 1905—1913 гг., в период исследований планктона С. А. Зерновым и Л. В. Рейнгардом, тем более, если бы они развивались в Черном море в таких громадных количествах, в каких мы наблюдаем их в настоящее время. Массовое развитие *Rhizosolenia calcar-avis* и *Chaetoceros socialis*, как известно, временами бывает причиной цветения моря. Большое количество новых видов *Dinoflagellatae* и прочих жгутиковых, зарегистрированных нами в последнее время, объясняется тем, что мы уделяем особое внимание нанно-планктону, до сих пор остававшемуся неизученным.

Наши исследования по фитопланктону Черного моря, проводимые с 1938 г. во время многочисленных экспедиций, также при периодических круглогодичных наблюдениях над систематическим составом, численностью и биомассой фитопланктона в районе Севастополя (в 1938—1939 и 1949—1951 гг.), позволяют высказать предположение, что систематический состав фитопланктона на протяжении последних десятилетий не оставался постоянным и что Черное море непрерывно заселяется все новыми видами как из соседних водоемов, так и из далеких морей и океанов.

Новые для Черного моря фитопланктонные организмы, обнаруженные Севастопольской биологической станцией в 1949—1951 гг.

Dinoflagellatae

1. *Exuviaella cordata* var. *aralensis* Kisselew.[1]
2. *Exuviaella vaginula* (Stein) Schütt.
3. *Prorocentrum obtusum* Ostenf.
4. *Phalacroma acutum* (Schütt) Pavill.

[1] В Черном море впервые обнаружен данный вариетет.

5. *Ph. minutum* Cl.
6. *Dinophysis apiculata* Meunier.
7. *D. baltica* (Pauls.) Kof. et Skogsb.
8. *D. Levanderi* Wolosz.
9. *D. Paulsenii* Wolosz.
10. *Amphidinium crassum* Lohmann.
11. *Amph. curvatum* Schiller.
12. *Amph. cucurbita* Kof. et Swezy.
13. *Amph. extensum* Wulff.
14. *Amph. flagellans* Schiller.
15. *Amph. globosum* Schröd.
16. *Amph. longum* Lohmann.
17. *Amph. ovum* Herdm.
18. *Amph. phaeocysticola* Lebour.
19. *Gymnodinium fusus* Schütt.
20. *G. grammaticum* (Pouchet) Kof. et Swezy.
21. *G. minor* Lebour.
22. *G. marinum* Kent.
23. *G. sulcatum* Kof. et Swezy.
24. *G. splendens* Lebour.
25. *G. simplex* (Lohmann) Kof. et Swezy.
26. *G. semidivisum* Schiller.
27. *G. Wulffii* Schiller.
28. *Massartia rotundata* (Lohmann) Schiller.
29. *Gyrodinium adriaticum* Schiller.
30. *G. britannia* Kof. et Swezy.
31. *G. capsulatum* Kof. et Swezy.
32. *G. dorsum* Kof. et Swezy.
33. *G. fusiforme* Kof. et Swezy.
34. *G. lachryma* (Meunier) Kof. et Swezy.
35. *G. prunus* (Wulff) Lebour.
36. *G. pingue* (Schütt) Kof. et Swezy.
37. *Cochlodinium helix* (Pouchet) Lemm.
38. *C. Lebourii* Kof. et Swezy.
39. *Polykrikos Schwarzii* Bütschli.
40. *Torodinium robustum* Kof. et Swezy.
41. *Paulsenella chaetoceratis* (Pauls.) Chatton.
42. *Cystodinium bataviense* Klebs.
43. *Glenodinium caspicum* (Ostenf.) Schiller.
44. *Gl. inflatum* Meunier.
45. *Gl. rotundum* (Lebour) Schiller.
46. *Peridinium globulus* var. *quarnerense* Schröd.[1]
47. *P. globulus* var. *ovatum* (Pouchet) Schiller[1]
48. *P. Knipowitschii* Ussatschew.
49. *P. pyriforme* Pauls.
50. *P. trochoideum* (Stein) Lemm.
51. *Goniaulax cochlea* Meunier.
52. *G. fragilis* (Schütt) Kof.
53. *G. orientalis* Lindemann.
54. *Ceratium inflatum* (Kof.) Jörg.
55. *C. minutum* Jörg.
56. *C. pentagonum* Gourret.
57. *C. protuberans* (Karst) Pauls.
58. *C. candelabrum* (Ehr.) Stein.

Diatomeae

59. *Bacteriastrum delicatulum* Cl.
60. *Biddulphia rhombus* (Ehr.) W. Sm.
61. *Nitzschia delicatissima* Cl.
62. *N. pungens* var. *atlantica* Cl.
63. *Tropidoneis lepidoptera* (Greg.) Cl.

Coccolithineae

64. *Syracosphaera mediterranea* Lohmann.
65. *Acanthoica quathrospina* Lohmann.
66. *Coccolithophora fragilis* Lohmann.
67. *Rhabdosphaera hispida* Lohmann.
68. *Rh. longistylis* Schiller.
69. *Rh. tubulosa* Schiller.

Silicoflagellatae

70. *Ebria antiqua* Schulz.
71. *Mesocena circulus* Ehr.
72. *Dictyocha fibula* Ehr.

Silicococcales

73. *Aurosphaera echinata* Schiller.

Pterospermales

74. *Pterosperma cristatum* Schiller.
75. *Pt. hemisphaericum* Meunier.
76. *Pt. Joergensenii* Schiller.
77. *Pt. ornatum* Schiller.
78. *Trochiscia centrota* Schiller.

Heterocontae
Heterococcales

79. *Meringosphaera mediterranea* Lohmann.

Chlorophyceae
Volvocales

80. *Pyramidomonas adriaticus* Schiller.
81. *P. impressus* Schiller.
82. *Carteria acuta* Schiller.
83. *C. cylindraceae* Schiller.
84. *C. crassifilis* Schiller.
85. *Chlamydomonas cor* Schiller.
86. *Chl. piriformis* Schiller.
87. *Chloromonas sphaera* Schiller.
88. *Chl. tener* Schiller.
89. *Cymbomonas Klebsii* Schiller.
90. *Chlamydoblepharis Knollii* Schiller.

Euglenaceae

91. *Euglena acusformis* Schiller.
92. *E. deses* Ehr.
93. *Eutreptia Lanowii* Steuer.

---

[1] В Черном море впервые обнаружен данный вариетет.

Суточные изменения численности и биомассы фитопланктона в Черном море

Вопрос о суточных изменениях численности и биомассы планктона в море давно привлекает к себе внимание гидробиологов, однако в большинстве работ, посвященных этому вопросу, приведены данные только по колебаниям численности и биомассы зоопланктона на различных глубинах в связи с его ночными миграциями. О суточных изменениях численности и биомассы фитопланктона в море в опубликованной литературе данных очень мало.

Севастопольская биологическая станция с 1948 г. ведет наблюдения над суточными колебаниями численности и биомассы фитопланктона на различных глубинах — от поверхности моря до нижней границы растительной жизни. Наблюдения производятся в различные сезоны года. Наиболее продолжительные наблюдения, в течение 3½ суток, проведены в сентябре 1948 г. в открытом море, в 97 милях к югу от Херсонесского мыса.

Работа на суточной станции была начата 24 сентября в 7 часов и закончена 30 сентября в 12 часов. В связи с начавшейся 25 сентября штормовой погодой пришлось сделать перерыв на несколько дней; 28 сентября работа снова была продолжена. В течение первых суток было взято 6 серий проб, а с 28 по 30 сентября еще 14 серий. Пробы брались по возможности через каждые 4 часа батометром на глубинах 0, 2, 5, 10, 15, 20, 25, 30, 32, 37, 50, 75, 100, 125, 150, 175 и 200 м и на месте фиксировались 40% нейтрализованным формалином по 15 см^3 на 1 л. В лабораторных условиях пробы были обработаны осадочным методом. Подсчет организмов производился по видам в каждом горизонте отдельно. Всего в планктоне в батометрических пробах обнаружено около 100 видов водорослей. Нижняя граница распространения водорослей отмечена на глубинах 125—150 м. Наибольшее количество видов зарегистрировано в слое 0—25 м, на больших глубинах число видов постепенно уменьшалось, особенно заметное обеднение в видовом составе наблюдалось на глубинах 100—125 м. Некоторые виды обнаружены во всех заселенных водорослями слоях моря, до границы сероводорода (125—150 м); к таковым относятся из *Dinoflagellatae*: *Exuviaella cordata*, *Ex. compressa*, *Protoceratium reticulatum*, *Ceratium fusus*, *C. furca* и бурые шары — цисты крупных перидиней; из диатомовых водорослей на всех глубинах обнаружена только *Thalassiosira nana*.

Вертикальное распространение некоторых видов ограничено только верхними слоями моря; к таким относятся *Rhizosolenia calcar-avis*, в виде целых клеток встречавшаяся только до глубины 25 м, и *Hermesinum adriaticum*, которая глубже 50 м обычно не распространяется. Другие виды, наоборот, были находимы большей частью на глубинах от 25 до 50 м; к таким относятся крупные перидинеи: *Peridinium divergens*, *P. crassipes*, *P. pedunculatum*, *Ceratium tripos*, а также целый ряд слабо окрашенных и бесцветных жгутиковых — *Gymnodinium*, *Gyrodinium*, *Glenodinium*, *Cochlodinium* и др. Последние были находимы и в более глубоких горизонтах. В состав теневой флоры, способной существовать при ослабленном свете на глубинах 75—125 м, входят помимо бесцветных перидиней (некоторых видов *Gymnodinium*, *Gyrodinium*, *Cochlodinium*) также *Dinoflagellatae* с темными грубыми панцырями (*Protoceratium reticulatum*, некоторые виды *Goniaulax*) и специфическая группа диатомовых водорослей.

От большего или меньшего проникновения в глубину через толщу воды лучей солнечного света зависит бóльшая или меньшая глубина положения в море компенсационной точки. Положение компенсационной точки, как известно, определяет глубину слоя, «ниже которого растения больше расходуют вещества путем дыхания, чем создают в процессе фотосинтеза» (Харвей, 1948). В районе наших работ на суточной станции в сентябре компенсационная точка находилась по нашему расчету (вычисленная по определениям с помощью белого диска) в среднем на глубине 50—60 м. Компенсационная точка на протяжении ряда суток несколько меняет свое положение, перемещаясь в пределах от 40 до 64 м. Положение компенсационной точки в Черном море в сентябре на глубине 50—60 м совпадает с нижней границей слоя, богатого фитопланктоном. Глубже 50 м растительные организмы с окрашенными хроматофорами встречаются, но в сравнительно небольшом количестве. На глубине более 50 м они сменяются теневой флорой, компоненты которой, повидимому, обладают способностью восполнять недостаточно энергичный на этих глубинах процесс фотосинтеза миксотрофным питанием, усваивая растворенные в воде готовые органические вещества.

К числу диатомовых, которые на суточной станции обнаружены только на глубинах 50—125 м, а в верхних слоях не встречались или были найдены в единичных экземплярах, относятся *Thalassionema nitzschioides* и 4 вида нитчии: *Nitzschia delicatissima*, *N. longissima*, *N. closterium* и *N. pungens* var. *atlantica*. Заслуживает внимания следующее обстоятельство: все вышеуказанные виды *Nitzschia*, также *Thalassionema nitzschioides* являются обычными, часто массовыми компонентами в бухтах и заливах (Севастопольская, Новороссийская бухты, Каркинитский залив). В открытом море эти виды в наибольшем количестве обнаружены нами на глубинах 75 м, в значительно меньшем — на глубинах 50, 100 и 125 м. Такое скопление некоторых определенных видов диатомей на глубине 75 м отмечалось нами не только на суточной станции в сентябре 1948 г., но и в других частях открытого моря, в частности по разрезу Ялта—Батуми в 1946 и 1948 гг.

Как показали опыты Бенеке, Энглера и Рихтера с культивированием некоторых видов нитчий (в основном *N. putrida*), последние могут существовать в течение месяца в культурах при очень низком содержании кислорода, а также в присутствии некоторого количества сероводорода. Некоторые бесцветные нитчии могут существовать в условиях большого содержания в среде органических веществ, переходя частично к сапрофитному образу жизни (Benecke, 1900; Richter, 1906, 1909). Все эти факты приводят к выводу, что некоторые окрашенные водоросли могут существовать в теневой зоне при способности к гетеротрофному питанию. Верхняя граница теневой зоны, повидимому, совпадает с компенсационным слоем, однако фотосинтез в теневой зоне в какой-то мере еще происходит, что делает возможным существование окрашенных фотосинтезирующих водорослей и ниже компенсационной точки при условии частичного сапрофитизма.

В открытом море на суточной станции в сентябре 1948 г. преобладающая роль в фитопланктоне не только по богатству систематического состава, но и по численности принадлежала перидинеям. В верхнем горизонте (0—25 м) они составляли 70—75% общего числа фитопланктонных организмов; на глубинах более 25 м перидинеи также преобладали; в некоторых случаях исключение составлял горизонт 75 м, в котором неоднократно наблюдалось скопление диатомей (рис. 4—7).

Диатомовые водоросли в сентябре 1948 г. на суточной станции были представлены очень бедно; только в самом верхнем слое 0—10 м и на

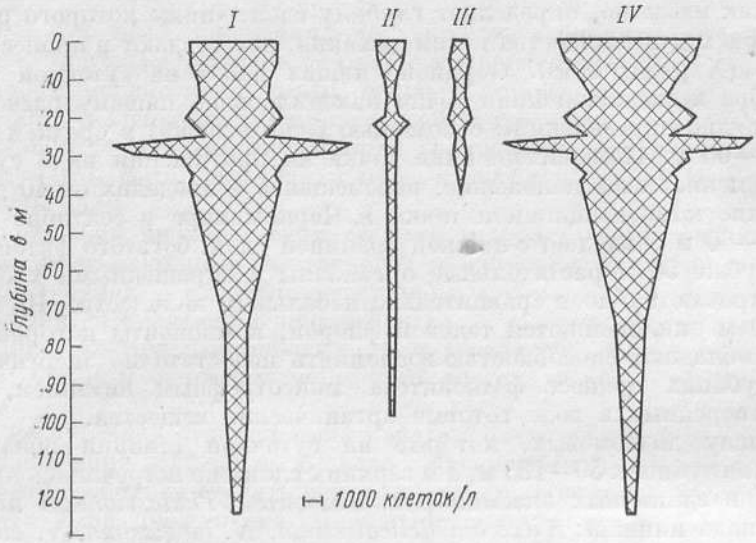

Рис. 2. Вертикальное распределение численности фитопланктона в открытом море 24 сентября 1948 г. в 7 часов.

I — Dinoflagellatae; II — Diatomeae; III — Silicoflagellatae; IV — весь фитопланктон.

глубине 75 м они развивались в более значительном количестве, чем в прочих горизонтах. Во всем фитопланктоне, заключенном в толще

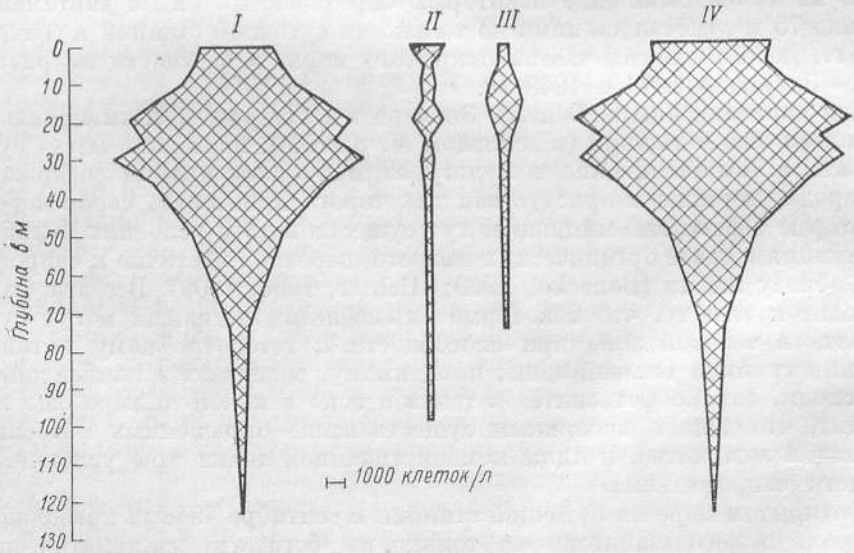

Рис. 3. Вертикальное распределение численности фитопланктона в открытом море 24 сентября 1948 г. в 15 часов.

I — Dinoflagellatae; II — Diatomeae; III — Silicoflagellatae; IV — весь фитопланктон.

воды под 1 м² поверхности моря, диатомовые составляли обычно менее 10% (рис. 8 и 9). Представители *Silicoflagellatae* в открытом море не усту-

пали по численности диатомовым; в некоторых случаях им принадлежала значительно более заметная роль, чем диатомовым: в 12 часов

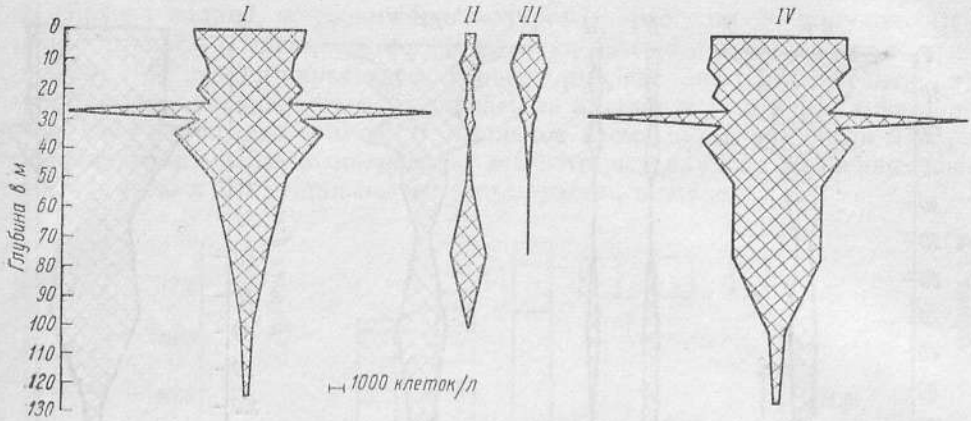

Рис. 4. Вертикальное распределение численности фитопланктона в открытом море 24 сентября 1948 г. в 21 час.

I — Dinoflagellatae; II — Diatomeae; III — Silicoflagellatae; IV — весь фитопланктон.

28 сентября, также в 9 часов и в 13 часов 29 сентября силикофлагелляты составляли до 19% всех фитопланктонных организмов, тогда как диатомовые в тех же сериях составляли всего 4—5%. Роль в планктоне прочих

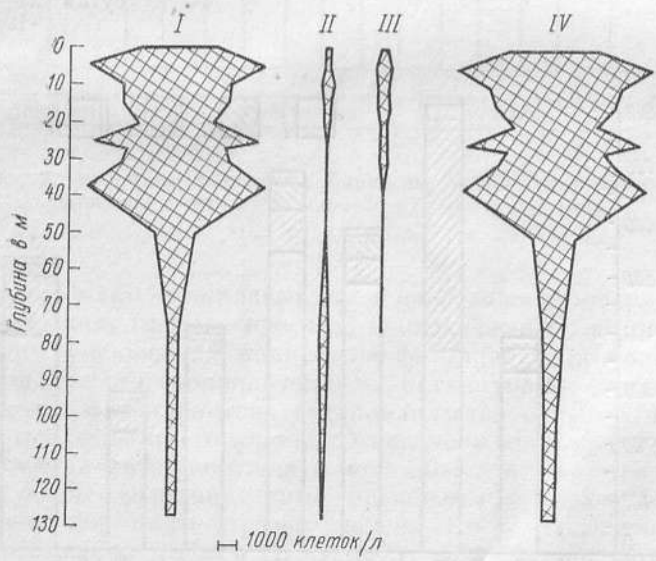

Рис. 5. Вертикальное распределение численности фитопланктона в открытом море 25 сентября в 1 час.

I — Dinoflagellatae; II — Diatomeae; III — Silicoflagellatae; IV — весь фитопланктон.

систематических групп (*Coccolithineae*, *Pterospermaceae*, *Heterocontae* и др.) настолько незначительна, что колебания их численности почти не отражались на общем количестве фитопланктона.

Количество фитопланктона в море резко изменялось как на протяжении нескольких дней, так и на протяжении одних суток. В суточных

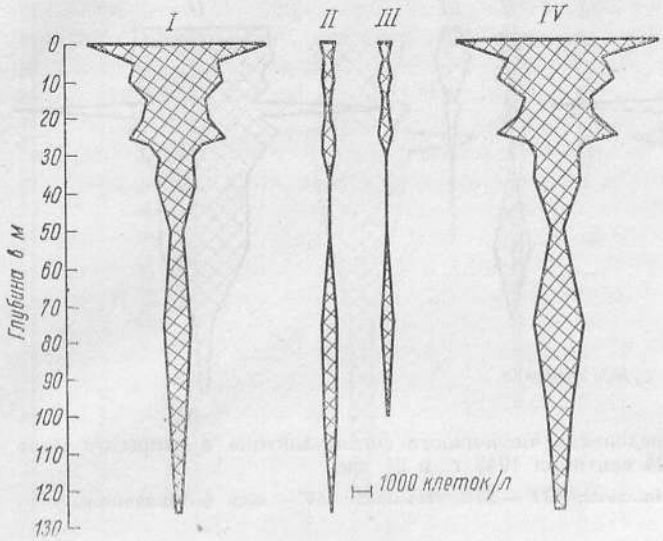

Рис. 6. Вертикальное распределение численности фитопланктона в открытом море 25 сентября в 5 часов.

I — Dinoflagellatae; II — Diatomeae; III — Silicoflagellatae; IV — весь фитопланктон.

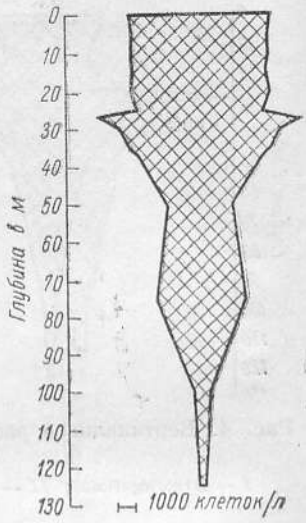

Рис. 7. Вертикальное распределение численности фитопланктона в открытом море, среднее за сутки 24—25 сентября 1948 г.

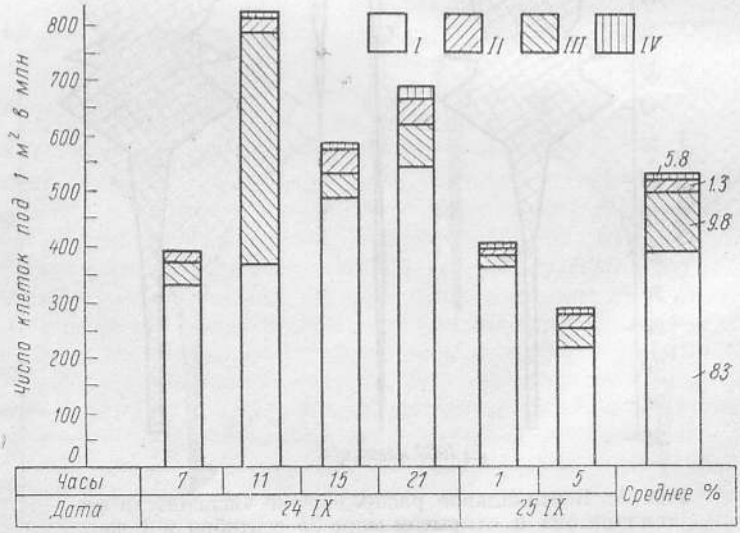

Рис. 8. Суточные изменения численности фитопланктонных организмов в открытом море 24—25 сентября 1948 г.

