

Н. В. МОРОЗОВА-ВОДЯНИЦКАЯ

ФИТОПЛАНКТОН ЧЕРНОГО МОРЯ. ЧАСТЬ I.

ФИТОПЛАНКТОН В РАЙОНЕ СЕВАСТОПОЛЯ И ОБЩИЙ ОБЗОР ФИТОПЛАНКТОНА ЧЕРНОГО МОРЯ

Первые сведения о фитопланктоне Черного моря имеются в работах С. М. Переяславцевой (1886), Р. Минкевича (1899, 1900), Б. Гейнсмана (1903), С. А. Зернова (1904). В ранее напечатанной работе Н. К. Срединского (1873) приведены диатомовые водоросли из устьев и плавней рек Днепра и Днестра; в работе Н. Андрусова (1892) имеются указания на присутствие диатомей в илах Черного моря.

Основной работой по фитопланктону Черного моря до 1936 г. была работа Л. В. Рейнгарда (1909), в которой приведены: а) систематический состав фитопланктона в районе Севастополя, в Керченском проливе, в Босфоре и Мраморном море; б) некоторые данные по сезонной смене и вертикальному распределению фитопланктона в Черном море.

В течение последних 15 лет к изучению фитопланктона приступили на многих черноморских биологических станциях, в результате чего опубликован ряд работ: по фитопланктону Новороссийской бухты (Михайловская, 1936), Черного моря (обзорная, Морозова-Водяницкая, 1937), Одесского залива (Коноплев, 1937), Батумской бухты (Никитин, 1939; Морозова-Водяницкая, 1940), Севастопольской бухты (Морозова-Водяницкая, 1940), у крымских берегов открытого моря (Малытский, 1940; Морозова-Водяницкая, 1940; Стройкина, 1940).

Систематический состав фитопланктона в Черном море выяснялся и пополнялся новыми видами на протяжении всего периода исследований с 1886 г. Первый список фитопланктонных организмов Черного моря в районе Севастопольской бухты, включающий 16 видов *Dinoflagellata*, составлен С. М. Переяславцевой (1886). В списке, составленном Р. Минкевичем, указано 22 вида *Dinoflagellata*.

В работе Б. Гейнсмана, обработавшего сборы С. А. Зернова, приведено 10 видов фитопланктонных организмов, из них *Diatomeae* шесть видов и *Dinoflagellata* — четыре. В работе С. А. Зернова (1904), посвященной годичной смене планктона у Севастополя, приводятся материалы главным образом по зоопланктону, тогда как по фитопланктону указано всего пять диатомовых водорослей и семь перидиниевых. В более поздней работе С. А. Зернова (1913) указана еще одна массовая форма перидиней — *Gonyaulax polyedra*. Л. В. Рейнгард приводит список 44 видов фитопланктонных организмов для Черного моря, но поскольку он использовал для своей работы главным образом сборы С. А. Зернова, большая часть видов, указанных в списке, относится к району Севастополя.

З. Н. Михайловская приводит для района Новороссийской бухты 130 видов; В. Г. Стройкина обнаружила у берегов Крыма, в районе Карадага, 86 видов фитопланктонных организмов.

В период наших исследований (1935—1939 и 1946—1947) нами обнаружено в Черном море, в районе Севастополя и у южных берегов Крыма, 200 видов, в том числе: *Diatomeae* — 95, *Dinoflagellatae* — 80, *Coccolithophoridae* — 12, *Cyanophyceae* — четыре, *Silicoflagellatae* — три, *Chlorophyceae* — два, *Chrysomonadinae* — два и *Cystoflagellatae* — один вид.

С ранее описанными видами в настоящее время в Черном море насчитывается — 272 вида (83 рода) микроскопических растительных организмов, зарегистрированных в различных частях Черного моря, и 53 вида (солонатоводных и пресноводных форм), обнаруженных Б. Н. Аксентьевым только в опресненном Одесском заливе.

Значительное пополнение списка фитопланктонных организмов отчасти объясняется применением в нашей работе методов центрифугирования и осаждения, в результате чего список обогатился представителями наннопланктона. Наннопланктонные организмы, не улавливаемые планктонными сетями вследствие чрезвычайно малых размеров (менее 50 микронов), оставались до настоящего времени мало изученными.

Значение наннопланктона в Черном море и количественное преобладание его над микропланктоном впервые отметил В. М. Арнольди, принимавший участие в экспедициях Н. М. Книповича в 1922—1923 гг. и впервые применивший при исследовании фитопланктона метод центрифугирования. Первые сведения о количестве фитопланктона в Черном море принадлежат П. И. Усачеву, впервые применившему при обработке материала осадочный метод (Усачев, 1927).

Насколько осадочный метод дает более правильное представление о количестве и составе фитопланктона, чем ловы планктонными сетями, можно видеть из результатов наших специальных исследований по уловистости планктонных сетей различных систем и сравнению полученных данных с материалами осадочного планктона. Исследования произведены в Севастопольской бухте в июле 1939 г.

Особенно большое различие в показаниях планктонных сетей сравнительно с данными, полученными осадочным методом, дают динофлагелляты. По нашим наблюдениям планктонные сети не улавливают и одного процента действительного количества *Dinoflagellata*. Наименьший процент действительного количества фитопланктонных организмов (за которое мы условно принимаем наибольшее число, полученное при количественном учете) улавливают сеть Нансена из газа № 12 и сеть Джеди из газа № 18 (не более 0.1%). При этом наибольшая потеря отмечена для наннопланктонных форм, количество которых при применении осадочного метода исчислялось тысячами, а в уловах планктонными сетями — единицами экземпляров. Общее количество динофлагеллят, по данным осадочного метода, в момент наблюдений (10 июля 1939 г.) оказалось в тысячу раз больше, чем показала сеть Нансена, и в 280 раз больше, чем сеть Джеди из газа № 25.

Диатомовые улавливаются планктонными сетями в значительно большем количестве, чем динофлагелляты, что объясняется относительно большими их размерами, а также присутствием на клетках выростов и щетинок. Виды *Chaetoceros*, обладающие щетинками, длина которых достигает 700—900 микронов (при диаметре клетки 15—17 и высоте клетки 38—40 микронов), почти нацело улавливаются планктонной сетью Джеди из газа № 25. Сеть той же системы, но из более крупноячеистого

газа (№ 18) улавливает только 44% действительного количества клеток *Chaetoceros*; наименьший улов — 11% дает сеть Нансена из газа № 12.

Среди диатомовых, так же как и среди динофлагеллят, планктонные сети особенно слабо улавливают организмы, отличающиеся малыми размерами и отсутствием выростов, как то: *Navicula*, *Thalassiosira*, некоторые виды *Coscinodiscus*. В общем сеть «Джеди-большая» из газа № 25 с диаметром входного отверстия 35 см улавливает 45% действительного количества диатомовых, сеть того же типа из газа № 18 задерживает 21%, сеть «Джеди-малая» из газа № 12 с диаметром 18 см — всего 12%, а сеть Нансена из газа № 12 с диаметром 50 см — не более 5% (Морозова-Водяницкая, 1940).

Значительно большее сравнительно с динофлагеллятами количество диатомовых, задерживаемых планктонными сетями, объясняется относительно меньшим количеством наннопланктонных форм среди диатомовых водорослей. 10 июля 1939 г., когда производились в Севастопольской бухте определения уловистости планктонных сетей и сравнение полученных данных с материалами осадочного планктона, наннопланктонные формы составляли 97% общего количества динофлагеллят, тогда как микропланктонные — всего 3%.

Среди диатомовых водорослей обнаружено иное соотношение микро- и наннопланктонных форм, а именно: наибольшую часть диатомового планктона — 82% составляли микропланктонные формы, тогда как на долю наннопланктона 10 июля приходилось не более 18%. Однако в осенние месяцы, при массовом развитии мелких *Thalassiosira*, наннопланктонные диатомовые нередко составляют по численности до 90% всех фитопланктонных организмов.

Исследование фитопланктона в Севастопольской бухте мы производили (с учетом численности и вычислением биомассы по объему клеток) на двух станциях, расположенных на расстоянии около полутора километров. Первая станция находится в глубине севастопольского рейда против входа в Южную бухту, в районе Сухой балки, вторая — ближе к выходу из Севастопольской бухты, в районе Биологической станции. Пробы брались батометром на глубине 0, 10 и 15 м. Условия глубины и грунта на обеих станциях, примерно, одинаковы. Некоторое различие в экологических условиях, возможно, создает Южная бухта: первая станция находится под большим воздействием загрязненных вод бухты, чем вторая. Сборы материала на двух станциях по времени совпадают только частично: против Сухой балки сборы производились с марта 1938 г. по февраль 1939 г., а против Биологической станции — с ноября 1938 г. по август 1939 г. Повторно годовой цикл наблюдений произведен в 1946—1947 гг. Таким образом, материалы первой станции характеризуют годовое изменение систематического состава, численности и биомассы фитопланктона в Севастопольской бухте по преимуществу в 1938 г., тогда как материалы второй станции дают картину годовой динамики численности и биомассы фитопланктона в 1939 г. Последнее позволяет сравнить данные за несколько лет. Сравнение обнаруживает, что сезонная смена форм из года в год происходит почти в одной и той же последовательности, но годовое изменение численности и биомассы фитопланктонных организмов не повторяется полностью на протяжении ряда лет.

Сезонная смена форм в 1938 г. мало отличается от таковой в 1939 и 1947 гг.; резкое различие наблюдается в степени развития отдельных форм и всего фитопланктона. Особенно большие колебания в численности и биомассе дают диатомовые водоросли. Развитие диатомовых в 1939 г.

Таблица 1

Численность фитопланктонных организмов в Севастопольской бухте против Сухой балки 27 марта 1938 г. (число клеток в 1 л)

Ф о р м ы	Глубина, м 10
<i>Dinoflagellata</i>	
1. <i>Glenodinium</i> (<i>apiculatum</i> , <i>pilula</i> и др.) . . .	10 750
2. <i>Prorocentrum micans</i>	2 950
3. <i>Peridinium triquetrum</i>	850
4. <i>Exuviaella cordata</i>	750
И т о г о	15 300
<i>Diatomeae</i>	
1. <i>Thalassionema nitzschioides</i>	6 000
2. <i>Navicula</i> sp.	350
3. <i>Thalassiothrix longissima</i>	300
4. <i>Melosira moniliformis</i>	300
5. <i>Thalassiosira nana</i>	250
6. <i>Rhabdonema adriaticum</i>	200
7. <i>Grammatophora marina</i>	200
8. <i>Coscinodiscus</i> sp.	150
9. <i>Lycophora</i> sp.	150
10. <i>Nitzschia</i> sp.	150
11. <i>Chaetoceros curvisetus</i> и др.	50
12. <i>Diploneis</i> sp. и <i>Cocconeis</i> sp.	50
13. <i>Pleurosigma</i> sp.	50
И т о г о	8 200
<i>Silicoflagellatae</i>	
1. <i>Ebria tripartita</i>	100
Споры и мелкие жгутиковые	200
Всего клеток в 1 л.	23 800

было во много раз сильнее, чем в 1938 и 1946 гг. При максимальном развитии диатомовых в 1938 г. численность всех диатомей едва достигала 98 тыс. клеток в 1 л, а биомасса — 925 мг в 1 м³. В 1939 и 1947 гг. наблюдалось подлинное «цветение» диатомовых, во время которого число клеток в литре достигало 30 млн., а биомасса — 9 г в 1 м³. В 1946 г. «цветения» диатомовых не наблюдалось. По численности и биомассе диатомовых 1946 г. сходен с 1938 г. Более мощное развитие диатомовых в 1946 г. отмечено только в конце его. Таким образом, 1947 год более благоприятствовал развитию диатомей, чем 1946.

Сравнение показателей численности и биомассы фитопланктона на двух станциях в те месяцы, когда сборы планктона производились одно-

Таблица 2

Численность фитопланктонных организмов в Севастопольской бухте против Сухой балки 30 апреля 1938 г. (число клеток в 1 л)

Ф о р м ы	Глубина, м			
	0	10	15	Средние
<i>Dinoflagellata</i>				
1. <i>Glenodinium apiculatum, pilula</i> и др.	450	39 250	17 400	19 033
2. <i>Peridinium triquetrum</i>	—	43 400	200	14 533
3. <i>Prorocentrum micans</i>	5 700	3 150	200	3 017
4. <i>Exuviaella cordata</i>	1 400	250	300	650
5. <i>Glenodinium lenticula</i>	700	200	—	300
6. <i>Ceratium fusus</i>	50	—	—	17
И т о г о	8 300	86 250	18 100	37 550
<i>Diatomeae</i>				
1. <i>Thalassionema nitzschioides</i>	4 550	1 650	1 300	2 500
2. <i>Thalassiosira nana</i>	2 000	1 000	—	1 000
3. <i>Diploneis</i> и <i>Cocconeis</i>	450	150	—	200
4. <i>Thalassiothrix longissima</i>	50	300	100	150
5. <i>Navicula</i> sp.	350	—	—	116
6. <i>Rhizolenia fragilissima</i>	—	—	300	100
7. <i>Grammatophora marina</i>	50	200	—	83
8. <i>Coscinodiscus</i> sp.	—	200	—	67
9. <i>Rhabdonema adriaticum</i>	100	100	—	67
10. <i>Chaetoceros curvisetus</i> и др.	—	200	—	67
11. <i>Lycmophora</i> sp.	—	50	100	50
12. <i>Cerataulina bergonii</i>	50	—	—	17
И т о г о	7 600	3 850	1 800	4 417
<i>Silicoflagellatae</i>				
1. <i>Distephanus speculum</i>	—	200	400	200
2. <i>Hermesinum adriaticum</i>	50	—	—	17
И т о г о	50	200	400	217
Споры и мелкие жгутиковые	350	350	—	233
Всего клеток в 1 л.	16 300	90 650	20 300	42 417

временно на двух станциях (ноябрь, декабрь 1938 г. и январь 1939 г.), обнаруживает очень близкие величины для обеих станций, особенно в течение ноября и декабря (табл. 6—11 и 25—30). Последнее исключает предположение, что мощное развитие диатомовых в 1939 г. вызвано местными экологическими условиями на второй станции, а не особенностями гидрологических условий 1939 г.

Таблица 3

Численность фитопланктонных организмов в Севастопольской бухте против Сухой балки 20 мая 1938 г. (число клеток в 1 л)

Ф о р м ы	Глубина, м			
	0	10	15	Средние
<i>Dinoflagellata</i>				
1. <i>Glenodinium apiculatum, pilula</i>	100	38 600	36 200	24 967
2. <i>Peridinium triquetrum</i>	—	37 000	4 800	13 933
3. <i>Prorocentrum micans</i>	8 200	14 500	19 000	13 900
4. <i>Gonyaulax polyedra</i>	—	4 500	7 200	3 900
5. <i>Peridinium</i> sp.	—	—	1 800	600
6. <i>Exuviaella compressa</i>	200	—	—	67
7. <i>Glenodinium lenticula</i>	—	200	—	67
8. <i>Exuviaella cordata</i>	—	100	—	33
И т о г о	8 500	94 900	69 000	57 467
<i>Diatomeae</i>				
1. <i>Thalassionema nitzschioides</i>	1 500	2 400	2 400	2 100
2. <i>Lycophora</i> sp.	500	200	200	300
3. <i>Thalassiosira nana</i>	300	—	300	200
4. <i>Melosira moniliformis</i> и др.	—	500	—	167
5. <i>Diploneis</i> sp. и <i>Cocconeis</i> sp.	200	200	—	133
6. <i>Skeletonema costatum</i>	400	—	—	133
7. <i>Navicula</i> sp.	300	—	—	100
8. <i>Rhabdonema adriaticum</i>	—	200	—	67
9. <i>Nitzschia</i> sp.	100	100	—	67
10. <i>Coscinodiscus</i> sp.	—	100	—	33
11. <i>Pleurosigma</i> sp.	100	—	—	33
И т о г о	3 400	3 700	2 900	3 333
<i>Silicoflagellatae</i>				
1. <i>Ebria tripartita</i>	100	—	—	33
Споры и мелкие жгутиковые	100	—	100	67
Всего клеток в 1 л.	12 100	98 600	72 000	60 900

Систематический состав фитопланктона на протяжении года в значительной своей части непрерывно изменяется, однако некоторые виды встречаются в течение всего года. К числу круглогодичных форм относятся: *Prorocentrum micans*, *Exuviaella cordata*, *Thalassionema nitzschioides*. К резко выраженным сезонным формам принадлежат: *Peridinium triquetrum*, *Skeletonema costatum*, *Leptocylindrus danicus*, *Chaetoceros radians*, *Ch. socialis*. Продолжительность жизни сезонных водорослей различна: у одних она исчисляется неделями, у других — месяцами, причем в разные годы продолжительность жизни одной и той же формы неодинакова. Большинство видов — как сезонные, так и круглогодичные — до-

стигают своего наивысшего развития только при некоторых оптимальных для них условиях того или иного времени года. Максимальное развитие большинства диатомовых водорослей приходится обычно на осень, зиму или весну. Наибольший расцвет динофлагеллят наблюдается летом или ранней осенью.

Таблица 4

Численность фитопланктонных организмов в Севастопольской бухте против Сухой балки 14 июля 1938 г. (число клеток в 1 л)

Ф о р м ы	Глубина, м			
	0	10	15	Средние
<i>Dinoflagellata</i>				
1. <i>Prorocentrum micans</i>	6 450	72 000	3 900	27 450
2. <i>Exuviaella cordata</i>	5 100	1 700	1 500	2 600
3. <i>Gonyaulax polyedra</i>	1 750	2 000	—	1 250
4. <i>Glenodinium (apiculatum, pilula)</i>	200	2 600	350	1 050
5. <i>Glenodinium lenticula</i>	—	400	500	300
6. <i>Peridinium steinii, pedunculatum</i>	200	—	100	100
7. <i>Exuviaella compressa</i>	100	200	—	160
8. <i>Ceratium furca</i>	50	—	—	17
9. <i>Ceratium fusus</i>	—	—	50	17
И т о г о	13 850	78 400	6 400	32 884
<i>Diatomeae</i>				
1. <i>Thalassionema nitzschioides</i>	1 500	2 200	2 600	2 100
2. <i>Grammatophora marina</i>	50	400	1 750	733
3. <i>Thalassiosira nana</i>	1 200	—	—	400
4. <i>Diploneis</i> sp. и <i>Cocconeis</i> sp.	150	200	1 100	483
5. <i>Navicula</i> sp.	50	—	1 250	483
6. <i>Chaetoceros curvisetus</i>	50	—	700	250
7. <i>Rhizosolenia calcar avis</i>	—	200	250	150
8. <i>Coscinodiscus</i> sp.	—	—	150	50
9. <i>Licmophora</i> sp.	50	—	—	17
И т о г о	3 050	3 000	7 800	4 666
<i>Silicoflagellatae</i>				
1. <i>Distephanus speculum</i>	50	200	250	167
Споры и мелкие жгутиковые	800	—	—	267
Всего клеток в 1 л.	17 750	81 600	14 450	37 984

Систематический состав фитопланктона в Севастопольской бухте находится в большой зависимости от направления ветра и вызываемых им течений. При ветрах, дующих со стороны открытого моря и направленных вдоль оси бухты, происходит нагон воды из открытого моря с характерным для открытого моря планктоном, вследствие чего после шторм-

мов, а также после нагонных ветров в бухте нередко наблюдаются непродолжительные, но резкие изменения в составе фитопланктона. Особенно отчетливо выявляются такие временные изменения в систематическом составе фитопланктона под воздействием изменений гидрологических условий в осеннее и зимнее времена года (сентябрь—декабрь), в период преобладания диатомовых водорослей над прочими группами фитопланктона. Обычно после нагонных ветров в фитопланктоне Севастопольской бухты в преобладающем количестве появляются перидиниевые: виды *Ceratium* (*C. tripos*, *C. fusus*, в меньшем количестве — *C. furca*), виды *Peridinium* и *Dinophysis*, при большом видовом разнообразии (*P. crassipes*, *P. divergens*, *P. steinii* и др.; *D. caudata*, *D. acuminata*, *D. ovum*

Таблица 5

Численность фитопланктонных организмов в Севастопольской бухте против Сухой балки 2 августа 1933 г. (число клеток в 1 л)

Ф о р м ы	Глубина, м			
	0	10	15	Средние
<i>Dinoflagellata</i>				
1. <i>Gonyaulax polyedra</i>	8 050	66 000	3 700	25 917
2. <i>Prorocentrum micans</i>	20 450	16 200	3 600	13 417
3. <i>Ezuviaella cordata</i>	9 500	4 500	400	4 800
4. <i>Glenodinium</i> (<i>apiculatum</i> , <i>pilula</i>)	950	300	200	483
5. <i>Ezuviaella compressa</i>	400	300	—	233
6. <i>Peridinium steinii</i> и др.	600	—	—	200
7. <i>Glenodinium lenticula</i>	350	—	—	117
8. <i>Ceratium furca</i>	350	—	100	150
9. <i>Peridinium crassipes</i>	150	—	100	83
10. <i>Protoceratium reticulatum</i>	150	—	—	50
И т о г о	40 950	87 300	8 100	45 450
<i>Diatomeae</i>				
1. <i>Thalassionema nitzschioides</i>	8 650	9 600	1 800	6 684
2. <i>Thalassiosira nana</i>	2 600	—	—	1 200
3. <i>Navicula</i> sp. sp.	3 600	—	—	1 200
4. <i>Diploneis</i> sp. и <i>Cocconeis</i> sp.	1 500	—	100	533
5. <i>Thalassiothrix longissima</i>	300	—	—	100
6. <i>Lycophora flabellatae</i>	150	—	—	50
7. <i>Coscinodiscus</i> sp.	100	—	—	33
8. <i>Rhizosolenia calcar avis</i>	—	—	100	33
И т о г о	16 900	9 600	2 000	9 833
<i>Silicoflagellatae</i>				
1. <i>Hermesinum adriaticum</i>	650	600	500	583
Споры и мелкие жгутиковые	1 400	—	—	467
Всего клеток в 1 л.	59 900	97 500	11 600	56 333

и др.), тогда как виды *Chaetoceros* (*Ch. curvisetus*, *Ch. socialis*) и другие диатомовые, характерные для бухты в осеннее и в зимнее времена года, оказываются в чрезвычайно малом количестве. В это же время после осенних и зимних бурь неоднократно наблюдалось в бухте резко выраженное свечение моря. Частично свечение вызывалось присутствием в планктоне в осенние и зимние месяцы (сентябрь—декабрь) ночесветки — *Noctiluca miliaris*, но в большей степени свечение моря, повидимому, было вызвано массовым появлением в фитопланктоне, в связи с нагонными ветрами, светящихся перидиней (*Ceratium* и *Peridinium*).

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СОСТАВА И ЧИСЛЕННОСТИ ФИТОПЛАНКТОНА

При наблюдении над сезонной сменой фитопланктона в Севастопольской бухте в 1938 и 1939 гг. не было произведено сборов в сентябре и октябре, вследствие чего осталась не совсем ясной картина смены летней флоры на осеннюю. В настоящее время мы имеем возможность восполнить этот пробел на основании наблюдений в 1946 г.

Осенняя вспышка в развитии фитопланктона начинается в сентябре массовым появлением диатомовых водорослей видов *Chaetoceros*. Наиболее заметное место в фитопланктоне в сентябре занимала колониальная диатомея *Ch. socialis* Laud. Серповидно изогнутые цепочки из мелких клеток у *Ch. socialis* соединены в шаровидные колонии, которые образуются вследствие склеивания в одной точке концов щетинок, сильно удлиненных только на одной стороне клеток, а также вследствие выделения клетками плотной слизи.

В конце сентября 1946 г. число колоний *Ch. socialis* достигает 10 тыс., а число клеток — более 1 млн. в 1 л. Биомасса *Ch. socialis*, если учитывать только биомассу клеток, достигает 750 мг в 1 м³, а если принять, что слизистая масса, в которую погружены клетки, является также органическим веществом, то биомасса колоний составляет около 18 г в 1 м³. Массовое развитие *Ch. socialis*, которое в конце сентября вызвало «цветение» моря, продолжалось во все последующие месяцы 1946 г. (октябрь—декабрь). В декабре численность хэтоцерос была несколько меньше, но размер колоний достиг наибольшей величины: 700—800 микронов в диаметре. В ряде случаев шары склеиваются вместе, и тогда размер слизистых комков превышает 1 мм.

Слизистая масса, в которую погружена колония клеток, очень вязкая. Можно было наблюдать, как планктонные рачки увязали в слизи шаров хэтоцероса, особенно если последние были раздавлены; с большим трудом они выкарабкивались из обволакивающей их вязкой массы. Возможно, что образование пены в морской воде в зоне прибоя, часто наблюдающееся в осенние месяцы у южного берега Крыма, вызывается массовым развитием в это время года *Ch. socialis*. Морской прибой разбивает у берега слизистые шары колоний хэтоцероса и, перетирая их прибрежным песком и галькой, вызывает образование пенистой эмульсии.

В осеннем планктоне очень заметное место принадлежит также *Ch. curvisetus*, массовое развитие которого наблюдалось одновременно с *Ch. socialis* с сентября по декабрь. В январе 1947 г., в связи с резким понижением температуры воды до 3° С, *Ch. curvisetus* заметно уменьшился в числе, причем наблюдалось образование спор.

Массовое развитие в осенние месяцы диатомовых: *Chaetoceros socialis*, *Ch. curvisetus*, *Cerataulina bergonii*, *Leptocylinthus danicus*, *Thalas-*

Таблица 6

Численность фитопланктонных организмов в Севастопольской бухте против Сухой балки 1 ноября 1933 г. (число клеток в 1 л)

Ф о р м ы	Глубина, м			
	0	10	15	Средние
<i>Dinoflagellata</i>				
1. <i>Prorocentrum micans</i>	2 600	13 500	450	5 517
2. <i>Glenodinium apiculatum</i> и др.	132	66	—	66
3. <i>Exuviaella cordata</i>	1 300	4 500	2 700	2 833
4. <i>Peridinium</i> sp. sp.	700	400	—	367
5. <i>Ceratium furca</i>	—	500	—	167
6. <i>Ceratium fusus</i>	—	200	—	66
7. <i>Dinophysis</i> sp. sp.	200	—	—	66
И т о г о	4 800	19 100	3 150	9 082
<i>Diatomeae</i>				
1. <i>Cerataulina bergonii</i>	59 300	38 700	14 850	37 616
2. <i>Thalassionema nitzschioides</i>	10 000	22 100	10 800	14 300
3. <i>Chaetoceros curvisetus</i>	9 300	9 800	7 200	8 767
4. <i>Rhizosolenia fragilissima</i>	12 800	400	9 000	7 400
5. <i>Leptocylindrus danicus</i>	4 100	10 400	—	4 833
6. <i>Thalassiosira nana</i>	3 400	600	—	1 300
7. <i>Navicula</i> sp. sp.	200	—	1 350	517
8. <i>Pleurosigma</i> sp.	200	800	450	483
9. <i>Coscinodiscus</i> sp.	400	100	450	317
10. <i>Thalassiothrix longissima</i>	900	—	—	300
11. <i>Diploneis</i> и <i>Cocconeis</i>	300	—	—	100
12. <i>Melosira moniliformis</i>	—	200	—	67
И т о г о	100 900	83 100	44 100	76 000
<i>Silicoflagellatae</i>				
4. <i>Distephanus speculum</i>	800	4 600	450	1 950
Споры и мелкие жгутиковые	1 000	700	—	567
Всего клеток в 1 л.	107 500	107 500	47 700	87 599

Thalassionema nitzschioides, *Rhizosolenia fragilissima*, обуславливает осенний максимум в развитии фитопланктона, характеризующийся большим числом массовых форм (до шести), что отличает его от зимнего и весеннего максимума с преобладанием в планктоне только одного или двух видов. В осенние месяцы (сентябрь — ноябрь) к числу массовых форм принадлежат не только диатомовые водоросли, но и некоторые представители *Dinoflagellata*: *Prorocentrum micans*, *Exuviaella cordata*, *Gonyaulax polyedra*.