I — Dinoflagellatae; II — Silicoflagellatae; III — Diatomeae; IV — прочие.

колебаниях численности и биомассы фитопланктона наблюдалась суточная периодичность: период нарастания численности сменялся периодом

убывания. В дневные солнечные часы число клеток было в $1^1/_2$—2 раза больше, чем в ночные часы, причем наблюдалась определенная последовательность: уменьшение числа клеток происходило ночью, с полуночи до восхода солнца, а увеличение — утром, с рассвета до полудня. Период убывания численности фитопланктона был обычно более кратковременным, чем период нарастания. В некоторых случаях (24 и 29 сентября) минимальная численность наблюдалась не в полночь, а в 5 часов, за полтора часа до восхода солнца. В остальное время суток наличный в море фитопланктон численно колебался, в некоторых случаях медленно убывая, но чаще к концу дня постепенно нарастая в числе.

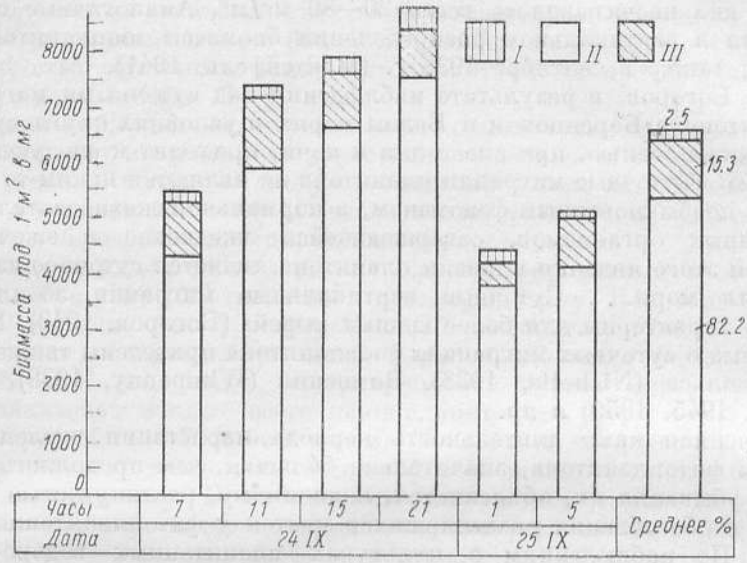

Рис. 9. Суточные изменения биомассы фитопланктонных организмов в открытом море 24—25 сентября 1948 г.

I — Dinoflagellatae; II — Silicoflagellatae; III — Diatomeae.

Колебание обилия фитопланктона в море зависит от ряда факторов (метеорологических, гидрологических, биологических), но основной причиной ночного уменьшения количества фитопланктона является, повидимому, выедание его зоопланктонными организмами; дневное увеличение численности фитопланктона обусловливается большей или меньшей интенсивностью деления его клеток. Отмеченная нами кратковременность периода убывания фитопланктона в море объясняется, повидимому, тем, что мигрирующие зоопланктонные организмы выедают фитопланктон в течение очень короткого отрезка времени. По наблюдениям А. П. Кусморской, пребывание калянуса, основного потребителя фитопланктона, в верхних слоях непродолжительно — не более 2—3 часов. Наибольшее количество калянусов в слое 0—10 м наблюдалось в полночь, около 24 часов; во время лова, происходившего от 2 до 3 часов, в верхних слоях моря оставалось немного; значительная часть, по словам автора, уже мигрировала в нижележащий слой; в 6 часов основная масса калянуса была уже на глубине 75—100 м; в светлое время суток максимум этого рачка наблюдался в слое 50—100 м и в слое 100—200 м (Кусморская, 1950).

По наблюдениям Б. П. Мантейфеля в Баренцовом море, суточные вертикальные миграции зоопланктона, отсутствующие в этом полярном море в период летнего круглосуточного освещения, начинаются во второй половине августа, одновременно с наступлением темного ночного периода. В конце августа 1938 г. в юго-западной части Баренцова моря зоопланктон днем был сконцентрирован на глубинах более 200 м, где биомассы насчитывалось 210 мг/м^3 (сырой вес); тогда же во всех прочих горизонтах, от поверхности моря до глубины 200 м, биомасса была незначительная, 30—50 мг/м^3. Ночью основная масса зоопланктона переместилась в верхний слой — 0—50 м, причем в слое 0—25 м насчитывалось 200 мг/м^3, а в слое 25—50 м — 170 мг/м^3. Одновременно в более глубоких слоях — от 50 м до дна насчитывалось всего 20—80 мг/м^3. Аналогичные суточные изменения в вертикальном распределении биомассы зоопланктона были отмечены также в сентябре 1938 г. (Мантейфель, 1941).

В. Г. Богоров, в результате наблюдений над суточными миграциями зоопланктона в Баренцовом и Белом морях в условиях круглосуточного дня, а также осенью, при смене дня и ночи, приходит к следующему заключению: «Суточные миграции планктона не являются каким-то случайным или необыкновенным феноменом, а нормальной жизнедеятельностью планктонных организмов, совершающейся ежедневно и ежечасно. . . Причиной этого явления в жизни планктона является суточное изменение освещения моря. . . Суточные вертикальные миграции зоопланктона особенно характерны для более южных морей» (Богоров, 1943). Интересные данные о суточных миграциях зоопланктона приведены также в работах Никольса (Nicholls, 1933), Вимпенни (Wimpenny, 1938), Харвея (Harvey, 1945, 1950) и др.

Отмеченная нами длительность периода нарастания численности и биомассы фитопланктона, значительно бо́льшая, чем продолжительность периода убывания их, объясняется, повидимому, растянутостью периода деления и обособления разделившихся клеток у фитопланктонных организмов. По наблюдениям в культурах планктонных водорослей на Севастопольской биологической станции в 1951 г., молодые клетки хэтоцеросов, ризосолений и других диатомовых водорослей, возникшие в результате деления клеток, полностью разобщаются только через несколько часов после деления.

В работе Вимпенни (Wimpenny, 1938) приводятся данные о суточных изменениях численности на различных глубинах (0, 15 и 30 м) некоторых массовых форм диатомовых водорослей (*Biddulphia sinensis* и *Rhizosolenia styliformis*) в связи с выеданием их зоопланктонными организмами при суточных вертикальных миграциях последних, а также в связи с вегетативным делением растительных клеток. По подсчетам автора, *Biddulphia sinensis* в 2 часа насчитывалась в количестве 14 625 клеток в 1 м^3, в 6 часов число клеток почти удвоилось, а в 10 часов увеличилось более чем втрое (45 450 клеток в 1 м^3). В другом случае число *Biddulphia* с 24 часов до 4 часов утра, т. е. за 4 часа, возросло в 9 раз. Подсчитав в планктоне количество делящихся клеток, автор отмечает, что максимальное число последних наблюдалось ночью, но разобщение делящихся клеток и потому увеличение их численности происходило утром, в 8—10 часов. Число делящихся клеток в 2 часа 29 минут составляло 42.6% всех клеток *Biddulphia*, в 6 часов — 31.3%, а в 10 часов — 26.2%. Также и в другом случае процент делящихся клеток с 28, отмеченных в полночь, к 4 часам понизился до 20, в отдельных горизонтах (0 м) с 35 снизился до 22. «Наблюдения над суточными изменениями численности зоопланктонных рачков на различных глубинах, отражающими суточные миграции зоо-

планктона, подтверждают факт выедания ночью значительной части фитопланктона во всех горизонтах и особенно в верхних слоях» (Wimpenny, 1938).

Показатели численности и биомассы всего фитопланктона в целом, без данных о систематическом составе и численности отдельных видов, недостаточны при разрешении некоторых вопросов, как то: о кормовой ценности фитопланктона, о концентрации и содержании тех или иных биохимических элементов в планктоне и ряда других вопросов, имеющих не только теоретическое, но и практически важное значение.

Полученные нами материалы по суточным колебаниям численности и биомассы отдельных видов позволяют довольно точно характеризовать, из каких элементов в каждый отдельный момент суток слагается наличный в море фитопланктон и его биомасса. Данные по убыванию и нарастанию количества отдельных видов фитопланктона на протяжении ряда суток приведены в табл. 5—8.

По нашим наблюдениям, перидинеи и кремнежгутиковые дают более стройную картину постепенного нарастания численности в дневные часы и резкой убыли в ночные и предрассветные часы, чем диатомовые водоросли. В суточных изменениях численности и биомассы диатомовых водорослей наблюдается иногда неравномерность.

Большинство видов фитопланктона, зарегистрированных в открытом море в сентябре 1948 г., относится к наннопланктону. Некоторые систематические группы, как *Silicoflagellatae*, *Coccolithineae*, *Pterospermaceae*, состоят только из наннопланктонных форм; наибольшая часть *Dinoflagellatae*, 88—90% всех видов, обнаруженных в Черном море, относится к наннопланктону; меньше всего наннопланктонных форм среди диатомовых водорослей (16—20% всех видов). Также и по численности, т. е. по количеству клеток, наннопланктонные формы значительно преобладают над микропланктонными. По наблюдениям на суточной станции 24—30 сентября 1948 г. наннопланктон в открытом море по численности в среднем составляет 75—80% всего количества фитопланктона (табл. 9 и 10, рис. 10).

В ночные часы, в период резкого уменьшения численности фитопланктона, заметно убывает численность не только наннопланктонных, но и микропланктонных форм. По нашим подсчетам, тех и других в темное время суток насчитывается вдвое меньше, чем в дневные часы. Вместо 567 млн клеток наннопланктона, зарегистрированного днем 24 сентября под 1 м^2, в 5 часов 25 сентября насчитывалось всего 222 млн клеток; по весу величина биомассы фитопланктона с 3625 мг снизилась ночью до 1473 мг. Аналогичное явление отмечено и для микропланктонных форм: вместо 118 млн клеток микропланктона, обнаруженных в дневные часы, в 1 час зарегистрировано всего 29.6 млн; по весу величина дневной биомассы микропланктона (4995 мг) снизилась ночью до 2280 мг под 1 м^2. Такое же уменьшение численности и биомассы микро- и наннопланктонных форм в ночные часы наблюдалось и в последующие сутки, в меньшей степени оно проявилось в течение 28—29 сентября и более рельефно вновь обозначилось 29—30 сентября.

Отмеченное нами интенсивное убывание в течение ночи фитопланктонных организмов компенсируется, повидимому, таким же быстрым восстановлением их количества в светлое время суток. Последнее осуществляется в основном энергичным процессом вегетативного деления клеток. По нашим наблюдениям, в культурах Севастопольской биологической станции клетки некоторых массовых форм диатомовых водорослей — *Chaetoceros curvisetus* и *Cerataulina Bergonii* — делятся один раз в сутки, а *Skeletonema costatum* и *Chaetoceros radians* — 2—4 раза в сутки.

Таблица 5

Суточные изменения численности фитопланктонных организмов в открытом море 24—25 сентября 1948 г. (число клеток под 1 м² поверхности моря в млн)

Названия организмов	Дата и часы наблюдений					
	24 сентября			25 сентября		
	7	11	15	21	1	5
Dinoflagellatae						
Exuviaella cordata	123.3	112.3	177.8	156.4	123.8	53.0
Ex. compressa	31.0	33.5	44.3	50.2	48.1	36.6
Ex. baltica и *Ex. pusilla*	14.5	26.5	68.2	109.9	92.9	44.9
Ex. marina	—	6.6	0.6	0.9	1.1	0.7
Prorocentrum micans	1.0	1.5	1.4	1.6	0.1	0.6
Phalacroma rotundatum, *Ph. Rudgei* и др.	2.1	4.0	1.7	4.9	3.1	1.5
Dinophysis acuta, *D. caudata* и др.	1.0	11.0	3.0	2.0	2.0	5.8
Gymnodinium (все виды) [1]	8.1	21.6	22.8	18.4	10.7	4.2
Gyrodinium (все виды) [2]	4.3	9.4	7.0	12.0	3.9	3.1
Amphidinium (все виды) [3]	1.6	1.4	2.2	3.7	—	—
Cochlodinium (все виды) [4]	0.2	—	2.3	3.4	0.5	0.3
Glenodinium (все виды) [5]	10.3	7.9	12.2	6.1	7.4	3.8
Peridinium trochoideum	4.8	5.9	13.7	11.1	1.1	2.1
P. achromaticum	—	5.4	1.6	6.7	—	2.7
P. Steinii	2.8	4.7	4.0	3.6	2.9	2.8
P. globulus	—	—	—	2.4	1.1	0.8
P. divergens	1.9	1.2	0.8	1.7	1.3	1.0
P. crassipes	1.4	0.4	0.1	—	0.3	0.4
P. (прочие виды) [6]	2.7	2.9	0.1	2.6	0.1	0.1
Goniaulax spinifera и др.	7.0	0.4	1.9	3.1	—	1.7
Protoceratium reticulatum	15.5	13.3	24.1	24.7	16.8	7.3
Ceratium fusus	9.0	18.3	14.9	24.0	6.3	5.5
C. furca	5.4	5.2	2.7	3.8	3.5	2.3
C. tripos	2.9	2.8	5.9	6.0	2.6	4.9
C. (прочие виды) [7]	—	0.9	4.5	0.5	0.1	2.6
Pyrophacus horologicum	0.1	1.9	—	0.6	—	—
Цисты перидиней	16.2	20.2	19.4	17.5	9.5	9.7
Мелкие жгутиковые	32.5	30.8	23.0	37.0	23.4	14.7
Прочие	32.3	17.7	36.2	20.0	8.2	3.2
Итого	331.9	367.7	496.4	534.8	371.5	216.3
Diatomeae						
Thalassiosira nana	22.0	21.8	18.6	14.1	4.9	6.2
Coscinosira sp.	0.1	—	—	5.7	1.7	—
Actinocyclus Ehrenbergii	8.1	0.8	—	3.0	0.6	2.2
Coscinodiscus sp.	3.2	0.3	2.8	2.0	1.3	—
Rhizosolenia calcar-avis	4.9	6.7	5.1	4.4	2.9	5.7
Rh. alata	1.8	4.3	2.0	1.2	0.1	—
Chaetoceros sp. (все виды) [8]	0.3	0.5	0.3	—	—	2.2
Thalassionema nitzschioides	0.3	257.1 *	11.4	42.4	6.4	18.6
Nitzschia delicatissima	—	118.6 *	—	3.2	—	1.7
N. longissima	—	11.4	0.3	11.9	0.7	—
Прочие	4.7	—	0.3	—	0.3	1.2
Итого	45.4	421.5	40.8	87.9	18.9	37.8

* На глубине 75 м.

Таблица 5 *(продолжение)*

Названия организмов	Дата и часы наблюдений					
	24 сентября			25 сентября		
	7	11	15	21	1	5
Silicoflagellatae						
Hermesinum adriaticum	16.2	19.0	31.7	42.0	13.1	8.9
Distephanus speculum	2.7	3.9	3.5	2.6	1.3	12.4
Итого	18.9	22.9	35.2	44.6	14.4	21.3
Coccolithineae [9]	—	2.0	2.8	0.3	1.4	0.7
Pterospermaceae [10]	—	2.9	3.1	2.7	—	1.7
Прочие	—	0.5	2.3	15.7	—	—
Всего под 1 м² в млн.	396.2	817.5	580.6	686.0	406.2	277.8

Примечание к табл. 5—8: [1] *Gymnodinium najadeum, G. splendens, G. lunula, G. fuscum, G. minor, G. marina* и др. — [2] *Gyrodinium fusiformis, G. adriaticum, G. pingue, G. prunus, G. lachryma* и др. — [3] *Amphidinium crassum, Amph. globosum, Amph. cucurbita, Amph. curvatum, Amph. phaeocystlicola* и др. — [4] *Cochlodinium helix, C. Lebouri.* — [5] *Glenodinium pilula, Gl. lenticula, Gl. paululum, Gl. danicum. Gl. apiculatum* и др. — [6] *Peridinium peduncylatum, P. pellucidium, P. oceanicum, P. triquetrum, P. minutum* и др. — [7] *Ceratium inflatum, C. minutum, C. lineatum, C. pentagonum.* — [8] *Chaetoceros peruvianus. Ch. densus, Ch. simplex, Ch. danicum.* — [9] *Pontosphaera Huxleyi, Rhabdosphaera stilifera, Lohmannosphaera subclausa, Calyptrosphaera incisa.* — [10] *Pterosperma cristatum.*

Таблица 6

Суточные изменения численности фитопланктонных организмов в открытом море 28—30 сентября 1948 г. (число клеток под 1 м² поверхности моря в млн)

Названия организмов	Дата и часы наблюдений									
	28 сентября			29 сентября				30 сентября		
	7	12	16	1	5	9	13	1	5	12
Dinoflagellatae										
Exuviaella cordata	190.0	197.9	162.0	102.6	120.4	142.6	189.7	89.9	115.8	124.2
Ex. compressa	87.5	95.5	58.4	61.5	63.0	104.4	43.3	43.9	87.3	38.6
Ex. baltica и *Ex. pusilla*	46.8	71.3	70.8	39.9	60.0	80.4	84.2	29.1	33.7	94.9
Ex. marina	0.6	—	0.5	6.0	8.1	5.9	6.9	1.1	1.7	3.5
Prorocentrum micans	0.5	2.0	1.6	2.6	2.3	2.0	0.4	1.7	2.2	10.4
Phalacroma rotundatum, Ph. Rudgei и др.	1.3	3.6	6.3	3.2	1.9	8.5	3.5	1.8	4.9	3.2
Oxyphysis acuta, D. caudata и др.	0.9	0.9	8.5	1.0	1.7	1.5	7.9	3.5	4.0	2.6
Gymnodinium (все виды) [1]	6.2	10.8	28.0	10.8	11.6	5.0	10.8	4.6	28.4	14.3
Gyrodinium (все виды) [2]	6.5	2.9	29.1	11.2	24.4	14.9	29.5	3.1	9.0	15.4
Amphidinium (все виды) [3]	0.5	1.4	2.9	0.2	0.7	0.8	0.3	0.6	—	3.2
Cochlodinium (все виды) [4]	—	0.5	0.3	—	2.6	3.0	0.8	0.5	2.0	0.2
Glenodinium (все виды) [5]	4.7	15.4	6.1	3.6	2.9	12.8	6.3	4.1	5.2	5.4

Таблица 6 *(продолжение)*

Названия организмов	Дата и часы наблюдений									
	28 сентября			29 сентября				30 сентября		
	7	12	16	1	5	9	13	1	5	12
Peridinium trochoideum	4.3	3.2	9.5	8.8	1.7	3.0	1.0	1.0	1.6	4.2
P. achromaticum	11.3	—	—	3.5	3.3	13.8	0.5	—	4.5	3.4
P. Steinii	2.1	4.1	6.9	7.1	2.5	5.8	4.1	2.2	3.6	1.7
P. globulus	—	1.5	2.6	—	0.4	—	—	0.2	—	1.2
P. divergens	0.7	1.7	2.2	0.6	1.4	0.2	0.8	2.5	3.0	2.2
P. crassipes	2.0	4.0	1.0	0.9	0.6	3.6	1.0	1.5	1.6	0.9
P. (прочие виды) [6]	8.4	—	4.9	0.2	—	3.0	0.3	0.1	0.9	—
Goniaulax spinifera и др.	4.2	1.1	0.5	1.0	12.8	15.5	13.4	3.5	1.4	19.7
Protoceratium reticulatum	20.9	13.1	21.3	12.0	21.2	50.4	13.0	11.4	15.1	22.8
Ceratium fusus	15.2	31.2	21.5	26.2	11.3	27.8	19.4	7.4	17.0	20.7
C. furca	4.5	11.0	10.0	5.4	5.8	6.8	13.5	2.7	6.7	1.9
C. tripos	2.3	—	7.8	5.6	4.8	—	2.1	3.4	0.8	5.4
C. (прочие виды) [7]	0.6	—	3.3	—	3.0	3.6	1.8	0.5	—	8.3
Pyrophacus horologicum	—	—	—	0.1	1.7	—	1.2	1.6	—	—
Цисты перидиней	10.4	23.3	15.6	14.5	14.2	4.5	14.2	9.2	12.2	18.8
Мелкие жгутиковые	26.1	22.6	35.7	16.2	12.0	21.8	38.9	6.8	23.8	14.5
Прочие	2.7	5.7	3.9	50.0	6.9	7.4	0.3	2.2	10.0	3.8
Итого	461.2	524.7	521.2	394.8	403.2	549.0	509.1	240.1	396.4	445.4
Diatomeae										
Thalassiosira nana	13.2	30.9	18.2	1.7	5.7	2.9	23.7	9.0	4.5	0.7
Coscinosira sp.	6.0	—	1.8	2.9	1.6	3.0	1.9	3.6	1.6	2.9
Actinocyclus Ehrenbergii	—	—	0.6	2.0	2.9	2.6	—	—	0.6	—
Coscinodiscus sp.	—	1.4	0.4	1.4	—	2.7	—	—	0.6	—
Rhizosolenia calcar-avis	6.3	16.6	12.5	12.2	12.2	12.4	5.5	5.3	6.2	7.6
Rh. alata	3.7	0.2	0.5	0.3	3.5	0.2	2.0	0.2	2.3	2.0
Chaetoceros (все виды) [8]	1.2	0.3	1.8	—	—	—	4.8	—	—	—
Thalassionema nitzschioides	41.4	7.8	36.4	39.4	20.1	3.4	9.3	14.8	38.2	73.7
Nitzschia delicatissima	11.0	6.3	21.8	39.8	23.4	0.5	3.9	0.9	9.0	14.6
N. longissima	11.0	—	—	—	—	—	0.6	—	—	3.5
Прочие	1.2	—	0.5	1.4	—	—	0.7	—	—	—
Итого	95.0	63.5	94.5	101.1	69.4	27.7	52.4	33.8	63.0	105.0
Silicoflagellatae										
Hermesinum adriaticum	25.6	80.4	32.4	8.0	29.5	93.2	33.7	11.8	36.4	12.6
Distephanus speculum	4.2	5.5	23.5	9.3	5.6	10.7	21.1	6.1	8.4	19.9
Итого	29.8	85.9	55.9	17.3	35.1	103.9	54.8	17.9	44.8	32.5
Coccolithineae [9]	—	3.5	0.5	0.4	—	—	—	0.3	—	—
Pterospermaceae [10]	1.9	7.2	1.0	0.9	0.2	1.9	3.7	0.9	0.8	0.1
Всего под 1 м² в млн	587.9	684.8	673.1	514.6	507.9	682.5	620.0	293.0	505.0	583.0

Таблица 7

Суточные изменения биомассы фитопланктонных организмов в открытом море 24—25 сентября 1948 г. (биомасса в мг под 1 м² поверхности моря)

Названия организмов	Дата и часы наблюдений					
	24 сентября				25 сентября	
	7	11	15	21	1	5
Dinoflagellatae						
Exuviaella cordata	247	225	357	313	247	106
Ex. compressa	403	435	576	653	625	476
Ex. baltica и *Ex. pusilla*	7	13	34	55	46	22
Ex. marina	—	86	8	12	14	8
Prorocentrum micans	14	21	20	22	1	8
Phalacroma rotundatum, *Ph. Rudgei* и др.	31	60	25	73	46	22
Dinophysis acuta, *D. caudata* и др.	50	550	150	100	95	290
Gymnodinium (все виды) [1]	130	346	365	295	171	67
Gyrodinium (все виды) [2]	86	188	142	240	78	62
Amphidinium (все виды) [3]	10	8	14	22	—	—
Cochlodinium (все виды) [4]	2	—	28	41	6	4
Glenodinium (все виды) [5]	41	32	49	24	30	15
Peridinium trochoideum	19	24	55	44	4	8
P. achromaticum	—	43	13	54	—	22
P. Steinii	22	38	33	29	23	22
P. globulus	—	—	—	10	4	3
P. divergens	68	43	29	61	47	36
P. crassipes	140	40	10	—	30	40
Peridinium (прочие виды) [6]	97	104	4	94	4	4
Goniaulax spinifera и др.	140	6	38	62	—	32
Protoceratium reticulatum	465	396	723	741	504	219
Ceratium fusus	585	1189	968	1560	409	357
C. furca	189	182	94	133	122	80
C. tripos	1044	1008	2124	2160	936	1764
Ceratium (прочие виды) [7]	—	27	135	15	3	78
Pyrophacus horologicum	6	133	—	42	—	—
Цисты перидиней	486	606	582	525	285	291
Мелкие жгутиковые	16	15	11	18	12	7
Прочие	32	18	36	20	8	3
Итого	4330	5836	6623	7418	3750	4046
Diatomeae						
Thalassiosira nana	13	13	11	8	3	4
Coscinosira sp.	—	—	—	6	2	—
Actinocyclus Ehrenbergii	108	11	—	40	8	27
Coscinodiscus sp.	83	7	76	54	35	—
Rhizosolenia calcar-avis	833	1139	867	748	493	969
Rh. alata	36	86	40	24	2	—
Chaetoceros (все виды) [8]	2	3	2	—	—	15
Thalassionema nitzschioides	0.1	103	4	17	3	7
Nitzschia delicatissima	—	20	—	0.5	—	0.3
N. longissima	—	3	0.1	3	0.2	—
Прочие	23	—	0.1	—	0.1	0.6
Итого	1098	1385	1000	900	546	1022

Таблица 7 *(продолжение)*

Названия организмов	Дата и часы наблюдений					
	24 сентября				25 сентября	
	7	11	15	21	1	5
Silicoflagellateae						
Hermesinum adriaticum	112	131	219	290	90	61
Distephanus speculum	6	9	8	6	3	28
Итого	118	140	227	296	93	89
Coccolithineae [9]	—	1	2	1	1	1
Pterospermaceae [10]	—	6	6	5	—	3
Всего под 1 м² в мг	5546	7368	7858	8620	4390	5161

Таблица 8

Суточные изменения биомассы фитопланктонных организмов в открытом море 28—30 сентября 1948 г. (биомасса в мг под 1 м² поверхности моря)

Названия организмов	Дата и часы наблюдений									
	28 сентября			29 сентября				30 сентября		
	7	12	16	1	5	9	13	1	5	12
Dinoflagellatae										
Exuviaella cordata	380	396	324	205	241	285	379	180	232	248
Ex. compressa	1138	1241	759	800	819	1357	563	571	1135	502
Ex. baltica и *Ex. pusilla*	23	36	36	20	30	40	42	15	17	48
Ex. marina	8	—	7	78	105	77	90	14	22	45
Prorocentrum micans	7	28	22	36	32	28	6	24	31	146
Phalacroma rotundata, *Ph. Rudgei* и др.	19	54	95	48	29	128	53	27	73	48
Dinophysis acuta, *D. caudata* и др.	45	45	425	50	85	75	395	175	200	130
Gymnodinium (все виды) [1]	99	173	448	172	186	80	173	74	454	229
Gyrodinium (все виды) [2]	130	58	582	224	488	298	590	62	180	308
Amphidinium (все виды) [3]	3	8	17	1	4	5	2	6	1	19
Cochlodinium (все виды) [4]	—	6	4	—	31	36	10	4	24	2
Glenodinium (все виды) [5]	19	62	24	14	12	51	25	16	21	22
Peridinium trochoideum	17	13	38	35	7	12	4	4	6	17
P. achromaticum	90	—	—	28	26	110	4	—	36	27
P. Steinii	17	33	55	57	20	46	33	18	29	14
P. globulus	—	6	11	—	2	—	—	1	—	5
P. divergens	25	61	79	22	50	7	29	90	108	79
P. crassipes	200	400	100	90	60	360	100	150	160	90
Peridinium (прочие виды) [6]	302	—	176	7	—	108	11	4	32	—
Goniaulax spinifera и др.	84	22	10	20	256	306	268	70	28	394
Protoceratium reticulatum	627	393	639	360	636	1515	390	342	453	684

Таблица 8 *(продолжение)*

Названия организмов	Дата и часы наблюдений									
	28 сентября			29 сентября				30 сентября		
	7	12	16	1	5	9	13	1	5	12
Ceratium fusus	988	2028	1398	1703	735	1807	1261	481	1105	1346
C. furca	158	385	350	189	203	238	473	95	234	66
C. tripos	828	—	2808	2016	1728	—	756	1224	288	1944
Ceratium (прочие виды)[7]	18	—	99	—	90	108	54	15	—	249
Pyrophacus horologicum	—	—	—	7	119	—	84	112	—	—
Цисты перидиней	312	699	468	435	426	135	426	276	366	564
Мелкие жгутиковые	13	11	18	8	6	11	19	3	12	7
Прочие	3	6	4	50	7	8	1	2	10	4
Итого	5553	6164	8996	6675	6433	7231	6241	4055	5256	7237
Diatomeae										
Thalassiosira nana	8	18	11	1	3	2	14	5	3	1
Coscinosira sp.	60	—	18	29	16	30	19	36	15	29
Actinocyclus Ehrenbergii	—	—	8	27	39	35	—	—	8	—
Coscinodiscus sp.	—	88	11	38	—	73	—	—	19	—
Rhizosolenia calcar-avis	1071	2822	2125	2074	2074	2108	935	901	1054	1292
Rh. alata	74	4	10	6	70	4	40	4	45	40
Chaetoceros (все виды)[8]	8	2	13	—	—	—	34	—	—	—
Thalassionema nitzschioides	16	3	15	16	8	1	4	6	15	29
Nitzschia delicatissima	4	1	4	7	4	—	1	—	2	2
Итого	1241	2888	2215	2198	2214	2253	1047	952	1161	1393
Silicoflagellatae										
Hermesinum adriaticum	177	555	224	55	203	643	232	81	251	88
Distephanus speculum	10	13	54	21	13	25	48	14	19	46
Итого	187	568	278	76	216	668	280	95	270	134
Coccolithineae[9]	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—
Pterospermaceae[10]	4	14	2	2	1	4	7	2	2	1
Всего под 1 м² в мг	6985	9636	11491	8951	8864	10156	7575	5104	6689	8765

По величине биомассы микропланктонные формы преобладают над нанопланктонными: биомасса микропланктонных форм диатомей составляет 95.8—97.5% биомассы всех диатомей; биомасса микропланктонных форм перидиней составляет 53—55% биомассы всех динофлагеллят. Соответственно и во всем фитопланктоне биомасса микропланктонных форм составляет более значительную часть всей биомассы, а именно — 60%, в то время как по численности микропланктонные формы составляют всего 20—24% всех клеток фитопланктона (табл. 11 и 12, рис. 11).

Таблица 9

Суточные изменения численности микро- и наннопланктонных форм фитопланктона в открытом море 24—25 сентября 1948 г. (число клеток под 1 м² поверхности моря в млн)

Названия организмов		Дата и часы наблюдений							
		24 сентября				25 сентября		Средние	
		7	11	15	21	1	5	абс.	%
Dinoflagellatae	Наннопланктонные формы	301.6	310.8	453.2	481.4	353.6	189.9	348.4	90.2
	Микропланктонные формы	30.3	56.9	43.2	53.4	17.9	26.4	38.0	9.8
Итого		331.9	367.7	496.4	534.8	371.5	216.3	386.4	100
Diatomeae	Наннопланктонные формы	30.2	22.6	18.6	22.8	7.2	8.4	18.3	16.2
	Микропланктонные формы	15.2	398.9	22.2	65.1	11.7	29.4	90.4	83.8
Итого		45.4	421.5	40.8	87.9	18.9	37.8	108.7	100
Silicoflagellatae	Наннопланктонные формы	18.9	22.9	35.2	44.6	14.4	21.3	26.2	100
	Микропланктонные формы	—	—	—	—	—	—	—	—
Итого		18.9	22.9	35.2	44.6	14.4	21.3	26.2	100
Coccolithineae, *Pterospermaceae* и др.	Наннопланктонные формы	—	5.4	8.2	18.7	1.4	2.4	6.0	100
	Микропланктонные формы	—	—	—	—	—	—	—	—
Итого		—	5.4	8.2	18.7	1.4	2.4	6.0	100
Всего под 1 м² в млн	Наннопланктонные формы	350.7	361.7	515.2	567.5	376.6	222.0	399.0	75.7
	Микропланктонные формы	45.5	455.8	65.4	118.5	29.6	55.8	128.4	24.3
	Нанно- и микропланктонные формы	396.2	817.5	580.6	686.0	406.2	277.8	527.4	100

Таблица 10

Суточные изменения численности микро- и наннопланктонных форм фитопланктона в открытом море 28—30 сентября 1948 г. (число клеток под 1 м² поверхности моря в млн)

Названия организмов		Дата и часы наблюдений										Средние	
		28 сентября			29 сентября				30 сентября			абс.	%
		7	12	16	1	5	9	13	1	5	12		
Dinoflagellatae	Наннопланктонные формы	422.4	471.3	404.9	347.6	362.7	496.0	448.9	214.0	349.9	393.6	391.1	88.0
	Микропланктонные формы	38.8	53.4	116.3	47.3	40.5	53.0	60.2	26.1	46.5	51.8	53.4	12.0
Итого		461.2	524.7	521.2	394.9	403.2	549.0	509.1	240.1	396.4	445.4	444.5	100
Diatomeae	Наннопланктонные формы	19.2	30.9	20.6	6.6	10.2	8.5	25.6	12.6	6.7	3.6	14.5	20.5
	Микропланктонные формы	75.8	32.6	73.9	94.5	59.2	19.2	26.8	21.2	56.3	101.4	56.1	79.5
Итого		95.0	63.5	94.5	101.1	69.4	27.7	52.4	33.8	63.0	105.0	70.6	100
Silicoflagellatae	Наннопланктонные формы	29.8	85.9	55.9	17.3	35.2	103.9	54.8	17.9	44.8	32.5	47.8	100
	Микропланктонные формы	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Итого		29.8	85.9	55.9	17.3	35.2	103.9	54.8	17.9	44.8	32.5	47.8	100
Coccolithineae, *Pterospermaceae* и др.	Наннопланктонные формы	1.9	10.7	1.5	1.3	0.1	1.9	3.7	1.2	0.8	0.1	2.3	100
	Микропланктонные формы	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Итого		1.9	10.7	1.5	1.3	0.1	1.9	3.7	1.2	0.8	0.1	2.3	100
Всего под 1 м² в млн	Наннопланктонные формы	473.3	598.8	482.9	372.8	408.2	610.3	533.0	245.7	402.2	429.8	455.7	80.6
	Микропланктонные формы	114.6	86.0	190.2	141.8	99.7	72.2	87.0	47.3	102.8	153.2	109.5	19.4
	Нанно- и микропланктонные формы	587.9	684.8	673.1	514.6	507.9	682.5	620.0	293.0	505.0	583.0	565.2	100

Таблица 11

Суточные изменения биомассы микро- и наннопланктонных форм фитопланктона в открытом море 24—25 сентября 1948 г. (биомасса в мг под 1 м² поверхности моря)

Названия организмов		Дата и часы наблюдений						Средние	
		24 сентября				25 сентября		абс.	%
		7	11	15	21	1	5		
Dinoflagellatae	Наннопланктонные формы	2084	2559	3045	3269	2003	1354	2386	44.7
	Микропланктонные формы	2246	3277	3570	4149	1747	2692	2948	55.3
Итого		4330	5836	6623	7418	3750	4046	5334	100
Diatomeae	Наннопланктонные формы	121	24	11	54	13	31	42	4.2
	Микропланктонные формы	977	1361	989	846	533	991	950	95.8
Итого		1098	1385	1000	900	546	1022	992	100
Silicoflagellatae	Наннопланктонные формы	118	140	227	296	93	89	160	100
	Микропланктонные формы	—	—	—	—	—	—	—	—
Итого		118	140	227	296	93	89	160	100
Coccolithineae, *Pterospermaceae* и др.	Наннопланктонные формы	—	7	8	6	1	4	4	100
	Микропланктонные формы	—	—	—	—	—	—	—	—
Итого		—	7	8	6	1	4	4	100
Всего под 1 м² в мг	Наннопланктонные формы	2323	2730	3291	3625	2110	1478	2593	40
	Микропланктонные формы	3223	4638	4567	4995	2280	3683	3897	60
	Нанно- и микропланктонные формы	5546	7368	7858	8620	4390	5161	6490	100

Таблица 12

Суточные изменения биомассы микро- и наннопланктонных форм фитопланктона в открытом море 28—30 сентября 1948 г. (биомасса в мг под 1 м² поверхности моря)

Названия организмов		Дата и часы наблюдений										Средние	
		28 сентября			29 сентября				30 сентября				
		7	12	16	1	5	9	13	1	5	12	абс.	%
Dinoflagellatae	Наннопланктонные формы	2913	3168	3218	2466	3257	4402	2907	1775	2918	3154	3018	47
	Микропланктонные формы	2640	2996	5778	4209	3176	2829	3334	2280	2338	4083	3366	53
Итого		5553	6164	8996	6675	6433	7231	6241	4055	5256	7237	6384	100
Diatomeae	Наннопланктонные формы	68	18	37	57	58	67	33	41	26	30	44	2.5
	Микропланктонные формы	1173	2870	2178	2141	2156	2186	1014	911	1135	1363	1743	97.5
Итого		1241	2883	2215	2198	2214	2253	1047	952	1161	1393	1787	100
Silicoflagellatae	Наннопланктонные формы	187	568	278	76	216	668	280	95	270	134	277	100
	Микропланктонные формы	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Итого		187	568	278	76	216	668	280	95	270	134	277	100
Coccolithineae, Pterospermaceae и др.	Наннопланктонные формы	4	16	2	2	1	4	7	2	2	1	4	100
	Микропланктонные формы	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Итого		4	16	2	2	1	4	7	2	2	1	4	100
Всего под 1 м² в мг	Наннопланктонные формы	3172	3770	3535	2601	3532	5141	3227	1913	3216	3319	3343	40.0
	Микропланктонные формы	3813	5866	7956	6350	5332	5015	4348	3191	3473	5446	5109	60.0
	Нанно- и микропланктонные формы	6985	9636	11491	8951	8864	10156	7575	5104	6689	8765	8452	100

В столбе воды от 0 до 125 м под 1 м² поверхности моря количество всего фитопланктона определялось сотнями миллионов клеток, а в весо-

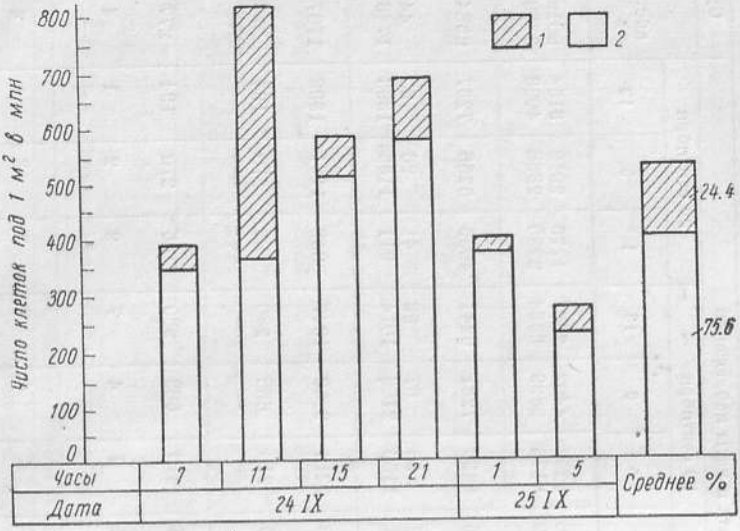

Рис. 10. Суточные изменения численности микро- и наннопланктонных форм фитопланктона в открытом море 24—25 сентября 1948 г.

1 — микропланктонные формы; 2 — наннопланктонные формы.

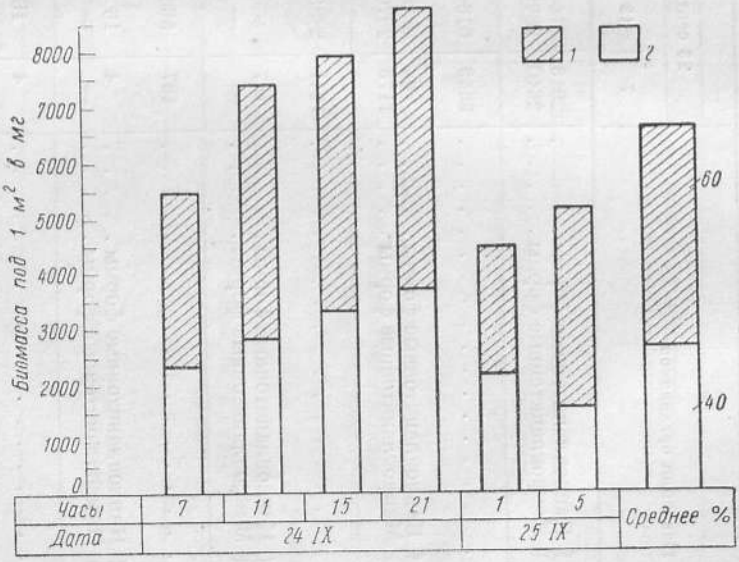

Рис. 11. Суточные изменения биомассы микро- и наннопланктонных форм фитопланктона в открытом море 24—25 сентября 1948 г.

1 — микропланктонные формы; 2 — наннопланктонные формы.

вом выражении биомасса определялась граммами сырого веса (табл. 4—7). На протяжении суток численность фитопланктонных орга-

низмов в одном и том же участке моря колебалась от 280 до 817 млн клеток под 1 м², а биомасса — от 4.5 до 11.5 г под 1 м². Не всегда увеличение численности фитопланктона совпадает по времени с увеличением биомассы; нередко причиной увеличения биомассы фитопланктона служит появление в планктоне сравнительно небольшого количества крупных форм диатомовых или перидиней, тогда как массовое появление наннопланктонных форм нередко почти не повышает величину биомассы всего фитопланктона в целом.

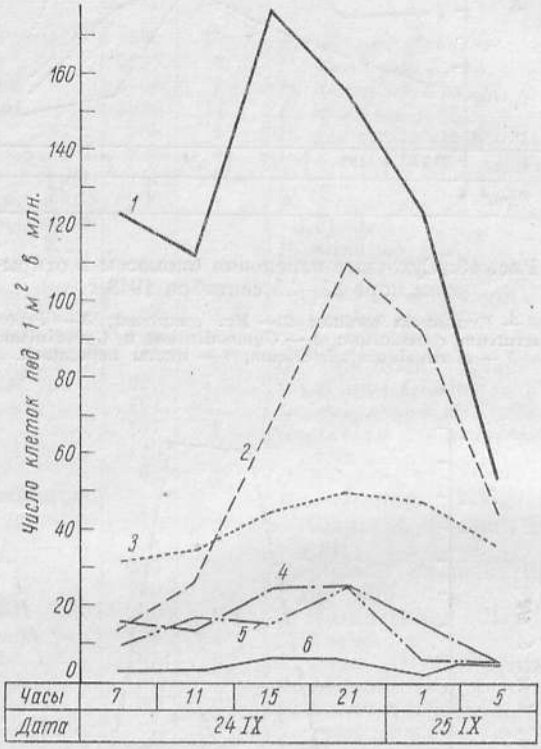

Рис. 12. Суточные изменения численности отдельных видов в открытом море 24—25 сентября 1948 г.

1 — Exuviaella cordata; 2 — Ex. baltica; 3 — Ex. compressa; 4 — Protoceratium reticulatum; 5 — Ceratium fusus; 6 — C. tripos.

Перидинеи по средним за сутки под 1 м² поверхности моря от 0 до 125 м составляли 73—78% общей численности всего фитопланктона и почти столько же по биомассе — 76—82%; диатомовые по численности составляли 12—20%, а по биомассе — 15—21%; кремнежгутиковые, соответственно — 5.8% и 2.5—3%. Прочие виды по биомассе имеют чрезвычайно малое значение. Средняя для глубин 0—125 м биомасса всего фитопланктона составляет в 1 м³ 62 мг, а под 1 м² — 7.7 г; средняя для глубин 0—125 м численность фитопланктона в 1 л 4410 клеток, а под 1 м² — 551 млн клеток (по средним для 3 суток).

Числовые данные по суточному изменению численности и биомассы каждого вида в отдельности характеризуют степень значения в планктоне отдельных видов, при этом выявляются массовые формы (рис. 12—14).

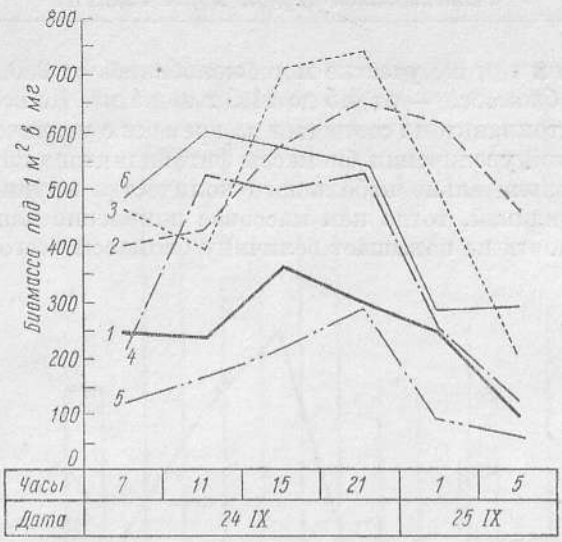

Рис. 13. Суточные изменения биомассы в открытом море 24—25 сентября 1948 г.

1 — Exuviaella cordata; 2 — Ex. compressa; 3 — Protoceratium reticulatum; 4 — Gymnodinium и *Gyrodinium; 5 — Hermesinum adriaticum; 6* — цисты перидиней.

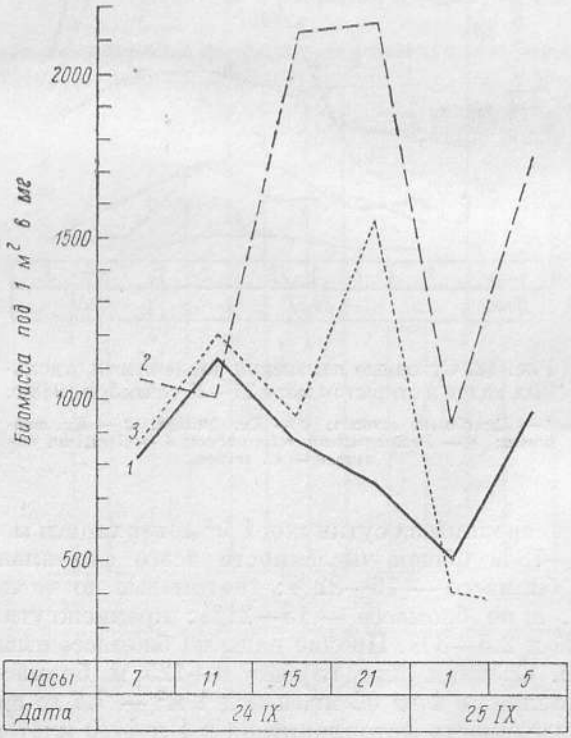

Рис. 14. Суточные изменения биомассы в открытом море 24—25 сентября 1948 г.