При осенней вспышке фитопланктона в 1939 г. число клеток достигало 176 тыс. в 1 л, причем *Cerataulina bergonii* насчитывалось до 77 тыс.,

Таблица 7

Численность фитопланктонных организмов в Севастопольской бухте против Сухой балки 3 декабря 1938 г. (число клеток в 1 л)

Ф о р м ы	Глубина, м			
	0	10	15	Средние
<i>Dinoflagellata</i>				
1. <i>Prorocentrum micans</i>	15 350	22 100	11 200	16 220
2. <i>Exuviaella cordata</i>	2 700	1 400	3 200	2 430
3. <i>Peridinium</i> sp.	350	700	600	550
4. <i>Ceratium furca</i>	700	100	100	300
5. <i>Glenodinium apiculatum</i> и др.	—	100	—	33
6. <i>Dinophysis caudata</i>	—	—	100	33
И т о г о	19 100	24 400	15 200	19 566
<i>Diatomeae</i>				
1. <i>Thalassionema nitzschioides</i>	16 750	15 600	16 300	16 217
2. <i>Leptocylindrus danicus</i>	14 400	200	200	5 267
3. <i>Skeletonema costatum</i>	1 700	5 500	—	2 400
4. <i>Thalassiosira nana</i>	1 500	2 300	1 500	1 767
5. <i>Cerataulina bergonii</i>	3 400	1 300	100	1 600
6. <i>Rhizosolenia fragilissima</i>	1 100	1 400	200	900
7. <i>Diploneis</i> и <i>Cocconeis</i>	300	—	2 400	900
8. <i>Coscinodiscus</i> sp. sp.	750	100	800	550
9. <i>Grammatophora marina</i>	—	500	800	433
10. <i>Chaetoceros curvisetus</i> и др.	300	300	400	333
11. <i>Melosira moniliformis</i>	100	—	900	333
12. <i>Navicula</i> sp. sp.	—	100	700	267
13. <i>Pinnularia major</i>	50	—	600	217
14. <i>Pleurosigma</i> sp.	300	100	—	133
15. <i>Thalassiothrix longissima</i>	—	—	300	100
16. <i>Licmophora</i> sp.	—	—	300	100
17. <i>Rhabdonema adriaticum</i>	—	—	100	33
И т о г о	40 650	27 400	26 600	31 550
<i>Silicoflagellatae</i>				
1. <i>Distephanus speculum</i>	3 050	3 500	2 100	2 884
2. <i>Hermesinum adriaticum</i>	—	—	100	33
И т о г о	3 050	3 500	2 200	2 917
Споры и мелкие жгутиковые	500	800	200	500
Всего клеток в 1 л.	63 300	56 100	41 200	54 533

Таблица 8

Численность фитопланктонных организмов в Севастопольской бухте против Сухой балки 16 января 1939 г. (число клеток в 1 л)

Ф о р м ы	Глубина, м			
	0	10	15	Средние
<i>Dinoflagellata</i>				
1. <i>Prorocentrum micans</i>	1 800	5 200	800	2 433
2. <i>Exuviaella cardata</i>	2 050	400	—	817
3. <i>Peridinium</i> sp. sp.	—	200	—	67
4. <i>Ceratium fusus</i>	—	—	200	67
5. <i>Glenodinium apiculata</i>	100	—	—	33
Итого	3 450	5 800	1 000	3 417
<i>Diatomeae</i>				
1. <i>Skeletonema costatum</i>	4 600	140 800	58 600	68 000
2. <i>Thalassiosira nana</i>	32 200	22 300	18 900	24 467
3. <i>Cerataulina</i> sp.	28 350	32 800	4 000	21 720
4. <i>Thalassionema nitzschioides</i>	18 800	16 000	24 000	19 600
5. <i>Rhizosolenia fragilissima</i>	750	6 400	—	2 383
6. <i>Leptocylindrus danicus</i>	700	4 200	—	1 630
7. <i>Diploneis</i> и <i>Cocconeis</i>	250	200	4 200	1 550
8. <i>Melosira moniliformis</i>	—	2 000	1 400	1 133
9. <i>Grammatophora marina</i>	250	—	2 800	1 016
10. <i>Navicula</i> sp.	250	—	1 000	417
11. <i>Chaetoceros curvisetus</i>	200	200	400	267
12. <i>Pinnularia major</i>	—	—	600	200
13. <i>Pleurosigma</i>	—	—	600	200
14. <i>Coscinodiscus</i>	100	—	200	100
15. <i>Rhabdonema adriatica</i>	—	—	200	67
Итого	86 450	224 900	116 400	142 750
<i>Silicoflagellatae</i>				
1. <i>Distephanus speculum</i>	1 000	490	200	533
Споры и мелкие жгутиковые	500	300	100	300
Всего клеток в 1 л.	91 400	231 400	118 200	147 000

Prorocentrum micans — до 60 тыс., *Thalassionema nitzschioides* — до 22 тыс., *Rhizosolenia fragilissima* — до 13 тыс., *Leptocylindrus danicus* — до 10 тыс., *Chaetoceros curvisetus* — до 14 тыс., *Exuviaella cordata* — до 5 тыс. в 1 л (табл. 6 и 9).

Из перечисленных форм, характерных для осеннего времени года, *Chaetoceros*, *Cerataulina*, *Leptocylindrus* и *Rhizosolenia* впервые появились в фитопланктоне с наступлением осени, тогда как *Prorocentrum micans* и *Exuviaella cordata* относятся к числу форм, массовое развитие которых обычно приходится на летние месяцы.

Таблица 9

Численность фитопланктонных организмов в Севастопольской бухте против Биологической станции 1 ноября 1938 г. (число клеток в 1 л)

Ф о р м ы	Глубина, м			
	0	10	15	Средние
<i>Dinoflagellata</i>				
1. <i>Prorocentrum micans</i>	60 100	5 600	1 100	22 267
2. <i>Euxyiaella cordata</i>	1 150	1 100	550	933
3. <i>Peridinium</i> sp. sp.	200	500	—	233
4. <i>Ceratium furca</i>	250	300	—	183
5. <i>Ceratium fusus</i>	50	100	—	50
6. <i>Dinophysis acuminata</i>	150	—	—	50
7. <i>Dinophysis</i> sp. sp.	60	—	—	20
Итого	61 960	7 600	1 650	23 736
<i>Diatomeae</i>				
1. <i>Cerataulina bergonii</i>	76 950	54 100	24 600	51 883
2. <i>Thalassionema nitzschioides</i>	17 450	12 700	7 150	12 433
3. <i>Chaetoceros curvisetus</i>	13 650	8 000	6 080	9 243
4. <i>Leptocylindrus danicus</i>	3 200	4 500	1 280	2 993
5. <i>Pleurosigma</i> sp.	1 100	350	430	627
6. <i>Grammatophora marina</i>	—	1 100	500	534
7. <i>Rhizosolenia fragilissima</i>	—	50	1 000	350
8. <i>Navicula</i> sp.	150	300	250	233
9. <i>Rhizosolenia calcar avis</i>	450	50	150	217
10. <i>Coscinodiscus</i> sp.	200	350	100	217
11. <i>Diploneis</i> и <i>Cocconeis</i>	150	250	150	183
12. <i>Pinnularia major</i>	—	250	300	183
13. <i>Rhizosolenia alata</i>	—	—	50	17
14. <i>Ditylium brightwellii</i>	—	—	50	17
Итого	113 300	82 000	42 090	79 130
<i>Silicoflagellatae</i>				
1. <i>Distephanus speculum</i>	1 050	650	480	727
Споры и мелкие жгутиковые	650	100	300	350
Всего клеток в 1 л.	176 960	90 350	44 520	103 943

Видовое разнообразие и богатство осеннего фитопланктона обуславливается еще тем, что в составе его больше попадаетея случайных форм из числа бентосных и литоральных диатомей. Общее число видов в декабре значительно больше, чем в прочие месяцы. С наступлением зимы, в декабре, когда продолжительность дня и напряженность солнечного света достигает своего минимума, общее число фитопланктонных организмов в большинстве случаев несколько уменьшается. Число клеток в 1 л около 60 тыс., биомассы — 490 мг в 1 м³. В систематическом составе

Таблица 10

Численность фитопланктонных организмов в Севастопольской бухте против Биологической станции 15 декабря 1933 г. (число клеток в 1 л)

Ф о р м ы	Глубина, м			
	0	10	15	Средние
<i>Dinoflagellata</i>				
1. <i>Exuviaella cordata</i>	3 770	2 000	10 450	5 407
2. <i>Prorocentrum micans</i>	2 100	1 100	300	1 167
3. <i>Glenodinium apiculatum</i>	1 500	1 000	—	833
4. <i>Peridinium</i> sp.	1 130	600	400	710
5. <i>Dinophysis ovum</i>	100	100	—	67
6. <i>Exuviaella compressa</i>	70	100	—	57
7. <i>Ceratium furca</i>	100	—	—	33
8. <i>Ceratium fusus</i>	30	—	50	26
9. <i>Dinophysis acuminata</i>	30	—	—	10
И т о г о	8 830	4 900	11 200	8 310
<i>Diatomeae</i>				
1. <i>Thalassionema nitzschioides</i>	5 800	4 200	30 800	13 600
2. <i>Cerataulina bergonii</i>	200	—	26 600	8 933
3. <i>Leptocylindrus danicus</i>	630	700	11 600	4 310
4. <i>Grammatophora marina</i>	30	—	11 800	3 943
5. <i>Skeletonema costatum</i>	—	—	10 000	3 333
6. <i>Diploneis</i> и <i>Cocconeis</i>	450	300	8 100	2 950
7. <i>Thalassiosira</i> sp.	2 000	—	4 000	2 000
8. <i>Navicula</i> sp.	250	—	4 300	1 517
9. <i>Rhabdonema adriaticum</i>	100	—	3 100	1 067
10. <i>Pinnularia major</i>	—	—	2 100	700
11. <i>Pleurosigma</i> sp.	70	100	1 500	557
12. <i>Coscinodiscus</i> sp.	250	—	1 300	517
13. <i>Chaetoceros curvisetus</i>	—	—	1 500	500
14. <i>Rhizosolenia fragilissima</i>	430	—	600	343
15. <i>Melosira moniliformis</i>	—	—	950	317
16. <i>Thalassiothrix longissima</i>	—	—	900	300
17. <i>Nitzschia lineata</i>	—	—	900	300
18. <i>Lycmophora</i> sp.	—	100	450	183
19. <i>Rhizosolenia calcar avis</i>	70	—	—	23
20. <i>Hemiaulus Hauckii</i>	70	—	—	23
21. <i>Ditylium brightwellii</i>	—	—	50	17
И т о г о	10 350	5 400	120 550	45 433
<i>Silicoflagellatae</i>				
1. <i>Distephanus speculum</i>	470	300	750	507
Споры и мелкие жгутиковые	300	—	200	167
Всего клеток в 1 л	19 950	10 600	132 700	54 417

фитопланктона происходят некоторые изменения: динофлагелляты заметно убывают, но появляется в большом количестве диатомовая водоросль *Skeletonema costatum*. Число клеток *S. costatum* в отдельных горизонтах в декабре 1939 и 1946 гг. достигало 10 тыс. в 1 л. Из прочих диатомовых водорослей, массовых в ноябре, в зимние месяцы численность *Leptocylindrus danicus* и *Thalassionema nitzschioides* значительно возрастает, а *Cerataulina bergonii* несколько уменьшается.

Таблица 11

Численность фитопланктонных организмов в Севастопольской бухте против Биологической станции 16 января 1939 г. (число клеток в 1 л)

Ф о р м ы	Глубина, м			
	0	10	15	Средние
<i>Dinoflagellata</i>				
1. <i>Exuviaella cordata</i>	2 200	200	2 500	1 633
2. <i>Prorocentrum micans</i>	1 350	400	600	783
3. <i>Peridinium</i> sp. sp.	300	200	—	167
4. <i>Exuviaella compressa</i>	50	—	—	17
5. <i>Ceratium fusus</i>	50	—	—	17
Итого	3 950	800	3 100	2 617
<i>Diatomeae</i>				
1. <i>Skeletonema costatum</i>	39 200	2 900	4 400	15 500
2. <i>Cerataulina bergonii</i>	21 800	4 700	5 500	10 667
3. <i>Thalassiosira nana</i>	23 300	3 200	2 100	9 533
4. <i>Thalassionema nitzschioides</i>	12 800	6 000	5 700	8 167
5. <i>Rhizosolenia fragilissima</i>	500	900	—	467
6. <i>Leptocylindrus danicus</i>	200	—	800	333
7. <i>Melosira moniliformis</i>	100	800	—	300
8. <i>Diploneis</i> и <i>Cocconeis</i>	250	100	500	284
9. <i>Navicula</i> sp.	350	—	300	217
10. <i>Coscinodiscus</i> sp.	100	300	200	200
11. <i>Grammatophora marina</i>	200	—	100	100
12. <i>Lycmophora</i> sp.	50	100	100	83
13. <i>Pleurosigma</i> sp.	150	100	—	83
14. <i>Rhabdonema adriaticum</i>	100	100	—	67
15. <i>Chaetoceros curvisetus</i>	—	—	100	33
16. <i>Achnantes</i> sp.	—	—	100	33
17. <i>Pinnularia major</i>	—	—	100	33
Итого	93 100	19 200	20 000	46 100
<i>Silicoflagellatae</i>				
1. <i>Distephanus speculum</i>	900	200	100	400
Спores и мелкие жгутиковые	300	200	400	300
Всего клеток в 1 л.	104 250	20 400	23 600	49 417

Планктон в декабре обогащается также вследствие массового развития бентосных форм *Melosira moniliformis* и *M. dubia*. Отрываясь от грунта, последние в значительном количестве встречаются в планктоне.

Количество динофлагеллят в глубине рейда, против Южной бухты, остается в декабре таким же значительным, как и в предыдущие месяцы, за счет большого количества *Prorocentrum micans*, но заметно уменьшается в районе Биологической станции. Возможно, что несколько большая численность фитопланктона в глубине рейда вызвана нагонными ветрами, отогнавшими планктонные организмы в глубину.

Декабрьский фитопланктон в 1946 г. несколько отличается от фитопланктона в декабре 1939 г. и по систематическому составу и по численности отдельных форм. В декабре 1946 г. наблюдалось почти полное исчезновение представителей *Dinoflagellata*. Крупные перидинеи — виды *Ceratium*, *Peridinium* и *Dinophysis* появлялись в планктоне Севастопольской бухты, как указано выше, только после нагонных ветров. В 1946 г. почти полностью отсутствовала *Cerataulina velifera*, которая в 1939 г. встречалась до 9 тыс. в 1 л. Самой отличительной особенностью осеннего и зимнего фитопланктона в 1946 г. являлось значительно более мощное, чем в 1939 г., развитие *Chaetoceros socialis* и *Ch. curvisetus*. Клеток всех видов *Chaetoceros* в 1939 г. насчитывалось 500 тыс., а в 1946 г. 45 тыс. в 1 л. Однако всех фитопланктонных организмов в 1946 г. было, примерно, столько же, как и в 1939 г., а именно 50—60 тыс. клеток в 1 л.

В январе систематический состав фитопланктона остается, примерно, тем же. В фитопланктоне наблюдается такое же, как в декабре, постепенное уменьшение численности динофлагеллят, главным образом массовых форм (*Prorocentrum micans* и *Euxuviaella cordata*), и в то же время постепенное увеличение диатомовых водорослей (табл. 8 и 11). Особенно быстро развивается *Skeletonema costatum*: в районе Биологической станции численность *Skeletonema* в январе возрастает в пять раз (до 15 тыс. клеток в 1 л) сравнительно с предыдущим месяцем, в районе Сухой балки — в 23 раза (до 68 тыс. клеток в 1 л).

Такое большое различие в численности *Skeletonema costatum* в различных участках Севастопольской бухты может быть объяснено двумя причинами: или обычным влиянием нагонных ветров, или тем, что «цветение» *Skeletonema* как одной из характерных прибрежных форм начинается обычно в конце залива, откуда оно постепенно распространяется по всему заливу от тупика по направлению к выходу в открытое море. Общее число всех фитопланктонных организмов в январе в районе Биологической станции остается, примерно, тем же, а в глубине рейда, в связи с большим развитием *Skeletonema*, возрастает втрое сравнительно с декабрем (в декабре число клеток в 1 л 54 тыс., в январе — 147 тыс.). Число видов в осеннем и зимнем фитопланктоне больше, чем в прочие месяцы.

Январский планктон 1947 г. отличается от такового 1938, 1939 и 1946 гг. более интенсивным развитием *Skeletonema costatum* (до 120 тыс. клеток в 1 л) и неожиданно ранним появлением в массовом количестве мелко-клеточного *Chaetoceros* sp. Из-за отсутствия спор нет возможности определить, к какому виду относятся данные хетцерос. По морфологическим признакам это может быть или *Ch. radians* или *Ch. debile*. Цветение *Ch. radians* в Севастопольской бухте в 1939 г. наблюдалось на три месяца позже, а именно в мае.

Биологическая весна в Черном море начинается в феврале. По развитию фитопланктона мы различаем два периода весны: 1) ранне-весенний, или предвесенний (февраль — март), и 2) поздневесенний (апрель —

май). На протяжении четырех весенних месяцев в Севастопольской бухте происходит подлинное «цветение» диатомовых, причем наблюдается два резко выраженных максимума в развитии фитопланктона, обусловленных массовым развитием различных видов диатомовых водорослей.

Таблица 12

Численность фитопланктонных организмов в Севастопольской бухте против Биологической станции 28 февраля 1939 г. (число клеток в 1 л)

Ф о р м ы	Глубина, м			
	0	10	15	Средние
<i>Dinoflagellata</i>				
1. <i>Exuviaella cordata</i>	1 500	100	500	700
2. <i>Peridinium</i> sp. sp.	—	500	—	167
3. <i>Prorocentrum micans</i>	66	—	33	33
Итого	1 566	600	533	900
<i>Diatomeae</i>				
1. <i>Skeletonema costatum</i>	4 051 200	2 600 000	80 500	2 244 900
2. <i>Thalassionema nitzschioides</i>	5 475	4 500	3 000	4 325
3. <i>Melosira moniliformis</i>	6 350	—	—	2 117
4. <i>Cerataulina</i> sp.	1 100	1 750	—	950
5. <i>Thalassiosira nana</i>	300	1 500	700	833
6. <i>Navicula</i> sp.	1 650	—	—	550
7. <i>Chaetoceros curvisetus</i>	1 100	—	500	533
8. <i>Thalassiosira longissima</i>	550	250	500	433
9. <i>Diploneis</i> и <i>Cocconeis</i>	250	500	500	417
10. <i>Coscinodiscus</i> sp.	550	—	—	183
11. <i>Licmophora</i> sp.	125	—	—	42
Итого	4 071 650	2 608 500	85 700	2 255 283
<i>Silicoflagellatae</i>				
1. <i>Distephanus speculum</i>	1 775	500	500	925
Споры и жгутиковые	525	500	500	425
Всего клеток в 1 л.	4 075 516	2 609 850	87 233	2 257 533

В период ранней весны происходит бурная вспышка в развитии *Skeletonema costatum*; численность последней в течение февраля — марта в среднем (для глубин 0, 10, 15 м) определяется 2 млн. клеток в 1 л (табл. 12 и 13). В течение двух месяцев поздней весны (апрель — май) *Skeletonema* резко уменьшается до почти полного исчезновения в мае из состава фитопланктона, но в то же время на смену ей появляется *Chaetoceros radians*, численность которого совершенно исключительна — до 30 млн. клеток в 1 л, в среднем 20 млн. (табл. 14). При массовом развитии *Ch. radians* наблюдается «цветение» воды в бухте, причем вода окрашивается

в мутносерый цвет и делается мало прозрачной. Подсчет клеток *Ch. radians* можно было производить непосредственно в капле воды, взятой из моря, без предварительной обработки (без сгущения, отстаивания, центрифугирования).

Таблица 13

Численность фитопланктонных организмов в Севастопольской бухте против Биологической станции 21 марта 1939 г. (число клеток в 1 л)

Ф о р м ы	Глубина, м			
	0	10	15	Средние
<i>Dinoflagellata</i>				
1. <i>Glenodinium apiculatum</i>	500	100	100	233
2. <i>Prorocentrum micans</i>	—	100	—	33
3. <i>Exuviaella cordata</i>	—	100	—	33
4. <i>Peridinium</i> sp. sp.	—	—	100	33
Итого	500	300	200	332
<i>Diatomeae</i>				
1. <i>Skeletonema costatum</i>	2 487 500	1 770 000	2 140 000	2 132 500
2. <i>Thalassionema nitzschioides</i>	2 500	9 500	10 200	7 400
3. <i>Chaetoceros curvisetus</i>	—	1 300	400	567
4. <i>Cerataulina bergonii</i>	200	600	350	384
5. <i>Thalassiosira nana</i>	500	200	200	300
6. <i>Diploneis</i> и <i>Cocconeis</i>	—	400	300	233
7. <i>Fragillaria</i> sp.	—	—	700	233
8. <i>Grammatophora marina</i>	500	—	100	200
9. <i>Pinnularia major</i>	500	—	—	167
10. <i>Coscinodiscus</i> sp.	—	—	300	100
11. <i>Licmophora</i> sp.	—	108	—	33
12. <i>Ditylimum brightwellii</i>	—	100	—	33
Итого	2 491 700	1 782 200	2 152 550	2 142 150
<i>Silicoflagellatae</i>				
1. <i>Distephanus speculum</i>	—	400	—	133
Споры и мелкие жгутиковые	500	200	200	300
Всего клеток в 1 л.	2 492 700	1 783 100	2 152 950	2 142 915

Расцвет *Skeletonema costatum*, продолжавшийся в течение двух месяцев, с февраля по март, вызывает первый — ранневесенний максимум в годовой динамике численности фитопланктона. Общее число клеток фитопланктона в этот период достигает 4 млн. в 1 л. Мощное развитие *Chaetoceros radians* достигает своего апогея в мае, создавая поздневесенний максимум, который является максимумом в годовой динамике численности всех фитопланктонных организмов. Поздневесенний максимум по своему огромному размаху несравним ни с осенней, ни с ранневесенней вспышкой в развитии фитопланктона.

Массовое развитие *Skeletonema costatum*, постепенно усиливающееся на протяжении почти половины года, с ноября по март — апрель, — обычное явление в Севастопольской бухте, повторяющееся из года в год, тогда как вспышка в развитии *Chaetoceros radians*, вызвавшая «цветение» моря, является только вспышкой, при этом кратковременной и наблюдаемой не каждый год: ни в 1938, ни в 1946 г. такого мощного развития *Ch. radians* мы не наблюдали.

Таблица 14

Численность фитопланктонных организмов в Севастопольской бухте против Биологической станции 15 мая 1939 г. (число клеток в 1 л)

Ф о р м ы	Глубина, м			
	0	10	15	Средние
<i>Dinoflagellata</i>				
1. <i>Glenodinium apiculatum</i>	1 800	7 900	2 400	4 033
2. <i>Prorocentrum micans</i>	200	2 800	1 200	1 400
3. <i>Peridinium triquetrum</i>	1 300	1 500	1 000	1 267
4. <i>Exuviaella cordata</i>	1 700	1 400	—	1 033
5. <i>Peridinium</i> sp.	—	300	100	133
6. <i>Peridinium crassipes</i>	—	100	—	33
7. <i>Ceratium tripos</i>	—	100	—	33
И т о г о	5 000	14 100	4 700	7 932
<i>Diatomeae</i>				
1. <i>Chaetoceros radians</i>	23 090 000	20 200 000	16 830 000	20 040 000
2. <i>Cerataulina bergonii</i>	179 000	230 000	76 000	161 667
3. <i>Thalassionema nitzschioides</i>	4 400	1 800	1 000	2 400
4. <i>Grammatophora marina</i>	1 400	1 300	500	967
5. <i>Diploneis</i> и <i>Cocconeis</i>	300	400	600	433
6. <i>Thalassiosira</i> sp.	800	100	—	300
7. <i>Licmophora</i> sp.	200	500	—	233
8. <i>Rhabdonema adriaticum</i>	—	—	400	133
9. <i>Navicula</i> sp.	—	300	—	100
10. <i>Melosira moniliformis</i>	300	—	—	100
11. <i>Coscinodiscus</i> sp. sp.	100	—	100	67
12. <i>Chaetoceros curviusetus</i>	—	100	—	33
13. <i>Achnantes</i> sp.	—	100	—	33
И т о г о	23 276 200	20 434 600	16 908 600	20 206 466
<i>Silicoflagellatae</i>				
1. <i>Distephanus speculum</i>	—	100	200	100
Споры и мелкие жгутиковые	400	100	100	200
Всего клеток в 1 л.	23 281 600	20 448 900	16 913 600	20 214 766

В Новороссийской бухте большое развитие *Ch. radians* также наблюдалось в мае (Михайловская, 1936). Массовое появление в майском планк-

тоне у Севастополя мелкоклеточного хетцероса впервые было отмечено С. А. Зерновым в 1909 г. (Зернов, 1913).

К числу форм, сопутствующих в мае 1939 г. *Chaetoceros radians*, относятся *Cerataulina bergonii*, *Thalassionema nitzschioides*, *Peridinium triquetrum* и группа динофлагеллят, характерная для летнего времени года: *Prorocentrum micans*, *Exuviaella cordata*, *Glenodinium (apiculatum, danicum, pilulum* и др.). На протяжении всего периода расцвета диатомовых *Cerataulina bergonii* полностью никогда не исчезала из состава планктона, неизменно оставаясь в большем или меньшем количестве. Максимального развития *C. bergonii* достигала в июне (в мае до 400 тыс. клеток в 1 л, в июне — до 2 млн.).

В летние, наиболее солнечные, жаркие и штилевые месяцы (июнь — август) диатомовые уступают первое место динофлагеллятам, однако не каждый год в одинаковой степени. В 1938 г. диатомовые составляли не более 15% всех клеток фитопланктона. Среди них в летние месяцы наблюдалось только массовое развитие *Thalassionema nitzschioides*. Общее число

Таблица 15

Численность фитопланктонных организмов в Севастопольской бухте против Биологической станции 13 июня 1939 г. (число клеток в 1 л)

Ф о р м ы	Глубина, м
	Средние 0, 10, 15
<i>Dinoflagellata</i>	
1. <i>Prorocentrum micans</i>	11 600
2. <i>Glenodinium apiculatum pilula</i> и др.	4 200
3. <i>Exuviaella cordata</i>	3 800
4. <i>Peridinium</i> sp. sp.	2 400
И т о г о	22 000
<i>Diatomeae</i>	
1. <i>Cerataulina bergonii</i>	811 000
2. <i>Leptocylindrus danicus</i>	441 800
3. <i>Chaetoceros curvisetus</i>	10 000
4. <i>Thalassiosira</i> sp.	3 000
5. <i>Fragillaria</i> sp.	1 600
6. <i>Diploneis</i> и <i>Cocconeis</i>	1 200
7. <i>Thalassionema nitzschioides</i>	800
8. <i>Grammatophora marina</i>	400
9. <i>Melosira moniliformis</i>	400
10. <i>Navicula</i> sp.	200
11. <i>Rhabdonema adriaticum</i>	100
И т о г о	1 270 500
1. Споры и мелкие жгутиковые	200
Всего клеток в 1 л.	1 292 700

клеток в летние месяцы 1938 г. в районе Сухой балки достигало в отдельных горизонтах 98 тыс., среднее для всей толщи воды в июле — 38 тыс., в августе — 56 тыс. в 1 л, причем динофлагеллаты составляли основную массу. Из числа массовых форм динофлагеллат *Prorocentrum micans* дает до 72 тыс. особей, *Gonyaulax polyedra* — до 66 тыс., *Peridinium triquetrum* — до 43 тыс., *Glenodinium (pilula, apiculatum и др.)* — до 39 тыс., *Exuviaella cordata* — до 10 тыс. особей в 1 л (табл. 2—5).

В летние месяцы 1939 г. необычайно бурное развитие диатомовых, наблюдавшееся в течение весны и продолжавшееся до начала июля, подавило и задержало летний расцвет динофлагеллат. В июне 1939 г. фитопланктон все еще имел характер диатомового планктона, причем преобладающими формами были *Cerataulina bergonii*, *Skeletonema costatum* и *Leptocylindrus danicus*. В середине июня в фитопланктоне насчитывалось 1292 тыс. клеток в 1 л, причем 1267.5 тыс. клеток давали диатомовые, 22 тыс. динофлагеллаты и 200 споры и др. В конце июня число диатомовых несколько снижается, а динофлагеллат повышается, однако

Таблица 16

Численность фитопланктонных организмов в Севастопольской бухте против Биологической станции 27 июня 1939 г. (число клеток в 1 л)

Ф о р м ы	Глубина, м
<i>Dinoflagellata</i>	
1. <i>Prorocentrum micans</i>	22 100
2. <i>Exuviaella cordata</i>	5 600
3. <i>Gonyaulax polyedra</i>	5 000
4. <i>Peridinium</i> sp.	1 600
5. <i>Ceratium furca</i>	900
6. <i>Glenodinium apiculatum</i>	400
7. <i>Exuviaella compressa</i>	100
8. <i>Ceratium fusus</i>	100
9. <i>Dinophysis</i> sp.	100
И т о г о	35 900
<i>Diatomeae</i>	
1. <i>Cerataulina bergonii</i>	870 000
2. <i>Skeletonema costatum</i>	20 500
3. <i>Leptocylindrus danicus</i>	15 000
4. <i>Thalassionema nitzschioides</i>	10 250
5. <i>Diploneis</i> и <i>Cocconeis</i>	5 400
6. <i>Navicula</i> sp.	1 400
7. <i>Thalassiosira</i> sp.	600
8. <i>Chaetoceros curvisetus</i>	300
И т о г о	923 450
Споры и мелкие жгутиковые	300
Всего клеток в 1 л	959 650

значительное преобладание диатомовых над динофлагеллятами остается в прежней силе. Из общего числа фитопланктонных организмов (27 июня) — 960 тыс. клеток в 1 л — 923 тыс. составляли диатомовые (*Cerataulina* 870 тыс., *Skeletonema* 20 тыс., *Leptocylinthus* 15 тыс.), тогда как динофлагеллят было около 36 тыс. (*Prorocentrum micans* 22 тыс., *Exuviaella cordata* 5—6 тыс., *Gonyaulax polyedra* 5 тыс., флягеллят 300 клеток в 1 л).

В начале июля преобладание диатомовых в фитопланктоне еще значительно (из 108 тыс. клеток всего фитопланктона диатомовые составляют 92 тыс.), и только во второй декаде июля количество диатомовых уменьшается настолько, что составляет лишь 50% всех фитопланктонных организмов (табл. 17 и 18).

Таблица 17

Численность фитопланктонных организмов в Севастопольской бухте против Биологической станции 3 июля 1939 г. (число клеток в 1 л)

Ф о р м ы	Глубина, м			
	0	10	15	Средние
<i>Dinoflagella'a</i>				
1. <i>Exuviaella cordata</i>	11 400	6 600	2 400	6 800
2. <i>Prorocentrum micans</i>	4 200	7 600	4 600	5 466
3. <i>Peridinium steinii</i> и др.	1 800	1 600	1 600	1 666
4. <i>Exuviaella compressa</i>	200	400	—	200
5. <i>Gonyaulax polyedra</i>	600	—	—	200
6. <i>Ceratium furca</i>	400	200	—	200
7. <i>Dinophysis</i> sp.	200	200	—	133
8. <i>Glenodinium apiculatum</i>	200	—	—	67
9. <i>Peridinium triquetrum</i>	—	200	—	67
10. <i>Ceratium fusus</i>	—	—	200	67
11. <i>Dinophysis caudata</i>	—	200	—	67
И т о г о	19 000	17 000	8 800	14 933
<i>Diatomeae</i>				
1. <i>Cerataulina bergonii</i>	200	235 800	—	78 667
2. <i>Diploneis</i> и <i>Cocconeis</i>	14 000	200	—	4 733
3. <i>Thalassionema nitzschioides</i>	10 000	1 400	400	3 933
4. <i>Navicula</i> sp.	8 200	—	200	2 800
5. <i>Thalassiosira</i> sp.	1 000	500	1 500	1 000
6. <i>Chaetoceros curvisetus</i>	1 000	1 000	—	667
7. <i>Grammatophora marina</i>	1 800	—	—	600
8. <i>Lycophora</i> sp.	1 600	—	—	533
9. <i>Skeletonema costatum</i>	—	1 400	—	467
10. <i>Coscinodiscus</i> sp.	400	—	—	133
11. <i>Fragillaria</i> sp.	200	—	—	67
И т о г о	38 400	240 300	2 100	93 600
Споры и мелкие жгутиковые	200	100	100	133
Всего клеток в 1 л.	57 600	257 400	11 000	108 666

Насколько 1939 г. отличается от 1938, по систематическому составу и количеству фитопланктона, можно видеть из среднегодовых величин

численности фитопланктонных организмов (табл. 60 и 61). Среднегодовое число динофлагеллят в 1938 г. (в районе Сухой балки) 31 тыс. в 1 л, диатомовых 19 тыс.; среднегодовое количество всего фитопланктона 52 тыс. клеток в 1 л. В 1939 г. среднегодовое количество фитопланктона 3257 тыс. клеток, причем динофлагеллят 14 тыс., а диатомовых 3240 тыс. клеток в 1 л. Таким образом, среднегодовое число динофлагеллят в 1939 г. вдвое меньше, чем в 1938 г., а число диатомовых, наоборот, в 1939 г. настолько больше, чем в 1938 г., что определяется совсем другим порядком величин: в 1939 г. миллионами, в 1938 г. тысячами в 1 л.