1 — Rhizosolenia calcar-avis; 2 — Ceratium tripos; 3 — C. fusus.

Таблица 13

Максимальные численность и биомасса отдельных видов фитопланктона в открытом море на суточной станции 24—30 сентября 1948 г.

Названия организмов	Число клеток в 1 л	Биомасса в мг в 1 м³
Dinoflagellatae		
Exuviaella cordata Ostenf.	9554	19
Ex. pusilla Schiller	5525	3
Ex. baltica Lohmann	4705	2
Ex. compressa Ostenf.	3330	4
Ex. perforata Gran	368	1
Ex. marina Cienk.	318	4
Ex. vaginula (Stein) Schütt	117	0.2
Prorocentrum micans Ehr.	500	7
Phalacroma rotundatum (Clap. et Lachm.) Kof. et Mich.	304	5
Ph. Rudgei Murr. et Witt.	166	1
Ph. sphaeroideum Schiller	156	1.4
Ph. minutum Cl.	131	1
Ph. pulchellum Lebour	78	0.7
Dinophysis acuta Ehr.	330	12
D. caudata Kent	164	11
D. ovum Schütt	137	3
D. sacculus Stein	122	2
D. hastata Stein	60	2
Amphidinium operculatum Clap. et Lachm.	672	4
Gymnodinium splendens Lebour	280	6
G. fisus Schütt	230	4
G. rhomboides Schütt	200	0.4
G. agile Kof. et Swezy	173	2
G. najadeum Schiller	169	2
G. neapolitanum Schiller	90	1
G. agiliforme Schiller	90	0.2
Gyrodinium fusiforme Kof. et Swezy	990	45
G. adriaticum Schiller	484	22
G. fissum (Lev.) Kof. et Swezy	87	1
G. lachryma (Meunier) Kof. et Swezy	30	0.2
Cochlodinium helix Lebour	139	2
C. Lebourii Kof. et Swezy	86	1
Pyrophacus horologicum Stein	122	9
Glenodinium pilula (Ostenf.) Schiller	420	1.7
Gl. paululum Lindemann	345	1.4
Gl. danicum Pauls.	312	1.2
Gl. lenticula (Bergh) Schiller	281	4
Gl. apiculatum Zach.	123	0.5
Peridinium achromaticum Lev.	547	4
P. trochoideum (Stein) Lemm.	520	2
P. Steinii Jörg.	507	4
Peridinium globulus Stein	337	8
P. oceanicum Vanh.	283	17
P. divergens Ehr.	223	8
P. crassipes Kof.	210	21
P. pedunculatum Schütt	147	7
P. pellucidum (Bergh) Schütt	127	4
P. triquetrum (Ehr.) Lebour	78	0.5
P. minutum Kof.	48	1.5
P. sphaericum Okamura	38	4
P. solidicorne Mangin	27	3
Goniaulax orientalis Lindemann.	556	11
G. spinifera (Clap. et Lachm.) Diesing	416	8
G. scrippsae Kof.	362	7
Goniaulax polygramma Stein	127	6
G. polyedra Stein	87	4
Protoceratium reticulatum (Clap. et Lachm.) Bütschli	1333	40
Ceratium fusus (Ehr.) Dujardin	1520	99
C. furca (Ehr.) Clap. et Lachm.	840	29
C. tripos (O. Müll.) Nitzsch	397	143
C. inflatum (Kof.) Jörg.	266	17
C. lineatum (Ehr.) Cl.	152	5
C. pentagonum f. *robustum* (Cl.) Jörg.	120	20
Pyrocystis lunula (Dogiel) Schütt	148	10
Мелкие жгутиковые	1230	1
Цисты перидиней	840	25
Diatomeae		
Thalassiosira nana Lohmann	1845	1
Actinocyclus Ehrenbergii Ralfs	402	5
Rhizosolenia calcar-avis. Schultze	782	256
Rh. alata Bright	257	5
Rh. fragilissima Bergon	69	0.4
Thalassionema nitzschioides Grun	9492	12
Nitzschia delicatissima Cl.	4747	1
N. closterium W. Sm.	474	0.04
N. longissima (Bréb.) Ralfs	440	0.1
N. pungens var. *atlantica* Cl.	39	0.04
Chaetoceros compresus Laud.	348	2

Таблица 13 *(продолжение)*

Названия организмов	Число клеток в 1 л	Биомасса в мг в 1 м³	Названия организмов	Число клеток в 1 л	Биомасса в мг в 1 м³
Chaetoceros affinis Laud.	270	1	Silicoflagellatae		
Ch. simplex Ostenf.	117	0.1			
Ch. peruvianus Bright.	70	0.5	*Hermesinum adriaticum* Zach.	4253	29
Ch. densus Cl.	56	0.7	*Distephanus speculum* (Ehr.) Haeck	726	2
Hemiaulus Hauckii Grun	277	2			
Cerataulina Bergonii Perag	66	6			
Grammatophora marina (Lyngb.) Kütz.	125	2	Pterospermaceae		
Rhabdonema adriaticum Kütz	115	3	*Pterosperma cristatum* Schiller	423	0.4
Melosira moniliformis (O. Müll.) Ag.	54	1			

В табл. 13 приведены данные по максимальной численности и биомассе отдельных видов на трехсуточной станции. Наиболее заметное место в планктоне открытого моря за время наблюдений принадлежало мелкой наннопланктонной форме перидиней — *Exuviaella cordata*, количество которой насчитывалось до 9.5 тысяч особей в 1 л, а под 1 м² — до 198 млн. К числу массовых форм мы отнесли также виды, исчисляемые десятками миллионов под 1 м², как *Exuviaella compressa*, *Ex. baltica*, *Ex. pusilla*, *Protoceratium reticulatum*, *Ceratium fusus*, отчасти *C. furca*. Виды рода *Exuviaella* по численности составляли основную часть фитопланктона. По биомассе наиболее заметны в фитопланктоне крупные перидинеи — *Ceratium tripos*, *C. fusus*, несколько меньшая роль принадлежит *Protoceratium reticulatum*, видам рода *Exuviaella*, *Dinophysis*, *Gyrodinium* и *Gymnodinium*. Среди диатомовых по численности к массовым формам относится только *Thalassiosira nana* и в некоторых горизонтах на глубинах 50—100 м *Thalassionema nitzschioides* и *Nitzschia delicatissima*; по биомассе наибольшее значение имеют *Rhizosolenia calcar-avis* вследствие крупных размеров клетки (табл. 13).

Среди кремнежгутиковых по численности первое место принадлежит *Hermesinum adriaticum* (4253 клеток в 1 л), биомасса которых, однако, не достигает больших величин из-за незначительных размеров клетки. По численности 12—15 массовых форм составляют 75—85% всех фитопланктонных организмов; по биомассе — 85—95% всей биомассы фитопланктона. Прочие виды по численности все вместе составляют 15—25%, а по биомассе и того меньше — 5—15% всей биомассы фитопланктона (табл. 14—17).

Особенно резко выраженное суточное колебание численности и биомассы фитопланктона наблюдалось 24—25 сентября, а также 29—30 сентября, когда численность фитопланктона за ночь понизилась более чем вдвое сравнительно с численностью в дневные часы. В полдень 24 сентября под 1 м² насчитывалось 817 млн клеток, в 1 час 25 сентября — 406 млн, т. е. вдвое меньше, а к 5 часам численность фитопланктона снизилась до 278 млн, т. е. уменьшилась почти в 3 раза. В последующие сутки наблюдений 28—29 сентября суточные колебания численности были менее резко выражены, но в последний день работы — 29—30 сентября — снова установилась более резкая разница в численности между дневными и ночными часами. Максимальное число клеток днем 29 сентября состав-

Таблица 14

Численность и биомасса массовых форм фитопланктона в открытом море 24 сентября 1948 г. в 21 час

Названия организмов	Число клеток под 1 м² в тысячах		Названия организмов	Биомасса в мг под 1 м²	
Exuviaella cordata . .	156416		*Ceratium tripos* . . .	2160	
Ex. baltica и *Ex. pusilla*	109900		*C. fusus*	1560	
Ex. compressa	50244		*Rhizosolenia calcar-avis*	748	
Thalassionema nitzschioides	42361		*Protoceratium reticulatum*	741	
Hermesinum adriaticum	41966		*Exuviaella compressa* .	653	
Protoceratium reticulatum	24706	521892 (77%)	Цисты перидиней . .	525	
Geratium fusus	23960		*Exuviaella cordata* . .	313	7758 (90%)
Gymnodinium (все виды)	18328		*Gymnodinium* (все виды)	295	
Цисты перидиней . .	17512		*Hermesinum adriaticum*	290	
Thalassiosira nana . .	14109		*Gyrodinium* (все виды)	240	
Gyrodinium (все виды)	12012		*Ceratium furca* . . .	133	
Ceratium tripos . . .	6012		*Dinophysis acuta* . .	100	
Rhizosolenia calcar-avis	4366		Прочие 44 вида . . .	862 (10%)	
Прочие 48 видов . . .	164062 (23%)				
Всего . . .	685954		Всего . . .	8620	

Таблица 15

Численность и биомасса массовых форм фитопланктона в открытом море 25 сентября 1948 г. в 5 часов

Названия организмов	Число клеток под 1 м² в тысячах		Названия организмов	Биомасса в мг под 1 м²	
Exuviaella cordata . .	52878		*Ceratium tripos* . . .	1764	
Ex. baltica и *Ex. pusilla*	44856		*Rhizosolenia calcar-avis*	969	
Ex. compressa	36613		*Exuviaella compressa* .	476	
Thalassionema nitzschioides	18612		*Ceratium fusus* . . .	357	
Distephanus speculum .	12420		Цисты перидиней . .	291	
Цисты перидиней . .	9667		*Dinophysis acuta* . .	290	
Hermesinum adriaticum	8912	220980 (80%)	*Protoceratium reticulatum*	219	4742 (92%)
Gymnodinium и *Gyrodinium*	7349		*Exuviaella cordata* . .	106	
Protoceratium reticulatum	7285		*Ceratium furca* . . .	80	
Thalassiosira nana . .	6230		*Gymnodinium* (все виды)	67	
Rhizosolenia calcar-avis	5689		*Gyrodinium* (все виды)	62	
Ceratium fusus	5520		*Hermesinum adriaticum*	61	
C. tripos	4949		Прочие 38 видов . .	419 (8%)	
Прочие 37 видов . . .	56961 (20%)				
Всего . . .	277941		Всего . . .	5161	

Таблица 16

Численность и биомасса массовых форм фитопланктона в открытом море 30 сентября 1948 г. в 1 час

Названия организмов	Число клеток под 1 м² в тысячах		Названия организмов	Биомасса в мг под 1 м²	
Exuviaella cordata . .	89877	217009 (74%)	*Ceratium tripos* . . .	1224	4400 (86%)
Ex. compressa	43920		*Rhizosolenia calcar-avis*	901	
Ex. baltica и *Ex. pusilla*	29139		*Exuviaella compressa* .	571	
Hermesinum adriaticum	11762		*Ceratium fusus* . . .	481	
Protoceratium reticulatum	11368		*Protoceratium reticulatum*	342	
Цисты перидиней . .	9199		Цисты перидиней . .	276	
Thalassiosira nana . .	9021		*Exuviaella cordata* . .	180	
Ceratium fusus	7415		*Dinophysis acuta* . .	175	
Rhizosolenia calcar-avis	5308		*Ceratium furca* . . .	95	
Прочие 42 вида . . .	76066 (26%)		*Hermesinum adriaticum*	81	
			Gymnodinium (все виды)	74	
			Прочие 40 видов . .	704 (14%)	
Всего . . .	293075		Всего . . .	5104	

Таблица 17

Численность и биомасса массовых форм фитопланктона в открытом море 30 сентября 1948 г. в 12 часов

Названия организмов	Число клеток под 1 м² в тысячах		Названия организмов	Биомасса в мг под 1 м²	
Exuviaella cordata . .	124234	508193 (87%)	*Ceratium tripos* . . .	1944	7481 (85%)
Ex. baltica и *Ex. pusilla*	94948		*C. fusus*	1346	
Thalassionema nitzschioides	73650		*Rhizosolenia calcar-avis*	1292	
Exuviaella compressa .	38553		*Protoceratium reticulatum*	684	
Gyrodinium и *Gymnodinium*	29606		Цисты перидиней . .	564	
Protoceratium reticulatum	22803		*Gymnodinium* и *Gyrodinium*	537	
Ceratium fusus	20724		*Exuviaella compressa* .	502	
Distephanus speculum .	19950		*Ex. cordata*	248	
Goniaulax (все виды) .	19716		*Prorocentrum micans* .	146	
Цисты перидиней . .	18827		*Dinophysis acuta* . .	130	
Nitzschia delicatissima.	14605		*Hermesinum adriaticum*	88	
Hermesinum adriaticum	12575		Прочие 30 видов . .	1284 (15%)	
Prorocentrum micans .	10390				
Rhizosolenia calcar-avis	7612				
Прочие 27 вида . . .	74892 (13%)				
Всего . . .	583085		Всего . . .	8765	

Таблица 18

Суточные изменения в вертикальном распределении численности Dinoflagellatae, Diatomeae, Silicoflagellatae и всего фитопланктона 24—25 сентября 1948 г. в открытом море (число клеток в 1 л)

Глубина (в м)	24 сентября 7 часов					24 сентября 11 часов				
	Dinoflagellatae	*Diatomeae*	*Silicoflagellatae*	прочие	всего	*Dinoflagellatae*	*Diatomeae*	*Silicoflagellatae*	прочие	всего
0	5551	1536	568	—	7655	4573	543	972	48	6136
5	4464	1416	952	—	6832	5281	368	1105	123	6877
10	3850	450	650	—	4950	5098	1422	711	119	7350
15	3664	210	288	—	4162	8523	467	350	—	9340
20	5115	819	1180	—	7114	2760	1200	840	120	4920
22	4153	1913	341	—	6407	Нет данных				
25	3296	658	200	—	4154	4805	844	142	849	6640
27	12520	429	58	—	13007	5063	810	607	—	6480
29	10685	457	454	—	11596	10888	126	—	126	11140
30	5620	170	10	—	5800	9207	657	55	55	9974
32	5255	497	200	—	5952	Нет данных				
34	4258	—	134	—	4392	11283	981	246	—	12510
37	4720	338	118	—	5176	5248	234	78	—	5560
50	Нет данных					2000	1500	—	—	3500
75	1221	331	—	—	1551	2122	14530	98	—	16750
100	967	187	—	—	1154	259	16	—	—	275
125	136	—	—	—	136	320	—	—	—	320

Глубина (в м)	24 сентября 15 часов					24 сентября 21 час				
	Dinoflagellatae	*Diatomeae*	*Silicoflagellatae*	Прочие	Всего	*Dinoflagellatae*	*Diatomeae*	*Silicoflagellatae*	Прочие	Всего
0	3715	1858	465	232	6270	7614	622	1088	—	9324
2	4375	1500	125	125	6125	Нет данных				
5	4480	390	487	—	5357	7148	470	1640	117	9375
10	5838	730	1338	244	8150	5900	1400	2300	—	9600
15	8714	286	1715	—	10715	5759	367	1837	—	7963
20	11661	1546	1265	140	14612	7249	358	1159	56	8822
25	10203	356	593	475	11627	5461	693	433	86	6673
27	8417	377	460	—	9254	24840	180	990	—	26010
29	13124	624	156	—	13904	6947	469	629	37	8082
35	Нет данных					10034	101	—	101	10236
37	9147	339	339	225	10050	Нет данных				
50	4505	87	87	87	4766	5045	257	—	513	5815
75	905	150	75	—	1130	2505	2367	47	47	4966
100	364	272	—	—	636	755	132	—	197	1084
125	97	—	—	—	97	89	—	—	—	89

Таблица 18 (*продолжение*)

Глубина (в м)	25 сентября 1 час					25 сентября 5 часов				
	Dinoflagellatae	*Diatomeae*	*Silicoflagellatae*	прочие	всего	*Dinoflagellatae*	*Diatomeae*	*Silicoflagellatae*	прочие	всего
0	3883	227	354	—	4464	9445	518	622	—	10585
2	6286	123	616	123	7148	4367	253	380	63	5063
5	9193	183	730	60	10166	3729	268	175	—	4172
10	5551	628	628	105	6912	4861	417	555	139	5972
15	5417	333	500	—	6250	3070	258	195	—	3523
20	3900	260	173	—	4333	3484	174	174	58	3890
25	8547	80	263	80	8970	5031	559	466	93	6149
27	5297	—	—	—	5297	2784	135	—	54	2973
29	5698	—	219	—	5917	1773	302	34	35	2144
37	9454	94	50	—	9598	2095	33	68	34	2230
50	2119	92	—	—	2211	643	39	—	—	682
75	625	254	24	—	903	1473	588	442	—	2503
100	430	54	—	—	484	688	441	35	—	1164
125	473	59	—	—	532	295	66	—	27	388

Таблица 19

Суточные изменения в вертикальном распределении численности фитопланктонных организмов в открытом море 28—30 сентября 1948 г. (число клеток в 1 л)

Глубина (в м)	Дата и часы наблюдений										Средние за сутки
	28 сентября			29 сентября				30 сентября			
	7	12	16	1	5	9	12	1	5	12	
0	10130	9600	4852	4710	8200	8000	5494	5920	6100	6008	6901
5	7620	15310	4662	Нет данных	8870	7290	5410	8415	8047	7750	8153
10	10060	21818	13887	5940	4500	10570	5600	7250	7500	6610	9374
15	9050	6500	5500	6770	4370	13775	Нет данных	7170	9410	Нет данных	7818
20	9910	9207	4430	4700	Нет данных	6648	7484	4300	7700	5200	6620
25	6115	11027	11100	6720	10860	5500	7875	4970	Нет данных	4362	7614
28	10000	7650	8420	9000	10250	6748	7742	4335	8280	Нет данных	8047
30	10845	7615	Нет данных	8000	9832	6368	Нет данных	9480	Нет данных	5830	8281
32	9120	8210	7840	8360	Нет данных	10150	Нет данных	Нет данных	Нет данных	Нет данных	8736
37	9740	10810	8460	3140	9610	5240	11430	1458	6500	12610	7900
50	2850	Нет данных	11858	8038	2215	8380	10250	812	2950	4800	5795
75	4700	1620	3530	4180	3070	3200	2296	730	3780	5931	3304
100	516	162	565	270	1200	3820	930	596	1800	490	1035
125	330	Нет данных	450	180	177	127	167	355	Нет данных	Нет данных	239

ляло 682 млн, к 1 часу 30 сентября количество фитопланктона снизилось до 293 млн клеток под 1 м², т. е. уменьшилось в 2 раза с лишним (табл. 5 и 6). Слабо выраженное суточное колебание численности фитопланктона, отмеченное 28—29 сентября, мы объясняем штормом в предшествовавшие дни.

Уменьшение численности фитопланктона в ночные часы происходит за счет уменьшения количества особей всех систематических групп. Менее отчетливо выражены суточные колебания численности диатомовых, количество которых в ночные часы в некоторых случаях не только не уменьшалось, но даже несколько возрастало. Слабо выраженные суточные колебания численности диатомей объясняются, повидимому, тем, что основную массу их в это время года в открытом море составляют *Rhizosolenia calcar-avis*, крупные клетки которых почти не используются в пищу зоопланктоном. Нерезко выражены также суточные колебания численности диатомей, населяющих теневую зону, — *Thalassionema nitzschioides* и виды *Nitzschia* (на глубинах 50—100 м). Процентное соотношение численности основных систематических групп фитопланктона в ночные часы несколько изменяется за счет возрастания роли диатомей. Последнее объясняется, повидимому, сравнительно меньшим выеданием диатомовых водорослей зоопланктоном: днем 28 сентября диатомовые составляли 9—14 %, в полночь — 20% всех фитопланктонных организмов; так же и на следующий день: утром в 9 часов диатомовые составляли всего 4%, в полдень — 8%, а в полночь с 29 на 30 сентября— 11.5% (табл. 6 и 10).

В суточных колебаниях численности кремнежгутиковых, все представители которых по размерам относятся к наннопланктону, наблюдалась обратная картина: днем 24 сентября они составляли 6—6.5%, а ночью — 3.5%, днем 28—30 сентября — 8—15%, а ночью — 3—6%. Что же касается перидиней, то несмотря на заметное уменьшение их численности в ночные часы они неизменно оставались массовыми формами на протяжении всех суток, составляя от 76 до 82% всех клеток фитопланктона (табл. 9 и 10). Перидинеи в верхних слоях насчитывались в утренние и дневные часы от 6 до 10 тысяч в 1 л, а в ночные часы — от 3.5 до 8 тысяч в 1 л; количество кремнежгутиковых днем достигало 2—3 тысяч, а ночью — менее 1 тысячи в 1 л; диатомовые на протяжении всех суток насчитывались обычно сотнями в 1 л и только в слое температурного скачка иногда достигали 1 или 1.5 тысячи клеток в 1 л (табл. 18 и 19).

На протяжении всех суток наблюдений число клеток фитопланктона несколько повышалось в слое температурного скачка. Наиболее резко выраженное скопление фитопланктона в слое температурного скачка отмечалось в первые и последние сутки. Последнее, повидимому, объясняется тем, что нормальное распределение численности фитопланктона по горизонтам, нарушенное ветром и волнами (26—27 сентября), вновь установилось, в связи с наступившей штилевой погодой, только 30 сентября.

В дневные часы 24 сентября, когда общее число фитопланктонных организмов во всем населенном слое 0—125 м достигало своего максимума, в слое температурного скачка насчитывалось до 26 тысяч клеток в 1 л, тогда как двумя метрами выше и двумя метрами ниже растительных клеток было в 3—4 раза меньше (рис. 4). В полночь того же дня и особенно к 5 часам 25 сентября слой температурного скачка по количеству заключенного в нем фитопланктона оказался значительно обедненным (рис. 5 и 6). Обеднение в темное время суток наблюдалось также во всех прочих горизонтах за исключением самого поверхностного слоя 0 м, где в 5 ча-

сов было зарегистрировано заметное увеличение численности фитопланктона (табл. 18).

Материалы, полученные 28—30 сентября, в основном повторяют вышеописанную картину суточного изменения численности фитопланктона. Максимальное за сутки количество фитопланктона 28 сентября наблюдалось в 12 часов — 685 млн клеток под 1 м² поверхности моря. Почти такое же количество наблюдается и в 16 часов. К 1 часу 29 сентября количество фитопланктона уменьшилось в 1.3 раза, причем обеднели фитопланктоном все горизонты, особенно же заметно оскудел верхний горизонт 0—25 м (табл. 19).

В последующие утренние часы 29 сентября численность фитопланктона постепенно нарастала, особенно заметно в верхних горизонтах. Общее число клеток к 9 часам достигло максимума — 682 млн под 1 м², т. е. почти полностью восстановилось до численности, отмеченной в полдень 28 сентября, однако распределение фитопланктона по горизонтам было несколько иное. С середины дня 29 сентября и позже, на протяжении 30 сентября, отмечалось заметное обеднение фитопланктона в верхних горизонтах. В полдень 29 сентября максимум численности держался на глубинах 37—50 м, также в полдень 30 сентября — на глубине 37 м (табл. 19; рис. 15 и 16).