Таблица 18

Численность фитопланктонных организмов в Севастопольской бухте против Биологической станции 10 июля 1939 г. (число клеток в 1 л)

Ф о р м ы	Глубина, м
	Средние 0, 10, 15 м
<i>Dinoflagella'a</i>	
1. <i>Euxyiaella cordata</i>	18 100
2. <i>Prorocentrum micans</i>	4 000
3. <i>Peridinium</i> sp.	1 500
4. <i>Glenodinium apiculatum</i> , <i>pilula</i> и др.	1 200
5. <i>Gonyaulax polyedra</i>	200
6. <i>Euxyiaella compressa</i>	100
7. <i>Peridinium crassipes</i>	70
И т о г о	25 170
<i>Diatomeae</i>	
1. <i>Chaetoceros</i> sp.	12 400
2. <i>Skeletonema costatum</i>	4 200
3. <i>Thalassiosira nana</i>	2 900
4. <i>Diploneis</i> и <i>Cocconeis</i>	1 900
5. <i>Navicula</i> sp.	1 400
6. <i>Leptocylinthus danicus</i>	1 300
7. <i>Cerataulina bergonii</i>	1 200
8. <i>Thalassionema nitzschioides</i>	1 900
9. <i>Grammatophora marina</i>	900
10. <i>Thalassiothrix longissima</i>	900
11. <i>Licmophora</i> sp.	400
12. <i>Pleurosigma</i> sp.	400
13. <i>Cosinodiscus</i>	300
14. <i>Rhizosolenia alata</i>	100
15. <i>Rhabdonema adriaticum</i>	100
16. <i>Achnantes</i> sp.	100
17. <i>Nitzschia lineata</i>	100
И т о г о	29 500
1. Споры и мелкие жгутиковые	800
Всего клеток в 1 л.	55 470

В 1946 г. годовое изменение систематического состава фитопланктона происходит в обычной последовательности, а именно с преобладанием в летние месяцы динофлагеллят, а в осенне-зимне-весеннее время года — диатомовых. Однако цветения диатомовых в весенние месяцы не наблюдалось. В весеннем фитопланктоне в 1946 г. динофлагелляты по численности преобладали над диатомовыми так же, как в 1938 г.

Таким образом, многолетние колебания наблюдаются не только в численности фитопланктонных организмов, но и в продолжительности жизни сезонных форм, в связи с чем и границы биологических сезонов в море не остаются всегда одними и теми же. По наблюдениям С. А. Зернова, *Chaetoceros*, который «характеризует зимний планктон», обычно исчезает в мае, но в июне 1902 г. в районе Севастополя он встречался в очень большом количестве. «Уже один этот пример, — пишет С. А. Зернов, — доказывает довольно убедительно, насколько трудно различать времена года в воде».

Каковы бы ни были многолетние колебания динамики численности фитопланктонных организмов, в сезонной смене фитопланктона в Севастопольской бухте наблюдается чередование двух периодов, резко между собой различающихся по систематическому составу, по интенсивности и продолжительности развития основных систематических групп фитопланктона: 1) летний период с преобладанием и массовым развитием динофлагеллят и 2) осенне-зимне-весенний период с преобладанием и мощным расцветом диатомовых водорослей. Первый период длится не более четырех месяцев (июнь — сентябрь), второй более продолжителен (до 8—9 месяцев), охватывая три сезона года. В период массового развития динофлагеллят клетки фитопланктона насчитываются тысячами в 1 л, при «цветении» диатомовых — миллионами.

БИОМАССА ФИТОПЛАНКТОНА

В состав фитопланктонных организмов, встречающихся в районе Севастопольской бухты, входит не более 40—50 видов, которые интенсивно размножаются и образуют более или менее заметную биомассу. Прочие виды или редко встречаются или размеры их так незначительны, что образуемая ими биомасса чрезвычайно мала. К числу немногих видов, являющихся основой фитопланктона, относятся 19 видов диатомовых водорослей, 17 видов динофлагеллят, три вида силикофлагеллят и один вид цистофлагеллят. По величине биомассы, которую образуют различные фитопланктонные организмы, последние могут быть разбиты на несколько групп, различных по своей значимости. Фитопланктонные организмы, которые при своем массовом развитии дают более 1 г живого вещества в 1 м³ воды, мы относим к руководящим формам. Появление этих форм и особенно их массовое развитие в бухте сопровождается обычно сезонные изменения гидрометеорологических условий, характеризуя смену времен года. Среди диатомовых к руководящим формам относятся пять видов: *Chaetoceros radians*, *Skeletonema costatum*, *Cerataulina bergonii*, *Leptocylindrus danicus* и *Chaetoceros socialis*. Последний может быть включен в группу руководящих форм в том случае, если при определении биомассы учитывать не только биомассу клеток, но и слизистое вещество шаровидных колоний. Среди динофлагеллят к руководящим формам, биомасса которых при максимальном развитии определяется граммами на 1 м³, можно отнести только два вида: *Gonyaulax polyedra* и *Prorocentrum micans*.

Большинство динофлагеллят, так же как и все представители силикофлагеллят, не дают высокой биомассы даже при большой численности,

что объясняется их малыми размерами. По численности к массовым формам динофлагеллят, помимо *Prorocentrum micans* и *Gonyaulax polyedra*, относятся *Exuviaella cordata*, *Peridinium triquetrum*, наннопланктонные *Glenodinium pilula apiculatum* и др. Крупные формы динофлагеллят, как то: виды *Ceratium*, *Dinophysis*, многих *Peridinium*, более характерны для открытого моря; в Севастопольской бухте они в большом количестве не наблюдались, поэтому биомасса их в бухте невелика.

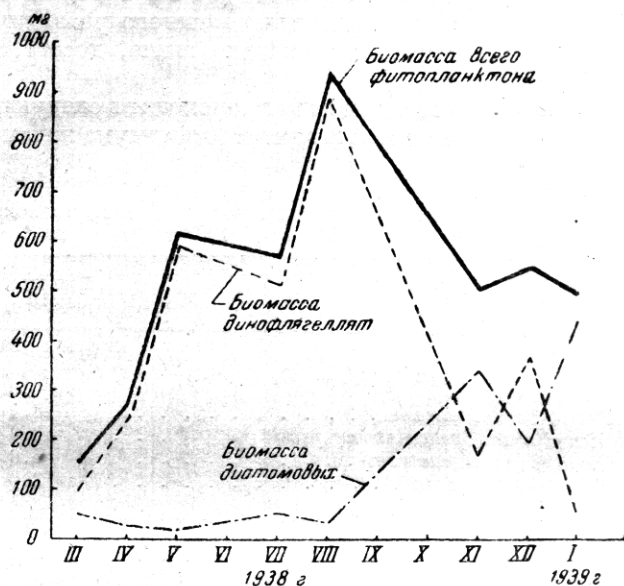


Рис. 1. Годовое изменение биомассы фитопланктона в Севастопольской бухте в районе Сухой балки в 1938—1939 гг.
(биомасса в мг в 1м³)

Величина биомассы всего фитофланктона на протяжении года и ряда лет очень сильно колеблется. В 1938 г. наибольшая биомасса (1294—

Таблица 19

Количественное соотношение в % биомассы основных групп фитопланктона
в районе Севастополя

[illegible]

1860 мг в 1 м³) была отмечена в июле — августе, наименьшая (155 мг) в марте. В 1939 г. наибольшая биомасса (10 г) наблюдалась в мае, наименьшая (140 мг) в январе. Максимальная биомасса в июле — августе 1938 г. получилась за счет массового развития в бухте динофлагеллят: в июле — *Prorocentrum micans* (72 тыс. особей в 1 л, биомасса 1180 мг в 1 м³), в августе — *Gonyaulax polyedra* (66 тыс. особей в 1 л, биомасса 1544 мг), а частично вследствие большого развития *Prorocentrum micans* (20 тыс. особей в 1 л). Максимальная для 1939 г. биомасса (10 г в 1 м³), наблюдавшаяся в мае, явилась следствием исключительно мощного развития *Chaetoceros radians*, численность которого, как указано выше, достигала 30 млн. клеток в 1 л.

Изменения биомассы по сезонам года происходят в следующем порядке. В 1938 г. повышение биомассы после зимнего минимума началось в апреле.

Таблица 20

Биомасса фитопланктонных организмов в Севастопольской бухте против Сухой балки 27 марта 1938 г. (в мг на 1 м³)

Ф о р м ы	Глубина, м 10
<i>Dinoflagellata</i>	
1. <i>Prorocentrum micans</i>	48.4
2. <i>Glenodinium</i> (<i>apiculatum</i> , <i>pilula</i> и др.)	43.0
3. <i>Peridinium triquetrum</i>	5.8
4. <i>Euxyaulax cordata</i>	3.0
Итого	100.2
<i>Diatomeae</i>	
1. <i>Coscinodiscus</i> sp.	30.0
2. <i>Thalassionema nitzschioides</i>	6.0
3. <i>Grammatophora marina</i>	4.0
4. <i>Rhabdonema adriaticum</i>	4.0
5. <i>Lycophora</i> sp.	2.1
6. <i>Melosira moniliformis</i>	1.2
7. <i>Thalassiotrix longissima</i>	1.0
8. <i>Nitzschia</i> sp.	0.4
9. <i>Navicula</i> sp.	0.3
10. <i>Diploneis</i> и <i>Cocconeis</i>	0.3
11. <i>Chaetoceros curvisetus</i>	0.3
12. <i>Thalassiosira nana</i>	0.2
13. <i>Pleurosigma</i> sp.	0.2
Итого	50.0
<i>Silicoflagellatae</i>	
1. <i>Ebria tripartita</i>	4.3
Споры и мелкие жгутиковые	0.2
Всего биомассы, мг/м ³	154.7

Основную часть биомассы фитопланктона в апреле и мае дают мелкие, в большинстве случаев наннопланктонные динофлагелляты: *Prorocentrum micans*, *Gonyaulax polyedra*, *Peridinium triquetrum*, *Glenodinium apiculatum* и *Glenodinium pilula* и др. В апреле биомасса всего фитопланктона — 264 мг, причем на долю динофлагеллятов приходится 240 мг, диатомовых — 22 мг; в мае биомасса фитопланктона — 597 мг, в том числе биомасса динофлагеллятов — 578 мг, диатомовых — 16 мг (Средние для горизонтов 0,10 и 15 м). В отдельных горизонтах биомасса динофлагеллятов в апреле достигает 515 мг, в мае — 838 мг (рис. 1, табл. 21 и 22).

Таблица 21

Биомасса фитопланктонных организмов в Севастопольской бухте против Сухой балки 30 апреля 1938 г. (в мг на 1 м³)

Ф о р м ы	Глубина, м			
	0	10	15	Средние
<i>Dinoflagellata</i>				
1. <i>Peridinium triquetrum</i>	—	299.5	1.4	100.3
2. <i>Glenodinium apiculatum</i> , <i>pilula</i> и др.	1.8	157.0	69.6	76.1
3. <i>Prorocentrum micans</i>	93.5	51.6	3.3	49.5
4. <i>Glenodinium lenticula</i>	22.4	6.4	—	9.6
5. <i>Exuviaella cordata</i>	5.6	1.00	1.2	2.6
6. <i>Ceratium fusus</i>	4.5	—	—	1.5
И т о г о	127.8	515.5	75.5	239.6
<i>Diatomeae</i>				
1. <i>Coscinodiscus</i> sp. sp.	—	40.0	—	13.3
2. <i>Thalassionema nitzschioides</i>	4.6	1.6	1.3	2.5
3. <i>Grammatophora marina</i>	1.0	4.0	—	1.7
4. <i>Rhizosolenia fragilissima</i>	—	—	0.7	0.2
5. <i>Rhabdonema adriaticum</i>	2.0	2.0	—	1.3
6. <i>Diploneis</i> и <i>Cocconeis</i>	2.7	0.9	—	1.2
7. <i>Thalassiosira nana</i>	2.0	1.0	—	1.0
8. <i>Licmophora</i> sp.	—	0.7	1.4	0.7
9. <i>Thalassiothrix longissima</i>	0.2	1.0	0.3	0.5
10. <i>Chaetoceros curvisetus</i> и др.	—	1.2	—	0.4
11. <i>Navicula</i> sp.	0.3	—	—	0.1
12. <i>Cerataulina bergonii</i>	0.2	—	—	0.1
И т о г о	13.0	52.4	3.7	23.0
<i>Silicoflagellatae</i>				
1. <i>Distephanus speculum</i>	—	0.5	1.0	0.5
2. <i>Hermisinum adriaticum</i>	1.3	—	—	0.4
И т о г о	1.3	0.5	1.0	0.9
Споры и мелкие жгутиковые	0.4	0.4	—	0.3
Всего биомассы, мг/м³	142.5	568.8	80.2	263.8

Среди динофлагеллят в апреле первое место по величине биомассы занимают, несмотря на малые размеры, *Peridinium triquetrum* и наннопланктонные формы *Glenodinium*. Максимальная биомасса обоих видов наблюдалась на глубине 10 м (*Peridinium triquetrum* — 299 мг, *Glenodinium* — 157 мг), тогда как у поверхности моря и у дна биомасса их была чрезвычайно мала. В мае величина биомассы и распределение по глубинам обеих массовых форм остаются почти без изменений. Максимальная биомасса сосредоточена на глубине 10 м; у поверхности моря обе формы полностью отсутствуют, но у дна их довольно много. Третья массовая форма динофлагеллят — *Prorocentrum micans*, характерная для весны 1938 г., в апреле занимает третье место по величине биомассы, но в мае почти

Таблица 22

Биомасса фитопланктонных организмов в Севастопольской бухте против Сухой балки 20 мая 1938 г. (в мг на 1 м³)

Ф о р м ы	Глубина, м			
	0	10	15	Средние
<i>Dinoflagellata</i>				
1. <i>Prorocentrum micans</i>	134.5	237.8	311.6	228.0
2. <i>Glenodinium (apiculatum, pilula)</i>	0.4	154.4	144.8	99.9
3. <i>Peridinium triquetrum</i>	—	255.3	33.1	96.1
4. <i>Gonyaulax polyedra</i>	—	105.3	168.5	91.3
5. <i>Peridinium pedunculatum, pelucidum</i> и др.	—	—	180.0	60.0
6. <i>Glenodinium lenticula</i>	—	6.4	—	2.1
7. <i>Exuviaella compressa</i>	2.7	—	—	0.9
8. <i>Exuviaella cordata</i>	—	0.4	—	0.3
И т о г о	137.6	759.6	838.0	578.4
<i>Diatomeae</i>				
1. <i>Coscinodiscus</i> sp. sp.	—	20.0	—	6.7
2. <i>Licmophora</i> sp.	7.0	2.8	2.8	4.2
3. <i>Thalassionema nitzschioides</i>	1.5	2.4	2.4	2.1
4. <i>Rhabdonema adriaticum</i>	—	4.0	—	1.3
5. <i>Diploneis</i> и <i>Cocconeis</i>	1.2	1.2	—	0.8
6. <i>Melosira (Moniliformis)</i> и др.	—	2.0	—	0.7
7. <i>Skeletonema costatum</i>	0.8	—	—	0.3
8. <i>Thalassiosira nana</i>	0.3	—	0.3	0.2
9. <i>Nitzschia</i> sp.	0.2	0.2	—	0.1
10. <i>Navicula</i> sp.	0.3	—	—	0.1
11. <i>Pleurosigma</i> sp.	0.4	—	—	0.1
И т о г о	11.7	32.6	5.5	16.6
<i>Silicoflagellatae</i>				
1. <i>Ebria tripartita</i>	4.2	—	—	1.4
Споры и мелкие жгутиковые	0.1	—	0.10	0.1
Всего биомассы, мг/м³	153.6	792.2	843.6	596.5

половина всей биомассы фитопланктона образуется за счет сильного развития *Prorocentrum micans*. В отдельных горизонтах (15 м) биомасса *Prorocentrum*—311 мг, средняя для всей толщи воды—228 мг. *Gonyaulax polyedra* в апреле отсутствует, но в мае величина его биомассы почти не уступает биомассе *Peridinium triquetrum* и *Glenodinium*. В отдельных горизонтах (15 м) биомасса *Gonyaulax*—168 мг, средняя для трех горизонтов—91 мг; так же как и прочие массовые формы, он не обнаружен в большом количестве у поверхности моря (табл. 22).

Массовое развитие *Peridinium triquetrum*, *Glenodinium apiculatum*, *Glenodinium pilula* и других мелких форм динофлагеллят ограничивалось весенними месяцами, тогда как *Prorocentrum micans* и *Gonyaulax polyedra* в последующие летние месяцы продолжали развиваться все в большем количестве, вследствие чего и биомасса их соответственно возрастала (фиг. 2 и 3).

В летние месяцы (июль и август) динофлагелляты еще в большей степени, чем весной, превосходят диатомовых и по численности и по биомассе. В июле из общей биомассы всего фитопланктона 561 мг на долю динофлагеллят приходится 511 мг, а диатомовых—50 мг. В августе биомасса фитопланктона, 925 мг, также в наибольшей части складывается из биомассы динофлагеллят—885 мг. Руководящее положение в фитопланктоне в летние месяцы по биомассе занимают: *Prorocentrum micans* в июле и *Gonyaulax polyedra* в августе. В июле из 511 мг биомассы динофлагеллят 450 мг дает только *Prorocentrum micans*, тогда как прочие восемь видов динофлагел-

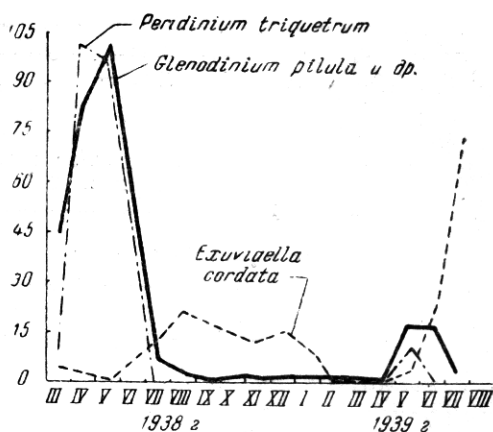


Рис. 2. Годовое изменение биомассы некоторых массовых форм динофлагеллят в районе Севастополя в 1938—1939 гг. (биомасса в мг в 1 м³)

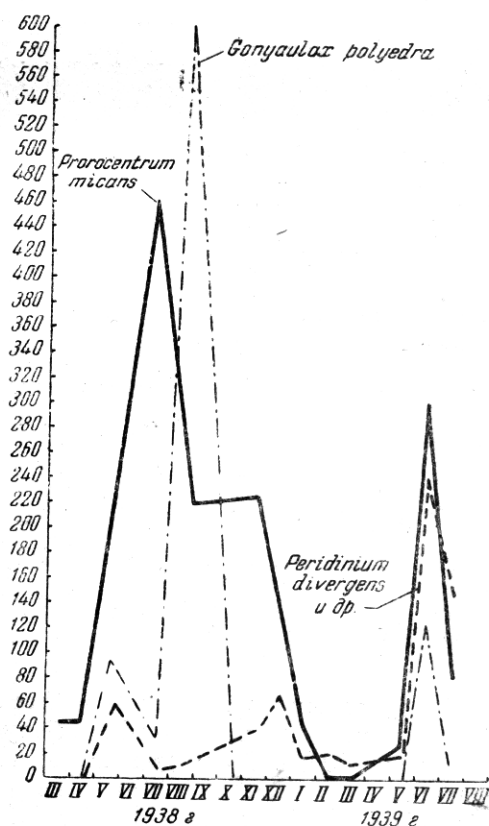


Рис. 3. Годовое изменение биомассы некоторых массовых форм динофлагеллят в районе Севастополя в 1938—1939 гг. (биомасса в мг в 1 м³)

лят все вместе образуют 60 мг. В августе биомасса всех динофлагеллят—885 мг, причем *Gonyaulax polyedra*—606 мг, *Prorocentrum micans*—220 мг, прочие девять видов—59 мг (табл. 23 и 24, фиг. 3).

Таблица 23

Биомасса фитопланктонных организмов в Севастопольской бухте против Сухой балки 14 июля 1938 г. (в мг на 1 м³)

Ф о р м ы	Глубина, м			
	0	10	15	Средние
<i>Dinoflagellata</i>				
1. <i>Prorocentrum micans</i>	105.8	1 180.8	64.0	450.2
2. <i>Gonyaulax polyedra</i>	40.9	46.8	—	29.3
3. <i>Exuviaella cordata</i>	20.4	4.8	6.0	10.4
4. <i>Glenodinium lenticula</i>	—	12.8	16.0	9.6
5. <i>Glenodinium</i> (apiculatum, pilula)	0.8	10.4	1.4	4.2
6. <i>Peridinium</i> (steinii и pedunculatum)	6.4	—	3.2	3.2
7. <i>Ceratium fusus</i>	—	—	4.5	1.5
8. <i>Ceratium furca</i>	3.4	—	—	1.1
9. <i>Exuviaella compressa</i>	1.3	2.7	—	1.3
И т о г о	179.0	1 258.3	95.1	510.8
<i>Diatomeae</i>				
1. <i>Rhizosolenia calcar avis</i>	—	24.0	30.0	18.0
2. <i>Grammatophora marina</i>	1.0	8.0	35.0	14.7
3. <i>Coscinodiscus</i> sp.	—	—	30.0	10.0
4. <i>Diploneis</i> и <i>Cocconeis</i>	0.9	1.2	6.6	2.9
5. <i>Thalassionema nitzschioides</i>	1.5	2.2	2.6	2.1
6. <i>Chaetoceros curvisetus</i>	0.3	—	4.1	1.5
7. <i>Thalassiosira nana</i>	1.2	—	—	0.4
8. <i>Navicula</i> sp.	—	—	1.2	0.4
9. <i>Licmophora</i> sp.	0.7	—	—	0.2
И т о г о	5.6	35.4	109.5	50.2
<i>Silicoflagellatae</i>				
1. <i>Distephanus speculum</i>	0.1	0.5	0.6	0.4
Споры и прочие мелкие жгутиковые	0.7	—	—	0.2
Всего биомассы, мг/м ³	185.4	1 294.2	205.2	561.6

В отдельных горизонтах биомасса *Prorocentrum micans* достигал 1180 мг (в июле на глубине 10 м), *Gonyaulax polyedra*—1540 мг (в августе на глубине 10 м). Среди диатомовых водорослей более заметное место по величине биомассы в летние месяцы принадлежит *Rhizosolenia calcar avis*. Массовое развитие *Gonyaulax polyedra* и *Prorocentrum micans* вызывает «цветение» воды в бухте, при котором вода окрашивается в бурый цвет.

Расцвет динофлагеллят продолжался в течение всех последующих месяцев до конца 1938 г., несмотря на то, что в сентябре уже началось

Таблица 24

Биомасса фитопланктонных организмов в Севастопольской бухте против Сухой балки 2 августа 1938 г. (в мг на 1 м³)

Ф о р м ы	Глубина, м			
	0	10	15	Средние
<i>Dinoflagellata</i>				
1. <i>Gonyaulax polyedra</i>	188.4	1 544.4	86.6	606.5
2. <i>Prorocentrum micans</i>	335.4	265.7	59.0	220.1
3. <i>Exuviaella cordata</i>	38.0	18.0	1.6	19.2
4. <i>Peridinium crassipes</i>	22.5	—	15.0	12.5
5. <i>Ceratium tripos</i> f. <i>lineatum</i>	23.6	—	—	7.9
6. <i>Peridinium steinii</i>	19.2	—	—	6.4
7. <i>Glenodinium lenticula</i>	11.2	—	—	3.7
8. <i>Exuviaella compressa</i>	5.4	4.0	—	3.1
9. <i>Ceratium furca</i>	—	—	8.5	2.8
10. <i>Glenodinium</i> (<i>apiculatum</i> , <i>pilula</i> и др.)	3.8	1.2	0.8	1.9
11. <i>Protoceratium reticulatum</i>	2.4	—	—	0.8
И т о г о	649.9	1 833.3	171.5	884.9
<i>Diatomeae</i>				
1. <i>Thalassionema nitzschioides</i>	8.7	9.6	1.8	6.7
2. <i>Coscinodiscus</i> sp.	20.0	—	—	6.7
3. <i>Rhizosolenia calcar avis</i>	—	—	12.0	4.0
4. <i>Diploneis</i> и <i>Cocconeis</i>	9.0	—	0.6	3.2
5. <i>Thalassiosira nana</i>	2.8	—	1.00	1.3
6. <i>Navicula</i> sp.	3.0	—	—	1.2
7. <i>Licmophora</i> sp.	2.1	—	—	0.7
8. <i>Thalassiothrix longissima</i>	1.0	—	—	0.3
И т о г о	47.2	9.6	15.4	24.1
<i>Silicoflagellatae</i>				
1. <i>Hermesinum adriaticum</i>	17.5	16.2	13.5	15.7
Споры и мелкие жгутиковые	1.3	—	10.1	0.5
Всего биомассы, мг/м³	715.9	1 859.1	200.5	925.2

осеннее развитие диатомовых. Наибольшую часть биомассы фитопланктона в осенние месяцы составляют *Prorocentrum micans* и виды рода *Peridinium*. Зимой, в декабре, довольно высокая биомасса динофлагеллят, 353 мг, складывается из биомассы *Prorocentrum micans* — 266 мг, *Peridinium* (*pedunculatum*, *pelucidum*, *Steinii* и др.) — 55 мг и *Ceratium tripos* — 20 мг (табл. 25 и 26).

В 1938 г. условия в Севастопольской бухте, по сравнению с 1939 г., как указано выше, особенно благоприятствовали развитию динофлагеллят. Диатомовые водоросли в течение почти всего 1938 г. развивались

Таблица 25

Биомасса фитопланктонных организмов в Севастопольской бухте против Сухой балки 1 ноября 1938 г. (в мг на 1 м³)

Ф о р м ы	Глубина, м			
	0	10	15	Средние
<i>Dinoflagellata</i>				
1. <i>Prorocentrum micans</i>	42.6	221.4	7.4	90.4
2. <i>Glenodinium apiculatum</i>	4.8	2.4	—	2.4
3. <i>Peridinium pedunculatum, pelucidum</i>	70.0	40.0	—	36.6
4. <i>Ceratium furca</i>	—	33.7	—	11.2
5. <i>Exuviaella cordata</i>	5.2	18.0	10.8	11.3
6. <i>Ceratium fusus</i>	—	18.0	—	5.9
7. <i>Dinophysis</i> sp.	9.0	—	—	3.0
И т о г о	127.6	333.5	18.2	161.0
<i>Diatomeae</i>				
1. <i>Cerataulina bergonii</i>	266.9	174.1	66.8	169.3
2. <i>Rhizosolenia fragilissima</i>	30.7	1.0	21.6	17.7
3. <i>Coscinodiscus</i> sp. sp.	80.0	20.0	90.0	63.3
4. <i>Chaetoceros curvisetus</i>	54.0	56.8	41.8	50.8
5. <i>Thalassionema nitzschioides</i>	10.0	22.1	10.8	14.3
6. <i>Leptocylindrus danicus</i>	10.3	26.0	—	12.1
7. <i>Pleurosigma</i> sp.	0.7	2.9	1.6	1.8
8. <i>Thalassiosira nana</i>	3.4	0.6	—	1.3
9. <i>Thalassiothrix longissima</i>	3.0	—	—	1.0
10. <i>Diploneis</i> и <i>Cocconeis</i>	1.8	—	—	0.6
11. <i>Navicula</i> sp.	0.2	—	1.4	0.5
12. <i>Melosira (moniliformis)</i> и др.)	—	0.8	—	0.3
И т о г о	461.0	304.3	234.0	333.0
<i>Silicoflagellatae</i>				
1. <i>Distephanus speculum</i>	1.9	12.0	1.0	4.9
Споры и прочие мелкие жгутиковые	1.0	0.7	—	0.5
Всего биомассы, мг/м³	591.5	650.5	253.2	499.4

слабо, вследствие чего годовое изменение биомассы фитопланктона обуславливалось исключительно только годовой динамикой биомассы динофлагеллят. Диатомовые становятся заметными в фитопланктоне только в конце 1938 г., а господствующее положение в нем занимают только с января 1939 г. Расцвет диатомовых в 1939 г., как указано выше, достигал совершенно исключительной силы (фиг. 4, табл. 33).

Начиная с января 1939 г. биомасса всего фитопланктона почти полностью образуется за счет массового развития диатомовых, за счет «цветения» ряда массовых форм диатомовых водорослей, непрерывно сменяю-

щих друг друга. Первая осенняя вспышка диатомовых вызвана массовым появлением в фитопланктоне *Cerataulina bergonii* и *Chaetoceros curvisetus*. Зимой, в январе, диатомовые составляют уже основную часть биомассы фитопланктона, а именно 88%. Из 422 мг биомассы всего фитопланктона на долю диатомовых приходится 367 мг, на долю динофлагеллят — 53 мг, силикофлагеллят и пр. — 2 мг. Высокая биомасса диатомовых в январе вызвана массовым развитием в зимние месяцы *Skeletonema costatum*. (136 мг в 1 м³ — средняя для всей толщи воды, в отдельных горизонтах — 282 мг). В последующие месяцы, февраль и март, развитие и размножение *Skeletonema* идет настолько бурно, что в феврале биомасса ее достигает уже в отдельных горизонтах 8 г в 1 м³, в марте — 5 г. В течение всего периода расцвета *Skeletonema* в январе, феврале и марте максимальная биомасса ее сосредоточена в самом поверхностном слое моря; по направлению ко дну она постепенно падает. Средняя для трех горизонтов биомасса *S. costatum* — 4 г в 1 м³. Помимо *S. costatum* в феврале и марте, т. е. в период ранней весны, прочие диатомовые не дают заметной биомассы (табл. 28—32).