Общее количество фитопланктона в период дневной максимальной численности в течение всего времени наблюдений мало изменялось. В первые сутки (24 сентября) наибольшее количество фитопланктона зарегистрировано к концу дня, в 21 час — 686 млн клеток под 1 м²,[1] во вторые сутки наблюдений (28 сентября) максимальная численность отмечена в 16 часов — 684.8 млн, на третьи сутки (29 сентября) в 9 часов — 682.5 млн клеток. Наши наблюдения закончились 30 сентября в 12 часов, когда численность фитопланктона достигла 583 млн; возможно, что к концу дня клеток стало еще больше, приблизившись к величине максимальной численности предыдущих дней.

Таким образом, максимальное количество клеток на протяжении 3 суток было почти одинаковым, но в различные часы. В ночные часы, в период уменьшения в море количества фитопланктона, наблюдались более значительные колебания в минимальной численности растительных организмов на протяжении ряда суток. В полночь 29—30 сентября общее количество фитопланктона (293 млн) было в 1.7 раза меньше, чем в ночные часы 29 сентября (507—514 млн). Однако при сравнении с минимальной численностью фитопланктона 24—25 сентября обнаружилось, что в первые и последние сутки количество растительных организмов в ночные часы было почти одинаково. Как указывалось выше, численность фитопланктона 25 сентября в течение ночи к 5 часам снизилась до 277.8 млн клеток под 1 м². Слой температурного скачка 30 сентября снова резко обозначился, как и 25 сентября. Таким образом, после ряда отклонений численность фитопланктона и ее вертикальное распределение на 5-е сутки (30 сентября) сравнялись с таковыми 25 сентября.

Основная масса фитопланктона, как указано выше, сосредоточена в верхних слоях моря, до глубины 50—60 м. В целях более точного числового определения, какая часть всего фитопланктона в это время года в открытом море сконцентрирована в толще воды от поверхности моря до компенсационной точки и сколько фитопланктона находится в теневой зоне на глубинах 50—100 м, мы вычислили количество фитопланктона

[1] Высокий показатель численности фитопланктона в 11 часов 24 сентября 817 млн клеток) обусловлен, повидимому, тем, что батометр на глубине 75 м попал в место случайного скопления теневых форм диатомей.

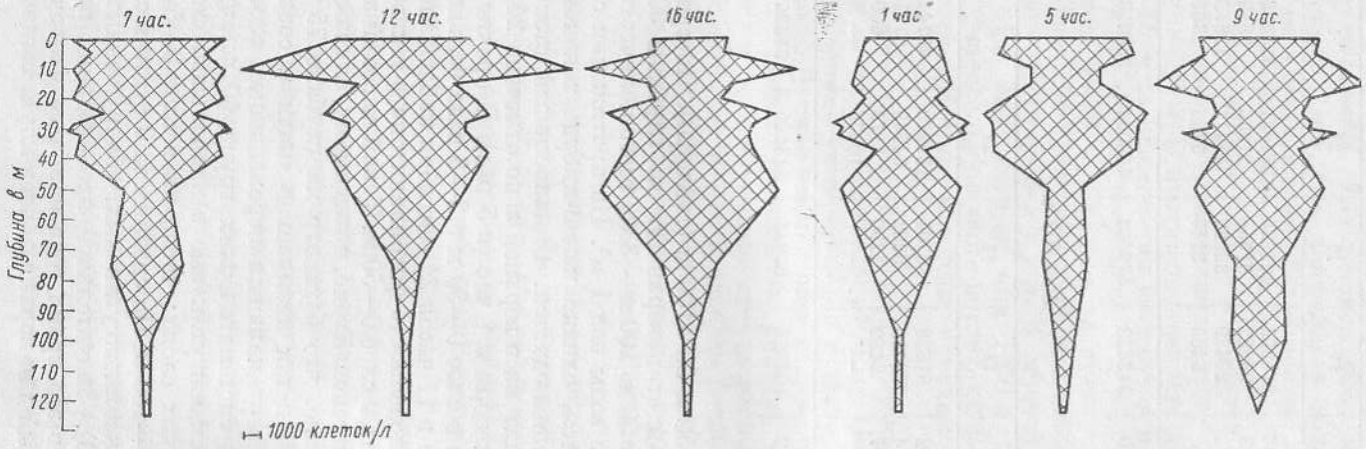

Рис. 15. Суточные изменения в вертикальном распределении численности фитопланктона в открытом море 28—29 сентября 1948 г.

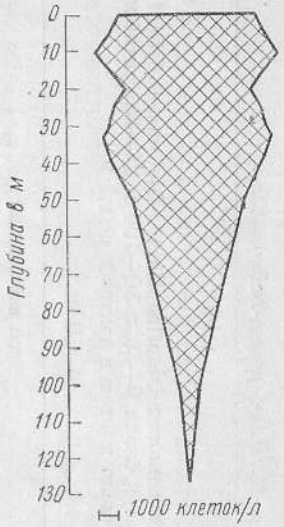

Рис. 16. Вертикальное распределение численности фитопланктона, среднее за трое суток (28—30 сентября 1948 г.).

Таблица 20

Суточные изменения численности Dinoflagellatae, Diatomeae, Silicoflagellatae и всего фитопланктона в слоях 0—50 и 50—100 м 24—25 сентября 1948 г. (число клеток в тысячах под 1 м²)

0—50 м

	Часы наблюдений						Средние
	7	11	15	21	1	5	
Dinoflagellatae	235396	278898	405825	384831	313486	150463	294817
Diatomeae	27943	38822	31558	21966	9319	10799	23401
Silicoflagellatae	18071	20489	33928	43411	13859	9406	23194
Прочие	—	5463	8143	5796	1352	2107	3810
Всего	281410	343672	479454	456004	338016	172775	345222

50—100 м

	7	11	15	21	1	5	Средние
Dinoflagellatae	82802	81628	84791	139370	46744	53563	81483
Diatomeae	15074	382450	9302	64249	8191	20705	83330
Silicoflagellatae	807	2450	1250	1175	600	11487	2961
Прочие	—	—	—	10475	—	—	1746
Всего	98683	466528	95343	215269	55535	85755	169520

отдельно в слоях 0—50 и 50—100 м (табл. 20). По средним для 3 суток в верхних слоях моря от поверхности до глубины 50 м сосредоточено 67%, а на глубинах от 50 до 100 м— 33% всего количества фитопланктона, заключенного в толще воды под 1 м². На протяжении суток это числовое соотношение колеблется, однако какой-нибудь закономерности в суточных колебаниях не наблюдается. В наибольшей степени преобладание численности фитопланктона в верхней зоне отмечено 24 сентября в 15 часов (в 6 раз) и 25 сентября в 1 час (в 5 раз). В прочие часы суток количество фитопланктона в слое 0—50 м в 2—3 раза больше, чем в слое 50—100 м; в одном случае в 11 часов 24 сентября наблюдалось обратное соотношение, а именно: численность фитопланктона в теневой зоне в 1.4 раза превышала численность в слое 0—50 м. Такой высокий показатель численности фитопланктона в теневой зоне, повидимому, случайный; мы предполагаем, как указано выше, что батометр на глубине 75 м попал в густое скопление водорослей, в так называемое «пятно», созданное, возможно, горизонтальным или вертикальным перемещением слоев.

Из трех основных систематических групп (*Dinoflagellatae*, *Diatomeae* и *Silicoflagellatae*) кремнежгутиковые в наибольшей степени показывают концентрацию в верхних слоях: число их в слое 0—50 м почти в 8 раз больше, чем в слое 50—100 м. По средним за 3 суток в слое 0—50 м сосредоточено 88.6% всех кремнежгутиковых, обнаруженных под 1 м² поверхности моря (табл. 20). Значительное преобладание их в верхней зоне объясняется тем, что в это время года наиболее многочислен *Hermesinum adriaticum*, характерный для верхних слоев моря, тогда как другой вид —

Distephanus speculum — в это время года держится обычно на более значительных глубинах и в меньшем количестве.

Диатомовые водоросли, в противоположность кремнежгутиковым, на протяжении значительной части суток численно преобладают в теневой зоне. Последнее свидетельствует о более интенсивном развитии в это время года в теневой зоне *Thalassionema nitzschioides*, *Nitzschia delicatissima*, *N. longissima* и др., чем характерных для поверхностных слоев моря: *Rhizosolenia calcar-avis*, *Thalassiosira nana* и видов рода *Chaetoceros*. Следует указать, что для диатомовых водорослей, обнаруженных в открытом море в теневой зоне (*Thalassionema nitzschioides*, *Nitzschia longissima* и *N. delicatissima*) август—сентябрь является временем сезонного массового развития вблизи берегов и в бухтах. По средним за сутки (24—25 сентября) количество диатомовых в слое 50—100 м в 3.5 раза больше, чем в слое 0—50 м. В противоположность диатомовым перидинеи в верхнем слое 0—50 м на протяжении всех суток в 3—6.5 раза многочисленнее, чем в слое 50—100 м; в среднем 78% всех перидиней (под 1 м^2) сосредоточено в слое 0—50 м. Среднее за сутки количество перидиней в этом слое составляет 294.8 млн под 1 м^2, или 5896 особей в 1 л, максимальное количество — 8116 особей в 1 л. В теневой зоне средняя численность перидиней 81.5 млн под 1 м^2, или 1630 в 1 л, максимальная — 2787 особей в 1 л. Значительную часть последних составляют слабо окрашенные или бесцветные формы, которым, повидимому, свойственно миксотрофное питание.

Суточные изменения численности фитопланктона заметны как на глубинах 0—50 м, так и на глубинах 50—100 м. Перидинеи повсеместно с восхода до заката солнца увеличиваются в числе, а к 1 часу более или менее резко убывают. Ночное уменьшение количества перидиней на глубинах 50—100 м наблюдалось несколько раньше, чем в верхних слоях, на глубине 50—100 м резкое уменьшение численности отмечено с 21 до 1 часа, а на глубине 0—50 м — с 1 часа до 5 часов. Последнее можно объяснить тем, что мигрирующие ночью для питания из нижних слоев в верхние слои зоопланктонные организмы в первую очередь выедают фитопланктон на глубинах 50—100 м, а позже — в верхних слоях моря.

В суточном изменении численности диатомовых водорослей в верхних слоях моря наблюдалось постепенное увеличение к полудню, а затем постепенное снижение численности к 1 часу. В теневой зоне какой-либо закономерности в суточном изменении численности не наблюдалось, количество клеток диатомей на протяжении суток то увеличивалось, то уменьшалось (табл. 20).

В суточном изменении численности кремнежгутиковых наблюдалось такое же последовательное нарастание численности в дневные часы, как и в суточном изменении численности перидиней, причем в нижнем слое увеличение количества клеток отмечено до 11 часов, а в верхнем — до 21 часа, после чего численность кремнежгутиковых стала убывать. Резкое уменьшение их количества в нижнем слое отмечено в 1 час, а в верхнем — в 5 часов, т. е. выедание нацнопланктонных кремнежгутиковых в нижней теневой зоне наблюдалось раньше, чем в слое 0—50 м, — явление, отмеченное и для перидиней.

Приведенные материалы по суточному изменению численности фитопланктона в слое, расположенном выше компенсационной точки, и отдельно в слое ниже компенсационной точки могут быть использованы также для выяснения следующих вопросов: не происходят ли суточные миграции фитопланктона, не вызывается ли оскудение верхних слоев

за счет ночного опускания фитопланктона в нижние горизонты. По нашим наблюдениям, как указано выше, в ночные часы, в период миграции зоопланктона из нижних слоев в верхние слои, богатые растительностью, фитопланктон обедневает во всех горизонтах — от 0 до 125 м, причем в нижних горизонтах обеднение происходит даже несколько раньше, чем в верхних. Таким образом, скопления фитопланктона в более глубоких слоях, обусловленного миграцией растительных организмов в ночное время из верхних слоев в нижние, в сентябре 1948 г. нами не было отмечено.

Для выявления экологических особенностей отдельных видов фитопланктона, в частности их приуроченности к той или иной глубине обитания, мы установили, основываясь на наших данных по распределению фитопланктона на различных глубинах, количество особей основных форм фитопланктона, среднее для слоев 0—50 и 50—100 м (табл. 21).

По приуроченности отдельных видов к различным глубинам, по численному преобладанию их в зоне интенсивного фотосинтеза — в слое 0—15 м или в теневой зоне — в слое 50—100 м все фитопланктонные организмы можно разбить на 3 группы.

Первую группу составляют водоросли, которые в слое 0—50 м обнаружены в значительно большем количестве, чем в слое 50—100 м. К числу таких относятся *Hermesinum adriaticum*, *Rhizosolenia calcar-avis*, *Thalassiosira nana*, *Exuviaella compressa*, *Ex. baltica*, *Ex. cordata*, *Ex. marina*, *Prorocentrum micans* и отчасти *Ceratium furca*. Некоторые из перечисленных видов (первые два) в слое 0—50 м бывают в десятки раз более многочисленны. К этой же группе относятся некоторые крупные перидинеи — *Peridinium crassipes*, *P. divergens* и др., которые сосредоточены по преимуществу в горизонте 25—37 м.

Вторую группу составляют виды, которые встречены почти в одинаковых количествах в верхнем и нижнем слоях или же в слое 0—50 м обнаружены в немного большем количестве, чем в слое 50—100 м. К таковым относятся *Peridinium Steinii*, *P. trochoideum*, *Protoceratium reticulatum*, *Phalacroma rotundatum*, *Ceratium fusus*, *Rhizosolenia alata* и большинство видов *Gymnodinium*, *Gyrodinium*, *Glenodinium*, *Goniaulax* и отчасти *Ceratium tripos*. Последний наиболее обилен на глубинах от 37 до 75 м.

Третью группу составляют виды, которые в слое 50—100 м встречаются в заметно большем количестве, чем в слое 0—50 м. Первое место по приуроченности к теневой зоне занимают следующие виды: *Thalassionema nitzschioides*, *Nitzschia delicatissima*, *N. longissima* и *Peridinium achromaticum*; количество некоторых из них (первых двух) в нижнем слое в 20—30 раз больше, чем в верхнем слое. К группе видов, численность которых в слое 50—100 м всего в 1½—2 раза больше, чем в слое 0—50 м, относятся следующие: *Dinophysis acuta*, *Distephanus speculum*, *Cochlodinium helix*, виды рода *Coscinodiscus* и отчасти *Ceratium tripos* (табл. 21).

При последовательной смене периодов нарастания и убывания количества фитопланктона в море амплитуда колебаний и моменты максимума и минимума численности и биомассы фитопланктона на протяжении 3½ суток колеблются, причем, как указано выше, суточный ход кривой биомассы не всегда полностью совпадает с суточным ходом кривой численности.

Максимальная биомасса 24 сентября наблюдалась в 21 час и составляла 8.6 г под 1 м²; 28 сентября максимум биомассы был отмечен в 16 часов — 11.5 г; 29 сентября максимум пришелся на 9 часов — 10.1 г, а 30 сентября — на 12 часов, когда было зарегистрировано 8.7 г под 1 м².

Таблица 21

Количественное распределение фитопланктонных организмов по глубинам, в слое 0—50 и 50—100 м 24—25 сентября 1948 г. по средним за сутки (число клеток под 1 м² в тыс.)

Названия организмов	Глубина (в м)	
	0—50	50—100
Dinoflagellatae		
Exuviaella cordata	110862	12402
Ex. compressa	37950	2269
Ex. baltica и *Ex. pusilla*	52614	4774
Ex. marina	860	—
Ex. perforata	522	—
Exuviaella (прочие виды)	628	508
Prorocentrum micans	898	136
Dinophysis acuta, caudata и др.	1012	2872
Phalacroma rotundatum и др.	1917	822
Gymnodinium, Gyrodinium и *Amphidinium* (все виды)	13679	7379
Cochlodinium (все виды)	377	574
Glenodinium (все виды)	4668	3167
Peridinium achromaticum	365	2120
P. crassipes	435	—
P. divergens	1349	—
P. globulus	522	197
P. Steinii	2456	894
P. trochoideum	3355	2778
Peridinium (прочие виды)	684	722
Goniaulax (все виды)	1138	1124
Protoceratium reticulatum	8988	6979
Ceratium furca	3025	724
C. fusus	8682	4247
C. tripos	1700	2338
Ceratium (прочие виды)	748	674
Цисты перидиней	7620	6955
Мелкие жгутиковые	18885	6756
Прочие	8878	10072
Итого	294817	81483

Названия организмов	Глубина (в м)	
	0—50	50—100
Diatomeae		
Thalassiosira nana	13473	965
Coscinodiscus (все виды)	1540	2578
Rhizosolenia calcar-avis	4836	78
Rh. alata	906	629
Thalassionema nitzschioides	1559	53868
Nitzschia delicatissima	—	20385
N. longissima	264	3615
Chaetoceros sp.	196	188
Прочие	627	1023
Итого	23401	83329
Silicoflagellatae		
Distephanus speculum	1425	2930
Hermesinum adriaticum	21769	32
Итого	23194	2962
Прочие	3810	1746
Всего под 1 м² (в тыс.)	345222	169520

Таким образом, дневная биомасса фитопланктона после временного увеличения, наблюдавшегося 28 и 29 сентября, на 4-е сутки вновь сравнялась с биомассой, отмеченной в первые сутки наблюдений. Средняя для 3½ суток дневная максимальная биомасса составляет около 10 г под 1 м² (табл. 7 и 8).

Минимальная биомасса 24—25 сентября наблюдалась в 1 час — 4.4 г, 28—29 сентября в 5 часов — 8.8 г и 29—30 сентября в 1 час — 5.1 г под 1 м². Средняя для 3½ суток минимальная ночная биомасса определялась в 5.6 г под 1 м².

Максимальная дневная численность фитопланктона 24 сентября наблюдалась в 21 час (одновременно с максимальной биомассой) — 686 млн клеток под 1 м²; 28 сентября максимум численности наблюдался в 12 часов, несколько раньше, чем максимум биомассы, однако число клеток в 12 и в 16 часов было почти одинаковое — 684 и 673 млн под 1 м². Днев-

ной максимум численности фитопланктона 29 и 30 сентября совпал по времени с дневным максимумом биомассы: 29 сентября наибольшее число клеток (682 млн) было отмечено в 9 часов, а 30 сентября — в 12 часов (583 млн). Средняя за 3½ суток максимальная дневная численность фитопланктона выразилась в 650 млн клеток под 1 м².

Минимальная численность фитопланктона 24—25 сентября наблюдалась в 5 часов — 278 млн клеток; 28—29 сентября минимум также был отмечен в 5 часов — 507 млн, а 29—30 сентября — в 1 час (293 млн). Среднее за 3½ суток ночное минимальное количество фитопланктонных организмов определялось в 359 млн клеток. Таким образом, средняя за сутки максимальная дневная численность фитопланктона превышает среднюю минимальную численность почти в 2 раза.

Основываясь на том, какие виды и в каком количестве особей в течение ночи уменьшаются в связи с ночными миграциями зоопланктона, мы сделали попытку определить, какие фитопланктонные организмы в наибольшей степени употребляются в пищу планктонными животными. В период ночного убывания фитопланктона уменьшение численности отмечено для большинства видов. Из 54 видов перидиней, зарегистрированных 24 сентября в 21 час, в момент максимальной численности фитопланктона за ночь уменьшились в числе представители 47 видов; из 14 видов диатомей уменьшение численности отмечено для 8 видов, из 2 видов кремнежгутиковых только численность *Hermesinum adriaticum*, обитающего в верхних слоях, снизилась почти в 5 раз, тогда как количество *Distephanus speculum*, который в это время года сосредоточен в более глубинных горизонтах, за ночь несколько увеличилось (табл. 22).

В общем из 74 видов фитопланктона, зарегистрированных в первый день наблюдения на суточной станции, только 16 видов за ночь с 24 по 25 сентября показали не уменьшение, а некоторое увеличение численности. Все вместе 74 вида перидиней, показавших за ночь убыль, дали уменьшение численности фитопланктона на 328.9 млн клеток под 1 м². Однако принимая во внимание, что 7 видов перидиней за то же время не уменьшились, а увеличились на 10.5 млн клеток, подлинную прибыль мы высчитали по разности между убылью и прибылью; учтенная так прибыль выразилась в 318.4 млн клеток под 1 м². Высчитывая таким же образом подлинную суточную убыль для видов других систематических групп, мы получили, что диатомовые за ночь уменьшились на 50 млн клеток, кремнежгутиковые — на 23.2 млн, прочие — на 16.7 млн. Всего с 21 часа 24 сентября, когда была зарегистрирована максимальная численность фитопланктона (686 млн клеток под 1 м²) до 5 часов 25 сентября, когда в море была отмечена минимальная численность (всего 277.8 млн клеток под 1 м²), наличный в море фитопланктон в слое от 0 до 125 м уменьшился на 408 млн клеток под 1 м² (табл. 22).

Наибольшую часть убывших за ночь растительных клеток составляют перидинеи — 78%, за ними следуют диатомовые — 12.2%, кремнежгутиковые — 5.7%, прочие — 4.1%. Если принять, что основная часть выбывших из планктона в течение ночи растительных клеток поступила в пищу зоопланктонным организмам, приведенные числовые материалы (табл. 22—24) характеризуют значение различных систематических групп фитопланктона как пищи для зоопланктона. Наши данные приводят к следующему заключению: растительная пища зоопланктона на 78% состоит из перидиней.