Поздней весной, в мае, *S. costatum* почти полностью исчезает из состава фитопланктона, но биомасса диатомовых все продолжает нарастать, достигая в мае 8.8 г — средняя для трех горизонтов и 10 г в отдельных горизонтах. Высокая биомасса фитопланктона в мае объясняется массовым развитием в планктоне *Chaetoceros radians*, цветение которого обуславливает весенний, самый высокий в году максимум в развитии фитопланктона. Биомасса *Ch. radians* в отдельных участках бухты достигала 9 г. В период цветения *Ch. radians* довольно заметное место в фитопланктоне по численности и величине биомассы занимает другая массовая форма диатомовых водорослей — *Cerataulina bergonii*. Последняя в мае давала биомассу до 1 г в 1 м³ (табл. 33, фиг. 5).

Как внезапно началось цветение *Ch. radians*, так же внезапно он исчез. В июне *Ch. radians* уже не был обнаружен, величина биомассы диатомовых резко снизилась, однако все еще оставалась очень значитель-

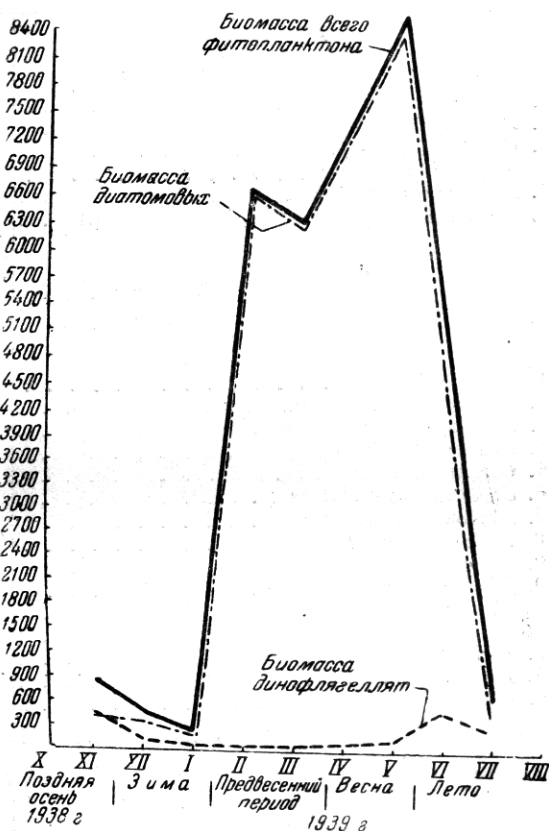


Рис. 4. Годовое изменение биомассы диатомовых и динофлагеллят в районе Севастополя (биомасса в мг в 1 м³)

Таблица 26

Биомасса фитопланктонных организмов в Севастопольской бухте против Сухой балки 3 декабря 1938 г (в мг на 1 м³)

Ф о р м ы	Глубина, м			
	0	10	15	Средние
<i>Dinoflagellata</i>				
1. <i>Prorocentrum micans</i>	251.7	362.4	183.7	265.9
2. <i>Peridinium</i> sp.	35.0	70.0	60.0	55.0
3. <i>Ceratium furca</i>	47.3	6.8	6.7	20.3
4. <i>Exuviaella cordata</i>	10.8	5.6	12.8	9.7
5. <i>Dinophysis caudata</i>	—	—	5.0	1.7
6. <i>Glenodinium</i> (<i>apiculatum</i> , <i>pilula</i> и др.) . . .	—	0.4	—	0.4
Итого	344.8	445.2	268.2	352.7
<i>Diatomeae</i>				
1. <i>Coscinodiscus</i> sp.	150.0	20.0	160.0	110.0
2. <i>Thalassionema nitzschioides</i>	16.8	15.6	16.3	16.2
3. <i>Leptocylindrus danicus</i>	36.0	0.5	3.0	13.2
4. <i>Grammatophora marina</i>	—	10.0	16.0	8.7
5. <i>Cerataulina bergonii</i>	15.3	5.8	0.4	7.2
6. <i>Skeletonema costatum</i>	3.4	11.0	—	4.8
7. <i>Diploneis</i> и <i>Cocconeis</i>	1.8	—	14.4	5.4
8. <i>Rhizosolenia fragilissima</i>	2.6	3.4	0.5	2.2
9. <i>Chaetoceros curvisetus</i>	1.7	1.7	2.3	1.9
10. <i>Rhabdonema adriaticum</i>	—	—	2.0	0.7
11. <i>Thalassiosira nana</i>	1.5	2.3	1.5	1.7
12. <i>Thalassiothrix longissima</i>	—	—	1.0	0.3
13. <i>Melosira</i> (<i>moniliformis</i> и др.)	0.4	—	3.6	1.3
14. <i>Navicula</i> sp.	—	0.1	0.7	0.3
15. <i>Pleurosigma</i> sp.	1.1	0.4	—	0.5
Итого	230.6	70.8	221.7	174.4
<i>Silicoflagellatae</i>				
1. <i>Distephanus speculum</i>	7.3	8.4	5.0	6.9
2. <i>Hermesinum adriaticum</i>	—	—	2.7	0.9
Итого	7.3	8.4	7.7	7.8
1. Споры и прочие мелкие жгутиковые	0.5	0.8	0.2	0.5
Всего биомассы, мг/м³	583.2	525.2	497.8	535.4

ной: в первой половине месяца —4.8 г, в конце месяца, несмотря на наступившее лето,—4 г. Высокую биомассу диатомовых в июне давало массовое развитие *Cerataulina bergonii* (3.6 г) и *Leptocylindrus danicus* (1 г). *C. bergonii* встречалась в планктоне на протяжении всего года, но максимального развития и наибольшей биомассы достигала в июне, когда

Таблица 27

Биомасса фитопланктонных организмов в Севастопольской бухте против Сухой балки 16 января 1939 г. (в мг на 1 м³)

Ф о р м ы	Глубина, м			
	0	10	15	Средние
<i>Dinoflagellata</i>				
1. <i>Prorocentrum micans</i>	21.3	85.3	13.1	39.9
2. <i>Peridinium</i> sp.	—	20.0	—	6.7
3. <i>Ceratium fusus</i>	—	—	10.0	3.3
4. <i>Exuviaella cordata</i>	8.2	1.6	—	3.3
5. <i>Glenodinium appiculatum</i>	0.4	—	—	0.1
Итого	29.9	106.9	23.12	53.3
<i>Diatomeae</i>				
1. <i>Skeletonema costatum</i>	9.2	281.6	117.2	136.0
2. <i>Cerataulina bergonii</i>	127.6	147.6	18.0	97.7
3. <i>Thalassiosira nana</i>	61.4	42.3	35.9	46.6
4. <i>Grammatophora marina</i>	5.0	—	56.0	20.3
5. <i>Coscinodiscus</i> sp.	20.0	—	40.0	20.0
6. <i>Thalassionema nitzschioides</i>	18.8	16.0	24.0	19.6
7. <i>Diploneis</i> и <i>Cocconeis</i>	1.5	1.2	25.2	9.3
8. <i>Rhizosolenia fragilissima</i>	1.8	15.4	—	5.7
9. <i>Melosira moniliformis</i>	—	8.0	5.0	4.3
10. <i>Leptocylindrus danicus</i>	1.7	10.5	—	4.1
11. <i>Chaetoceros curvisetus</i>	1.2	1.2	2.3	1.6
12. <i>Rhabdonema adriaticum</i>	—	—	4.0	1.3
13. <i>Pleurosigma</i> sp.	—	—	2.2	0.7
14. <i>Navicula</i> sp.	0.2	—	1.0	0.4
Итого	248.4	523.8	330.8	367.6
<i>Silicoflagellatae</i>				
1. <i>Distephanus speculum</i>	2.4	0.9	0.5	1.3
Споры и прочие мелкие жгутиковые	0.5	0.3	0.1	0.3
Всего биомассы, мг/м³	281.2	631.9	354.5	422.5

заканчивалось цветение массовых сезонных форм *Skeletonema costatum* и *Chaetoceros radians* (табл. 34 и 35). Продолжительность существования в планктоне этих двух сезонных форм в 1939 г. очень различна: *Ch. radians* достиг своего максимального развития на протяжении очень короткого времени, одного месяца или даже нескольких недель, после чего совершенно исчез; развитие *S. costatum* наблюдалось на протяжении восьми месяцев (с ноября по июнь), причем биомасса ее постепенно нарастала, достигала своего максимума в феврале — марте и также постепенно убывала. Снижение биомассы диатомовых, которые составляли основную часть биомассы фитопланктона с ноября 1938 г. по июнь

Таблица 28

Биомасса фитопланктонных организмов в Севастопольской бухте против Биологической станции 1 ноября 1938 г. (в мг на 1 м³)

Ф о р м ы	Глубина, м			
	0	10	15	Средние
<i>Dinoflagellata</i>				
1. <i>Prorocentrum micans</i>	985.6	91.8	18.0	365.2
2. <i>Peridinium</i> sp.	20.0	50.0	—	23.3
3. <i>Ceratium furca</i>	16.9	20.3	—	12.4
4. <i>Ceratium fusus</i>	4.5	9.0	—	4.5
5. <i>Exuviaella cordata</i>	4.6	4.4	2.2	3.7
6. <i>Dinophysis acuminata</i>	7.3	—	—	2.4
7. <i>Dinophysis</i> sp.	2.7	—	—	0.9
И т о г о	1 041.6	175.5	20.2	412.4
<i>Diatomeae</i>				
1. <i>Cerataulina bergonii</i>	346.3	243.5	110.7	233.5
2. <i>Chaetoceros curvisetus</i> и др.	79.2	46.4	38.3	54.6
3. <i>Coscinodiscus</i> sp.	40.0	70.0	20.0	43.3
4. <i>Rhizosolenia calcar avis</i>	54.0	6.0	18.0	26.0
5. <i>Grammatophora marina</i>	—	22.0	10.0	10.7
6. <i>Thalassionema nitzschioides</i>	17.4	12.7	7.1	12.4
7. <i>Leptocylindrus danicus</i>	8.0	11.2	3.2	7.5
8. <i>Rhizosolenia fragilissima</i>	—	0.1	2.4	0.8
9. <i>Pleurosigma</i> sp.	4.0	1.3	1.5	2.3
10. <i>Diploneis</i> и <i>Cocconeis</i>	0.9	1.5	0.9	1.1
11. <i>Pinnularia major</i>	—	0.5	0.6	0.4
12. <i>Navicula</i> sp.	0.1	0.3	0.2	0.2
13. <i>Ditylium brightwellii</i>	—	—	1.9	0.6
И т о г о	549.9	415.5	214.8	393.4
<i>Silicoflagellatae</i>				
1. <i>Distephanus speculum</i>	2.5	1.5	1.2	1.7
Споры и мелкие жгутиковые	0.7	0.1	0.3	0.4
Всего биомассы, мг/м³	1 594.7	592.6	236.5	807.9

1939 г., началось только в июле: 3 июля биомасса диатомовых составляла 440 мг, 10 июля — 200 мг в 1 м³ (табл. 36 и 37).

Динофлагелляты в 1939 г. не давали таких высоких показателей биомассы, как в 1938 г. В течение зимы и весны 1939 г. биомасса динофлагеллят была очень незначительная, менее 100 мг; повышение биомассы стало заметно только в конце весны, в мае, и более существенно в июне и июле. Повышение биомассы динофлагеллят в конце 1939 г. произошло, так же как и в 1938 г., за счет развития в планктоне *Gonyaulax polyedra*. Годовое изменение биомассы всего фитопланктона и по отдельным видам представлено на табл. 20—37, 62—63 и на графиках 1—5. Последние

наглядно иллюстрируют, насколько 1939 год был более благоприятен для развития диатомовых, массовое развитие которых продолжалось с осени до лета без зимнего перерыва, однако с заметным снижением величины биомассы в зимние месяцы (декабрь и январь). Кривая годового изменения биомассы диатомовых образует две вершины, согласно цветению в феврале — марте *Skeletonema costatum* и в мае — *Chaetoceros radians*. Максимум в развитии *Cerataulina bergonii* не отмечается особой вершиной, поскольку период расцвета *Cerataulina* приходится на период убывания биомассы всего фитопланктона (в июне).

Таким образом, основными компонентами биомассы фитопланктона Черного моря являются диатомовые и динофлагеллаты, которые составляют 99% всей биомассы фитопланктона. Количественное соотношение биомассы основных групп фитопланктона и его сезонные изменения, выраженные в процентах, особенно наглядно демонстрируют различие в составе фитопланктона в течение двух смежных лет (табл. 19). В 1939 г. диатомовые на протяжении всего года составляли значительную часть биомассы фитопланктона: зимой 80% всей биомассы, ранней и поздней весной 99%, летом и осенью около 50%. В 1938 г., когда диатомовые были в расцвете только осенью и зимой, биомасса динофлагеллат на протяжении почти всего года составляла значительную часть биомассы всего фитопланктона: ранней весной динофлагеллаты составляют 65% всей биомассы, поздней весной и летом 91—95%, осенью 33%. В 1938 г. в годовом изменении биомассы фитопланктона наблюдался только один летний максимум — в августе, обусловленный расцветом динофлагеллат.

Естественно возникает вопрос, какие факторы являются причиной несовпадения годовых циклов в развитии фитопланктона на протяжении двух смежных лет; какие факторы обусловили в 1938 г. богатое развитие динофлагеллат, а в 1939 г. исключительно мощный расцвет диатомовых. Принимая во внимание, что интенсивное развитие диатомовых в 1939 г. происходило только в пределах Севастопольской бухты и не было обнаружено уже у выхода в открытое море, можно предполагать, что мощное развитие диатомовых в 1939 г. было вызвано не только метеорологическими факторами, но и другими, возможно местными условиями в районе Севастопольской бухты. Более высокая биомасса динофлагеллат в 1938 г.

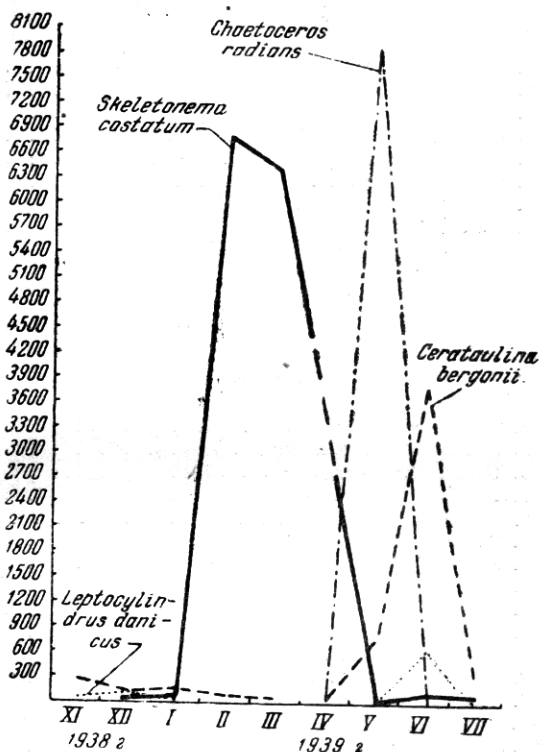


Рис. 5. Годовое изменение биомассы некоторых массовых форм диатомовых водорослей в районе Севастополя (биомасса в мг в 1 м³)

Таблица 29

Биомассы фитопланктонных организмов в Севастопольской бухте против Биологической станции 15 декабря 1938 г. (в мг на 1 м³)

Ф о р м ы	Глубина, м			
	0	10	15	Средние
<i>Dinoflagellata</i>				
1. <i>Peridinium</i> sp.	113.0	60.0	40.0	71.0
2. <i>Exuviaella cordata</i>	15.1	8.0	41.8	21.6
3. <i>Prorocentrum micans</i>	34.4	18.0	4.9	19.1
4. <i>Glenodinium apiculatum</i> и др	6.0	4.0	—	3.3
5. <i>Dinophysis ovum</i>	4.5	4.5	—	3.0
6. <i>Ceratium fusus</i>	2.7	—	4.5	2.4
7. <i>Ceratium furca</i>	6.8	—	—	2.3
8. <i>Exuviaella compressa</i>	0.9	1.3	—	0.7
9. <i>Dinophysis acuminata</i>	1.4	—	—	0.5
И т о г о	184.8	95.8	91.2	123.9
<i>Diatomeae</i>				
1. <i>Coscinodiscus</i> sp.	50.0	—	260.0	103.3
2. <i>Grammatophora marina</i>	0.6	—	236.0	78.9
3. <i>Cerataulina bergonii</i>	0.9	—	119.7	40.2
4. <i>Rhabdonema adriaticum</i>	2.0	—	62.0	21.3
5. <i>Diploneis</i> и <i>Gocconeis</i>	2.7	1.8	48.6	17.7
6. <i>Thalassionema nitzschioides</i>	5.8	4.2	30.8	13.6
7. <i>Leptocylindrus danicus</i>	1.6	1.7	29.0	10.8
8. <i>Skeletonema costatum</i>	—	—	20.0	7.0
9. <i>Chaetoceros curvisetus</i>	—	—	8.7	2.9
10. <i>Rhizosolenia calcar avis</i>	8.4	—	—	2.8
11. <i>Licmophora</i> sp.	—	1.4	6.3	2.6
12. <i>Pleurosigma</i> sp.	0.3	0.4	5.4	2.0
13. <i>Thalassiosira nana</i>	2.0	—	4.0	2.0
14. <i>Navicula</i> sp.	0.2	—	4.3	1.5
15. <i>Melosira</i> sp.	—	—	3.8	1.3
16. <i>Thalassiothrix longissima</i>	—	—	3.0	1.0
17. <i>Rhizosolenia fragilissima</i>	1.0	—	1.4	0.8
18. <i>Nitzschia lineata</i>	—	—	2.2	0.7
19. <i>Ditylium brightwellii</i>	—	—	0.1	—
И т о г о	75.5	9.5	845.3	310.4
<i>Silicoflagellatae</i>				
1. <i>Distephanus speculum</i>	1.1	0.7	1.2	1.0
Споры и мелкие жгутиковые	0.3	—	0.3	0.2
Всего биомассы, мг/м ³	261.7	106.0	938.0	435.5

явилась, повидимому, следствием сравнительно слабого развития в этом году диатомовых, главных конкурентов по питанию, притом особенно энергичных потребителей органических веществ в морской воде. Среднегодовая биомасса фитопланктона на протяжении ряда лет сильно колеблется: в 1938 г. — 503 мг, в 1939 г. — 3655 мг. Средняя для

Таблица 30

Биомасса фитопланктонных организмов в Севастопольской бухте против Биологической станции 16 января 1939 г. (в мг на 1 м³)

Ф о р м ы	Глубина, м			
	0	10	15	Средние
<i>Dinoflagellata</i>				
1. <i>Prorocentrum micans</i>	22.1	6.6	9.8	12.8
2. <i>Peridinium</i>	30.0	20.0	—	16.7
3. <i>Ezuviaella cordata</i>	8.8	0.8	10.0	6.5
4. <i>Ceratium fusus</i>	2.5	—	—	0.9
5. <i>Ezuviaella compressa</i>	0.7	—	—	0.2
И т о г о	64.1	27.4	19.8	37.1
<i>Diatomeae</i>				
1. <i>Cerataulina bergonii</i>	98.1	21.1	24.7	48.0
2. <i>Coscinodiscus</i> sp.	20.0	60.0	40.0	40.0
3. <i>Skeletonema costatum</i>	78.4	5.3	8.8	31.0
4. <i>Thalassiosira nana</i>	46.6	6.4	4.2	19.1
5. <i>Thalassionema nitzschioides</i>	12.8	6.0	5.7	8.2
6. <i>Grammotophora marina</i>	4.0	—	2.0	2.0
7. <i>Diploneis</i> и <i>Cocconeis</i>	1.5	0.6	3.0	1.7
8. <i>Rhabdonema adriaticum</i>	2.0	2.0	—	1.3
9. <i>Melosira moniliformis</i>	0.4	3.2	—	1.2
10. <i>Licmophora</i> sp.	0.7	1.4	1.4	1.2
11. <i>Rhizosolenia fragilissima</i>	1.2	2.2	—	1.1
12. <i>Leptocylindrus danicus</i>	0.5	—	2.0	0.8
13. <i>Pleurosigma</i> sp.	0.5	0.3	—	0.3
14. <i>Navicula</i> sp.	0.3	—	0.3	0.2
15. <i>Chaetoceros curvisetus</i>	—	—	0.6	0.2
16. <i>Achnantes</i> sp.	—	—	0.1	0.0
И т о г о	267.0	109.0	92.8	156.3
<i>Silicoflagellatae</i>				
1. <i>Distephanus speculum</i>	2.2	0.5	0.3	1.0
Споры и мелкие жгутиковые	0.3	0.2	0.4	0.3
Всего биомассы, мг/м ³	333.6	137.1	113.3	194.7

двух лет — 1996 мг в 1 м³. В Английском канале, по данным Каппера (Corrер, 1933; цит. по Аткинсу — Atkins, 1945), биомасса фитопланктона составляет 1200—1600 мг в 1 м³. Каппер определял биомассу фитопланктона по расходу в морской воде угольной кислоты, фосфатов и нитратов.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ФИТОПЛАНКТОНА ПО ГОРИЗОНТАМ

При расцвете в планктоне той или иной водоросли массовое развитие фитопланктона наблюдается обычно в пределах всей бухты и на

Таблица 31

Биомасса фитопланктонных организмов в Севастопольской бухте против
Биологической станции 28 февраля 1939 г. (в мг на 1 м³)

Ф о р м ы	Г л у б и н а, м			
	0	10	15	Средние
<i>Dinoflagellata</i>				
1. <i>Peridinium</i> sp.	—	50.0	—	16.7
2. <i>Ezuviaella cordata</i>	6.0	0.4	2.0	2.8
3. <i>Prorocentrum micans</i>	1.1	—	0.5	0.5
И т о г о	7.1	50.4	2.5	20.0
<i>Diatomeae</i>				
1. <i>Skeletonema costatum</i>	8 108.4	5 200.0	161.0	4 489.8
2. <i>Coscinodiscus</i> sp.	110.0	6.0	2.8	39.6
3. <i>Melosira moniliformis</i>	25.4	—	—	8.5
4. <i>Thalassionema nitzschioides</i>	5.5	4.5	3.0	4.3
5. <i>Cerataulina bergonii</i>	5.0	7.8	—	4.2
6. <i>Chaetoceros curvisetus</i>	6.4	—	2.9	3.1
7. <i>Diploneis</i> и <i>Cocconeis</i>	1.5	3.0	3.0	2.5
8. <i>Thalassiosira nana</i>	0.6	3.0	1.4	1.7
9. <i>Thalassiothrix longissima</i>	1.9	0.9	1.7	1.5
10. <i>Licmophora</i> sp.	1.8	—	—	0.6
11. <i>Navicula</i> sp.	1.7	—	—	0.6
И т о г о	8 268.2	5 225.2	175.8	4 556.4
<i>Silicoflagellatae</i>				
1. <i>Distephanus speculum</i>	4.2	1.2	1.2	2.2
Споры и мелкие жгутиковые.	0.5	0.2	0.5	0.4
Всего биомассы, мг/м ³	8 280.0	5 277.0	180.0	4 579.0

всех глубинах от поверхности до дна, однако количественное распределение фитопланктона по горизонтам, даже в незначительной толще воды, неравномерно.

В Севастопольской бухте обычно отсутствует температурное расслоение. Пятнадцатиметровый слой воды бухты быстро и равномерно прогревается и так же быстро охлаждается. Ветры, течения и бризы, сменяющиеся дважды в сутки, способствуют быстрому перемешиванию всех слоев даже в летнее, штилевое время года, так что неравномерное количественное распределение фитопланктона по горизонтам не всегда можно объяснить влиянием температурных условий. В Севастопольской бухте наиболее часто наблюдались случаи скопления фитопланктона на глубинах — 0—10 м.

В вертикальном распределении основных групп фитопланктона и его сезонных изменениях наблюдается некоторая определенная закономерность. В период расцвета диатомовых водорослей, весной и поздней осенью,

Таблица 32

Биомасса фитопланктонных организмов в Севастопольской бухте против Биологической станции 21 марта 1939 г. (в мг на 1 м³)

Ф о р м ы	Г л у б и н а, м			
	0	10	15	Средние
<i>Dinoflagellata</i>				
1. <i>Glenodinium apiculatum</i>	2.0	0.4	0.4	0.9
2. <i>Prorocentrum micans</i>	—	1.6	—	0.6
3. <i>Exuviaella cordata</i>	—	0.4	—	0.1
4. <i>Peridinium</i> sp. sp.	—	—	10.0	3.3
Итого	2.0	2.4	10.4	4.9
<i>Diatomeae</i>				
1. <i>Skeletonema costatum</i>	4 975.0	3 540.0	4 280.0	4 265.0
2. <i>Coscinodiscus</i> sp.	—	—	60.0	20.0
3. <i>Thalassionema nitzschioides</i>	2.5	9.5	10.2	7.4
4. <i>Grammatophora marina</i>	10.0	—	2.0	4.0
5. <i>Chaetoceros curvisetus</i>	—	7.5	2.3	3.3
6. <i>Diploneis</i> и <i>Cocconeis</i>	—	2.4	1.8	1.4
7. <i>Ditylium brightwellii</i>	—	3.6	—	1.2
8. <i>Cerataulina bergonii</i>	0.6	1.8	1.0	1.1
9. <i>Fragillaria</i> sp.	—	—	2.1	0.7
10. <i>Pinnularia major</i>	1.7	—	—	0.6
11. <i>Licmophora</i> sp.	—	1.4	—	0.5
12. <i>Thalassiosira nana</i>	0.5	0.2	0.2	0.3
Итого	4 990.3	3 566.4	4 359.6	4 305.5
<i>Silicoflagellatae</i>				
1. <i>Distephanus speculum</i>	—	1.0	—	0.3
Споры и мелкие жгутиковые.	0.5	0.2	0.2	0.3
Всего биомассы, мг/м³	4 992.8	3 570.0	4 370.2	4 311.0

основная масса фитопланктона сосредоточена в поверхностном слое. В период расцвета динофлагеллят, летом и ранней осенью, основная масса фитопланктона держится в горизонте 10 м. Во время массового отмирания одних форм и появления в планктоне в большом количестве других массовых форм, количество фитопланктона во всех горизонтах, примерно, одинаковое. Зимой, в декабре, наибольшее количество фитопланктона наблюдалось в придонном слое.

В январе и феврале 1939 г., в период цветения в Севастопольской бухте диатомовых, поверхностный слой моря был населен фитопланктоном во много раз плотнее, чем нижележащие слои. В январе число клеток фитопланктона у поверхности моря в 4—5 раз больше, чем на глубине 10 и

Таблица 33

Биомасса фитопланктонных организмов в Севастопольской бухте против Биологической станции 15 мая 1939 г. (в мг на 1 м³)

Ф о р м ы	Г л у б и н а, м			
	0	10	15	Средние
<i>Dinoflagellata</i>				
1. <i>Prorocentrum micans</i>	3.3	45.9	19.7	23.0
2. <i>Ceratium tripos</i>	—	50.0	—	16.7
3. <i>Peridinium</i> sp.	—	30.0	10.0	13.3
4. <i>Glenodinium apiculatum</i>	7.2	31.6	9.6	16.1
5. <i>Peridinium triquetrum</i>	9.0	10.4	6.9	8.7
6. <i>Peridinium crassipes</i>	—	15.0	—	5.0
7. <i>Exuviaella cordata</i>	6.8	5.6	—	4.1
И т о г о	26.3	188.5	46.2	86.9
<i>Diatomeae</i>				
1. <i>Chaetoceros radians</i>	9 236.0	8 080.0	6 732.0	8 016.0
2. <i>Cerataulina bergonii</i>	805.5	1 035.0	342.0	727.5
3. <i>Grammatophora marina</i>	23.0	26.0	10.0	19.3
4. <i>Coscinodiscus</i> sp.	20.0	—	20.0	13.3
5. <i>Rhabdonema adriaticum</i>	—	—	8.0	2.7
6. <i>Diploneis</i> и <i>Cocconeis</i>	1.8	2.4	3.6	2.6
7. <i>Thalassionema nitzschioides</i>	4.4	1.8	1.0	2.4
8. <i>Melosira moniliformis</i>	1.2	—	—	0.4
9. <i>Licmophora</i> sp.	2.8	7.0	—	3.3
10. <i>Thalassiosira</i> sp.	0.8	0.1	—	0.3
11. <i>Chaetoceros curvisetus</i>	—	0.6	—	0.2
12. <i>Navicula</i> sp.	—	0.3	—	0.1
И т о г о	10 094.5	9 153.2	7 116.6	8 788.1
<i>Silicoflagellatae</i>				
1. <i>Distephanus speculum</i>	—	0.2	0.5	0.2
1. Споры и мелкие жгутиковые	0.4	0.1	0.1	0.2
Всего биомассы, мг/м³	10 121.2	9 342.0	7 163.4	8 875.4

15 м; в феврале поверхностный слой населен в два раза больше, чем горизонт 10 м, и в 45 раз больше, чем придонный слой (табл. 38).

В марте распределение фитопланктона по горизонтам более или менее равномерное, около 2 млн. клеток в 1 л. В мае 1939 г., в период массового развития *Chaetoceros radians*, наибольшее количество фитопланктона наблюдалось в поверхностном слое.

В весенние и летние месяцы 1939 г. (апрель — август), когда динофлагелляты преобладали над диатомовыми, фитопланктон был сосредоточен на глуб. 10 м (табл. 39).

Таблица 34

Биомасса фитопланктонных организмов в Севастопольской бухте против Биологической станции 13 июня 1939 г.
(в мг на 1 м³)

Ф о р м ы	Глубина, м
	Средние 0, 10, 15 м
<i>Dinoflagellata</i>	
1. <i>Peridinium</i> sp.	240.0
2. <i>Prorocentrum micans</i>	190.2
3. <i>Glenodinium apiculatum</i> и др.	16.8
4. <i>Exuviaella cordata</i>	15.2
И т о г о	462.2
<i>Dia omeae</i>	
1. <i>Cerataulina bergonii</i>	3 649.5
2. <i>Leptocylinthus danicus</i>	1 129.5
3. <i>Chaetoceros curvisetus</i>	58.0
4. <i>Grammatophora marina</i>	8.0
5. <i>Diploneis</i> и <i>Cocconeis</i>	7.2
6. <i>Thalassiosira</i> sp.	3.0
7. <i>Rhabdonema adriaticum</i>	2.0
8. <i>Fragillaria</i> sp.	1.6
9. <i>Melosira</i>	1.6
10. <i>Thalassionema nitzschioides</i>	0.8
11. <i>Navicula</i>	0.2
И т о г о	4 861.4
Споры и мелкие жгутиковые	0.2
Всего биомассы, мг/м ³	5 323.8

В ноябре 1938 г. в Севастопольской бухте, в районе Сухой балки, наблюдалось очень показательное расслоение фитопланктона: максимум численности диатомовых отмечен у поверхности моря, тогда как основная масса динофлагеллят обнаружена на глубине 10 м. Число клеток всех фитопланктонных организмов на глубине 0 и 10 м одинаковое (табл. 6).

В декабре основная масса фитопланктона, как указано выше, в ряде случаев обнаруживается в придонном слое (в районе Биологической станции) или на всех глубинах распределена равномерно (против Сухой балки) (табл. 40).

Максимальная численность всех фитопланктонных организмов встречается одинаково часто (в 45%) на глубине 0 и 10 м, тогда как у дна наибольшее скопление фитопланктона наблюдается только в немногих случаях (10%). Максимальная численность динофлагеллят в большинстве случаев обнаружена на глубине 10 м, тогда как максимальное скопление

Таблица 35

Биомасса фитопланктонных организмов в Севастопольской бухте против Биологической станции 27 июня 1939 г.
(в мг на 1 м³)

Ф о р м ы	Глубина, м
<i>Dinoflagella'a</i>	
1. <i>Prorocentrum micans</i>	362.4
2. <i>Peridinium</i> sp.	160.0
3. <i>Gonyaulax polyedra</i>	117.0
4. <i>Ceratium furca</i>	60.7
5. <i>Exuviaella cordata</i>	22.5
6. <i>Ceratium fusus</i>	9.0
7. <i>Dinophysis</i> sp.	4.5
8. <i>Glenodinium apiculatum</i>	1.6
9. <i>Exuviaella compressa</i>	1.4
И т о г о	739.1
<i>Diatomeae</i>	
1. <i>Cerataulina bergonii</i>	3 915.0
2. <i>Skeletonema costatum</i>	41.5
3. <i>Leptocylindrus danicus</i>	37.5
4. <i>Diploneis</i> и <i>Cocconeis</i>	32.4
5. <i>Thalassionema nitzschioides</i>	10.3
6. <i>Chaetoceros curvisetus</i>	1.7
7. <i>Navicula</i> sp.	1.4
8. <i>Thalassiosira</i> sp.	0.6
И т о г о	4 040.4
4. Споры и мелкие жгутиковые	0.3
Всего биомассы, мг/м ³	4 779.8

диатомовых водорослей наиболее часто (64% случаев) наблюдается в самом поверхностном слое. В последнем также в большинстве случаев отмечено скопление спор и мелких жгутиковых. Распределение силикофлагеллят по горизонтам более или менее равномерное (табл. 41).

Примерно такую же картину вертикального распределения дают величины максимальной биомассы фитопланктона. Наиболее часто высокая биомасса всего фитопланктона наблюдается в поверхностном слое или на глубине 10 м. Биомасса отдельных групп, так же как и численность, в большинстве случаев концентрируется в различных горизонтах, а именно: максимальная биомасса динофлагеллят наиболее часто наблюдается в горизонте 10 м; прочие фитопланктонные организмы — диатомовые, силикофлагелляты, споры и мелкие жгутиковые концентрируются в поверхностном слое.

Таблица 36

Биомасса фитопланктонных организмов в Севастопольской бухте против
Биологической станции 3 июля 1939 г. (в мг на 1 м³)

Ф о р м ы	Г л у б и н а, м			
	0	10	15	Средние
<i>Dinoflagellata</i>				
1. <i>Prorocentrum micans</i>	68.9	124.6	75.4	89.6
2. <i>Peridinium Steinii</i> и др.	57.6	51.2	51.2	53.3
3. <i>Exuviaella cordata</i>	45.6	26.4	9.6	27.2
4. <i>Ceratium furca</i>	34.0	17.0	—	17.0
5. <i>Ceratium fusus</i>	—	—	18.0	6.0
6. <i>Dinophysis</i> sp.	9.0	9.0	—	6.0
7. <i>Gonyaulax polyedra</i>	14.0	—	—	4.7
8. <i>Dinophysis caudata</i>	—	10.0	—	3.3
9. <i>Exuviaella compressa</i>	2.7	5.4	—	2.7
10. <i>Glenodinium apiculatum</i> и др.	0.8	—	—	0.3
11. <i>Peridinium triquetrum</i>	—	1.4	—	0.5
Итого	232.6	245.0	154.2	210.6
<i>Diatomeae</i>				
1. <i>Cerataulina bergonii</i>	0.9	1 061.1	—	354.0
2. <i>Diploneis</i> и <i>Cocconeis</i>	84.0	1.2	—	28.4
3. <i>Coscinodiscus</i> sp.	80.0	—	—	26.7
4. <i>Grammatophora marina</i>	36.0	—	—	12.0
5. <i>Licmophora</i> sp.	22.4	—	—	7.5
6. <i>Thalassionema nitzschioides</i>	10.0	1.4	0.4	3.9
7. <i>Chaetoceros curvisetus</i>	5.8	5.8	—	3.9
8. <i>Navicula</i> sp.	8.2	—	0.2	2.8
9. <i>Skeletonema costatum</i>	—	2.8	—	0.9
10. <i>Thalassiosira</i> sp.	1.0	0.5	1.5	1.0
11. <i>Fragillaria</i> sp.	0.2	—	—	0.1
Итого	248.5	1 072.8	2.1	441.2
Споры и мелкие жгутиковые	0.2	0.1	0.1	0.1
Всего биомассы, мг/м³	481.3	1 317.9	156.4	651.9

Насколько велико скопление диатомовых водорослей в поверхностном слое, можно видеть из следующих числовых материалов.

В феврале, во время расцвета *Skeletonema costatum* в поверхностном слое обнаружено 4 млн. клеток диатомовых водорослей в 1 л, биомасса которых составляла 8 г в 1 м³; на глубине 10 м численность и биомасса уменьшаются почти вдвое, а на глубине 15 м — в 50 раз (табл. 43).

В марте, когда цветение *Skeletonema* уже подходило к концу, распределение по горизонтам диатомовых водорослей было почти равномерное; последнее можно объяснить тем, что отмирающие клетки *Skeletonema* уже начали опускаться на дно.

Таблица 37

Биомасса фитопланктонных организмов в Севастопольской бухте против Биологической станции 10 июля 1939 г.
(в мг на 1 м³)

Ф о р м ы	Глубина, м
	Средние 0, 10, 15 м
<i>Dinoflagellata</i>	
1. <i>Peridinium</i> sp.	150.0
2. <i>Exuviaella cordata</i>	72.4
3. <i>Prorocentrum micans</i>	65.6
4. <i>Peridinium crassipes</i>	10.5
5. <i>Glenodinium apiculatum</i>	4.8
6. <i>Gonyaulax polyedra</i>	4.7
7. <i>Exuviaella compressa</i>	1.4
И т о г о	303.4
<i>Diatomeae</i>	
1. <i>Chaetoceros</i> sp.	71.9
2. <i>Coscinodiscus</i> sp.	60.0
3. <i>Grammatophora marina</i>	18.0
4. <i>Skeletonema costatum</i>	8.4
5. <i>Diploneis</i> и <i>Cocconeis</i>	11.4
6. <i>Licmophora</i> sp.	7.0
7. <i>Cerataulina bergonii</i>	5.4
8. <i>Leptocylindrus danicus</i>	3.3
9. <i>Thalassiothrix longissima</i>	3.1
10. <i>Thalassiosira nana</i>	2.8
11. <i>Rhizosolenia alata</i>	2.7
12. <i>Rhabdonema adriaticum</i>	2.0
13. <i>Navicula</i> sp.	1.4
14. <i>Thalassionema nitzschioides</i>	0.9
15. <i>Pleurosigma</i> sp.	0.7
16. <i>Achnantes</i> sp.	0.1
17. <i>Nitzschia lineata</i>	0.1
И т о г о	199.2
Споры и мелкие жгутиковые	0.8
Всего биомассы, мг/м ³	509.4

✓ В мае, в период расцвета *Chaetoceros radians*, наибольшие численность и биомасса диатомовых находились у поверхности, наименьшие — у дна (табл. 44).

У некоторых диатомовых, встречающихся в фитопланктоне на протяжении почти всего года, как, например, *Cerataulina bergonii*, наблюдается перемещение основной биомассы из поверхностного слоя в придонный в поздневесенние и летние месяцы. Перемещение в летние месяцы некоторых планктонных организмов, в том числе и *Chaetoceros*, из поверх-

Таблица 38

Распределение фитопланктона по горизонтам в январе и феврале 1939 г.

М е с я ц ы	Г л у б и н а, м		
	0	10	15
Январь			
Число клеток фитопланктона в 1 л	104 250	20 400	23 600
Биомасса, мг/м ³	334	137	113
Февраль			
Число клеток фитопланктона в 1 л	4 075 500	2 609 850	87 230
Биомасса, мг/м ³	8 200	5 277	180

Таблица 39

Вертикальное распределение фитопланктона в апреле — августе 1938 г. (число клеток в 1 л)

М е с я ц ы	Г л у б и н а, м		
	0	10	15
Апрель	16 300	90 650	20 300
Май	12 100	98 600	72 000
Июль	17 750	81 600	14 450
Август	59 900	97 500	11 600

Таблица 40

Вертикальное распределение фитопланктона в декабре 1938 г. (число клеток в 1 л)

Показатели	Г л у б и н а, м		
	0	10	15
Против Биологической станции	19 950	10 600	132 700
Против Сухой балки	63 300	56 100	44 200

Таблица 41

Распределение по горизонтам максимальной численности фитопланктона (в ‰ встреч)

Ф о р м ы	Глубина, м		
	0	10	15
<i>Dinoflagella</i> a	36	54	10
<i>Diatomeae</i>	64	18	18
<i>Silicoflagella</i> ae	36	28	35
Споры и мелкие жгутиковые	72	10	18
Максимальная численность всех фитопланктонных организмов	45	45	10

Таблица 42

Распределение по горизонтам максимальной биомассы
фитопланктона (в ‰ встреч)

Ф о р м а	Г л у б и н а, м		
	0	10	15
<i>Dinoflagellata</i>	22	64	14
<i>Diatomeae</i>	57	29	14
<i>Silicoflagellatae</i>	54	23	23
Споры и мелкие жгутиковые	64	7	29
Максимальная биомасса всего фито- планктона	43	43	14

Таблица 43

Вертикальное распределение численности и биомассы диатомовых водорослей
в феврале 1939 г.

Показатели	Г л у б и н а, м		
	0	10	15
Число клеток диатомовых в 1 л	4 071 650	2 605 500	85 700
Биомасса диатомовых, мг/м ³	8 268	5 225	176

Таблица 44

Вертикальное распределение численности и биомассы диатомовых водорослей
в мае 1939 г.

Показатели	Г л у б и н а, м		
	0	10	15
Число клеток диатомовых в 1 л	23 275 400	20 434 500	16 908 600
Биомасса диатомовых, г/м ³	10	9	7

ностных слоев в глубинные было отмечено еще С. А. Зерновым в 1904 г. Причина опускания некоторых диатомовых в более глубокие горизонты кроется, повидимому, в губительном действии яркого летнего солнца и в повышении температуры воды у поверхности моря.

По наблюдениям П. Дженкина (Jenkin, 1937) у берегов Англии, интенсивность ассимиляции фитопланктона на глубинах от 10 до 75 м полностью зависит от интенсивности освещения; установлено, что энергия фотосинтеза равномерно падает с нарастанием глубины, но резко уменьшается также и по направлению к поверхности моря. В горизонте 0—5 м интенсивность ассимиляции фитопланктона с уменьшением глубины не возрастает, а становится все менее энергичной по мере приближения к поверхности моря. Уменьшение количества фитопланктонных организмов в поверхностном слое отмечают также Г. Гран (Gran) у берегов

Норвегии и Л. Лиллик (Lillick) у атлантических берегов Северной Америки (Woodshole), объясняя это явление теми же причинами.

Наибольшее количество динофлагеллят, массовое развитие которых приурочено к летнему времени года, чаще всего встречается в горизонте 10 м. Возможно, что и в данном случае решающими факторами в вертикальном распределении динофлагеллят и в бедности их в поверхностных слоях являются избыток света и перегрев у поверхности моря в летнее время года. В апреле 1938 г., когда наблюдалась первая вспышка в развитии динофлагеллят и когда 80% всей биомассы составляли наннопланктонные формы *Peridinium triquetrum*, *Glenodinium pilula* и *G. apiculatum*, максимальное количество фитопланктона (90 тыс. клеток в 1 л) и максимальная биомасса (568 мг в 1 м³) были обнаружены на глубине 10 м. В мае динофлагелляты и основное количество фитопланктона также были сосредоточены на глубине 10 м (табл. 45).

Таблица 45

Вертикальное распределение численности и биомассы динофлагеллят в мае 1938 г.

Показатели	Глубина, м		
	0	10	15
Число клеток в 1 л	8 500	94 900	69 000
Биомасса, мг/м ³	137	760	838

Несколько более высокая биомасса на глубине 15 м объясняется присутствием в этом горизонте крупных *Peridinium* (табл. 3). Подобное же вертикальное распределение динофлагеллят наблюдается и в последующие месяцы, в июле и августе, когда главную массу фитопланктона (95%) составляли динофлагелляты *Prorocentrum micans* и *Gonyaulax polyedra* и когда наибольшая биомасса динофлагеллят была сосредоточена на глубине 10 м (табл. 46).

Таблица 46

Вертикальное распределение численности и биомассы динофлагеллят в июле и августе 1938 г.

Месяцы	Глубина, м		
	0	10	15
Июль			
Число клеток в 1 л	13 850	78 400	6 400
Биомасса, мг/м ³	179	1 258	95
Август			
Число клеток в 1 л	40 950	87 300	8 100
Биомасса, мг/м ³	649	1 833	171

В июле биомасса динофлагеллят на глубине 10 м превосходит биомассу поверхностного слоя в семь раз, в августе — почти в три раза. Примерно

то же наблюдается и в ноябре. Совершенно очевидно, что в те месяцы, когда динофлагелляты преобладают в фитопланктоне, последний сосредоточен по преимуществу в горизонте 10 м, а когда преобладают диатомовые, максимальная биомасса фитопланктона в Севастопольской бухте наблюдается в поверхностном слое.

На основании изложенного материала по вопросу о сезонных изменениях в фитопланктоне, мы пришли к следующим выводам. Систематический состав фитопланктона, а также численность и биомасса всего фитопланктона и отдельных его представителей на протяжении года сильно варьируют. Периоды появления, массового развития и исчезновения у различных видов приурочены к различным сезонам, вследствие чего фитопланктонные группировки в различное время года слагаются из различных элементов. Нередко фитопланктон при однородном систематическом составе очень сильно различается количественным соотношением форм, что в свою очередь дает различные величины биомассы.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ СЕЗОНЫ В МОРЕ

Биологические сезоны в море, как известно, не вполне совпадают с календарными сезонами года. Весна в море для растительных организмов (фитопланктона и фитобентоса) наступает очень рано, в феврале, еще при низкой температуре воды, нередко в условиях понижающейся температуры моря, но в период нарастания солнечной радиации. Весенний период в море продолжается четыре месяца, с февраля до конца мая, нередко до середины июня. Мы нашли целесообразным разбить весну на два сезона — «ранневесенний» и «поздневесенний», подобно тому как Ширшов делает это для полярных морей, а Шельфорд и Клименс — для умеренной части США.

Ранневесенний, или предвесенний, период охватывает два месяца, февраль — март; в это время весенняя флора в море появляется в массовом количестве, но не достигает своего полного весеннего расцвета, который наблюдается в апреле — мае. Летний период также обнимает, по нашему делению, четыре месяца: июнь — сентябрь, но мы считаем рациональным разбить их на два сезона: лето (июнь — июль) и позднее лето, или предосенний период (август — сентябрь). Предосенний период сходен по систематическому составу своей флоры с летним, но по количественному соотношению форм, а также по появлению в море типично осенних представителей планктона предосенний период заметно отличается от двух предыдущих месяцев истинного лета. К осеннему сезону мы относим октябрь и ноябрь; к зимнему — декабрь и январь.

✓ Таким образом, биологический год в Черном море мы делим на шесть сезонов, каждый продолжительностью в два месяца: 1) предвесенний, или ранневесенний (февраль — март), 2) поздневесенний (апрель — май), 3) летний (июнь — июль), 4) позднелетний, или предосенний (август — сентябрь), 5) осенний (октябрь — ноябрь) и 6) зимний (декабрь — январь).

Каждый из перечисленных сезонов отличается определенными гидрологическими и метеорологическими условиями, на которые нередко оказывают влияние непериодические и местные факторы, вследствие чего возможны некоторые сдвиги в сезонном распределении растительных организмов и многолетние колебания в продолжительности жизни отдельных форм. Многолетние колебания гидрологических и метеорологи-

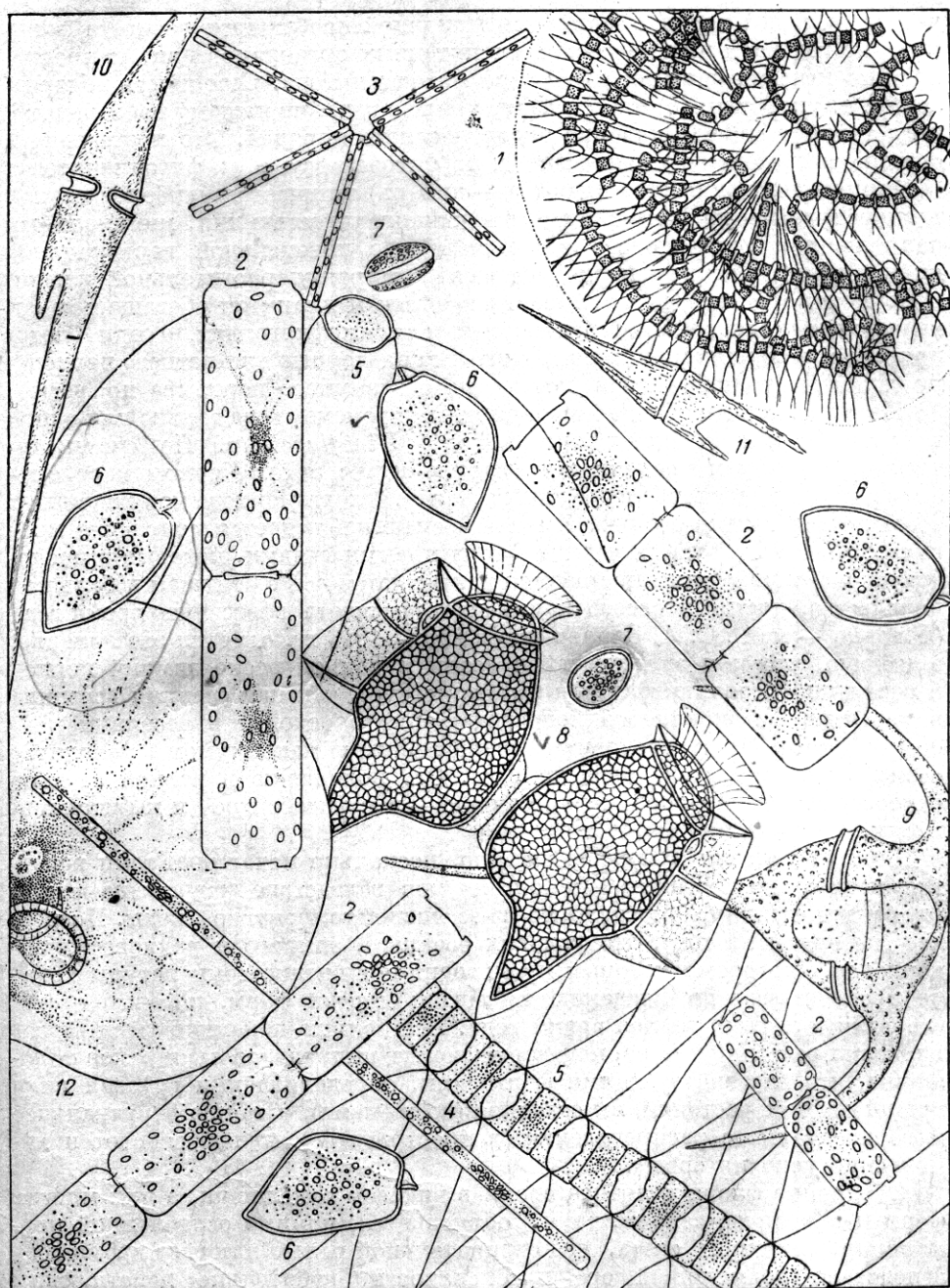


Рис. 6. Биологическая осень в районе Севастополя (октябрь — ноябрь)

1 — *Chaetoceros socialis* Laud.; 2 — *Cerataulina bergonii* Perag.; 3 — *Thalassionema nitzschioides* Grun.; 4 — *Leptocylinthus danicus* Cleve; 5 — *Chaetoceros curvisetus* Cleve; 6 — *Prorocentrum micans* Ehrenb.; 7 — *Exuviaella cordata* Ostent.; 8 — *Dinophysis caudata* Kent.; 9 — *Ceratium tripos* O. F. Müller; 10 — *Ceratium fusus* (Ehrenb.); 11 — *Ceratium furca* (Duj).

ческих условий нередко являются причиной необычного расцвета в некоторые годы тех или иных фитопланктонных организмов или, напротив, полного исчезновения их из состава фитопланктона. Сезонность водорослей, т. е. укороченный цикл жизни, меньше года, по нашему наблюдению, представляет собою явление экологического порядка. Это положение в одинаковой степени приложимо и к фитобентосу и к фитопланктону.

Зимний период в море (декабрь—январь) отличается наиболее низкой температурой воды, наименьшей продолжительностью дня, минимальным напряжением солнечного света и наиболее интенсивной вертикальной циркуляцией. Зимнего периода покоя, замирания растительной жизни, в Черном море нет. На протяжении всей зимы планктон обогащается новыми видами диатомовых водорослей и силикофлагеллат, а при благоприятных условиях и динофлагеллаты, характерные для летнего периода, продолжают развиваться в планктоне без зимнего перерыва до весны.

Лето является наиболее благоприятным временем года только для одной группы фитопланктонных организмов — *Dinoflagellata*. По систематическому составу и численности фитопланктона лето в Черном море оказывается одним из наиболее бедных сезонов. Флора Черного моря начинает обогащаться только осенью. Именно осенью наблюдается появление многих форм, пополняющих водную флору новыми видами, которые в последние зимние месяцы постепенно развиваются все в большем и большем количестве, достигая своего наивысшего расцвета в весеннее время года (февраль — май). С. А. Зернов еще в 1904—1913 гг. отметил это явление, а именно, что при затянувшейся осени и ранней весне зимний период в развитии фитопланктона как бы отсутствует, так как осенняя вспышка в развитии фитопланктона непосредственно переходит в весенний максимум, который и становится единственным максимумом холодного осенне-зимне-весеннего периода года. Это положение в равной степени относится ко всей флоре Черного моря — и к фитобентосу и к фитопланктону.

Зимние условия в море, возможно, несколько подавляют темп развития некоторых растительных организмов вследствие недостатка света, укороченности дня, но отнюдь не из-за низкой температуры воды. Последнее мы видим из того, что условия осеннего, зимнего и ранневесеннего периодов, во время которых происходит понижение температуры воды, не препятствуют возбуждению к жизни многих форм, которые отсутствовали в летнее, теплое время года. Все больше накапливаются факты из жизни растений в море, подтверждающие выдвинутое нами ранее положение, что главенствующими факторами, определяющими годовой цикл жизни водных растений, их сезонное (во времени), а также вертикальное и горизонтальное распределение (в пространстве), являются свет и химические условия среды.

Обеднение флоры в летнее время в видовом отношении, а для многих форм и в количественном, также объясняется, помимо ослабленной циркуляции, влиянием света, его отрицательной ролью в летнее время года вследствие повышенной его интенсивности, губительно действующей на многие водоросли.

Шесть сезонов года, которые мы отмечаем в Черном море, характеризуются более или менее определенными гидрометеорологическими условиями в водной среде и определенным систематическим составом фитопланктонных группировок (фиг. 6—11).

В годовом цикле жизни растений в море существует в основном два периода: 1) период высокой инсоляции и пониженной вертикальной цир-

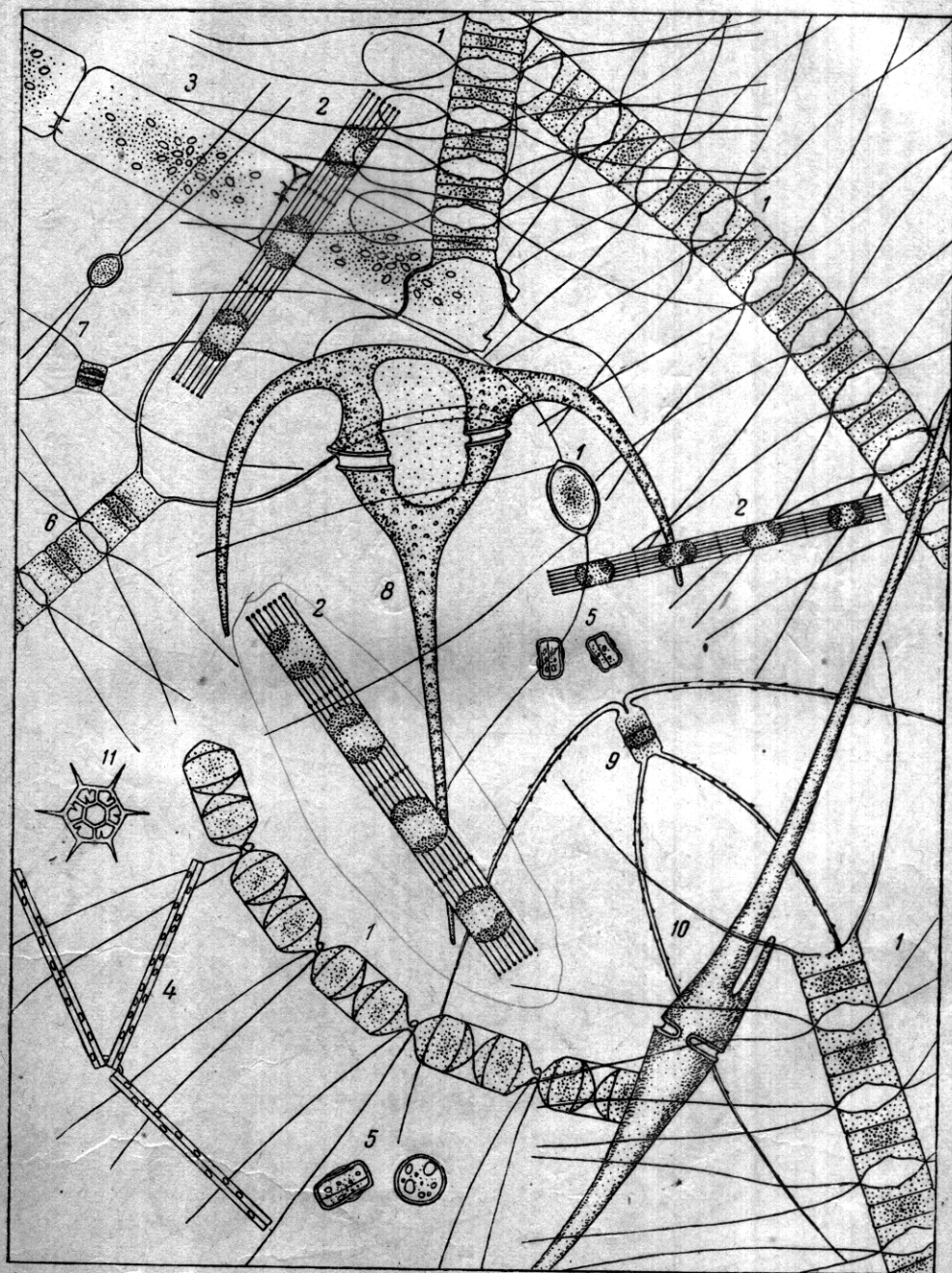


Рис. 7. Биологическая зима в районе Севастополя (декабрь — январь)

1 — *Chaetoceros curvisetus* Cleve; 2 — *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve; 3 — *Cerataulina bergonii* Perag.; 4 — *Thalassionema nitzschioides* Grun.; 5 — *Thalassiosira nana* Lohm.; 6 — *Chaetoceros affinis* Laud.; 7 — *Chaetoceros gracilis* Schutt.; 8 — *Ceratum tripos* O. F. Müller; 9 — *Chaetoceros peruvianus* Brigh.; 10 — *Ceratum fusus* (Ehrenb.); 11 — *Distephanus speculum* (Ehrenb.) Haeckel.