Основную часть выбывших к 5 часам 25 сентября перидиней составляют наннопланктонные *Exuviaella*: одной лишь *Ex. cordata* к 5 часам убыло 103.5 млн особей, а представителей всех видов *Exuviaella* —

Таблица 22

Изменение численности фитопланктонных организмов на суточной станции с 21 часа 24 сентября до 5 часов 25 сентября 1948 г. (число клеток под 1 м² в тысячах)

Названия организмов	24 сентября 21 час	25 сентября 5 часов	Убыло	Прибыло
Dinoflagellatae				
Exuviaella cordata	156416	52878	103538	—
Ex. compressa	50244	36613	13631	—
Ex. baltica, *Ex. pusilla* и др.	107620	44856	62764	—
Ex. marina	890	654	236	—
Ex. perforata	2280	158	2122	—
Prorocentrum micans	1646	567	1079	—
Phalacroma rotundatum	2641	1474	1167	—
Ph. sphaeroideum	180	—	180	—
Phalacroma sp.	2037	—	2037	—
Dinophysis acuta	1175	5718	—	4543
D. caudata	180	54	126	—
Dinophysis sp.	610	—	610	—
Amphidinium sp.	3700	—	3700	—
Gymnodinium agile	606	—	606	—
G. agiliforme	602	567	35	—
G. neapolitanum	180	—	180	—
G. rhomboides	5543	—	5543	—
G. splendens	2920	429	2491	—
Gymnodinium sp.	8478	6352	2126	—
Gyrodinium adriaticum	1700	—	1700	—
G. fissum	305	—	305	—
G. lachryma	180	—	180	—
G. pingue	305	—	305	—
G. fusiforme	2119	—	2119	—
Gyrodinium sp.	7403	—	7403	—
Cochlodinium helix	3492	326	3166	—
Glenodinium apiculatum	—	804	—	804
Gl. danicum	2375	158	2217	—
Gl. lenticula	305	1850	—	1545
Gl. paululum	1720	831	889	—
Gl. pilula	1415	144	1271	—
Glenodinium sp.	280	—	280	—
Pyrophacus horologicum	610	—	610	—
Peridinium achromaticum	6705	2750	3955	—
P. crassipes	—	368	—	368
P. divergens	1728	1089	639	—
P. globulus	2411	80	2331	—
P. sphaericum	116	722	—	606
P. Steinii	3578	2837	741	—
P. triquetrum	252	—	252	—
P. trochoideum	11052	2107	8945	—
Peridinium sp.	2235	—	2235	—
Goniaulax polyedra	—	290	—	290
G. spinifera	1700	1380	320	—
Goniaulax sp.	1361	—	1361	—
Protoceratium reticulatum	24706	7286	17420	—
Ceratium furca	3758	2315	1443	—
C. fusus	23960	5520	18440	—
C. minutum	180	—	180	—
C. tripos	6011	4949	1062	—
Ceratium sp.	305	2607	—	2302

Таблица 22 (*продолжение*)

Названия организмов	24 сентября 21 час	25 сентября 5 часов	Убыло	Прибыло
Цисты перидиней	17512	9666	7846	—
Мелкие жгутиковые	37037	14686	22351	—
Прочие	20002	3237	16764	—
Итого	534766	216322	328902	10458
Diatomeae				
Thalassiosira nana	14109	6229	7880	—
Coscinosira sp.	825	2162	—	1337
Coscinodiscus sp.	1235	—	1235	—
Actinocyclus Ehrenbergii	2995	—	2995	—
Rhizosolenia alata	1175	—	1175	—
Rh. calcar-avis	4367	5689	—	1322
Rh. fragilissima	—	399	—	399
Thalassionema nitzschioides	42361	18612	23749	—
Nitzschia delicatissima	3200	1750	1450	—
N. closterium	11850	—	11850	—
Chaetoceros peruvianus	—	1500	—	1500
Ch. radians	—	750	—	750
Cerataulina Bergonii	—	750	—	750
Cyclotella sp.	5750	—	5750	—
Итого	87867	37841	56084	6058
Silicoflagellatae				
Distephanus speculum	2620	12420	—	9800
Hermesinum adriaticum	41967	8912	33055	—
Итого	44587	21332	33055	9800
Coccolithineae				
Pontosphaera Huxleyi	301	743	—	442
Volvocales				
Carteria cylindraceae	8560	—	8560	—
Carteria sp.	7160	—	7160	—
Итого	15720	—	15720	—
Pterospermaceae				
Pterosperma cristatum	2713	1376	1337	—
Trochiscia brachiolata	—	326	—	326
Итого	2713	1702	1337	326
Всего под 1 м² в тысячах	685954	277940	435098	27084

182.3 млн под 1 м², что составляет больше половины всех убывших клеток перидиней (328.9 млн). Из 50 млн клеток диатомовых водорослей, выбывших за ночь, 7.8 млн составляют *Thalassiosira nana*, а 37 млн обитатели теневой зоны — *Thalassionema nitzschioides*, *Nitzschia delicatissima* и *N. longissima*. Из кремнежгутиковых *Hermesinum adriaticum* уменьшился в числе на 33 млн, тогда как *Distephanus speculum* увеличился на 9.8 млн; в результате общее количество кремнежгутиковых уменьшилось за ночь на 23 млн клеток под 1 м² (табл. 13). Всего за ночь, как указано выше, наличный в море фитопланктон численно уменьшился на 408 млн клеток; биомасса за это время уменьшилась на 4 г (табл. 22).

В ночь с 28 на 29 сентября количество убывших растительных клеток оказалось значительно меньшим, чем в первые сутки, а именно — 329.7 млн, причем наличный в море фитопланктон уменьшился всего на 170.8 млн клеток. Последнее объясняется тем, что некоторые фитопланктонные организмы к 1 часу не уменьшились в числе, а напротив, увеличились на 158.9 млн клеток (табл. 23). Основную часть убывшего фитопланктона как обычно составляют перидинеи — 129.7 млн клеток; большая убыль была также у кремнежгутиковых: *Hermesinum adriaticum* уменьшился в числе на 72.5 млн, однако ночная убыль кремнежгутиковых выразилась в 68.6 млн особей. Последнее объясняется тем, что численность другого их вида — *Distephanus speculum* — возросла к 1 часу на 3.8 млн особей. Интересно следующее обстоятельство: минимальное количество фитопланктонных организмов в море, зарегистрированное в 1 час 29 сентября, оказалось в 2 раза больше, чем минимальное количество их в ночь с 24 на 25 сентября. Приведенные материалы дают основание предполагать более слабое выедание фитопланктона в ночь с 28 на 29 сентября; представители некоторых систематических групп, как, например, диатомовые водоросли, к 1 часу не уменьшились в числе, а увеличились на 37.5 млн клеток (табл. 23).

В ночь с 29 на 30 сентября выедание фитопланктона, повидимому, вновь проходило энергично (табл. 24). Количество клеток в наличном в море фитопланктоне к 1 часу уменьшилось вдвое (293 млн) сравнительно с дневным количеством его 29 сентября (620 млн клеток). Из 42 видов перидиней, зарегистрированных в период максимальной численности фитопланктона, а именно — в полдень 29 сентября, 26 видов к 1 часу 30 сентября показали убыль в численности всего на 281 млн клеток; прочие 16 видов дали увеличение на 12.1 млн. В результате ночная убыль перидиней выразилась в 268.9 млн, что составляет 82% всех убывших клеток фитопланктона. Из 10 видов диатомовых водорослей представители 8 видов уменьшились в числе на 25.7 млн; за вычетом прибыли, которую дали 2 прочих вида диатомовых (7.2 млн), общее количество диатомей к 1 часу уменьшилось на 18.5 млн, что составляет 5.7% от числа всех убывших клеток. Из кремнежгутиковых представители обоих видов заметно численно обеднели, причем их убыль (36.9 млн клеток) составляет 11.3% всех убывших клеток фитопланктона.

Перидинеи как обычно в значительной степени уменьшились в числе, главным образом за счет уменьшения численности особей *Exuviaella*, которые выбыли за ночь в количестве 160.6 млн клеток. Заметное уменьшение наблюдалось и среди представителей рода *Gyrodinium*; так, число особей *G. fusiforme* уменьшилось на 23.8 млн; некоторые цераниумы (*Ceratium furca*, *C. fusus* и *C. inflatum*) за ночь уменьшились на 22.4 млн. Из диатомовых все виды, за исключением *Coscinosira* sp. и *Thalassionema nitzschioides* к утру 30 сентября показали уменьшение численности. Общее количество клеток, выбывших за ночь с 29 на 30 сентября, равнялось 346.7 млн,

Таблица 23

Изменение численности фитопланктонных организмов на суточной станции с 12 часов 28 сентября до 1 часа 29 сентября 1948 г. (число клеток под 1 м² в тысячах)

Названия организмов	28 сентября 12 часов	29 сентября 1 час	Убыло	Прибыло
Dinoflagellatae				
Exuviaella cordata	197906	102650	95256	—
Ex. compressa	95502	61494	34008	—
Ex. marina	—	6042	—	6042
Ex. pusilla, *Ex. baltica* и др.	71363	39855	31508	—
Prorocentrum micans	2040	2642	—	602
Phalacroma rotundatum и др.	3600	1267	2333	—
Ph. sphaeroideum	—	2014	—	2014
Dinophysis acuta	880	647	233	—
D. caudata	—	410	—	410
Amphidinium (все виды)	1385	228	1157	—
Gymnodinium (все виды)	10824	7371	3453	—
Gyrodinium adriaticum	—	8037	—	8037
G. fusiforme	2942	3148	—	206
Gyrodinium sp.	—	3484	—	3484
Cochlodinium helix	480	—	480	—
Glenodinium danicum	5017	2014	3003	—
Gl. lenticula	3870	—	3870	—
Gl. pilula	6515	1568	4947	—
Goniaulax spinifera	1050	375	675	—
Goniaulax sp.	—	646	—	646
Protoceratium reticulatum	13128	12075	1053	—
Peridinium achromaticum	—	3514	—	3514
P. crassipes	4014	947	3067	—
P. divergens	1666	625	1041	—
P. globulus	1479	—	1479	—
P. oceanicum	—	232	—	232
P. Steinii	4089	7076	—	2987
P. trochoideum	3150	8843	—	5693
Ceratium fusus	31163	26177	4986	—
C. furca	10989	5434	5555	—
C. tripos	—	5615	—	5615
Pyrophacus horologicum	—	160	—	160
Цисты перидиней	23294	14585	8709	—
Неопределенные овальные клетки с крупными зернистыми хроматофорами	—	42180	—	42180
Мелкие жгутиковые	22614	16209	6405	—
Прочие	5707	7328	—	1621
Итого	524667	394892	213218	83443

Таблица 23 (*продолжение*)

Названия организмов	28 сентября 12 часов	29 сентября 1 час	Убыло	Прибыло
Diatomeae				
Thalassiosira nana	30908	1709	29199	—
Coscinodiscus sp.	1492	1413	78	—
Actinocyclus Ehrenbergii	—	4885	—	4885
Rhizosolenia calcar-avis	16608	12157	4451	—
Rh. alata	—	305	—	305
Thalassionema nitzschioides	7819	39376	—	31556
Nitzschia delicatissima	6395	39800	—	33405
Nitzschia pungens var. atlantica	—	488	—	488
N. sp.	—	228	—	228
Chaetoceros sp.	308	—	308	—
Melosira moniliformis	—	486	—	486
Cocconeis sp.	—	250	—	250
Итого	63530	101097	34036	71603
Silicoflagellatae				
Hermesinum adriaticum	80410	7898	72512	—
Distephanus speculum	5487	9331	—	3844
Итого	85897	17229	72512	3844
Coccolithineae				
Pontosphaera Huxlei	1885	—	1885	—
Lohmannosphaera subclausa	1357	410	947	—
Calyptrosphaera incisa	308	—	308	—
Итого	3550	410	3140	—
Pterospermaceae				
Pterosperma cristatum	7217	410	6807	—
Всего под 1 м² в тысячах	684861	514038	329713	158890

однако наличный в море фитопланктон к 1 часу уменьшился только на 327 млн, так как некоторая часть фитопланктонных организмов к этому же сроку увеличилась на 19.7 млн клеток (табл. 24).

В результате проведенного анализа выявляется, какие именно растительные организмы и в каком количестве численно обедневают в течение ночи. Последнее косвенно характеризует кормовое значение определенных систематических групп фитопланктона и отдельных его видов. Если взять показатели численности и биомассы наличного в море фитопланктона, средние для 3 суток, мы получим, что за ночь значительная часть фитопланктонных организмов, населяющих толщу воды, убывает, расходуясь, повидимому, в первую очередь на питание зоопланктонных организмов. Приведенные данные характиризуют, как указано выше, роль растительных организмов в пищевых взаимоотношениях двух основных биологических групп пелагиали — фитопланктона и зоопланктона.

Цифровые показатели суточных изменений численности и биомассы наличного в море фитопланктона могут послужить основой для определения суточного прироста и суточной оборачиваемости живого растительного вещества.

Величина суточного прироста численности (или биомассы) фитопланктона первоначально определялась по тому же принципу, как и суточная убыль, а именно — по разнице между дневной максимальной и ночной минимальной численностью (или биомассой) всего наличного в море фитопланктона. Однако при определении ночной убыли разница высчитывалась между дневным максимальным и ночным минимальным количеством фитопланктона, отмеченным в последующую ночь, тогда как при учете дневного увеличения численности (дневной продукции) принималась разница между дневным максимальным и ночным минимальным количеством, зарегистрированными в предыдущую ночь. Таким путем, отнимая от дневного количества то количество клеток и ту биомассу, которые наблюдались в предшествующую ночь, мы учитывали дневной прирост после ночного выедания растений планктонными животными.

Величины зарегистрированного прироста, так же как и величины зарегистрированной суточной убыли, несколько приуменьшены: величина прироста уменьшена за счет дневного выедания растений немигрирующими формами зоопланктона и за счет естественной смерти; величина действительной суточной убыли занижается круглосуточным делением клеток. Таким образом, действительный суточный прирост и действительная суточная убыль всегда несколько больше, чем те, которые можно определить по наличному в море фитопланктону. Проанализируем для примера суточные изменения численности фитопланктона в период прироста.

Количество фитопланктона в море 24 сентября в 7 часов насчитывалось 396.2 млн под 1 м^2; в 15 часов насчитывалось уже 580.6 млн, т. е. за 8 часов численность наличного в море фитопланктона под 1 м^2 повысилась на 184.4 млн (на 46.5%). Биомасса за тот же период увеличилась с 5546 до 7858 мг, т. е. на 41.7%. Увеличение численности и биомассы в 11 часов 24 сентября мы не принимаем во внимание, поскольку значительное повышение численности фитопланктона в 11 часов вызвано, повидимому, случайным скоплением представителей двух видов диатомей.

В течение ночи с 28 на 29 сентября выедание растительных клеток зоопланктонными организмами происходило, вероятно, менее энергично, чем обычно, вследствие чего количество фитопланктона к утру 29 сентября, после ночного опустошения, было более высоким, чем обычно в это время суток, а именно — 508 млн клеток; минимальная биомасса была также

Таблица 24

Изменение численности фитопланктонных организмов на суточной станции с 13 часов 29 сентября до 1 часа 30 сентября 1948 г.
(число клеток под 1 м² в тысячах)

Названия организмов	29 сентября 13 часов	30 сентября 1 час	Убыло	Прибыло
Dinoflagellatae				
Exuviaella cordata	189698	89877	99821	—
Ex. compressa	43257	43920	—	663
Ex. pusilla, Ex. baltica	84221	29139	55082	—
Ex. marina	6885	1119	5766	—
Prorocentrum micans	407	1749	—	1342
Phalacroma rotundatum	1567	1772	—	205
Ph. sphaeroideum	1950	—	1950	—
Amphidinium sp.	322	610	—	288
Cochlodinium helix	762	514	248	—
Pyrophacus horologicum	1175	1605	—	430
Gymnodinium simplex	10785	3153	7632	—
G. lunula	—	1474		1474
Gyrodinium fusiforme	26904	3087	23817	—
G. adriaticum	2235	—	2235	—
Gyrodinium sp.	345	—	345	—
Glenodinium pilula	1570	947	623	—
Gl. danicum	623	150	473	—
Gl. paululum	1150	—	1150	—
Gl. lenticula	762	535	227	—
Glenodinium sp.	2150	2395	—	245
Dinophysis caudata	—	365	—	365
D. acuta	7852	931	6921	—
D. ovum	—	1820	—	1820
Dinophysis sp.	—	340	—	340
Peridinium Steinii	4085	2166	1919	—
P. crassipes	998	1546	—	548
P. divergens	843	2485	—	1642
P. globulus	—	180	—	180
P. achromaticum	525	—	525	—
P. oceanicum	322	148	174	—
P. trochoideum	998	1070	—	72
Goniaulax scrippsae	3982	1234	2748	—
G. orientalis	8810	2314	6496	—
G. polyedra	652	—	652	—
Protoceratium reticulatum	12999	11368	1631	—
Ceratium tripos	2145	3380	—	1235
C. fusus, C. inflatum	1940	7909	11499	—
C. furca	13528	2629	10899	—
Ceratium sp.	1838	641	1197	—
Цисты перидиней	14196	9199	4997	—
Мелкие жгутиковые	38865	6800	32065	—
Прочие	252	1555	—	1303
Итого	509066	240126	281092	12152
Diatomeae				
Thalassiosira nana	23704	9021	14683	—
Cocinosira sp.	1893	3655	—	1762
Rhizosolenia calcar-avis	5490	5308	182	—
Rh. alata	1952	215	1737	—
Chaetoceros affinis	3352	—	3352	—
Ch. densus	1400	—	1400	—

Таблица 24 (*продолжение*)

Названия организмов	29 сентября 13 часов	30 сентября 1 час	Убыло	Прибыло
Hemiaulus Hauckii	693	—	693	—
Thalassionema nitzschioides	9325	14780	—	5455
Nitzschia delicatissima	3991	875	3116	—
N. longissima	615	—	615	—
Итого	52415	33854	25778	7217
Silicoflagellatae				
Hermesinum adriaticum	33663	11761	21902	—
Distephanus speculum	21117	6116	15001	—
Итого	54780	17877	36903	
Coccolithineae	—	335	—	335
Volvocaceae	407	—	407	—
Pterospermaceae	3416	883	2533	—
Всего под 1 м² в тысячах	620084	293075	346713	19704

сравнительно высокая — 1864 мг. В этот день, 29 сентября, нарастание количества фитопланктона наблюдалось только в течение 4 часов (с 5 до 9 часов). Максимальная численность клеток, отмеченная в 9 часов (683 млн), превышала ночную минимальную численность на 175 млн. Биомасса наличного в море фитопланктона в тот же день и в те же часы (с 5 до 9 часов) увеличилась на 1292 мг (в 5 часов насчитывалось 8864 мг, а в 9 часов — 10 156 мг). Аналогичное увеличение биомассы наблюдалось и 30 сентября. Численность клеток за тот же период повысилась на 290 млн. Восстановление запасов фитопланктона в море после ночного опустошения 29 сентября происходило более энергично, чем 25 и 30 сентября. Последнее мы объясняем более высокой, чем обычно, численностью фитопланктона, наблюдавшейся после ночного выедания в предрассветные часы: в связи со слабым выеданием фитопланктона в ночь с 28 на 29 сентября восстановление его запасов до дневного максимума произошло 29 сентября в более короткий, чем обычно, срок.

Длительность периода нарастания количества фитопланктона в море или периода восстановления запасов на протяжении 3 суток колеблется — наиболее интенсивный прирост наблюдался с 1 до 5 часов или с 5 до 9 часов. Основную часть суточного прироста биомассы составляет биомасса перидиней, второе место занимают диатомовые, третье место принадлежит кремнежгутиковым (табл. 7 и 8).

Числовые таблицы, характеризующие увеличение количества отдельных видов фитопланктона в течение светлого времени суток, дают возможность проанализировать, из каких элементов слагается общее увеличение количества фитопланктона за период роста. Увеличение численности наличного в море фитопланктона в течение светлого времени суток 24 сентября составляло около 290 млн клеток под 1 м², увеличение биомассы за тот же период — 3 г (табл. 25).

Таблица 25

Изменение численности фитопланктонных организмов на суточной станции с 7 часов до 21 часа 24 сентября 1948 г.
(число клеток под 1 м² в тысячах)

Названия организмов	7 часов	21 час	Прибыло	Убыло
Dinoflagellatae				
Exuviaella cordata	123276	156416	33140	—
Ex. compressa	31000	50244	19244	—
Ex. baltica, Ex. pusilla и др.	14503	107620	93117	—
Ex. marina	—	890	890	—
Ex. perforata	—	2280	2280	—
Prorocentrum micans	1038	1646	608	—
Phalacroma rotundatum	2076	2641	565	—
Ph. sphaerode.um	—	180	180	—
Phalacromaiasp	—	2037	2037	—
Dinophysis cuta	449	1175	726	—
D. caudata	180	180	—	—
D. ovum	413	—	—	413
Dinophysis sp.	—	610	610	—
Amphidinium sp	1575	3700	2125	—
Gymnodinium agile	—	606	606	—
G. agiilforme	—	602	602	—
G. lunula	1890	—	—	1890
G. neapolianum	—	180	180	—
G. rhomboides	100	5543	5443	—
G. splendens	—	2920	2920	—
Gymnodinium sp.	6119	8478	2359	—
Gyrodinium adriaticum	—	1700	1700	—
G. fusiforme	4271	2119	—	2152
G. fissum	—	305	305	—
G. lachryma	—	180	180	—
G. pingue	—	305	305	—
Gyrodinium sp.	—	7403	7403	—
Cochlodinium helix и др.	231	3492	3261	—
Glenodinium danicum	477	2375	1898	—
Gl. lenticula	1065	305	—	750
Gl. paululum	—	1720	1720	—
Gl. pilula	2427	1415	—	1012
Glenoainium sp.	6397	280	—	6117
Pyrophacus horologicum	75	610	535	—
Periainium achromaticum	—	6705	6705	—
P. crassipes	1445	—	—	1445
P. divergens	642	1728	1086	—
P. globulus	32	2411	2379	—
P. oceanicum	1337	—	—	1337
P. Steinii	2764	3578	814	—
P. sphaericum	—	116	116	—
P. triquetrum	—	252	252	—
P. trochoideum	4840	11052	6212	—
Peridinium sp.	2658	2235	—	423
Ceratiaulax spinifera	674	1700	1026	—
Ceratiaulax sp.	6302	1362	—	4940
Protoceratium reticulatum	15483	24706	9223	—
Ceratium furca	5425	3758	—	1667
C. fusus	9050	23960	14910	—
C. minutum	—	180	180	—
C. tripos	2857	6011	3154	—
Ceratium sp.	—	305	305	—
Цисты перидиней	16174	17512	1338	—
Мелкие жгутиковые	32468	37036	4568	—
Прочие	32271	20002	—	12269
Итого	331984	534766	237207	34425

Таблица 25 (*продолжение*)

Названия организмов	7 часов	21 час	Прибыло	Убыло
Diatomeae				
Thalassiosira nana	21976	14109	—	7867
Coscinosira sp.	8197	825	—	7372
Coscinodiscus sp.	3140	1235	—	1905
Actinocyclus Ehrenbergii	—	2996	2996	—
Rhizosolenia calcar-avis	4848	4366	—	482
Rh. alata	1762	1175	—	587
Thalassionema nitzschioides	313	42361	42048	—
Nitzschia delicatissima	—	3200	3200	—
N. longissima	—	11850	11850	—
Chaetoceros curvisetus	236	—	—	236
Ch. densus	99	—	—	99
Achnantes sp.	4675	—	—	4675
Cyclotella sp.	—	5750	5750	—
Synedra sp.	110	—	—	110
Итого	45356	87867	65844	23333
Silicoflagellatae				
Distephanus speculum	2732	2620	—	112
Hermesinum adriaticum	16146	41966	25820	—
Итого	18878	44586	25820	112
Coccolithineae				
Pontosphaera Huxleyi	—	301	301	—
Volvocales				
Carteria cylindracea	—	8560	8560	—
Carteria sp.	—	7160	7160	—
Итого	—	15720	15720	—
Pterospermaceae				
Pterosperma cristatum	—	2713	2713	—
Всего под 1 м² в тысячах	396218	685953	347605	57870

За период прироста 24 сентября, т. е. с 7 часов до 21 часа, численность перидиней возросла с 331.9 млн особей до 534.7 млн, т. е. повысилась на 202.8 млн особей под 1 м² поверхности моря. Численность диатомовых с 45.3 млн клеток повысилась до 87.8 млн, т. е. на 42.5 млн, кремнежгутиковые численно возросли на 25.7 млн, а все прочие виды — на 18.7 млн под 1 м². Общее количество всех фитопланктонных организмов в наличном в море планктоне к 21 часу повысилось на 289.7 млн под 1 м². Анализ показал, что величина дневного прироста и особенно суточной продукции значительно больше, чем та, которую показывает наличный планктон: количество наличного в море фитопланктона слагается не

только из увеличения количества особей большинства видов, но и из одновременной убыли клеток некоторой части видов. Из 55 видов перидиней, зарегистрированных нами в планктоне 24 сентября, не все виды к концу дня показали увеличение числа клеток: 42 вида дали прибыль в 237.2 млн клеток, тогда как прочие 12 видов показали к концу дня уменьшение численности на 34.4 млн под 1 м², вследствие чего наличное в море количество перидиней к 21 часу оказалось увеличившимся не на 237.2 млн клеток, а на 202.7 млн. Также из 14 видов диатомовых водорослей 5 видов показали увеличение численности на 65.8 млн, тогда как остальные 9 видов обнаружили уменьшение числа клеток на 23.3 млн. Из 2 видов кремнежгутиковых только *Hermesinum adriaticum* к 21 часу дал увеличение на 25.8 млн особей, тогда как *Distephanus speculum* уменьшился в числе на 112 тысяч особей под 1 м² поверхности моря.