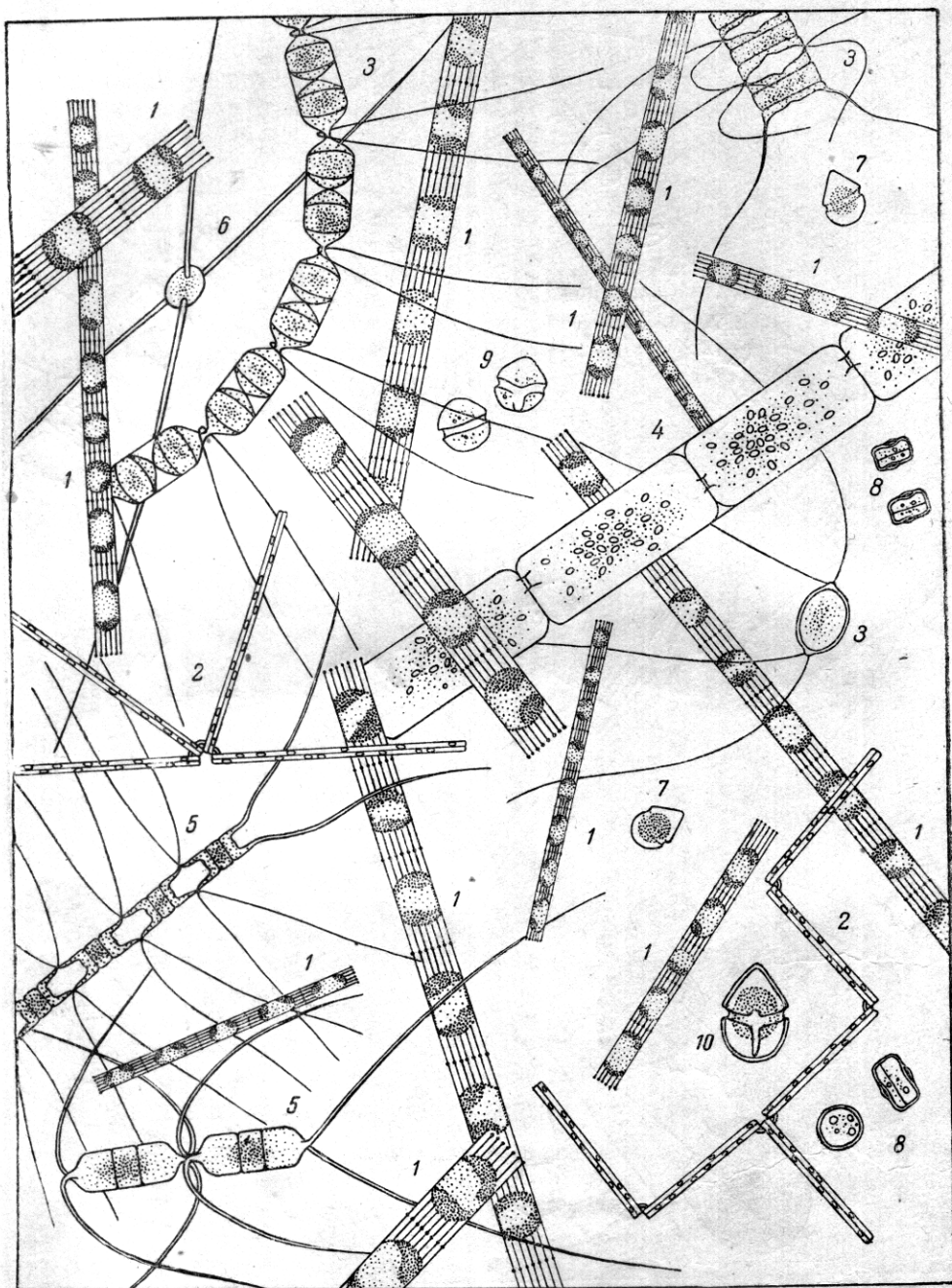


Рис. 8. Ранняя биологическая весна в районе Севастополя (февраль — март)

1 — *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve; 2 — *Thalassionema nitzschioides* Grun.; 3 — *Chaetoceros curvius* Cleve; 4 — *Cerataulina bergonii* Perag.; 5 — *Chaetoceros laciniatus* Schütt.; 6 — *Chaetoceros danicus* Cleve; 7 — *Gymnodinium rhomboides* Schütt.; 8 — *Thalassiosira nana* Lohm.; 9 — *Glenodinium pilula* (Ost.) Schill.; 10 — *Glenodinium trochoideum* Stein.

куляции, во время которого в фитопланктоне преобладают динофлагелляты (июнь — сентябрь), и 2) период умеренной и пониженной инсоляции при одновременной усиленной вертикальной циркуляции, на протяжении которого наблюдается массовое развитие диатомовых водорослей (октябрь — май).

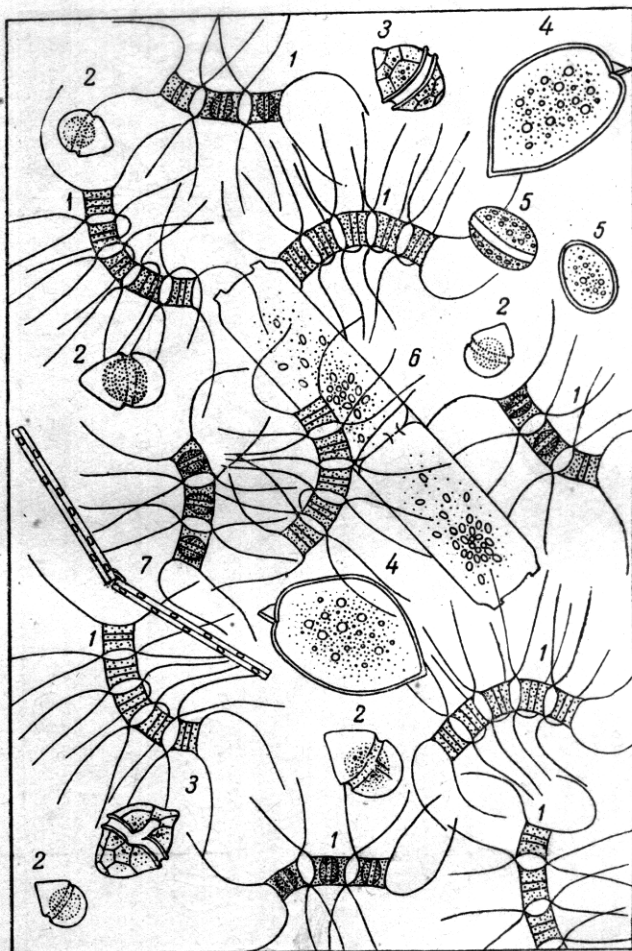


Рис. 9. Поздняя биологическая весна в районе Севастополя (май 1939 г.)

1 — *Chaetoseros radians* Schütt.; 2 — *Gymnodinium rhomboides* Schütt.; 3 — *Peridinium triquetrum* (Ehr.) Lebour; 4 — *Prorocentrum micans* Ehrenb.; 5 — *Exuviaella cordata* Ostent.; 6 — *Cerataulina bergonii* Pe-rag.; 7 — *Thalassionema nitzschioides* Grun.

ЧИСЛЕННОСТЬ И БИОМАССА ФИТОПЛАНКТОНА ПОД 1 м² ПОВЕРХНОСТИ МОРЯ

Для ясного представления о растительной продуктивности водоема необходимо располагать данными о числе фитопланктонных организмов и о биомассе фитопланктона, находящихся во всей толще воды. Учитывая

неравномерное распределение по горизонтам численности и биомассы фитопланктона, мы определили, сколько фитопланктонных организмов и сколько биомассы находится под 1 м² поверхности моря от 0 м до дна.

В период массового развития диатомовых в Севастопольской бухте число фитопланктонных организмов под 1 м² поверхности моря достигало

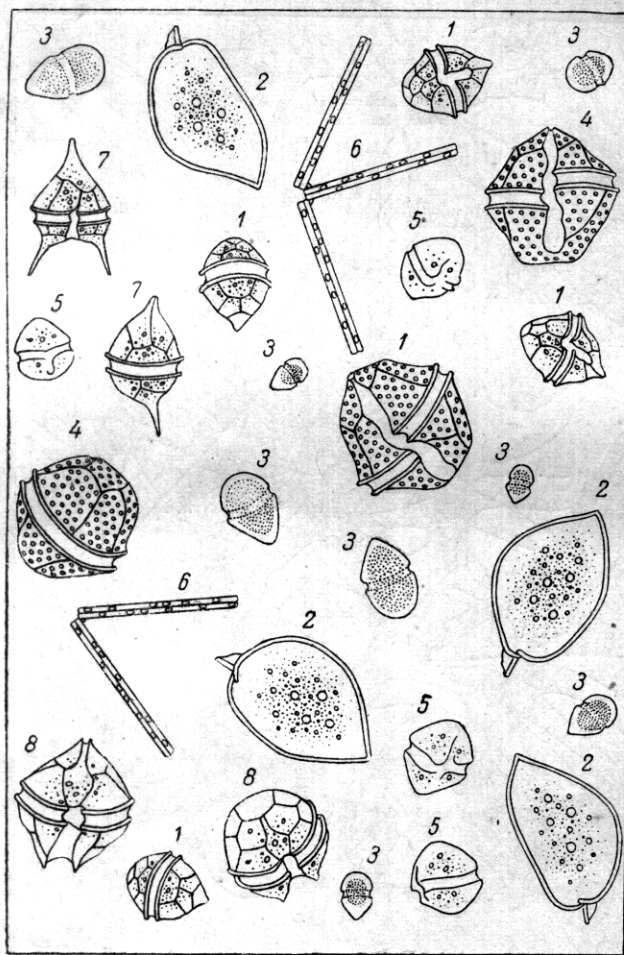


Рис. 10. Поздняя биологическая весна в районе Севастополя (апрель — май 1938 г.)

1 — *Peridinium triquetrum* (Ehr) Lebour; 2 — *Prorocentrum micans* Ehrenb.; 3 — *Gymnodinium rhomboides* Schütt.; 4 — *Gonyaulax polyedra* Stein.; 5 — *Glenodinium danicum* Paulsen; 6 — *Thalassionema nitzschioides* Grun.; 7 — *Peridinium minusculum* Pavill.; 8 — *Peridinium achromaticum* Levand.

максимума в апреле — мае 1939 г. при расцвете *Chaetoceros radians*, когда во всей толще воды от 0 до 15 м насчитывалось около 300 млрд. клеток фитопланктона. В феврале — марте при расцвете *Skeletonema costatum* число клеток фитопланктона под 1 м² поверхности моря было около 32—34 млрд.; летом и осенью число клеток, примерно, одинаковое — от 800 млн. до 1.5 млрд.; зимой 700—800 млн. (табл. 47).

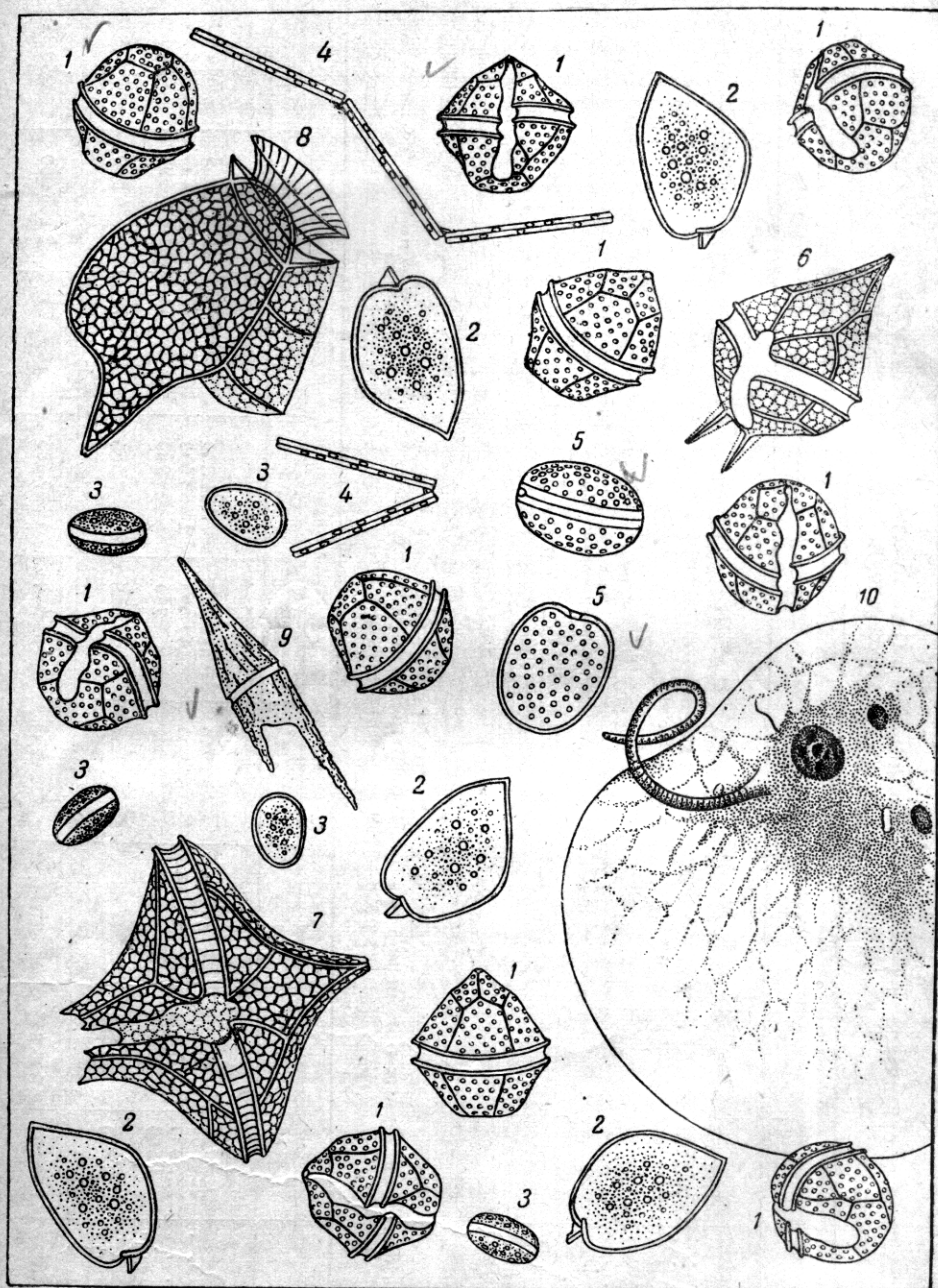


Рис. 11. Биологическое лето в районе Севастополя (июль — август)

1 — *Gonyaulax polyedra* Stein.; 2 — *Prorocentrum micans* Ehrenb.; 3 — *Exuviaella cordata* Ostenf.;
4 — *Thalassionema nitzschioides* Grun.; 5 — *Exuviaella compressa* (Bail) Ostenf.; 6 — *Peridinium steinii*
Jorg.; 7 — *Peridinium crassipes* Kof.; 8 — *Dinophysis caudata* Kent.; 9 — *Ceratium furca* Duj.;
10 — *Noctiluca miliaris* Sar

Таблица 47

Численность фитопланктонных организмов под 1 м² поверхности моря в Севастопольской бухте против Биологической станции в 1938—1939 гг. (в тысячах клеток)

Формы	Д а т ы										
	1/XI	15/XII	16/I	28/II	21/III	15/IV	13/VI	27/VI	3/VII	10/VII	Средние
<i>Dinoflagellata</i>	356 040	124 650	39 255	13 500	4 980	118 980	330 000	538 500	223 995	377 550	174 053
<i>Diatomeae</i>	1 186 950	631 495	691 500	33 829 245	32 132 250	303 096 990	19 057 500	13 851 000	1 404 000	442 500	48 624 490
<i>Silicoflagellatae</i>	10 905	7 605	6 000	13 875	1 995	1 500	—	—	—	—	5 235
Спores и мелкие жгути- ковые	5 250	2 505	4 500	6 375	4 500	3 000	3 000	4 500	1 995	12 000	4 610
Всего клеток (в тысячах)	1 559 145	816 255	741 155	33 862 945	32 143 725	303 220 440	19 390 500	14 394 000	1 629 990	832 050	48 803 388

Таблица 48

Численность фитопланктонных организмов под 1 м² поверхности моря в Севастопольской бухте против Сухой балки в 1938—1939 гг. (в тысячах клеток)

Ф о р м ы	Д а т ы								
	27/III	30/IV	20/V	14/VII	2/VIII	1/XI	9/XII	16/I	Средние
<i>Dinoflagellata</i>	229 500	563 250	862 005	493 260	681 750	136 230	294 990	51 255	414 030
<i>Diatomeae</i>	123 000	66 255	49 995	69 990	147 990	1 153 500	473 250	2 141 250	528 153
<i>Silicoflagellatae</i>	1 500	3 255	495	2 505	8 745	29 250	43 755	7 995	12 187
Спoры и мелкие жгути- ковые	3 000	3 495	1 005	4 005	7 005	8 505	7 500	4 500	4 976
Всего клеток (в тысячах)	357 000	636 255	913 500	569 760	845 490	1 327 485	819 495	2 205 000	959 248

В годы (1938, 1946), когда развитие диатомовых было слабое, продуктивность фитопланктона была несравненно меньшей: клетки под 1 м² поверхности моря исчислялись не миллиардами, а миллионами, причем на протяжении года численность фитопланктона чрезвычайно мало изменялась (табл. 48).

Относительно величины биомассы фитопланктона под 1 м² поверхности моря в опубликованной литературе для Черного моря данных почти не имеется. Единственные немногие сведения о биомассе фитопланктона в Черном море принадлежат С. М. Малятскому, но они, к сожалению, не дают картины распределения биомассы по горизонтам. В работе М. А. Галаджиева по планктону у южного берега Крыма и В. Н. Никитина по планктону Батумской бухты приводятся материалы по биомассе всего планктона (зоо- и фитопланктона вместе). М. А. Галаджиев, на основании вертикальных ловов планктона, устанавливает; что в среднем под 1 м² поверхности моря в период зимнего развития фитопланктона содержится его до 35—40 г; в исключительных случаях вблизи берегов, в период массового развития диатомовых, — до 120 г (Галаджиев, 1948). В работе В. Н. Никитина приведены процентные соотношения числа экземпляров отдельных групп зоопланктона, но нет указаний на роль растительных организмов в образовании величин биомассы в Черном море и в ее годовом колебании (Никитин, 1939).

По нашим материалам, биомасса фитопланктона в Севастопольской бухте весной, в период массового развития диатомовых, достигает 133 г под 1 м² поверхности моря. Такая высокая биомасса наблюдалась нами в мае 1939 г. во время массового развития *Chaetoceros radians*, когда только одни диатомовые давали около 132 г.

В феврале, в период расцвета *Skeletonema costatum*, биомасса под 1 м² поверхности моря определялась в 102 г. Средняя между двумя полученными нами величинами биомассы в период массового развития диатомовых (118 г) чрезвычайно близка величине биомассы, приводимой М. А. Галаджиевым (120 г).

Вследствие затянувшегося в 1939 г. цветения диатомовых до лета биомасса фитопланктона в июне была еще очень высока — около 80 г в начале месяца и около 72 г в конце. Летом 1938 г., в период расцвета динофлагеллят, биомасса фитопланктона в Севастопольской бухте под 1 м² поверхности моря была около 13.8 г, причем динофлагелляты давали 13.2 г (в августе 1938 г.); средняя для летних месяцев (июнь — август) исчислялась в 10 г сырого веса; наименьшая биомасса (3—6 г) наблюдалась в зимние месяцы (в декабре 1938 г. и январе 1939 г.); средняя для зимы 1938 и 1939 гг. составляла 6.3 г. Осенью, в ноябре, биомасса была около 7—10 г.

Таким образом в 1939 г. максимальная биомасса под 1 м² поверхности моря (133 г) наблюдается весной, минимальная — зимой; летом и осенью биомасса, примерно, одна и та же — около 10 г (табл. 49 и табл. 50).

ЦВЕТЕНИЕ МОРЯ

Сезонное массовое развитие планктонных организмов в морской воде нередко служит причиной «цветения» моря.

Цветение моря в большинстве случаев вызывается сезонным массовым развитием растительного планктона, реже — зоопланктона. При цвете-

Таблица 49

Биомасса фитопланктона под 1 м² поверхности моря в Севастопольской бухте против Биологической станции в 1938—1939 г. (в мг)

Ф о р м ы	Д а т ы										Средние
	1/XI	15/XII	16/I	28/II	21/III	15/V	13/VI	27/VI	3/VII	10/VII	
<i>Dinoflagellata</i>	6 187	1 859	557	292	74	1 304	6 934	11 087	3 160	4 640	2 898
<i>Diatomeae</i>	5 901	4 656	2 345	68 346	64 582	131 821	72 921	60 606	6 623	2 988	43 652
<i>Silicoflagellatae</i>	26	15	14	33	5	4	—	—	—	—	12
Спores и мелкие жгутиковые	5	3	5	6	5	3	3	5	3	6	5
Всего биомассы	12 119	6 533	2 921	68 677	64 666	133 132	79 858	71 698	9 786	7 635	46 567

Таблица 50

Биомасса фитопланктона под 1 м² поверхности моря в Севастопольской бухте против Сухой балки в 1938 г. (в мг)

Ф о р м ы	Д а т ы								Средние
	27/III	30/IV	20/V	14/VII	2/VIII	1/XI	3/XII	10/I	
<i>Dinoflagellata</i>	1 503	3 593	8 676	7 614	13 274	2 381	5 291	800	5 393
<i>Diatomeae</i>	751	347	250	753	362	4 996	2 616	5 514	1 948
<i>Silicoflagellatae</i>	64	14	21	6	236	70	117	19	68
Спores и мелкие жгутиковые	3	3	2	4	6	8	8	5	5
Всего биомассы	2 321	3 957	8 949	8 377	13 878	7 455	8 032	6 338	7 413

нии моря, как известно, изменяются оптические свойства воды, нарушается нормальная окраска моря, понижается прозрачность воды, усиливается рассеяние в воде солнечного света. Цветение более характерно для мелководного и опресненного Азовского моря, чем для Черного. В Черном море цветение в большинстве случаев наблюдается в бухтах и портах, реже у берегов открытого моря; отмечено в Севастопольской бухте, в Новороссийской, в северо-западной части Черного моря, в устье моря, расположенном против Керченского пролива.

Цветение моря обычно является следствием интенсивного размножения одной из немногих (двух-трех) массовых форм фитопланктона, продолжительностью от нескольких недель до нескольких месяцев. Более длительное цветение в Черном море наблюдается в тех случаях, когда

массовое развитие нескольких форм непрерывно следует одно за другим.

Цветение в Черном море можно наблюдать во все сезоны года, наиболее же частое и наиболее интенсивное цветение отмечается весной с февраля по май. С температурой воды это явление имеет лишь косвенную связь как с фактором, усиливающим в холодное время года вертикальную циркуляцию, способствующую поступлению органических веществ из глубин в верхние слои моря, в зону обитания фитопланктона.

Массовое развитие водорослей в бухтах в летнее время года, возможно, вызывается обогащением воды в бухтах и портах питательными веществами за счет берегового стока, близости города, стоянки кораблей, влияние которых на гидрохимический режим бухты усиливается в летние месяцы в связи с ослабленным в это время года обменом воды бухты с открытым морем. Повышенно большое количество фитопланктона в предпроливном участке против Керченского пролива объясняется выносом через пролив из Азовского моря в Черное большое количество питательных веществ и непосредственно самого планктона, более обильного в Азовском море (Маятский, 1940).

В феврале — мае цветение моря в районе Севастопольской бухты является следствием интенсивного расцвета в планктоне диатомовых водорослей, главным образом *Skeletonema costatum* и *Chaetoceros radians*, в меньшей степени *Ch. curvisetus*, *Cerataulina bergonii* и *Thalassionema nitzschioides*. В летнее и осеннее время года цветение обуславливается сильным развитием в бухтах динофлагеллят, чаще всего *Gonyaulax polyedra* и *Prorocentrum micans*. Количество водорослей при цветении диатомовых в Севастопольской бухте исчисляется миллионами клеток в 1 л: *Chaetoceros radians* — до 30 млн., *Skeletonema costatum* — до 4 млн., *Cerataulina bergonii* — до 2 млн.; динофлагелляты в период расцвета насчитываются десятками тысяч, достигая 150 тыс. в 1 л (Морозова-Водяницкая, 1940).

Примерно те же виды фитопланктонных организмов вызывают цветение моря в Новороссийской бухте, где наблюдалось массовое развитие диатомовых водорослей: в феврале — марте *Chaetoceros curvisetus*, в марте — апреле *Skeletonema costatum*, в декабре — январе *Thalassionema nitzschioides* (Михайловская, 1936).

В северо-западной части Черного моря, вблизи устьев рек и в Бугском лимане, летом отмечено цветение диатомовых *Skeletonema costatum*, *Chaetoceros*, *Thalassiosira* и синезеленой водоросли *Microcystis*. Число фитопланктонных организмов в поверхностных слоях в этом районе достигает 5 млн. особей на литр. В конце Днепровско-Бугского лимана и на выходе в море летом наблюдалось сильное развитие синезеленых водорослей. Значительная часть моря под Одессой, Одесская банка и начало Тендровского залива характеризуются массовым развитием *Thalassionema nitzschioides*, *Prorocentrum micans*, *Exuviaella*, *Rhizosolenia*. В фитопланктоне Каркинитского и Джарылгачского заливов летом наблюдалось колоссальное развитие *Rhizosolenia calcar avis* (Усачев, 1928).

Фитопланктонные организмы, вызывающие цветение, в большинстве случаев отличаются очень малыми размерами; многие из них, по преимуществу динофлагелляты (*Prorocentrum micans*, *Gonyaulax polyedra*, *Exuviaella cordata*), относятся к наннопланктону; размер их не превышает 50 микрон. Клетки диатомовых также микроскопически малы, но размер их нередко увеличивается за счет присутствия на клетках выростов (щетинок, рожков и пр.), а также вследствие того, что при делении клетки часто не разобщаются, образуя колонии. Более крупными размера-

ми среди фитопланктонных организмов, вызывающих цветение моря, отличаются ночесветка (*Noctiluca miliaris*) и диатомея (*Rhizosolenia calcar avis*), размеры которых достигают 1 мм (средний размер 500 микронов).

Окраска воды во время массового развития динофлагеллят краснобурая, во время большого количества в планктоне диатомовых водорослей — мутносерая. В первом случае окраска моря объясняется бурым цветом пигментов в клетках динофлагеллят. Окраска воды при цветении динофлагеллят бывает равномерной, но нередко наблюдается образование на море окрашенных полос и пятен.

Академик С. А. Зернов (1913) так описывает явление цветения в Черном море: «В Черном море у Севастополя в октябре нередко наблюдается у берегов появление ясных ржаво-красных полос, обязанных своим происхождением необъятной массе *Gonyaulax polyedra* Stein. (7—28 октября 1909 г.)».

Специфическая мутносерая окраска воды во время массового развития диатомовых объясняется сравнительно малым количеством окрашенных хромофоров в клетках планктонных диатомей и главным образом сильным лучепреломлением и рассеиванием света, вызываемым оболочкой клеток диатомовых водорослей. Последнее особенно заметно при массовом развитии видов *Chaetoceros*, клетки которых снабжены тонкими и длинными щетинками, усиливающими светорассеивание. В капле морской воды под микроскопом присутствие исключительно мелких клеток *Ch. radians* в ряде случаев удавалось обнаружить только вследствие вызываемого водорослью лучепреломления, при котором клетки *Chaetoceros* как бы светятся, зеркально отражая свет.

Серо-розовая окраска моря отмечена также во время присутствия в планктоне многочисленных ночесветок (*Noctiluca miliaris*), что наблюдается в конце лета и осенью. Слизистые шары ночесветок, покрытые тонкой прозрачной оболочкой, также, повидимому, способствуют светорассеиванию в морской воде.

В сильно изолированных, загрязненных и опресненных участках моря цветение вызывается также массовым развитием синезеленых водорослей, при котором море окрашивается в желто-зеленые тона (наблюдалось в летнее время в Новороссийском порту). В Севастопольской бухте наблюдались случаи (в августе), когда море в районе Биологической станции было окрашено в зеленый цвет вследствие массового развития зеленых жгутиковых (Зернов, 1913).

Толщина слоя, в котором происходит цветение, различна. При массовом развитии диатомовых цветение воды в Севастопольской бухте нередко ограничивается только поверхностным слоем; при ветре мутносерый слой воды отгоняется в тупик залива или к одному из берегов, еще более сгущая планктон и понижая в этих участках моря прозрачность воды. При отмирании одних массовых форм и одновременном появлении в огромном количестве других цветение охватывает все слои бухты до дна, что объясняется опусканием на дно отмирающих водорослей. В марте 1939 г. клеток фитопланктона на всех глубинах насчитывалось до 2 млн., в мае того же года — до 20 млн. Нередки случаи, когда скопление фитопланктона вызывает цветение в каком-нибудь определенном горизонте, выше и ниже которого водорослей значительно меньше. Ночесветки, которые в летние месяцы в районе Севастополя господствуют в верхних горизонтах, в конце лета заселяют слои воды от 40 до 60 м глубины (Зернов, 1913).

В отношении морского планктона, собственно диатомовых, можно считать, что его заметное влияние на гидрооптические явления начинается с концентраций порядка нескольких миллионов клеток на литр. Динофлагелляты (*Gonyaulax polyedra* и *Prorocentrum micans*) вызывают цветение при меньших количествах, с концентрацией порядка нескольких сотен тысяч. Последнее, возможно, объясняется тем, что динофлагелляты, несмотря на свои малые размеры (наннопланктон), обладают большим количеством хроматофоров, окрашенных в желто-бурый цвет, чем диатомовые; динофлагелляты в массе больше поглощают свет в воде, чем рассеивают, тогда как диатомовые, наоборот, больше рассеивают, чем поглощают, солнечные лучи, проникающие в воду.

Как велико количество ноктилюки в Черном море при ее массовом развитии, до настоящего времени не выяснено. По данным В. Н. Никитина, наибольшее количество ее в районе Батумской бухты наблюдалось в июле, при этом она исчислялась в 304 особи в 1 м³. По данным Баркаловой, максимальное количество ноктилюки в районе Херсонесского мыса (в ловах М. А. Галаджиева и В. Н. Никитина) — около 3000 особей в 1 м³ (Баркалова, 1940). Также и в Новороссийской бухте, по подсчетам Е. Г. Косякиной, количество ноктилюки в июне достигает 3000. По нашим количественным исследованиям, в 1946 г. в октябре в Севастопольской бухте ноктилюки было 3000, в ноябре — 4000 в 1 м³. Действительная численность ее в период летнего расцвета, вероятно, значительно больше. С. А. Зернов описывает массовое нахождение в планктоне ноктилюки и перемещение ее из верхних слоев в глубинные следующими словами: «23 июня 1909 г. планктон трех верхних ярусов на 0, 5 и 10 саж. характеризуется изобилием ноктилюк, перед которыми все остальное как бы отступает на задний план». 29 июля в распределении планктона происходит полная перегруппировка. «Ноктилюки, царствовавшие в трех верхних ярусах, теперь совершенно исчезли оттуда и необъятными массами заполнили слои моря около 20 саж. глубины» (Зернов, 1913, стр. 151—152). В северо-западной части Черного моря, в районе Одессы, по данным Коноплева, ноктилюка исчисляется в 115 особей на литр (Коноплев, 1937).

Количество фитопланктона в горизонте, в котором наблюдается его основная масса, вызывающая цветение моря, по нашим подсчетам, нередко превышает количество фитопланктона в выше и ниже лежащих горизонтах в 5—10 раз, в некоторых случаях до 50 раз. Прозрачность воды при цветении моря понижается до нескольких сантиметров.

■ СВЕЧЕНИЕ МОРЯ

С массовым развитием в море некоторых представителей фитопланктона связано другое, не менее важное оптическое явление — «свечение моря». «При свечении моря от носа судна расходятся две серебристые борозды, часто настолько блестящие, что при их свете можно читать» (Рессель и Ионг, 1934).

В Черном море свечение можно наблюдать на протяжении всего года, но наиболее интенсивное и продолжительное свечение наблюдается обычно летом и осенью. По данным С. А. Зернова, сильное свечение моря у Севастополя в 1909 г. отмечено в августе — ноябре. В некоторые годы (1946—1947), по нашим наблюдениям, свечение моря продолжалось более длительно, захватывая и зимние месяцы (декабрь и январь).

В различное время года и в различных районах моря свечение вызывается различными организмами. У берегов, в зоне зарослей донных ма-

крофитов, при наличии детрита, свечение вызывается светящимися бактериями. Остатки планктонных организмов также служат пищей и субстратом для бактерий, поэтому возможно сильное бактериальное свечение в местах, где перед этим происходило цветение моря. Вне зоны прибрежных водорослей свечение в Черном море в основном вызывается массовым сезонным развитием некоторых представителей *Dinoflagellata* (видов *Ceratium*, *Peridinium*, *Gonyaulax*) и *Cystoflagellateae* (*Noctiluca miliaris*).

Свечение ноктилюки известно уже 200 лет; свечение церациумов в Кильской бухте описано более 110 лет назад. Как известно, биохимический процесс свечения вызывается окислением особого сложного органического вещества, находящегося у некоторых морских организмов, — люциферина в присутствии энзима — люциферазы. Свечение при окислении люциферина отличается от обычного горения тем, что окисление происходит без образования тепла. Свечение у морских организмов обычно происходит при механическом или химическом раздражении (Тарасов, 1943).

Главный возбудитель свечения — *Noctiluca miliaris* в Черном море живет круглый год, но в наибольшем количестве в поверхностных слоях наблюдается летом и осенью. В некоторые годы бывают отклонения. По наблюдениям Ульянина, ноктилюка весной (в апреле — мае) встречалась в Севастопольской бухте гораздо в большем количестве, чем в последующие месяцы (Ульянин, 1872). По С. А. Зернову, ноктилюки в 1902 г. особенно много было в марте, августе и ноябре; в 1909 г. огромное развитие ноктилюки в районе Севастополя С. А. Зернов наблюдал с июня по ноябрь, причем в июне она держалась в верхних слоях, а в последующие месяцы опустилась на глубину 20—40 м, где и оставалась в течение осенних месяцев.

В районе Батумской бухты максимальное количество ноктилюки отмечено В. Н. Никитиным в феврале — апреле и в июле (Никитин, 1939). В Новороссийской бухте наибольшее количество ноктилюки Е. Г. Косякина наблюдала в 1932 г. в марте и в июне, в 1933 г. — в апреле. В 1937 г. резкое и сильное повышение количества ноктилюки в Новороссийской бухте наблюдалось в июне, после чего в июле и августе оно довольно постепенно убывало, к сентябрю уменьшаясь до единичных экземпляров (Косякина, 1940).

В Севастопольской бухте в 1946—1947 гг. ноктилюкой, по нашим наблюдениям, изобиловали поверхностные слои моря с августа по декабрь, причем в сентябре ее насчитывалось до 2 тыс. особей в 1 м³, в октябре — до 3 тыс., а в ноябре — до 4 тыс. В декабре количество ноктилюки резко уменьшилось, но свечение моря продолжалось. Зооспоры ноктилюки наблюдались нами в планктоне Севастопольской бухты в марте 1947 г. при температуре воды 7°.

Несмотря на малое количество ноктилюки в зимние месяцы, свечение моря в районе Севастополя наблюдалось нами также в декабре 1946 г. и в январе 1947 г. Последнее вызывалось уже не ноктилюкой, а появившимися в планктоне довольно многочисленными крупными перидиниями видов *Ceratium* (*C. tripos*, *C. fusus*, *C. furca*) и *Peridinium* (наиболее часто *P. crassipes*, *P. divergens*, *P. Steinii*). Свечение в бухте в зимние месяцы усиливалось каждый раз после ветров южных румбов: при нагоне воды открытого моря в бухту поступали церациумы и крупные перидинии, характерные для планктона открытого моря. Особенно сильное свечение у набережной Биологической станции наблюдалось 26 декабря. Сачок, проводимый в воде, оставлял за собою глубокие, ярко освещенные бо-

розды; контуры серебристо светящегося конуса сачка резко обозначались в темной воде моря. На руках, облитых морской водой, светящиеся точки в течение долгого времени горели ярким зеленовато-голубым светом. Морская вода для количественного учета фитопланктона была принесена в лабораторию и зафиксирована (на 3 л воды прилито 10 см³ формалина), в результате чего в банке начали всплывать один за другим зеленоватые огоньки, что продолжалось довольно долго.

Представители динофлагеллят играют не малую роль при свечении моря не только в зимние месяцы, но также летом и осенью. Как указано выше, летний период в Севастопольской бухте характеризуется массовым развитием динофлагеллят. Наннопланктонная форма *Gonyaulax polyedra*, несмотря на свои малые размеры (менее 50 микронов), при своем массовом развитии в бухте вызывает не только цветение моря, но и свечение. Количество *Gonyaulax* в Севастопольской бухте в августе 1938 г., по нашим подсчетам, достигало 66 млн. в 1 м³, а в столбе воды от 0 до 15 м под 1 м² поверхности моря — до 400 млн. Можно предполагать, что *Gonyaulax* бывает еще больше в период цветения моря, в районе ржаво-красных пятен, описанных С. А. Зерновым. Такое мощное развитие *Gonyaulax* наблюдается не каждый год. Цветение и свечение моря от развития в планктоне *Gonyaulax* характерно не только для Черного моря. В Тихом океане и в Японском море этот наннопланктонный организм меняет цвет моря на протяжении многих миль. Отмирая, он вызывает мор рыб и других животных в прибрежном мелководье (Тарасов, 1943).

В литературе известны случаи цветения моря от массового развития еще более мелкого представителя динофлагеллят — *Gymnodinium*; предполагается, что наблюдавшееся в этот же период свечение моря ночью вызывается той же формой. В Севастопольской бухте массовое развитие *Gymnodinium* и *Glenodinium* наблюдается в апреле и мае, когда количество их достигает 40 млн. в 1 м³. Одновременно с *Gymnodinium* и *Glenodinium* в планктоне Севастопольской бухты обычно появляется массовая сезонная форма, очень мелкий *Peridinium triquetrum* (до 44 млн. особей в 1 м³). Возможно, что способностью светиться обладают и другие массовые формы динофлагеллят, например *Prorocentrum micans* и виды *Exuviaella*, количество которых в планктоне Черного моря достигает 100—150 млн. в 1 м³.

Динофлагелляты служат причиной свечения моря и в тех случаях, когда ими питаются планктонные рачки-копеподы, для которых динофлагелляты служат излюбленной пищей. Питаясь светящимися перидиниями, рачки получают от последних светящееся вещество. Свечение от таких рачков указано для Черного моря (Паули и Долгопольская), а также для Мурмана, для Белого и Охотского морей. Вертикальное распределение динофлагеллят по глубинам, как указано выше, в Севастопольской бухте неравномерно: наибольшее количество сосредоточено обычно в средних слоях бухты (5—10 м), поэтому можно предполагать, что в этих горизонтах свечение моря еще более интенсивное, чем в поверхностном слое. Таким образом, многие представители фитопланктона при своем массовом развитии вызывают цветение моря днем и яркое свечение моря ночью.

Свечение моря наблюдается не только в бухтах, но и в прибрежной полосе открытого моря. В сентябре 1946 г. у южных берегов Крыма в районе Алушты в период свечения моря мы насчитывали в 1 м³ до 20 млн. представителей динофлагеллят и цистофлагеллят, способных вызывать свечение. В число последних входят: *Noctiluca miliaris* — 3 млн., *Gymnodinium* и *Glenodinium* — 11.5 млн., крупные *Peridinium* (разные виды) — 3 млн., виды *Ceratium* — 700 тыс., *Gonyaulax polyedra* — 400 тыс., *Dino-*

physis — 170 тыс. в 1 м^3 . Тогда же в открытом море, вдали от берегов, количество фитопланктона, в том числе и количество динофлагеллят, резко уменьшалось: около 3 млн. особей в 1 м^3 в поверхностном слое и 10—12 млн. на глубине 25 м. Динофлагеллят, способных светиться, насчитывалось в поверхностном слое до 300—500 тыс., на глубине 25 м — около 1 млн. особей в 1 м^3 .

СУТОЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ФИТОПЛАНКТОНА

Нами сделана попытка определить темп среднесуточного увеличения числа клеток для отдельных видов диатомовых и динофлагеллят, по преимуществу тех видов, которые периодически играют руководящую роль в фитопланктоне. Определение производилось следующим образом: вычитав, насколько увеличилось число клеток данного вида за время, протекшее между двумя моментами наблюдений, мы делили число, выражающее прирост клеток, на число дней, прошедших между моментами наблюдений. Таким образом, мы получили среднее интерполированное суточное увеличение числа клеток в единице объема воды. Полученные числа, конечно, сильно преуменьшены, так как за время, разделяющее одно наблюдение от другого, сменилась не одна генерация данного вида. Однако последовательное увеличение числа клеток на протяжении ряда месяцев дает нам право предполагать, что мы наблюдаем здесь отдельные моменты одного и того же процесса, а именно закономерно усиливающееся развитие данного вида, приводящее в конечном итоге к его массовому развитию.

Нами вычислено, что *Skeletonema costatum* в феврале (1939 г.) за сутки, в течение 24 часов, образует путем деления около 52 млн. клеток в 1 м^3 , что составляет суточную продукцию биомассы около 100 мг в 1 м^3 ; суточное увеличение числа клеток *Chaetoceros radians* в мае (1939 г.) около 42 млн., или около 20 мг биомассы; *Cerataulina bergonii* в мае — июне около 40 тыс. или около 150 мг, *Leptocylindrus danicus* в мае — июне около 30 тыс. клеток (75 мг). Таким образом, суточный прирост в мае (1939 г.) только трех массовых форм (*Chaetoceros*, *Cerataulina* и *Leptocylindrus*) обогащает фитопланктон ежедневно на 100—120 млн. клеток в 1 м^3 , биомасса которых 250 мг.

Представители *Dinoflagellata* значительно уступают диатомовым по интенсивности нарастания числа клеток, в среднем в 50—60 раз. Первое место среди динофлагеллят занимает *Conyaulax polyedra*, суточная продукция которого 1290 тыс. клеток в 1 м^3 (в августе 1938 г.); второе место принадлежит *Prorocentrum micans* — 662 тыс. клеток (в мае 1939 г.), следующее — *Exuviaella cordata* — 340 тыс. клеток (в июне 1938 г.) и *Glenodinium apiculatum* — 300 тыс. клеток (тогда же).

Приводимые числа условны и, как указано выше, являются результатом интерполяции, вследствие чего они имеют значение главным образом для определения порядка величин при сравнении среднесуточного увеличения числа клеток у диатомовых и динофлагеллят (в 1 м^3). Темп размножения отдельных форм наши данные не могут характеризовать, поскольку нарастание числа клеток в единице объема воды происходит в геометрической прогрессии, а расчеты среднесуточной величины прироста мы производили по средней арифметической. Вполне понятно, что при одном и том же темпе размножения число вновь возникающих клеток в каждый последующий день будет значительно увеличиваться,

что и показывают наши числа. *Skeletonema costatum* в декабре показывает суточное увеличение числа клеток сравнительно небольшое — 730 тыс., в январе почти вдвое больше — 1200 тыс., а в феврале уже в 44 раза больше, чем в январе, — 52 528 тыс. клеток в сутки в 1 м³. То же и для других видов: *Cerataulina bergonii* в апреле дает прирост около 3 млн. клеток, в мае около 12 млн., а в июне — 38 млн. клеток в 1 м³.

Динофлагелляты *Exuviaella*, *Prorocentrum*, *Glenodinium* наиболее интенсивное увеличение числа клеток обнаруживают в начале лета: количество *Exuviaella* в апреле увеличивается в сутки на 18 тыс. клеток (в 1 м³), а в июне того же года на 340 тыс., т. е. продуктивность возросла в 24 раза. Так же и у *Prorocentrum micans*: в апреле суточный прирост — 25 тыс. клеток, а в мае того же года — 662 тыс., т. е. в 26 раз больше; то же мы имеем и для других видов (Морозова-Водяницкая, 1940).

Темп весеннего увеличения числа клеток диатомовых в 1947 г. был еще более интенсивным, чем в 1939 г. Бурная вспышка в развитии диатомового планктона наблюдалась раньше, чем в 1939 г. Уже в третьей декаде января (27/I 1947 г.) количество фитопланктона сравнительно со второй декадой (14/I) увеличилось в 96 раз. Обогащение планктона произошло за счет быстрого, интенсивного развития в планктоне *Chaetoceros radians* — *Ch. debilis*¹ и *Skeletonema costatum*, причем *Ch. radians* — *Ch. debilis* в январе появляется в планктоне впервые, а *S. costatum* присутствует в планктоне с ноября, но развитие ее в предыдущие два месяца было сравнительно слабое: в ноябре 1946 г. *S. costatum* исчислялась в 630 клеток, в декабре — около 3700, тогда как в январе 1947 г. *Skeletonema* достигала 162 500 клеток. *Chaetoceros radians* — *Ch. debilis*, которые 14 января еще отсутствовали в планктоне, 27 января были обнаружены в количестве 1125 тыс. клеток в 1 л. Общая масса фитопланктона 14 января исчислялась в 13 460 клеток в 1 л, а 27 января — 1 297 380 клеток, т. е. за 13 дней число клеток фитопланктона увеличилось в 96 раз, или на 97.4%. Суточный прирост количества фитопланктонных организмов в январе на протяжении 13 дней, примерно, 100 тыс. клеток в сутки в 1 л; причем 90 тыс. клеток в сутки образуют одни мелкоклеточные хетоцеросы: *Ch. radians* — *Ch. debilis*.

В феврале темп развития фитопланктона продолжал нарастать. Клетки всех фитопланктонных организмов 14 февраля исчислялись уже в 4520 тыс. в 1 л. В феврале, как и в январе, количественно преобладали массовые формы диатомовых водорослей: *Skeletonema costatum* — 3800 тыс., *Chaetoceros radians* — 570 тыс., *Ch. laciniosus* — 120 тыс., *Thalassionema nitzschioides* — 30 тыс. клеток в 1 л. Таким образом, в феврале при резком уменьшении количества *Ch. radians* наблюдалось очень бурное развитие *S. costatum*, *Th. nitzschioides* и *Ch. laciniosus*, причем количество *S. costatum* увеличилось на 72%, *Th. nitzschioides* на 72% и *Ch. laciniosus*, примерно, на столько же. Суточный прирост *S. costatum* в феврале не менее 200 тыс. клеток в 1 л, или 360 мг биомассы в 1 м³. Суточный прирост трех массовых форм в феврале: *S. costatum* — 360 мг, *Ch. laciniosus* — 50 мг и *Th. nitzschioides* — 2 мг, что составляет всего 412 мг в 1 м³.

Наши данные по суточному приросту массовых форм диатомовых вполне соизмеримы с данными Гаардера и Грана (Gaarder и Gran, 1927), которые в результате своих опытов с культурами водорослей указывают суточное увеличение диатомовых (в основном *Chaetoceros*) на 60—80%; при благоприятных условиях прирост клеток достигает 360%.

¹ Из-за отсутствия спор точно определить вид не удалось.

Наши числа суточного прироста клеток безусловно сильно преуменьшены, так как 200 тыс. клеток суточного прироста *Skeletonema* мы получили в результате деления 3.6 млн. (число клеток, на которое возросло количество *Skeletonema* с 27 января по 14 февраля) на 18 дней, т. е. мы принимаем условно, что прирост числа клеток происходит в арифметической, а не в геометрической прогрессии.

В результате приходится отметить, что темп развития массовых форм диатомовых водорослей *Skeletonema costatum* и мелкоклеточных *Chaetoceros radians* — *Ch. debilis* в 1947 г. в зимне-весеннее время года значительно превосходит таковой в 1939 г. *Ch. radians* в 1939 г. появлялся в массовом количестве в планктоне в апреле — мае, а в 1947 г. — в январе, т. е. на три месяца раньше. Массовое развитие его в январе 1947 г. наблюдалось при очень низкой температуре воды, 4—3°, в период частичного замерзания бухты у берегов. Необычайно интенсивное развитие фитопланктона в январе на протяжении нескольких дней в условиях холодной зимы вблизи блинчатого льда подтверждает, что низкая температура воды при условии ослабленной зимней инсоляции является положительным фактором для развития фитопланктона (Ширшов, 1937). Понижение температуры воды ускоряет рост растительной клетки, особенно при условии весеннего повышения солнечной радиации, вследствие ослабления дыхания, вызванного падением температуры.

Таким образом, становится понятным, почему ранневесенний расцвет фитопланктона, а также и фитобентоса в Черном море происходит обычно при минимальных для Черного моря температурах воды и нередко даже в период понижения последней (в январе — феврале), что неоднократно отмечалось нами (Морозова-Водяницкая, 1937, 1941).

Экспериментальные исследования Петерсона, Гросса и Кочи (Pettersson, Gross и Koszy, 1939), произведенные в Швеции (в Готеборге) над культурами фитопланктонных организмов пролива Категата и фиордов, определили темп размножения некоторых весенних массовых форм фитопланктона. Опыты проводились в широких масштабах, в искусственном бассейне, имеющем форму шахты, глубиной 12 м и диаметром 2 м. Из диатомовых *Skeletonema costatum* дала обильный рост. Число введенных в бассейн клеток *Skeletonema* возросло в течение 21 суток от 43 млн. до 3120 млн., т. е. почти в 73 раза. В это же время огромный рост дали некоторые аутотрофные жгутиконосцы размером 2—6 микронов. В другом опыте число особей *Rhizosolenia alata* возросло за восемь дней в пять раз.

По нашим наблюдениям в Севастопольской бухте, число клеток *S. costatum* в течение того же времени, 21 суток, в естественных условиях бухты в январе — феврале 1939 г. возросло в 30 раз, в феврале 1947 г. за 18 дней (с 27 января по 14 февраля) в 24 раза.

Учитывая, что в опытном бассейне в Готеборге фитопланктон развивался в искусственно созданных лучших условиях, чем в море (в морскую воду добавлялись питательные соли; фитопланктон в культуре не поедался животным населением моря; вода, поступающая в бассейн, была профильтрована через специальный песочный фильтр и стерилизована мощной кварцевой лампой), можно предполагать, что темп размножения *S. costatum* в Севастопольской бухте не намного уступает таковому в Северном море.

Мы высчитали, что в период максимального расцвета диатомовых ежедневно образуется около 300 мг биомассы в 1 м³ воды. Если бы фитопланктон на протяжении месяца не поедался другими обитателями моря и не отмирал, то к концу месяца биомасса фитопланктона в Севастопольской бухте достигала бы 158 г в 1 м³, или 2.3 кг под 1 м² поверхности моря.

В действительности же количественный учет показывает, что наибольшая разовая биомасса, обнаруженная нами в период цветения, — около 9 г в 1 м³, или 133 г под 1 м² поверхности моря. Следовательно, можно предполагать, что на протяжении месяца в Севастопольской бухте в толще воды под 1 м² поверхности моря в круговорот веществ в виде пищи животному населению моря, в виде детрита или отдельных составных элементов органического вещества поступило более 2 кг биомассы, или в каждом куб. метре воды около 150 г.

Динофлагелляты, у которых среднесуточный прирост биомассы, по нашим вычислениям, в 10 раз уступает диатомовым, образуют в течение суток около 30 мг биомассы. Месячную продукцию динофлагелляты в период их расцвета должны были бы дать около 16 г в 1 м³. Определение биомассы в период летнего расцвета динофлагеллят дало разовую биомассу не более 1 г, откуда мы заключаем, что в летнее время года в круговорот веществ ежемесячно поступает 15 г биомассы фитопланктона в 1 м³ воды, или 256 г под 1 м² поверхности моря.

Определить значение фитопланктона и отдельных его представителей в круговороте веществ, в частности в пищевых связях, только по биомассе, как и оценить роль фитопланктона только по его численности, не всегда возможно. Очень заметная по численности группа наннопланктонных организмов, в основном динофлагелляты, обладает обычно биомассой, которая редко достигает больших величин вследствие малого размера клеток (рис. 2—4). Значение же наннопланктона в пищевых связях несоизмеримо больше, чем многих крупных представителей фитопланктона. Многие наннопланктонные формы динофлагеллят (*Exuviaella*, *Glenodinium*, *Prorocentrum*) служат излюбленной пищей для зоопланктеров — моллюсков и мальков рыб. Наннопланктон по своей многочисленности, широкому распространению и химическому составу играет первостепенную роль в круговороте биогенных элементов в морях и океанах (Atkins, W. R. G., 1945).

Многие представители диатомовых, как *Rhizosolenia calcar avis*, *Rhizosolenia alata* и др., имеющие форму остроконечных иголок длиной до 1 мм, виды *Chaetoceros*, клетки которых снабжены длинными острыми щетинками, по длине во много раз превосходящими размеры самой клетки, мало пригодны для использования в пищу животным населением планктона. По химическому составу динофлагелляты сильно отличаются от диатомовых. У динофлагеллят очень мало зольных элементов, но много азота — до 10%, в то время как у других водорослей азота 5%. Содержание углерода и азота у них больше, чем у диатомовых: углерода 22—40%, азота 3.2—7.2%.

Диатомовые занимают исключительное среди других водорослей положение по содержанию кремния — Si₂. Зола у диатомовых 50—80%, органических веществ 35—60%. Вследствие большого количества зола содержание азота, как и углерода, не велико (Виноградов, 1935).

СРАВНЕНИЕ ФИТОПЛАНКТОНА СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ БУХТЫ И ДРУГИХ РАЙОНОВ ЧЕРНОГО МОРЯ

Стационарные наблюдения над систематическим составом и годовым изменением численности фитопланктона проводились помимо Севастопольской бухты также и в ряде других бухт и заливов Черного моря. Фитопланктон Одесского залива изучался В. В. Лебедевым (1887, 1916),

Б. Н. Аксентьевым (1926—1930), П. И. Усачевым (1928), Г. И. Коноплевым (1937); фитопланктон Новороссийской бухты — З. Н. Михайловской (1936), Батумской бухты — В. Н. Никитиным (1939), северо-западной части Черного моря — П. И. Усачевым (1928). Некоторые материалы по систематическому составу и численности фитопланктонных организмов в Каркинитском заливе имеются также в работах М. А. Галаджиева (1948) и Н. В. Морозовой-Водяницкой (1940), по фитопланктону Батумской бухты — в работе Морозовой-Водяницкой (1940).

Сравнение фитопланктона района Севастополя с фитопланктоном других районов Черного моря выявляет следующие его особенности. Район Севастополя более богат, чем прилегающий район открытого моря, и по систематическому составу, и по численности, и по биомассе фитопланктона, что объясняется влиянием севастопольского рейда и его бухт, богатых содержанием питательных веществ. В районе Херсонесского мыса, против бухт Круглой, Казачьей и Камышевой, расположенных, примерно, в 8—10 км от рейда, влияние последнего на состав и численность фитопланктона уже не сказывается: цветение моря, наблюдающееся в Севастопольской бухте, не достигает Херсонесского мыса. В этом районе, так же как и в Севастопольской бухте, господствующее положение занимает неретический планктон, но по биомассе и численности последнего район Херсонесского мыса более приближается к побережью открытого моря.

Для района Севастополя характерны резко выраженные сезонные изменения систематического состава и особенно сезонная смена руководящих форм фитопланктонных группировок, тогда как систематический состав фитопланктона в районе Херсонесского мыса более постоянен и руководящими формами на протяжении почти всего года остаются одни и те же виды. Наиболее часто к числу руководящих форм фитопланктонных группировок в районе Херсонесского мыса относятся *Thalassionema nitzschioides* и *Exuviaella cordata*; заметное место в группировке занимают также силикофлагелляты, причем зимою и весною *Distephanus speculum*, а летом и осенью *Nermesinum adriaticum*.

Фитопланктонных организмов в районе Севастопольской бухты больше, чем в прилегающей части побережья открытого моря: летом, осенью и зимою, примерно, в 10 раз, а весною, в период цветения в бухтах диатомовых, в 200—300 раз. Массовое развитие динофлагеллят, вызывающее в некоторые годы цветение моря, в районе Севастополя ограничено только пределами Севастопольской бухты. Такие массовые формы, как *Prorocentrum micans*, в бухте насчитываются десятками тысяч в 1 л., а в районе Камышевой и Казачьей бухт 100—400 особей в 1 л.; *Gonyaulax polyedra*, массовое развитие которой в Севастопольской бухте служит причиной цветения и свечения моря, в районе Херсонесского мыса встречается единичными экземплярами.

Все эти факты подтверждают, что сезонное массовое развитие некоторых групп фитопланктона, а также отдельных видов вызывается не только метеорологическими условиями, но и гидрохимическими, в первую очередь присутствием в воде питательных веществ.

Приводим для сравнения двух районов систематический состав и численность руководящих форм фитопланктонных группировок, характерных для различных биологических сезонов моря (табл. 51). а в

Район южного берега Крыма уступает району Севастополя разнообразию систематического состава и по количеству фитопланктона. Наибольшее количество фитопланктона летом и осенью у южного берега

Таблица 51

Сезонные изменения систематического состава и численности руководящих форм фитопланктонных группировок в районах Севастопольской бухты и Херсонесского мыса (число клеток в 1 л)

	Весна (май) 1938 г.		Лето (август) 1938 г.		Ранняя весна (февраль — март) 1939 г.	
Район Севастопольской бухты	<i>Glenodinium</i> и <i>Gymnodinium</i>	24 970	<i>Gonyaulax polyedra</i>	25 970	<i>Skeletonema</i> и <i>costatum</i>	2 190 000
	<i>Peridinium triquetrum</i>	13 930	<i>Prorocentrum micans</i>	13 420	<i>Thalassionema nitzschioides</i>	5 850
	<i>Prorocentrum micans</i>	13 900	<i>Thalassionema nitzschioides</i>	6 680	<i>Melosira moniliformis</i> и <i>du-bia</i>	1 060
	<i>Gonyaulax polyedra</i>	3 900	<i>Exuviaella cordata</i>	4 800	Прочие 15 видов	3 290
	<i>Thalassionema nitzschioides</i>	2 100	Прочие 17 видов	5 450		
	Прочие 14 видов	2 070				
	Всего	60 870	Всего	56 320	Всего	2 200 200
Район Херсонесского мыса	<i>Distephanus speculum</i>	1 300	<i>Exuviaella cordata</i>	3 250	<i>Skeletonema costatum</i>	11 720
	<i>Exuviaella cordata</i>	1 050	<i>Hermisimum adriaticum</i>	350	<i>Thalassiosira nana</i>	2 900
	<i>Thalassionema nitzschioides</i>	850	<i>Thalassionema nitzschioides</i>	300	<i>Grammatophora marina</i>	2 680
	<i>Chaetoceros</i> (все виды)	350	Прочие 30 видов	1 750	<i>Chaetoceros curvisetus</i> и др.	1 340
	<i>Gonyaulax</i> и <i>Peridinium</i>	270			<i>Distephanus speculum</i>	670
	Прочие 20 видов	1 650			Прочие 10 видов	3 790
	Всего	5 470	Всего	5 650	Всего	23 400

Таблица 51 (продолжение)

	Поздняя весна (май — начало июня) 1939 г.	Осень (ноябрь) 1938 г.	Зима (январь) 1938 г.			
Район Севастопо- льской бухты	<i>Chaetoceros radians</i>	20 040 000	<i>Cerataulina bergonii</i>	44 580	<i>Skeletonema costatum</i>	36 200
	<i>Cerataulina bergoni</i>	160 000	<i>Prorocentrum micans</i>	13 870	<i>Cerataulina bergonii</i>	16 210
	<i>Glenodinium</i> и <i>Gymnodinium</i>	4 030	<i>Thalassionema nitzschioides</i> .	13 360	<i>Thalassiosira</i> sp.	15 800
	<i>Thalassionema nitzschioides</i> .	2 400	<i>Chaetoceros curviseus</i> и др.	9 000	<i>Thalassionema nitzschioides</i> .	13 850
	<i>Exuviaella cordata</i>	1 550	<i>Rhizosolenia fragilissima</i> . . .	3 870	<i>Prorocentrum micans</i>	1 800
	<i>Prorocentrum micans</i>	1 400	<i>Leptocylindrus danicus</i>	3 750	<i>Rhizosolenia fragilissima</i> . . .	1 420
	Прочие 16 видов	4 220	Прочие 20 видов	17 420	<i>Exuviaella cordata</i>	1 220
		Всего	95 850	Прочие виды	11 960	
		Всего	20 243 600	Всего	98 460	
Район Херсо- нского мыса	<i>Leptocylindrus danicus</i>	10 000	<i>Thalassionema nitzschioides</i> .	5 100	<i>Thalassionema nitzschioides</i> .	11 900
	<i>Exuviaella cordata</i>	7 600	<i>Exuviaella cordata</i>	2 280	<i>Exuviaella cordata</i>	2 120
	<i>Cerataulina bergonii</i>	5 000	<i>Distephanus speculum</i>	900	<i>Distephanus speculum</i>	1 300
	<i>Prorocentrum micans</i>	1 200	<i>Peridinium divergens</i> и др.	760	<i>Melosira dubia</i> и др.	450
	<i>Thalassionema nitzschioides</i> .	600	<i>Peridinium dubia</i> и др.	720	<i>Peridinium</i> (все виды)	300
	Прочие 10 видов	3 200	<i>Prorocentrum micans</i>	380	Прочие 16 видов	2 790
			Прочие 15 видов	1 200		
		Всего	11 040	Всего	18 860	

Крыма, по нашим данным, 25 тыс. клеток в 1 л; в Севастопольской бухте в те же месяцы количество фитопланктона достигает 100 тыс.

В районе юго-восточного берега Крыма фитопланктонных организмов заметно больше: в отдельных горизонтах (в сентябре 1946 г.), по нашим наблюдениям, 60 тыс. в 1 л. Более значительное развитие здесь фитопланктона, чем у южного берега Крыма, возможно, связано с близостью Керченского пролива.