Таким образом, из 75 видов фитопланктона, количественно учтенных за 24 сентября, 52 вида показали к концу дня прирост численности в 347.6 млн клеток, а 22 вида обнаружили уменьшение численности на 57.9 млн,[1] в результате чего показатель дневного увеличения наличного в море фитопланктона снизился на 57.9 млн; в 21 час 24 сентября вместо 347.6 млн в наличном планктоне мы зарегистрировали прибыль на 289.7 млн клеток под 1 м² (347.6—57.9=289.7) (табл. 25).

Существенно, какие виды в наибольшей степени участвуют в увеличении численности фитопланктона за анализируемый период. Наибольшую часть дневного прироста дают виды рода *Exuviaella*: в 7 часов 24 сентября в наличном в море планктоне они насчитывались в количестве 168.8 млн особей под 1 м², составляя 51% всех зарегистрированных в 7 часов перидиней. В конце дня, в 21 час, в наличном в море фитопланктоне насчитывалось почти в 2 раза большее количество *Exuviaella*, а именно — 317.4 млн под 1 м², причем в 21 час они составляли уже 59% всех перидиней. Таким образом, за светлое время суток численность *Exuviaella* в море повысилась на 148.7 млн особей, что составляет 51% дневного увеличения в наличном планктоне числа клеток всех систематических групп фитопланктона (289.7 млн клеток). Среди прочих массовых форм заметна роль *Ceratium fusus*, численность которых к концу дня возросла на 14.9 млн, а также видов *Gymnodinium* и *Gyrodinium*.

У диатомовых водорослей наиболее заметно суточное колебание численности обитателей теневой зоны: *Thalassionema nitzschioides*, *Nitzschia delicatissima* и *N. longissima*. Из *Silicoflagellatae* только *Hermesinum adriaticum*, как указано выше, дает к концу дня заметное увеличение числа особей, тогда как *Distephanus speculum* даже незначительно редеет. Таким образом, в восстановлении запасов фитопланктона, выеденного ночью зоопланктонными организмами, первое место принадлежит немногим массовым формам: видам рода *Exuviaella*, *Hermesinum adriaticum*, *Ceratium fusus*, *Protoceratium reticulatum*, *Thalassionema nitzschioides* и видам родов *Gymnodinium* и *Gyrodinium*.

Аналогичную картину дает таблица, характеризующая дневное увеличение численности наличного в море фитопланктона 30 сентября (табл. 26). За период прироста 30 сентября — с 1 часа до 12 часов — увеличение численности всего наличного в море фитопланктона составляет 290 млн клеток, т. е. столько же, сколько и 24 сентября; дневное увеличение биомассы несколько больше, чем 24 сентября, а именно — 3.6 г под 1 м². Из 56 видов фитопланктона, зарегистрированных 30 сен-

[1] Численность одного вида (*Dinophysis caudata*) в 7 часов и в 21 час была одинаковой.

Таблица 26

Изменение численности фитопланктонных организмов на суточной станции с 1 часа до 12 часов 30 сентября 1948 г.
(число клеток под 1 м² в тысячах)

Названия организмов	30 сентября 1 час	30 сентября 12 часов	Прибыло	Убыло
Dinoflagellatae				
Exuviaella cordata	89877	124233	34356	—
Ex. compressa	43920	38554	—	5366
Ex. marina	1119	3450	2331	—
Ex. pusilla, Ex. baltica и др.	29139	94948	65809	—
Prorocentrum micans	1749	10390	8641	—
Phalacroma rotundatum	1772	3151	1379	—
Pyrophacus horologicum	1605	—	—	1605
Dinophysis acuta	931	2615	1684	—
D. caudata	365	—	—	365
D. ovum	1820	—	—	1820
Dinophysis sp.	340	—	—	340
Amphidinium sp.	610	3240	2630	—
Cochlodinium Lebouri	—	205	205	—
Cochlodinium sp.	514	—	—	514
Gymnodinium lunula	1474	—	—	1474
Gymnodinium sp.	3152	8070	4918	—
Gyrodinium adriaticum	—	2739	2739	—
G. fusiforme	593	15550	14957	—
G. fissum	2494	—	—	2494
Gyrodinium sp.	—	3247	3247	—
Glenodinium danicum	150	—	—	150
Gl. lenticula	535	615	80	—
Gl. pilula	947	—	—	947
Glenodinium sp.	2395	4814	2419	—
Peridinium achromaticum	—	3450	3450	—
P. globulus	180	1080	900	—
P. crassipes	1546	890	—	656
P. divergens	2485	2167	—	318
P. oceanicum	148	—	—	148
P. Steinii	2166	1702	—	463
P. trochoideum	1070	4240	3170	—
Protoceratium reticulatum	11368	22804	11436	—
Goniaulax orientalis	2314	17936	15622	—
G. minima	494	—	—	494
G. spinifera	—	1780	1780	—
Goniaulax sp.	740	—	—	740
Ceratium furca	2630	1890	—	—
C. fusus	7415	20723	13308	—
C. inflatum	494	8360	7866	—
C. tripos	3380	5427	2047	—
C. minutum	—	890	890	—
Цисты перидиней	9199	18827	9628	—
Мелкие жгутиковые	6800	14469	7669	—
Прочие	2195	2975	780	—
Итого	240126	445433	223941	18634
Diatomeae				
Thalassiosira nana	9021	740	—	8281
Thalassiosira sp.	—	2920	2920	—
Coscinodiscus sp.	3655	—	—	3655
Rhizosolenia calcar-avis	5308	7612	2304	—
Rh. alata	215	2025	1810	—

Таблица 26 (*продолжение*)

Названия организмов	30 сентября 1 час	30 сентября 12 часов	Прибыло	Убыло
Thalassionema nitzschioides	14780	73650	58870	—
Nitzschia delicatissima	875	14605	13730	—
N. longissima	—	3450	3450	—
Итого	33854	105002	83084	11936
Silicoflagellatae				
Distephanus speculum	6116	19950	13834	—
Hermesinum adriaticum	11762	12575	813	—
Итого	17878	32525	14647	
Coccolithineae				
Lohmannosphaera subclausa	335	—	—	335
Pterospermaceae				
Pterosperma cristatum	882	125	—	757
Всего под 1 м² в тысячах	293075	583085	321672	31662

тября, 35 дали с 1 часа до 12 часов дневное увеличение численности на 321.6 млн клеток, а 21 вид показал уменьшение количества на 31.6 млн, в результате чего увеличение наличного в море фитопланктона за указанный срок (с полуночи до полудня 30 сентября) выразилось не в 321.6 млн клеток, а в 290 млн клеток под 1 м².

Основную часть дневного прироста 30 сентября, так же как и 24 сентября, составляли перидинеи — 205 млн клеток; дневной прирост диатомовых выразился в 71 млн клеток; кремнежгутиковые — в 14.6 млн клеток. По дневному приросту численности среди многих десятков видов, зарегистрированных 30 сентября, первое место принадлежит, так же как и 24 сентября, немногим массовым формам фитопланктона (табл. 26).

Приведенные выше цифровые показатели дневного прироста и ночной убыли численности и биомассы фитопланктона не в полной мере отражают суточную оборачиваемость растительного живого вещества в море. Отмеченная нами разница между дневной максимальной и ночной минимальной биомассой позволяет зарегистрировать только поддающееся непосредственному учету колебание наличного в море фитопланктона, но не достаточно полно выявляет динамику численности и биомассы фитопланктонных организмов, приводящую к тому или иному обилию фитопланктона в данный момент суток.

Делая попытку подойти к определению суточной продукции фитопланктона, мы произвели следующие расчеты: высчитали увеличение численности и биомассы каждого вида в отдельности за время, прошедшее между двумя наблюдениями (обычно за 4 часа). Суточный прирост биомассы для каждого вида мы получили от сложения всех величин прироста, зарегистрированных во все моменты наблюдений наших суток. Суточную продукцию всего фитопланктона в целом мы определили по сумме показателей суточного прироста для всех видов фитопланктона.

По тому же принципу определена суточная убыль каждого вида и суточная убыль всех фитопланктонных организмов. При таких расчетах мы получили величины прироста и убыли значительно более высокие, чем при определении этих величин по суммарной биомассе всего фитопланктона и по разнице биомассы, отмеченной только в периоды максимума и минимума. Напомним, что прирост биомассы, высчитанной по разнице между максимальной дневной и предыдущей ночной биомассой всего наличного в море фитопланктона, составлял 24 сентября 3 г, 28 сентября — 4.5, 29 сентября — 1.3 и 30 сентября — 3.5 г под 1 м². При таком определении суточный прирост оказался меньше среднесуточной биомассы.

В настоящем, определяя суточную продукцию фитопланктона по сумме прироста отдельных видов на протяжении всех суток, мы приняли, что первые сутки охватывают время с 7 часов 24 сентября до 5 часов 25 сентября; вторые сутки — с 7 часов 28 сентября до 5 часов 29 сентября и третьи сутки — с 9 часов 29 сентября до 5 часов 30 сентября. Расчеты показали, что по сумме величин прироста биомассы отдельных видов суточная продукция всего фитопланктона для первых суток составляет 7688 мг, для вторых — 11 165 мг и для третьих — 9484 мг под 1 м². Средний для 3 суток прирост биомассы определяется в 9479 мг под 1 м² (табл. 27).

Сходным образом оказались более высокими числовые показатели суточной убыли фитопланктона: в первые сутки суточная убыль составляет 7904 мг, во вторые — 9291 мг, в третьи сутки — 11 640 мг под 1 м². Средняя суточная убыль, для 3 суток, определяется в 9612 мг под 1 м².

Таким образом, согласно нашим детализированным расчетам, в сентябре 1948 г. в открытом море под 1 м² в столбе воды от 0 до 125 м ежесуточно находилось в обороте около 9.5 г живого растительного вещества, причем суточная убыль фитопланктона компенсировалась суточным приростом биомассы. Некоторое небольшое превышение среднесуточной убыли над среднесуточным приростом биомассы могло быть вызвано целым рядом периодических и непериодических изменений гидрологических условий в данном районе, а также возможными погрешностями в наших расчетах, в частности отсутствием наблюдений в 20 часов 28 и 29 сентября.

Совершенно очевидно, что количественный учет фитопланктона, произведенный в отдельный момент, не может дать представления о динамике численности фитопланктона в море, не может охарактеризовать оборачиваемость биомассы всего фитоплактона и его компонентов. Также не дает правильного представления о суточной продукции и суточной убыли фитопланктона определение последних по суммарному количеству всего наличного в море фитопланктона без подробного учета суточной динамики численности и биомассы каждого вида в отдельности.

Наличие в море фитопланктона в каждый момент года, месяца и суток зависит от следующих элементов: 1) от численности и биомассы каждого вида, 2) от прироста численности и биомассы за единицу времени тех же видов, 3) от убыли численности и биомассы за единицу времени тех же видов.

Проведенные нами за ряд суток наблюдения над суточными колебаниями численности и биомассы фитопланктона показали, что для каждого вида характерны свои показатели среднесуточной биомассы, суточного прироста, суточной убыли и отношения продукции к биомассе (П/Б). Относительно более высокими показателями среднесуточной биомассы (более 1 г под 1 м²) отличаются всего 3 вида наиболее крупных микро-

Таблица 27

Суточная оборачиваемость биомассы фитопланктонных организмов в открытом море в сентябре 1948 г. (биомасса под 1 м² в мг)

Названия организмов	24—25 сентября			28—29 сентября			29—30 сентября			Средние за трое суток		
	среднесуточная биомасса	суточный прирост	суточная убыль	среднесуточная биомасса	суточный прирост	суточная убыль	среднесуточная биомасса	суточный прирост	суточная убыль	среднесуточная биомасса	суточный прирост	суточная убыль
Dinoflagellatae												
Exuviaella cordata	249	132	273	309	52	191	263	190	199	274	125	221
Ex. compressa	528	250	177	951	163	482	889	1102	794	789	505	484
Ex. baltica, Ex. pusilla	30	48	33	29	23	16	29	14	27	29	28	25
Ex. marina	22	92	84	40	105	8	62	21	104	42	73	65
Prorocentrum micans	14	16	22	25	35	10	24	25	26	21	25	19
Phalacroma (все виды)	43	77	86	49	76	66	66	144	101	53	99	84
Dinophysis (все виды)	206	695	455	130	415	375	186	345	230	174	485	353
Amphidinium (все виды)	9	14	22	7	17	16	3	3	3	6	11	14
Gymnodinium (все виды)	229	235	298	216	363	276	193	473	205	213	357	260
Gyrodinium (все виды)	133	200	224	296	788	430	324	410	718	251	466	457
Cochlodinium (все виды)	13	41	39	8	37	6	21	23	30	14	34	25
Pyrophacus horologicum	30	169	175	25	112	—	63	112	112	39	131	96
Glenodinium (все виды)	32	23	49	26	43	50	25	44	35	28	37	45
Peridinium achromaticum	22	106	84	29	28	92	35	120	106	29	85	94
P. crassipes	43	40	140	170	200	340	184	360	260	132	200	247
P. divergens	47	32	64	47	82	57	57	101	43	50	72	55
P. globulus	3	10	7	4	13	11	0.6	1	3	2	8	7
P. Steinii	28	16	16	36	40	37	29	37	28	31	31	27
P. trochoideum	26	40	51	22	25	35	7	7	8	18	24	32
Peridinium (прочие виды)	52	97	190	97	176	478	31	136	104	60	136	258
Goniaulax spinifera и др.	46	88	196	78	246	74	186	50	278	103	128	183
Protoceratium reticulatum	508	345	591	531	522	513	663	990	1173	567	619	759
Ceratium fusus	845	1196	1424	1370	1345	1598	1078	1696	1326	1098	1412	1449
C. furca	133	39	148	257	241	196	249	409	378	213	229	241
C. tripos	1506	1980	1260	1476	2808	1908	799	1224	2664	1260	2004	1944

Таблица 27 (*продолжение*)

Названия организмов	24—25 сентября			28—29 сентября			29—30 сентября			Средние за трое суток		
	среднесуточная биомасса	суточный прирост	суточная убыль	среднесуточная биомасса	суточный прирост	суточная убыль	среднесуточная биомасса	суточный прирост	суточная убыль	среднесуточная биомасса	суточный прирост	суточная убыль
Ceratium (прочие виды)	43	210	132	41	189	117	53	18	108	46	139	119
Цисты перидиней	462	126	321	468	387	273	326	381	441	419	298	345
Мелкие жгутиковые	13	7	16	11	7	14	10	22	16	12	12	15
Прочие	19	18	47	14	49	45	6	10	7	13	26	33
Итого	5334	6342	6626	6762	8587	7714	5861	8468	9527	5986	7799	7956
Diatomeae												
Actinocyclus Ehrenbergii	33	59	140	15	39	—	16	8	39	21	35	60
Thalassiosira nana	9	1	10	8	12	17	5	14	12	7	9	13
Coscinodiscus sp.	44	75	12	42	94	138	42	123	105	43	97	85
Thalassionema nitzschioides	23	120	113	12	13	21	7	14	7	14	49	47
Rhizosolenia calcar-avis	842	782	646	2033	1751	748	1414	187	1207	1430	907	867
Rh. alata	32	50	86	33	70	74	33	77	102	33	66	87
Nitzschia delicatissima	4	20	20	4	6	6	1	3	5	3	10	10
N. longissima	1	6	6	—	—	—	—	—	—	0.3	2	2
Chaetoceros sp.	4	16	3	5	11	19	7	34	34	5	20	19
Итого	992	1129	1036	2152	1996	1023	1525	460	1511	1556	1195	1190
Silicoflagellatae												
Hermesinum adriaticum	150	178	229	243	526	500	282	610	562	225	438	430
Distephanus speculum	10	28	6	22	44	41	24	40	34	19	37	27
Итого	160	206	235	265	570	541	306	650	596	244	475	457
Coccolithineae	1	2	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Pterospermaceae	3	9	6	5	12	13	3	6	6	4	10	9
Всего	6490	7688	7904	9184	11165	9291	7695	9584	11640	7790	9479	9612

планктонных перидиней (*Ceratium tripos*, *C. fusus*) и диатомовых (*Rhizosolenia calcar-avis*). Несколько большее число, а именно 8 видов перидиней и 1 вид кремнежгутиковых, обладает среднесуточной биомассой, исчисляемой сотнями миллиграммов; прочие 28 видов, в том числе 17 видов перидиней, 8 видов диатомовых и другие, обладают суточной биомассой, исчисляемой десятками миллиграммов под 1 м^2 (табл. 27).

Обращает на себя внимание следующий факт: показатели суточного прироста и суточной убыли для отдельных видов в большинстве случаев представлены величинами того же порядка, что и среднесуточная биомасса. Для большинства видов суточная продукция превышает среднесуточную биомассу. По средним за 3 суток из 29 видов перидиней 22 вида показывают превышение суточной продукции над среднесуточной биомассой; для 2 видов продукция и биомасса одинаковы, и только для 5 видов суточный прирост уступает среднесуточной биомассе. Из 9 видов диатомовых водорослей 8 видов, а из 2 видов кремнежгутиковых — оба показали превышение суточного прироста над среднесуточной биомассой.

Удивительно то, что к числу немногих видов, для которых отмечено, что их суточный прирост уступает среднесуточной биомассе, относятся массовые формы *Exuviaella* (*Ex. cordata*) и в ряде случаев *Protoceratium reticulatum*, а из диатомовых — ризосолении (*Rhizosolenia calcar-avis*). Судя по тому, что для вышеуказанных видов величина суточной продукции уступает также величине суточной убыли, можно было бы сделать заключение, что эти виды в дни наблюдений имели пониженный темп развития, т. е. были в состоянии угасания, при котором суточный прирост не восполняет суточной убыли, в результате чего неизбежно постепенное уменьшение их количества в море. Однако целый ряд других обстоятельств заставляет отбросить это предположение. Прежде всего обращает на себя внимание следующее: для большинства видов фитопланктона суточная убыль больше, чем среднесуточная биомасса, тогда как для массовых форм *Exuviaella* суточная убыль меньше, чем среднесуточная биомасса, т. е. основной запас этих наннопланктонных форм допускает более энергичную оборачиваемость биомассы, чем та, которую показывает количественный учет этих форм в наличном планктоне. Чрезвычайно важно также то, что максимальное дневное количество *Exuviaella* и *Protoceratium* в море на протяжении 3 суток нисколько не уменьшалось, а к полудню 29 сентября для большинства видов даже возросло (табл. 28).

Таблица 28

Суточные изменения максимальной биомассы некоторых массовых форм фитопланктона (биомасса в мг под 1 м^2)

Названия организмов	24 сентября	28 сентября	29 сентября
Exuviaella cordata	357	396	379
Ex. compressa	653	1241	1357
Protoceratium reticulatum	741	639	1515

Можно предполагать, что поедание этих маленьких жгутиковых водорослей зоопланктонными организмами происходит энергичнее, чем прочих представителей фитопланктона; чему благоприятствуют небольшие размеры и закругленная форма клеток, также преобладающее количество их в планктоне. Несомненно, что учет убыли таких массовых форм

более доступен, чем учет истинного темпа восстановления их запасов, вследствие того, что уничтожение их происходит в основном ночью за очень короткое время, а период дневного прироста сильно растянут. Несомненно также, что поедание происходит не только ночью, но и днем, в промежутках между двумя моментами количественного учета, вследствие чего какая-то доля суточного прироста остается неучтенной. Отношение продукции к биомассе, или коэффициент П/Б, для разных видов и разных систематических групп различно. Как и все прочие числовые показатели, коэффициент П/Б на протяжении 3 суток колеблется, однако и здесь выявляются некоторые закономерности. Коэффициент П/Б совершенно явно находится в большой зависимости от величины и объема клетки: чем меньше клетка фитопланктонного организма, тем больше величина П/Б, и наоборот: чем больше клетка, тем меньше величина П/Б.

Наибольшая разница между суточной продукцией и среднесуточной биомассой (в 2½ раза) отмечена для мельчайших представителей *Coccolithineae* и *Pterospermaceae* (П/Б=2—2.5). Несколько меньшая величина П/Б, но все же более высокая, чем для прочих систематических групп, свойственна кремнежгутиковым (1.9—2); все представители последних, как указано выше, относятся к наннопланктону. Перидинеи, часть видов которых относится к наннопланктону, но значительная часть к микропланктону, имеют очень колеблющиеся показатели П/Б. Для одной части видов суточная продукция превышает среднесуточную биомассу, для другой — величина продукции уступает величине среднесуточной биомассы, и, наконец, для некоторых видов отношение продукции к биомассе равно единице. По средним для 3 суток и одновременно по средним для всех видов суточной продукции и среднесуточной биомассе средняя для перидиней величина П/Б равна 1.3 (табл. 29).

Для большинства видов диатомовых водорослей суточная продукция превышает среднесуточную биомассу в 1½—3 раза, но для относительно крупных ризосолений, среднесуточная биомасса которых значительно выше, чем суточная продукция, коэффициент П/Б равен 0.6. По средним для всех видов коэффициент П/Б диатомовых составляет 0.8. Последнее объясняется тем, что биомасса ризосолений во много раз превышает биомассу всех прочих диатомей.

В результате мы имеем П/Б для *Coccolithineae* и *Pterospermaceae* 2.5, для *Silicoflagellatae* — 1.9, для *Dinoflagellata* — 1.3 и для *Diatomeae* — 0.8 (табл. 29). К определению величины П/Б, средней для всего фитопланктона, можно подойти различно. Можно взять среднее из четырех вышеуказанных величин, тогда мы будем иметь величину П/Б, равную 1.6, но этот показатель будет характеризовать темп прироста биомассы фитопланктона, который состоит из равного количества особей динофлагеллят, диатомовых и прочих систематических групп. Если же учитывать количественное соотношение числа особей различных систематических групп в планктоне в момент наблюдений, в данном случае значительное преобладание в планктоне динофлагеллят (по среднесуточной биомассе перидинеи составляют 77%), и определить величину П/Б по отношению суточной продукции к среднесуточной биомассе всего наличного в море фитопланктона, тогда мы получим, что в сентябре 1948 г. в открытом море отношение суточной продукции к среднесуточной биомассе фитопланктона было равно 1.2. Последняя величина дает несомненно более правильное представление о соотношении в момент наблюдений между продукцией и биомассой фитопланктона, которое, как указано выше, служит показателем темпа прироста.

Таблица 29

Суточная оборачиваемость биомассы фитопланктона в открытом море с 24 по 30 сентября 1948 г. (биомасса под 1 м² в мг)

Названия организмов	Среднесуточная биомасса	Суточный прирост	Суточная убыль	Отношение продукции к биомассе
24/25 сентября				
Dinoflagellatae	5334	6342	6626	1.2
Diatomeae	992	1129	1036	1.1
Silicoflagellatae	160	206	235	1.3
Coccolithineae и *Pterospermaceae*	4	11	7	2.6
Всего	6490	7688	7904	1.3
28/29 сентября				
Dinoflagellatae	6762	8587	7714	1.3
Diatomeae	2152	1996	1023	0.9
Silicoflagellatae	265	570	541	2.1
Coccolithineae и *Pterospermaceae*	5	12	13	2.4
Всего	9184	11165	9291	1.2
29/30 сентября				
Dinoflagellatae	5861	8468	9527	1.4
Diatomeae	1525	460	1511	0.3
Silicoflagellatae	306	650	596	2.1
Coccolithineae и *Pterospermaceae*	3	6	6	2.0
Всего	7695	9584	11640	1.2
Средние до 3 суток				
Dinoflagellatae	5986	7799	7956	1.3
Diatomeae	1556	1195	1190	0.8
Silicoflagellatae	244	475	457	1.9
Coccolithineae и *Pterospermaceae*	4	10	9	2.5
Всего	7790	9479	9612	1.2

Для большинства видов перидиней количественное соотношение между величинами суточного прироста и убыли на протяжении 3 суток колеблется. По сумме прироста биомассы всех видов и по сумме убыли биомассы тех же видов за первые сутки наблюдений суточная убыль биомассы перидиней превышает суточный прирост на 284 мг под 1 м², во вторые сутки (28—29 сентября), напротив, суточный прирост превышает суточную убыль на 873 мг, за третьи сутки (29—30 сентября) вновь суточная убыль превысила суточный прирост. В результате, по средним для 3 суток, суточный прирост (7799 мг) оказался почти равным суточной убыли (7956 мг), последняя превышала прирост всего на 157 мг.

Для прочих систематических групп, также для всего фитопланктона отмечена такая же картина: на протяжении 3 суток то прирост превышает убыль, то, наоборот, убыль превышает прирост, но по средним за 3 суток суточный прирост (9479) и суточный расход биомассы всего фитопланктона (9612 мг) более или менее одинаковы и друг друга компенсируют (табл. 27 и 29). На основании полученных нами величин минимальной, максимальной и среднесуточной биомассы, также суточной продукции и суточной убыли можно определить суточную оборачиваемость растительного вещества в открытом море во время наших наблюдений (рис. 17).

Выявленная нами средняя для 3 суток минимальная биомасса фитопланктона определяет величину основного запаса растительного веще-

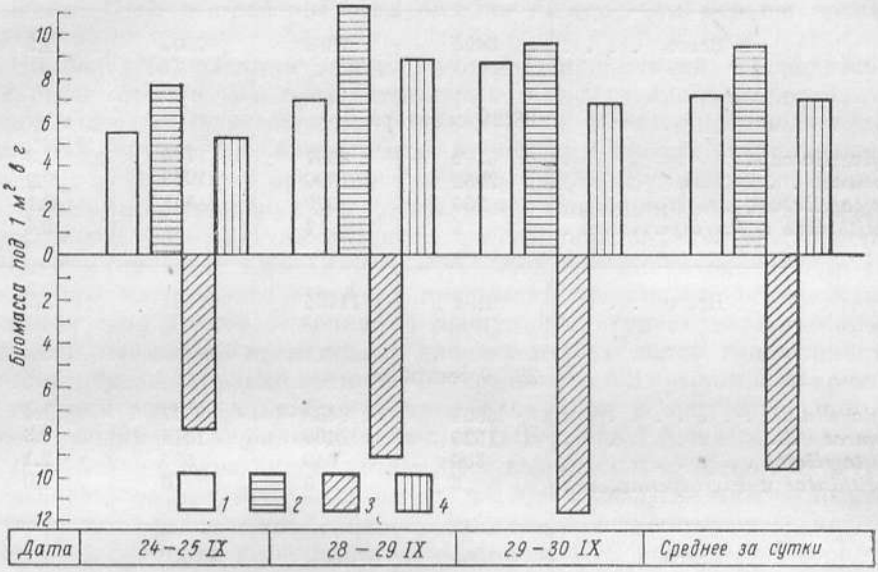

Рис. 17. Суточная оборачиваемость биомассы фитопланктона 24—30 сентября 1948 г.

1 — минимальная биомасса; *2* — суточный прирост; *3* — суточная убыль; *4* — остаточная биомасса.

ства в море, остающегося неизменным на протяжении суток. По нашим данным, основной запас фитопланктона с 24 по 30 сентября 1948 г. определялся по численности 360 млн клеток, а по биомассе — около 7 г под 1 м² поверхности моря.

К этому основному запасу добавлялось от 7688 мг до 11 165 ежесуточного прироста биомассы; по средним за 3 суток этот суточный прирост определялся в 9479 мг под 1 м². За те же 3 суток расход биомассы фитопланктона колебался от 7904 до 11 640 мг; по средним за все время суточная убыль выразилась в 9612 мг под 1 м², т. е. суточный прирост почти равен суточному расходу. Таким образом, на протяжении 3 суток некоторая часть биомассы фитопланктона от 7.5 до 11.5 г под 1 м², в среднем 9.5 г, непрерывно оборачивалась: ежесуточно 9.5 г биомассы возникало при фотосинтезе и столько же ежесуточно расходовалось в основном на питание зоопланктона.

Суточный прирост вместе с основным запасом биомассы фитопланктона в сумме составляли 24—25 сентября 13.2 г, 28—29 сентября —

18.2 г, 29—30 сентября — 18.3 г; средняя для 3 суток суммарная биомасса (основной фонд плюс суточный прирост) составила 16.6 г. Если из этой величины отнять убыль (средняя для 3 суток убыль 9.6 г), то полученный остаток, или остаточная биомасса (средняя для 3 суток 7 г), окажется равным минимальной биомассе, зарегистрированной за данные сутки (средняя для 3 суток минимальная биомасса фитопланктона — около 7 г). Таким образом, минимальная биомасса, определяющая основной фонд фитопланктона в море, характеризует в то же время так называемую остаточную биомассу, т. е. биомассу, оставшуюся после уничтожения и естественного отмирания растительных организмов.

Числовые материалы, полученные нами на трехсуточной станции, дают возможность представить динамику численности и суточной оборачиваемости биомассы фитопланктона в открытом море в определенный момент года (с 24 по 30 сентября 1948 г.). Несомненно, что в различные сезоны года и в различных районах моря эти процессы протекают по-разному; численность и биомасса фитопланктона, их суточный прирост и суточная убыль, а также соотношение между ними относятся к числу элементов исключительно изменчивых, зависящих от многих факторов (метеорологических, гидрологических, биологических).

В результате этих наших наблюдений мы приходим к выводу, что биологическую продуктивность водоема нельзя определять только по годовому колебанию биогенных элементов в море, так как богатство моря живым веществом и его годовое колебание зависят не только от большого годового круга оборачиваемости живого вещества в море, но и от малых суточных кругов, т. е. от суточной оборачиваемости растительной биомассы.

Также единовременное определение количества фитопланктона в море, его численности и биомассы, в целях учета пищевых ресурсов для животного населения моря, произведенное один раз в год, в сезон или даже один раз в сутки, не дает представления о растительной продуктивности моря. Вполне возможны случаи, когда при обилии наличного в море фитопланктона оборачиваемость растительного вещества протекает вяло, и, наоборот, при относительно малом единовременном количестве в море растительных организмов все вышеописанные процессы, от которых зависит биологическая продуктивность водоема, идут энергично и быстро.

Совершенно очевидно выявляется первоочередная необходимость при определении биологической продуктивности моря, познания суточной, сезонной, годовой и многолетней динамики численности и биомассы отдельных видов фитопланктона, а также суточной, сезонной, годовой и многолетней динамики всех процессов, связанных с образованием и расходом органического вещества в море.

Выводы

1. При количественном учете фитопланктона в батометрических пробах нельзя придерживаться одной стандартной степени сгущения материала. При сгущении осадка следует руководствоваться систематическим составом и степенью развития фитопланктона в данном районе и в данный момент года. При учете массовых форм подсчет организмов желательно производить в капле морской воды (0.1 см^3) непосредственно после взятия пробы, в нефиксированном виде. Подсчет организмов в капле воды без покровного стекла дает лучшие и более правильные результаты, чем при количественном учете в препарате под покровным стеклом.

2. В связи с большими колебаниями размеров клетки у некоторых фитопланктонных организмов не для всех видов можно пользоваться при определении биомассы однажды вычисленным стандартным весом клетки. В сентябре в открытом море наибольшим весом клетки отличаются *Rhizosolenia calcar-avis* — 0.00017—0.00049 мг, *Ceratium tripos* — 0.00036 мг и *Peridinium crassipes* — 0.0001 мг; наименьший вес отмечен для представителей *Coccolithineae* — 0.00000025 мг, *Pterospermaceae* — 0.000005 мг, *Silicoflagellatae* — 0.000005 мг и для наннопланктонных форм *Dinoflagellatae* — 0.000006 мг (сырой вес одной клетки, высчитанный по размерам клетки и ее объему).

3. В течение последних 3 лет нами обнаружено 90 новых для Черного моря видов и 3 разновидности, основную часть которых составляют наннопланктонные представители *Dinoflagellatae*. По процентному соотношению числа видов основных систематических групп фитопланктона, с учетом новых находок (*Dinoflagellatae* — 51.2% и *Diatomeae* — 31.6%), Черное море в открытых его частях приближается в наибольшей степени к Средиземному и Адриатическому морям.

Некоторые из впервые зарегистрированных в Черном море диатомовых водорослей обнаружены в массовом количестве (*Nitzschia pungens* var. *atlantica* Cl. и *N. delicatissima* Cl.); можно предполагать, что они относятся к новым вселенцам, так как не могли остаться незамеченными предыдущими исследователями.

Состав фитопланктона и степень развития отдельных видов не бывают постоянными на протяжении ряда лет; Черное море и в настоящее время заселяется новыми видами из смежных морей.

4. Количество фитопланктона в открытом море колеблется в течение суток, поэтому разовое определение численности и биомассы фитопланктона без учета их суточной динамики не может дать правильного представления о количестве фитопланктона в море.

5. Количественный учет фитопланктона, произведенный нами в течение 3 суток через каждые 4 часа в сентябре 1948 г. в открытом море (в 97 милях от берега, на различных глубинах), позволил определить суточную оборачиваемость численности и биомассы фитопланктона в период наблюдений.

В колебаниях численности и биомассы фитопланктона наблюдается суточная периодичность: период нарастания численности, приуроченный в основном к светлому времени суток, сменяется периодом убывания, приуроченным к темному времени суток. Период убывания более кратковременный, чем период нарастания численности фитопланктона. Последнее объясняется кратковременным пребыванием в верхних слоях моря мигрирующих форм зоопланктона, поедающих в ночные часы фитопланктонные организмы. В дневные часы численность и биомасса наличного в море фитопланктона в 1½—2 раза больше, чем в темное время суток.

6. Основную часть фитопланктона в открытом море образуют наннопланктонные формы. По численности они составляют 75—80%, а по биомассе — 40% всего наличного в море фитопланктона. Наибольшей численностью отличаются виды рода *Exuviaella*, в основном *Ex. cordata*, которые составляют 45—55% всего количества фитопланктона. Численность *Ex. cordata* в дневные часы почти в 2 раза больше, чем в ночные и предутренние часы.

Бо́льшая или меньшая убыль за ночь представителей тех или иных видов характеризует их большее или меньшее кормовое значение. Растительная пища зоопланктона в открытом море в сентябре состоит на 78% из наннопланктонных перидиней.

Виды рода *Exuviaella* относятся к числу ценных кормовых объектов.

7. По величине биомассы первое место в планктоне занимают крупные, но сравнительно малочисленные формы микропланктона: *Rhizosolenia calcar-avis*, *Ceratium tripos* и *C. fusus*, в основном некормовые объекты.

Величина биомассы фитопланктона без данных о систематическом составе, численности и качественных свойствах массовых форм, также без данных о темпе продуцирования и суточной оборачиваемости биомассы не может служить показателем биологической и в особенности хозяйственно полезной продуктивности водоема.

8. Анализ различных методов определения суточной продукции и суточной убыли фитопланктонных организмов показал, что разница между дневной максимальной и ночной минимальной численностью и биомассой фитопланктона характеризует суточный ход количества наличного в море фитопланктона, но не дает представления о динамике процессов, в частности о подлинной суточной оборачиваемости растительного вещества в море.

9. Более правильное представление о подлинной суточной убыли и о подлинном суточном приросте численности и биомассы фитопланктона в море можно получить при учете динамики численности и суточной оборачиваемости биомассы через каждые 4 часа для каждого вида в отдельности. Вычисленные таким образом суточный прирост и суточная убыль всего фитопланктона определяются значительно более высокими показателями, чем прирост и убыль, вычисленные по разнице между дневным максимальным и ночным минимальным количеством фитопланктона в море.

10. Увеличение численности фитопланктона путем вегетативного деления клеток идет круглые сутки, так же как и убыль фитопланктона, обусловленная в основном выеданием его мигрирующими формами зоопланктона. Резкое уменьшение количества фитопланктона в ночные часы маскирует одновременно происходящий прирост численности отдельных видов; быстрое же восстановление запасов фитопланктона, наблюдающееся в светлое время, маскирует одновременно происходящую убыль некоторой части фитопланктона, поедаемого и днем формами зоопланктона, не имеющими вертикальных миграций.

11. Среднесуточная биомасса фитопланктона в открытом море с 24 по 30 сентября определяется 7.8 г под 1 м^2 поверхности моря, или 78 мг в 1 м^3 (средняя для глубин 0—100 м). Суточная убыль биомассы компенсируется аналогичным суточным приростом. По наблюдениям на суточной станции средняя для 3 суток суточная убыль составляет 9.6 г (7.9—11.6 г); суточная продукция — 9.5 г (7.7—11.2 г) под 1 м^2 поверхности моря.

12. Темп прироста биомассы может быть выражен отношением суточной продукции к среднесуточной биомассе. Коэффициент П/Б для различных видов и для различных систематических групп различен. Коэффициент П/Б находится в большой зависимости от величины и объема клетки: чем меньше клетка фитопланктонного организма, тем больше величина П/Б, и наоборот, чем больше клетка, тем меньше его величина. В среднем суточная продукция всего фитопланктона в открытом море в сентябре превышает его среднесуточную биомассу в 1.2 раза (П/Б 1.2).

13. Биологическую продуктивность моря нельзя определять по годовому колебанию в нем биогенных элементов; биологическая продуктивность моря зависит не только от большого годового круга оборачиваемости живого вещества, но и от малых суточных кругов — от суточной оборачиваемости растительной биомассы, происходящей непрерывно на протяжении многих суток.

ЛИТЕРАТУРА[1]

(Аксентьев Б.) Axentjew B. Arten von Chaetoceros Ehr. aus dem Odessae Meerbusen. Intern. Rev. Ges. Hydrobiol. u. Hydrograph., 1930, Bd. 24.

Богоров В. Г. Суточная вертикальная миграция зоопланктона в полярных морях. Докл. АН СССР, 1943, т. 40, № 4.

Виноградов А. П. Химический состав планктона. Тр. Биогеохим. лабор. АН СССР, 1943, т. V.

Воронихин Н. Н. Фитопланктон р. Большой Невки в период 1923—1926 гг. Тр. Бот. сада АН СССР, 1931, т. 44.

Воронихин Н. Н. О содержании понятия «планктон». Сов. бот., 1940, № 2.

Диатомовый анализ, под ред. А. И. Прошкиной-Лавренко. Бот. инст. им. В. Л. Комарова АН СССР, Всесоюзн. Научно-исслед. инст. геолог., 1949—1950, кн. 1, 2 и 3.

Киселев И. А. Панцырные жгутиконосцы (Dinoflagellatae) морей и пресных вод СССР. Изд. АН СССР, 1950.

Книпович Н. М. Работы Азовской экспедиции в 1922—1924 гг. Тр. Азовско-Черноморск. научно-промысл. экспед., 1926, в. 1.

Книпович Н. М. Гидрология морей и солоноватых вод. 1938.

Кусморская А. П. Наблюдения над гибелью Copepoda при массовых скоплениях диатомей. Докл. АН СССР, 1947, т. 57, № 3.

Кусморская А. П. О зоопланктоне Черного моря. Тр. Азовско-Черноморск. н.-и. инст. морск. рыбн. хоз. и океаногр., 1950, в. 14.

Лебединцев А. Средний вес отдельных планктонных организмов и их химический состав. Вестн. рыбопром., 1905, № 10.

Мантейфель Б. П. Краткая характеристика основных закономерностей в изменениях планктона Баренцова моря. Тр. Полярн. н.-и. инст. морск. рыбн. хоз. и океаногр., 1938, в. 1.

Мантейфель Б. П. Планктон и сельдь в Баренцовом море. Тр. Полярн. н.-и. инст. морск. рыбн. хоз. и океаногр., 1941, в. 7.

Морозова-Водяницкая Н. В. Некоторые результаты количественных исследований фитопланктона в Черном море. Тр. Новороссийск. биолог. ст., 1940, т. 2, в. 3.

Морозова-Водяницкая Н. В. Фитопланктон Черного моря. Часть I. Фитопланктон в районе Севастополя и общий обзор фитопланктона Черного моря. Тр. Севастопольск. биолог. ст. АН СССР, 1948, т. VI.

Морозова-Водяницкая Н. В. Численность и биомасса фитопланктона в Черном море. Докл. АН СССР, 1950, т. 73, № 4.

Пицык Г. К. О количественном развитии и горизонтальном распределении фитопланктона в западной половине Черного моря. Тр. Азовско-Черноморск. н.-и. инст. морск. рыбн. хоз. и океаногр., 1950, в. 14.

Порецкий В. С. Периодичность в развитии диатомовых р. Б. Невки. Дневник Всесоюзного Съезда ботаников в Ленинграде в 1928 г., 1928.

Порецкий В. С. Наблюдения над диатомовым планктоном р. Б. Невки в 1923—1926 гг. Тр. Бот. сада АН СССР, 1931, т. 44.

Прошкина-Лавренко А. И. Новые виды водорослей из соленых водоемов СССР. Synedra curvata Pr.-Lavr. sp. nova. Ботанич. матер. Отд. споровых раст. БИН АН СССР, 1951, т. 7.

Рейнгард Л. В. Фитопланктон Черного моря, Керченского пролива, Босфора и Мраморного моря. Тр. Общ. испыт. прир. при Харьковск. унив., 1909, т. 13.

Рылов В. М. Что понимать под «планктонным» организмом. Русск. гидробиолог. журн., 1922, т. 1, № 8.

Скабичевский А. П. Об объеме понятий «планктон» и «планктонный организм». Сов. бот., 1939, № 4.

Скабичевский А. П. О парении неподвижных планктонных водорослей. Усп. совр. биолог., 1940, т. 26, в. 1/4.

Скабичевский А. П. О некоторых вопросах планктонологии. Бот. журн., 1950, т. 35, № 1.

Стройкина В. Г. Некоторые данные о составе фитопланктона Карадагского района Черного моря. Тр. Карадагск. биолог. ст. АН УССР, 1940, в. 6.

Стройкина В. Г. Фитопланктон Черного моря в районе Карадага и его сезонная динамика. Тр. Карадагск. биолог. ст. АН УССР, 1950, в. 10.

Усачев П. И. Общая характеристика фитопланктона морей СССР. Усп. совр. биолог., 1947, т. XXIII, в. 2.

---

[1] См. также список литературы в первой части настоящей работы (Тр. Севастопольск. биолог. ст., 1948, т. VI).

Харвей Х. В. Современные успехи химии и биологии моря. Гос. изд. иностр. лит., 1948.
Ширшов П. П. Сезонные явления в жизни фитопланктона полярных морей в связи с ледовым режимом. Тр. Арктич. инст., 1937, т. 82.
Benecke W. Über farblose Diatomeen der Kieler Förde. Pringsch. Jahrb. wiss. Bot., 1900, Bd. 35.
Bernard F. et L. Fage. Recherches quantitatives sur le plancton mediterranéen. Bull. Inst. Océanogr., 1936, № 701.
Braarud T. Experimental studies on marine plankton Diatoms. Avhandl. Norske Vidensk. Akad. Oslo, Mat.-Nat. kl., 1944, № 10.
Clarke G. L. Dynamic of production in a marine area. Ecolog. Monografs, 1946, v. 16, № 4.
Cleve P. Diatoms collected during the expedition of the «Vega». «Vega»-Expeditionens. Vetenskaplige Jaktagelser., 1883, Bd. 3.
Cupp E. Marine Plankton Diatoms of the West Coast of North America. University of California Press, 1943.
Gemeinhardt K. Silicoflagellatae. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora, Flagellatae. 1930.
Hardy A. C. The plankton of the South Georgia whaling grounds and adjacent waters 1926—1927. Part 5. The plankton community, the whale fisheries and the hypothesis of animal exclusion. Discov. Rep., 1935, v. 11.
Hart T. J. Phytoplankton periodicity in Antarctic surface waters. Discov. Rep., 1942, v. 21.
Harvey H. W. Recent advances in the chemistry and biology of sea water. 1945.
Harvey H. W. On the production of living matter in the sea of Plymouth. Journ. Mar. Biol. Assoc., 1950, v. 29, № 1.
Hendey N. I. The plankton diatoms of the Southern Seas. Discov. Rep., 1937, v. 16.
Hentschel E. Allgemeine Biologie des Südatlantischen Ozeans. Wissensch. Ergebn. Deutsch. Atlant. Exped. auf d. Forsch. u. Vermess. «Meteor», 1925—1927, 1933—1936, Bd. 11.
Hustedt F. Die Kieselalgen Deutschlands, Österreich uns der Schweiz. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora, Bd. 7, 1927—1937. T. I, Lief. 1—5; T. II, Lief. 1—5.
Issel R. Ciclo annuale de microplancton di superficie nel Golfo di Napoli. Publicazioni della Stazione zoologica di Napoli, 1934, v. 14, f. 1.
Kamptner E. Die Coccolithineen der Südwestküste von Istrien. Ann. des Naturhist. Mus. in Wien, 1941, Bd. 51.
Karsten G. Das Phytoplankton des Atlantischen Oceans nach dem Material der deutschen Tiefsee-Expedition 1898—1899. Wissensch. Ergebn. d. deutsch. Tiefsee-Expedition auf d. Dampfer «Valdivia», 1906, Bd. II, T. 2, Lief. 2.
Kolbe R. W. Grundlinien einer allgemeinen Ökologie der Diatomeen. Ergebn. d. Biol., 1932, Bd. 8.
Lohmann H. Neue Untersuchungen über den Reichthum des Meeres Plankton. Wiss. Meeresunt., Abt. Kiel, N. F., 1902, Bd. 7.
Lohmann H. Die Bevölkerung des Ozeans mit Plankton, I. Arch. f. Biontolog., 1920, Bd. 4, H. 3.
Marshall S. M. The Silicoflagellata and Tintinnoinea. Great Barrier Reef Expedition 1928—29. Sc. Rep., 1934, v. IV, № 15.
Nicholls A. G. On the biology of Calanus finmarchicus. III. Vertical distribution and diurnal migration in the Clyde Sea area. Journ. Mar. Biol. Assoc., 1933, v. 19.
Paulsen O. Études sur le Microplancton de la mer d'Alboran. Inst. Espanol de Oceanogr., 1930.
Pavillard J. Bacillariales. Rep. Dan. Oceanogr. Exped. 1908—1910 to the Mediterranean a. adjacent Seas, 1926, v. 2, Biology, 4.
Richter O. Zur Physiologie der Diatomeen. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, 1906, Abt. 1, Kl. 115.
Richter O. Zur Physiologie der Diatomeen. II. Die Biologie der Nitzschia putrida Benecke. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, 1909, Math.-Nat. Kl., 84.
Schiller J. Die planktontischen Vegetation des Adriatischen Meeres. Arch. f. Protistenk., 1925, Bd. 51; 1926, Bd. 53; 1928, Bd. 62.
Schiller J. Coccolithineae. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora, Flagellatae. 1930.
Schiller J. Dinoflagellatae (Peridineae). Rabenhorst's Kryptogamen-Flora, Flagellatae. 1937.
Sverdrup H., M. Johnson a. R. Fleming. The Oceans, their physics, chemistry and general biology. New York, 1942.
Vatova A. Compendio della Flora e Fauna del Mare Adriatico presse Rovigno. R. Comitato Talassografico Italiano, 1928, mem. 143.
Wimpenny R. S. Diurnal variation in the feeding and breeding of zooplankton related to the numerical balance of the zoo-phytoplankton community. Journ. du Conseil, 1938, v. 13, № 3.