В районе Карадага В. Г. Стройкина обнаружила 86 видов фитопланктона, среди которых значительную часть составляют динофлагеллаты (38%); последнее объясняется тем, что наблюдения в районе Карадага производились не круглый год, а только летом и осенью. Руководящими формами фитопланктона являются: *Rhizosolenia calcar avis*, *Hemiaulus hauckii*, *Thalassionema nitzschioides*, *Ditylimum brightwellii*, виды *Chaetoceros*. Цветение динофлагеллат, за исключением трех видов *Ceratium* не наблюдалось (Стройкина, 1940). Количественный учет фитопланктона в районе Карадага не производился. Район Карадага является типичным прибрежным районом открытого моря.

Новороссийская бухта больше, чем все прочие районы Черного моря, близка Севастопольской бухте и по систематическому составу, и по формам — индикаторам биологических сезонов в море, и по численности фитопланктона. Годовое изменение систематического состава и численности массовых форм мало отличается от такового в Севастопольской бухте. По данным З. Н. Михайловской, для весны в Новороссийской бухте характерно цветение *Skeletonema costatum* и видов *Chaetoceros*; число клеток в 1 л в это время достигает миллионов; осенью и зимою здесь, как и в Севастопольской бухте, наблюдается массовое развитие *Thalassionema nitzschioides* (Михайловская, 1936).

Батумская бухта, по данным В. Н. Никитина, значительно беднее Севастопольской по числу видов и индивидуумов фитопланктона. Для Батумской бухты указано 50 видов, для Севастопольской — 211. В Батумской бухте, как и в Севастопольской, диатомовые по количеству видов и по численности преобладают над прочими группами фитопланктона (Никитин, 1939).

Среднегодовое число фитопланктонных организмов в Батумской бухте, по данным В. Н. Никитина, 39 784 экз. в 1 м³, что составляет менее 1% среднегодового количества фитопланктона в Севастопольской бухте. Такое несравнимо малое число фитопланктонных организмов в Батумской бухте не может быть объяснено только тем, что количественно был учтен лишь микропланктон (без наннопланктона). Центральную группу «биоценоз планктона Батумской бухты», по данным В. Н. Никитина, составляют *Rhizosolenia*, *Chaetoceros*, *Thalassiothrix*, *Ceratium*, *Peridinium*, *Coscinodiscus*, *Melosira*, которые исчисляются: *Rhizosolenia* — 14.116 клеток в 1 м³, *Chaetoceros* — 13.829, *Thalassiothrix* — 6640, виды *Ceratium* — 2349, прочие виды менее 1000 в 1 м³, т. е. от одной до 14 клеток в 1 л.

В Севастопольской бухте все перечисленные формы, которые не относятся к наннопланктону, дают следующие цифры: *Chaetoceros* — до 30 млн. клеток в 1 л (или 3 млн. цепочек), *Thalassiothrix* — до 100 тыс., прочие виды насчитываются десятками тысяч в литре, причем количество *Chaetoceros* и *Thalassiothrix* в период их массового развития мы учитываем в живом виде непосредственно в капле морской воды без предварительной обработки материала, без фиксации и осаждения.

Таким образом, небольшое количество фитопланктонных организмов в Батумской бухте по сравнению с Севастопольской, указанное В. Н. Ни-

китинным, может быть объяснено не только наличием в осадочном материале по Севастопольской бухте наннопланктонных форм, но и общей слабой уловистостью планктонной сети системы Нансена. По нашему определению, сетка Нансена, которую употреблял В. Н. Никитин при сборе материала в районе Батуми, улавливает не более 0.1% действительного наличия микропланктонных диатомей (Н. В. Морозова-Водяницкая, 1940). Количественный учет фитопланктона, произведенный нами в районе Батуми в сентябре 1939 г., показал число клеток фитопланктона (микро- и наннопланктона) не меньшее, чем для того же месяца в Севастопольской бухте, а именно около 50 тыс. клеток в 1 л (материал обработан осадочным методом).

В систематическом составе фитопланктона Батумской бухты, по нашим наблюдениям, нет специфических форм, свойственных только юго-восточной части Черного моря. Некоторой особенностью района Батуми являются присутствие некоторых пресноводных форм и массовое развитие *Hermesinum adriaticum*, наннопланктонной формы из группы *Silicoflagellatae*.¹ Нами отмечено также для района Батуми более глубокое расположение горизонта, в котором сосредоточено максимальное количество фитопланктона (Морозова-Водяницкая, 1940).

В Батумской бухте, по данным В. Н. Никитина, «наблюдается как бы некоторая аномалия в периодах развития фитопланктона, так как основной максимум приходится не на весенний, а на летний период (июнь — июль). Однако это как бы аномальное явление находит объяснение в особенностях режима солености Батумской бухты, где приток пресных вод и связанное с ним обогащение питательными солями приходится именно на первую половину лета, в связи с таянием снега в горах» (Никитин, 1939).

Северо-западная часть Черного моря в районе Одессы отличается от других районов Черного моря периодическим сильным опреснением, замерзанием моря на значительном пространстве у берегов. «Мелководье, влияние пресных вод и течений, изрезанность берегов, влияние филофорного поля, расположенного в центральной части, и другие особенности северо-западной части Черного моря, создавая целый ряд своеобразных гидрологических и общебиологических условий, прекрасно выявились на составе и распределении фитопланктона» (Усачев, 1928).

Из шести районов, намеченных П. И. Усачевым по фитопланктону в северо-западной части Черного моря, наибольшее сходство с Севастопольской бухтой наблюдается в районе Бугского лимана. В этом районе отмечено «цветение»: *Chaetoceros*, *Skeletonema costatum*, *Thalassiosira*, *Microcystis*, а также присутствие пресноводных форм р. Буга. Из перечисленных форм *Chaetoceros* и *Skeletonema* вызывают цветение моря и в районе Севастопольской бухты, где *Thalassiosira* также наблюдается в массовом количестве, а попадание в бухту пресноводных форм из Черной реки, впадающей в севастопольский рейд, неоднократно нами отмечалось. Количество фитопланктона в поверхностных слоях в районе Бугского лимана достигает 5 млн. особей на 1 л.

Не мало сходных черт имеется также между Севастопольской бухтой и районом моря около Одессы, Одесской банки и начала Тендровского залива. Здесь П. И. Усачевым отмечалось массовое развитие *Thalassionema nitzschioides*, *Prorocentrum micans*, *Exuviaella*, *Thalassiosira*, *Rhizoso-*

¹ В работе Морозовой-Водяницкой (1940) *Hermesinum adriaticum* именуется *Dictyocha fibula*, так как эти наименования рассматривались автором как синонимы.

lenia и др. В Каркинитском заливе и Джарылгачской бухте П. И. Усачев наблюдал колоссальное развитие *Rhizosolenia calcar avis* и присутствие *Thalassionema nitzschioides*, *Prorocentrum micans*, *Thalassiosira* sp. Все указанные виды встречаются в Севастопольской бухте, но фитопланктон последней отличается от фитопланктона Каркинитского залива иным составом группировок и преобладанием других компонентов — явление, отмеченное нами в 1934—1935 гг., во время работ в Каркинитском заливе.

Собственно северо-западная часть Черного моря в удалении от берегов характеризуется формами открытого моря: крупными перидиниями *Ceratium*, *Dinophysis*, *Peridinium*, *Gonyaulax*, из диатомей — *Rhizosolenia alata*, видами *Chaetoceros*. Некоторые районы этой части Черного моря, по словам П. И. Усачева, «хорошо укладываются в рамки фитопланктона некоторых районов Азовского моря. Такое сходство подтверждается целым рядом общих (до 60%) доминирующих форм» (Усачев, 1928).

В более поздней работе Г. И. Коноплева (1937) приведены ценные материалы по сезонному изменению систематического состава массовых руководящих форм и численности основных групп фитопланктона, которые подтверждают сходство между фитопланктоном Севастопольской бухты и Одесского залива. Биологические сезоны года в районе Одессы почти совпадают с таковыми в районе Севастополя. Исключение составляют зимний и весенний периоды. Биологическая весна в Одесском заливе запаздывает, на что указывал еще Б. Н. Аксентьев. Г. И. Коноплев относит к биологической зиме четыре месяца, в том числе февраль и март.

Зима (декабрь — март) в районе Одессы характеризуется обилием диатомовых и мелких перидиний (виды не указаны). К основной группе морских форм примешивается некоторое число форм пресноводных и солоноватоводных. Фитопланктонных организмов зимою насчитывается до 25 тыс. в 1 л, максимум наблюдается в феврале за счет развития диатомовых. В декабрьском планктоне присутствуют довольно многочисленные динофлагеллаты, что наблюдается и в Севастопольской бухте.

Весенний период в районе Одессы (апрель — май) отличается преобладанием в планктоне тех же доминантов, что и в районе Севастополя: *Chaetoceros* и *Skeletonema* (до 500 тыс. в 1 л). В конце весны, в мае, наблюдается большая вспышка в развитии динофлагеллят (55 тыс. в 1 л); в это время к типично морскому планктону примешивается много пресноводных форм: *Flagellatae* (206 тыс.), *Chlorophyceae* (18 тыс.) и *Cyanophyceae*. Общее число фитопланктонных организмов в конце весны достигает 320 тыс. в 1 л. Лето (июнь — сентябрь) характеризуется преобладанием в планктоне типично морских форм. Из диатомовых массового развития достигает *Thalassionema nitzschioides*, *Rhizosolenia* и *Coscinodiscus*. В июле — августе наблюдается много *Noctiluca miliaris*, до 113 особей в 1 л. В некоторые годы в сентябре появляются *Chaetoceros* и *Skeletonema* — показательные формы для осенне-зимне-весеннего периода в Черном море. Количество фитопланктона в летние месяцы достигает максимума в июле — 480 тыс. клеток в 1 л. В первой половине лета (июнь — июль) в фитопланктоне преобладают *Peridineae* (60—84 тыс.) и *Flagellatae* (422 тыс.). Во второй половине лета (август — сентябрь) число диатомей в планктоне заметно возрастает (16—18 тыс.). По систематическому составу сентябрьский фитопланктон уже характеризует начало осени в море, так же как и в районе Севастополя.

Биологическая осень (октябрь — ноябрь) отличается большим развитием динофлагеллят — до 50 тыс. в 1 л. В ноябре общее количество фитопланктонных организмов уменьшается, исчезают синезеленые.

Таким образом, общими признаками в фитопланктоне Севастопольской бухты и Одесского залива являются: цветение одних и тех же доминирующих форм диатомовых — *Chaetoceros* и *Skeletonema*, преобладание в летнее время года динофлагеллят. В годовом изменении численности фитопланктона наблюдается два максимума: весенний, который приходится на май, и летний, приуроченный к июлю. Весенний максимум образуется главным образом за счет массового развития диатомовых, а летний за счет расцвета динофлагеллят. Оба максимума в районе Одессы еще более сближены, чем в районе Севастополя, создавая впечатление одного весенне-летнего максимума. Причинами такого сближения являются, по-видимому, особенности климатических условий района Одессы: поздняя весна и ранняя осень. Фитопланктон Одесского залива, в отличие от Севастопольской бухты, подходит к типу фитопланктона, характерному для более высоких широт.

Специфической особенностью Одесского залива является присутствие в планктоне многочисленных пресноводных и солоноватоводных форм, характерных и для Азовского моря. Отмеченное нами сходство между фитопланктоном Севастопольской бухты и некоторых районов северо-западной части Черного моря сближает фитопланктон Севастопольской бухты и Азовского моря.

СРАВНЕНИЕ ЧИСЛЕННОСТИ ФИТОПЛАНКТОНА ЧЕРНОГО МОРЯ И ДРУГИХ МОРЕЙ

Анализируя сезонные явления в жизни фитопланктона полярных морей в связи с ледовым режимом и причины, вызывающие «весеннее цветение» фитопланктона в полярных морях, П. П. Ширшов отмечает необоснованность существующего утверждения о чрезмерном богатстве арктического планктона и о значительном превосходстве его по количеству клеток над планктоном морей умеренного пояса. «Прежде всего нужно отметить, — пишет автор, — что количественных сравнений продуктивности фитопланктона полярных морей с продуктивностью морей умеренного пояса до сих пор не делалось». Автор впервые производит такое сравнение. Максимальное количество диатомей, обнаруженное автором в Чукотском море (у мыса Билингса 29 июля 1935 г.), — 4223 тыс. клеток в 1 л, не только не превышает количества диатомовых в морях умеренного пояса во время их весеннего максимума, но даже значительно уступает последним. У берегов Шотландии максимальное количество диатомей во время весеннего цветения варьировало от 15 до 30 млн. клеток в 1 л (средние за 8 лет), причем у *Skeletonema costatum* оно равнялось 16 млн. У берегов Норвегии (Ромсдальс-фиорд) весной 1927 г. количество клеток *Sk. costatum* измерялось в 364—621 тыс., достигая во время максимума 2224 тыс., а *Chaetoceros socialis*, при температуре воды 3° С, — 200 тыс.

Приведенное автором максимальное количество клеток в Чукотском море — 4223 тыс. не характерно для полярных морей. «Обычно же количество клеток в полярных морях, — по словам автора, — значительно меньше этих величин». В результате автор приходит к выводам, имеющим чрезвычайно важное общебиологическое значение: «Представление об исключительно богатом развитии водорослей среди тающих льдов ошибочно. «Цветение» фитопланктона среди льдов вовсе не является прямой функцией таяния льдов, а представляет собою обычный весенний максимум

диатомовых, причем количественно не превышающий максимумы, наблюдающиеся в морях умеренного пояса» (Ширшов, 1937).

Долгое время господствовал взгляд, что Черное море, в силу своего своеобразия (наличие застойной зоны на глубинах), значительно уступает по продуктивности другим морям и особенно морям северного пояса. Положение о том, что число особей в фитопланктоне возрастает от экватора по направлению к полюсам, в противоположность числу видов, которое увеличивается от полюсов к экватору, стало почти законом. Однако сравнение количественного развития фитопланктона в Черном море с другими морями привело нас к выводу, что по количеству клеток фитопланктона Черное море ни в какой степени не уступает многим морям, расположенным как в более высоких, так и в более низких широтах. По количественному развитию фитопланктона Черное море не уступает ни Северному морю (сравнение произведено в участках моря с аналогичными условиями: наши бухты и норвежские фиорды), ни Атлантическому океану у берегов Северной Америки, ни Средиземному морю.

В Черном море, в районе Севастополя, максимальное количество диатомей во время весеннего цветения достигает 30 млн. клеток в 1 л, как и у берегов Шотландии; клеток *Skeletonema costatum* в феврале и марте насчитывается 4.5 млн. — значительно больше максимальной цифры для норвежских фиордов. *Chaetoceros radians* в районе Севастополя исчисляется в 30 млн. клеток, *Ch. sociale* — в сотни тысяч, так же как и в норвежских фиордах, достигая в некоторые годы 1 млн. клеток в литре.

Вторым интересным обстоятельством является тот факт, что по доминирующим формам фитопланктона, а также по последовательности их появления и массового развития Черное море имеет много общего с сравниваемыми морями.

В Северном море как в пределах фиордов, так и повсеместно у берегов Норвегии, Г. Гран отмечает такую же последовательную смену диатомовых и динофлагеллят, как и в Черном море, причем массовое развитие диатомовых приурочено к весенним месяцам и начинается при наиболее низкой температуре воды, тогда как развитие динофлагеллят приурочено к летне-осеннему времени года (Gran, 1929).

В Атлантическом океане, в районе Вудсхола, Л. Лиллик (1938) приводит как массовые формы диатомовых *Skeletonema costatum*, *Leptocyliindrus danicus* и ряд других водорослей, характерных и для Черного моря. Автор отмечает также приуроченность первого максимума расцвета диатомовых к концу зимы (декабрь — февраль). Максимум был им упущен, но отмечен по косвенным данным химических анализов. Наибольшее количество фитопланктона он наблюдал в октябре, когда число клеток достигало 214 тыс. в 1 л, значительно уступая количеству фитопланктона в бухтах Черного моря.

По данным Фажа, Средиземное море, как и Адриатическое, особенно богато представителями *Coccolithineae*, которые исчисляются в 1—2 млн. клеток в 1 л, тогда как по количеству диатомовых и перидиниевых Средиземное море сравнительно с Северным морем значительно беднее. Диатомовых в Средиземном море насчитывается от 2 до 10 тыс. клеток в 1 л, а перидиниевых 1—3 тыс. (Bernard et Fage, 1936). Приводимые количества диатомовых и перидиниевых близки к количеству тех же групп в открытых частях Черного моря, но значительно уступают таковому в защищенных участках Черного моря и в Северном море.

В Антарктике число клеток фитопланктона в 1 л по А. Харди (Hardy, 1926—1927) достигает 96.5 тыс., что в 3—4 раза превышает количество фи.

топланктона в открытых частях Черного моря, но значительно уступает количеству фитопланктона в бухтах.

По продолжительности массового развития фитопланктона Черное море наиболее близко Средиземному, а по руководящим формам, по последовательности их появления в море и по темпу их развития наибольшее сходство с Черным морем мы находим в годовом цикле развития фитопланктона в норвежских фиордах (Морозова-Водяницкая, 1940).

Сходство фитопланктона Черного моря с фитопланктоном норвежских фиордов впервые было отмечено Б. Гейнеманом в 1903 г. и позже Л. В. Рейнгардом в 1909 г., причем оно было обнаружено в систематическом составе фитопланктона. К тому же заключению пришли и мы, сравнивая не только систематический состав, но и численность фитопланктона, и годовую динамику массовых форм. Наши количественные исследования фитопланктона в Черном море привели нас к следующим выводам:

1. Черное море ни в какой мере не может считаться бедным в отношении продуктивности фитопланктона.
2. Число фитопланктонных организмов в морях, расположенных в пределах широт 90—40°, по направлению с севера на юг, от полярных морей до Черного моря, не уменьшается.
3. Достаточное количество в Черном море фитопланктона обеспечивает обильное развитие зоопланктона, а последний, являясь пищей многих рыб, обуславливает нормальную биологическую продуктивность Черного моря.

СРАВНЕНИЕ ФИТОПЛАНКТОНА ЧЕРНОГО И АЗОВСКОГО МОРЕЙ

При сравнении фитопланктона Черного моря в районе Севастопольской бухты с фитопланктоном Азовского моря обнаруживается, что руководящими формами его в Азовском море являются те же систематические группы и те же виды, что и в районе Севастополя. Наиболее существенная роль в планктоне Азовского моря, как и Черного, принадлежит диатомовым и динофлагеллятам. Весною и осенью, в период максимального развития диатомей, последние в Азовском море составляют 90—98% всей биомассы фитопланктона. В Черном море диатомовые весной достигают 99%, а осенью 51%. Зимой, несмотря на резкое уменьшение в Азовском море общей численности фитопланктона, диатомовые продолжают оставаться преобладающим компонентом его. В Черном море у Севастополя диатомовые зимой составляют 80% всей биомассы. Летом основная биомасса фитопланктона как в Черном, так и в Азовском море состоит из динофлагеллят. Биомасса фитопланктона в зимние месяцы в Азовском море 655 мг, в Черном — 500 мг в 1 м³.

Весенний максимум в Азовском море, так же как и в Черном, образует *Skeletonema costatum*, биомасса которой в марте достигает 8 г в 1 м³. В районе Севастополя биомасса *Skeletonema* в феврале и марте, как указано выше (средняя для всей толщи воды), 4.5 г; в поверхностном слое она достигает 8 г в 1 м³.

Руководящими массовыми формами летом в Азовском море являются те же виды динофлагеллят, что и в Черном море, а именно: *Exuviaella cordata*, *Prorocentrum micans*, *Gonyaulax polyedra*, виды *Glenodinium*. Осеннее повышение численности и биомассы фитопланктона как в Севастопольской бухте, так и в Азовском море вызывается массовым развитием одних и тех же форм: *Leptocylindrus danicus*, *Thalassionema nitzschioides*, видов *Chaetoceros*, *Ditylium Brightwellii*, *Skeletonema costatum*, *Rhizoso-*

lenia calcar avis, *Cerataulina bergonii* (Усачев, 1927; Окул, 1941; Морозова-Водяницкая, 1940).

Все виды диатомовых и динофлагеллят, приведенные в списке П. И. Усачева как массовые формы для Азовского моря, являются также массовыми формами и для Черного моря. Исключение составляют представители *Cyanophyceae* и *Flagellatae*, которые в Черном море в большом количестве развиваются только в северо-западной части, в районе Одессы. В Азовском море синезеленые сосредоточены главным образом в заливах и у берегов, где они вызывают цветение моря; в открытой части Азовского моря сильное развитие их наблюдается не каждый год: в 1938 г. биомасса синезеленых была сравнительно невелика (200—580 мг в 1 м³).

Летний и особенно осенний периоды в Азовском море заметно отличаются от таковых Черного моря значительно более высокой продукцией фитопланктона. Количество фитопланктонных организмов в районе Севастополя в летние месяцы не превышает 100 тыс. клеток в 1 л; осенью в Азовском море оно исчисляется миллионами. Биомасса фитопланктона в районе Севастополя в летние месяцы 500—900 мг, в отдельных горизонтах до 2000 мг, причем 99% всей биомассы составляют динофлагеллянты (в июле — *Prorocentrum micans*, в августе — *Gonyaulax polyedra*). В Азовском море биомасса фитопланктона летом и осенью исчисляется граммами. В 1938 г. биомасса в Азовском море оставалась высокой на протяжении четырех месяцев (июнь — сентябрь), колеблясь в пределах 2.5—4.5 г. Максимальная биомасса 4.5 г наблюдалась в августе, причем 75% ее составляли динофлагеллянты. Количественный учет фитопланктона в Азовском море в 1938 г. был произведен Л. И. Чайко; определение объемов почти всех важнейших компонентов фитопланктона Азовского моря проведено П. И. Усачевым (Окул, 1941).

По наблюдениям П. И. Усачева в 1924—1926 гг., летний период в Азовском море характеризуется цветением динофлагеллят, которые, по словам автора, составляют самую распространенную группу фитопланктона Азовского моря. Некоторые из них, как, например, *Euxivella cordata*, *Prorocentrum micans* и мелкие *Glenodinium*, вызывают красновато-бурое окрашивание воды. Динофлагеллянты в Азовском море исчисляются сотнями тысяч в литре (в июле 1924 г. 304 тыс. особей, в сентябре 1926 г. — 836 тыс.). Осенью 1924 и 1925 гг. наблюдалось колоссальное развитие *Rhizosolenia calcar avis*, «цветение которого при штилевой погоде придавало морю впечатление тихого болота с его отличительным запахом и темно-коричневой окраской. Количество особей в 1 л достигало 4.5 млн.» (Усачев, 1927).

По данным Ф. Д. Мордухая-Болтовского (1938), биомасса всего фитопланктона в Азовском море в июне обычно не более 12 г в 1 м³. Наибольшая биомасса всего планктона (зоо- и фито-) наблюдалась в августе 1933 г. в районе максимального развития *Chaetoceros*, где на большинстве станций она превышала 25 г (до 85 г в 1 м³).

Таким образом, длительный период высокой продукции фитопланктона в Азовском море приходится на лето и осень, когда биомасса его настолько велика, что не используется животным населением моря. Массовое отмирание фитопланктона нередко приводит к заморам в Азовском море.

На основании опубликованных числовых материалов в цитированных выше работах можно сказать, что на протяжении почти всего года биомасса фитопланктона превышает биомассу зоопланктона как в Азовском, так и в Черном морях. В наибольшей степени фитопланктон численно преобладает над зоопланктоном в Азовском море ранней весной, в марте, и

осенью — в ноябре: в марте в 40 раз; летом, в июне — июле, в два раза; ранней осенью, в августе, в пять раз; поздней осенью, в ноябре, в девять раз. Также и зимою, в декабре, биомасса фитопланктона выше биомассы зоопланктона в 4.7 раза. Только поздней весной, в апреле — мае, биомассы фитопланктона (167 мг) и зоопланктона (192 мг) почти одинаковы, с очень небольшим перевесом зоопланктона.

В январе и феврале количественный учет фитопланктона в Азовском море не производился, но, принимая во внимание очень низкую биомассу зоопланктона в феврале (42.6 мг) и особенно учитывая чрезвычайно высокую биомассу фитопланктона в марте (8203 мг), можно предполагать, что и в феврале перевес был на стороне фитопланктона (Окул, 1941).

В годовом изменении биомассы фитопланктона в Азовском море привлекают внимание малые величины биомассы диатомовых в летние месяцы. Исследованиями Г. Грана и Т. Гаардера установлено, что диатомовые сравнительно с динофлагеллятами нуждаются в большем количестве органиогенных веществ, в связи с чем массовое развитие диатомовых в осенне-весенний период объяснялось обогащением в это время года воды в море органиогенными веществами путем поступления их из глубин, а также атмосферными осадками и усиливающимся береговым стоком. Динофлагелляты, сменяющие летом диатомовых, развиваются в море в массовом количестве уже после того, как содержание органиогенных веществ в море настолько понизилось в результате жизнедеятельности диатомовых, что становится для последних недостаточным (Gaarder and Gran, 1927). Однако Азовское море, как известно, богато питательными веществами на протяжении всего года. Массы органиогенных соединений, приносимых Доном и Кубанью в Азовское море, только отчасти используются населением моря.

Азовское море относится к числу резко выраженных эвтрофных водоемов, «которые характеризуются тем, что органических веществ в них образуется настолько много, что бактерии за годичный цикл успевают разложить только часть их, а значительное количество выпадает из круговорота веществ и отлагается на дно в виде богатого органическим веществом ила. В Азовском море отстают от деятельности продуцентов не только редуцирующие процессы, но и сама продукция не соответствует количеству биогенных соединений. По данным 1934 г., вероятно и другие биогенные соединения не используются полностью автотрофным населением даже во время максимального развития планктона» (Паули, 1939).

Таким образом летнее оскудение диатомового планктона в Азовском море нет оснований объяснять уменьшением органиогенных веществ в летнее время года. Повидимому, ежегодное резкое уменьшение диатомовых летом как в Азовском, так и в Черном морях связано с воздействием каких-то других факторов, закономерно изменяющихся на протяжении года. К числу таких факторов, возможно, принадлежит один из составных элементов морской воды — кремний, кальций, железо или какой-либо другой, находящийся в минимуме. С большим основанием также можно предполагать влияние сезонных изменений в фото- и терморегиме. Оптимальные условия для многих диатомовых лежат за пределами высоких температур и повышенной инсоляции летнего времени года.

Сравнение кривых годового изменения биомассы фитопланктона Черного и Азовского морей обнаруживает однотипный характер кривых, свойственный морям умеренных широт. В годовом изменении биомассы фитопланктона в обоих морях наблюдаются два максимума: весенний, отчетливо выявленный в обоих морях, но более продолжительный в Черном море, и осенний, более отчетливый и продолжительный в Азовском

море и слабо намеченный в Черном. Сравнительно с Черным морем осенний максимум в Азовском море сдвинут в сторону лета, вследствие чего вершины обоих максимумов в Азовском море несколько сближены. Последнее объясняется климатическими условиями в районе Азовского моря, более низкими температурами, чем в районе Черного моря у берегов Крыма, и в связи с этим частичным замерзанием Азовского моря. Г. Гран был первым, кто отметил сближение максимумов в северных областях морей умеренных широт: на севере весенний максимум наступает позже, а осенний раньше (Гран, 1902).

Сближение максимумов в Черном море в некоторые годы было отмечено впервые С. А. Зерновым (1904). Однако это сближение происходит не за счет более короткого лета, как в районе Одессы, а за счет более короткой зимы: вследствие поздней осени и ранней весны.

Кривые годового изменения биомассы фитопланктона в Азовском море и в заливах Черного моря полностью соответствуют схеме биологических сезонов в морях различных географических широт, составленной В. Г. Богоровым. В частности, для Черного моря характерна диаграмма морей умеренных широт южного типа, для Азовского — та же диаграмма для морей умеренных широт, только северного типа. Последним свойственно некоторое сближение обоих максимумов.

Подводя итоги сравнительному анализу фитопланктона Черного и Азовского морей, можно сделать следующее заключение: одинаковый систематический состав большинства массовых форм фитопланктона, одна и та же последовательность в сезонной смене последних, однотипный характер годового изменения биомассы фитопланктона, близкое количественное соотношение фито- и зоопланктона, наблюдающееся в Черном море в районе Севастопольской бухты, в Новороссийской бухте, в Одесском заливе и в Азовском море, сближают последнее с бухтами и заливами Черного моря. Азовское море, повидимому, нужно рассматривать как большой опресненный залив северной части Черного моря, более продуктивный, чем прочие заливы, вследствие непрерывного в течение года притока органических веществ и интенсивного перемешивания всех слоев моря. Большая биологическая продуктивность Азовского моря обусловлена высокой продукцией в нем летнего планктона из динофлагеллят, являющегося одним из главных звеньев в пищевых рядах Азовского моря.

ВЗАИМООТНОШЕНИЕ ЗООПЛАНКТОНА И ФИТОПЛАНКТОНА

В капитальном труде Г. Свердруп, М. Джонсона и Р. Флеминга «Oceans» разработаны основные вопросы морской гидробиологии. Одна из глав «Биологические факторы, влияющие на динамику и концентрацию организмов», составленная Флемингом, посвящена вопросу биотических взаимоотношений зоо- и фитопланктона. «С точки зрения экономики моря, — пишет автор, — нет другого более важного отношения, чем то, которое существует между фитопланктоном и зоопланктоном. Они стоят, как два огромные объема органического вещества в основе пирамиды питания». Далее автор отмечает, что в годовом цикле развития фитопланктона наиболее важным моментом является период весеннего расцвета, во время которого продукция фитопланктона достигает своего максимума. «Эта весенняя продукция фитопланктона должна рассматриваться как явление большой важности, потому что ее наступление по времени совпадает с богатой продукцией пелагических личинок, особенно беспозвоночных жи-

вотных, которые питаются фитопланктоном». Однако рядом авторов неоднократно отмечалось, что в течение сезона обильного роста фитопланктона, когда диатомей находятся в изобилии, обычно наблюдается скудность зоопланктона.

Для объяснения этого «феномена обратного отношения» были выдвинуты две гипотезы: 1) гипотеза «исключения животных», предложенная А. Харди (Hardy and Gunter, 1935; Hardy, 1936) и 2) гипотеза выедания — «количество диатомей определяется потреблением животными» (Harvey, 1935). Первая основана на вертикальных и горизонтальных миграциях зоопланктона, причем ударение делается на неблагоприятном воздействии (предположительно химическом) растений на животных: «Когда продукция фитопланктона создает в верхних слоях густые рои диатомей, зоопланктон исключается из верхних слоев на значительный период времени».

В основе гипотезы выедания стоят следующие положения: «Богатое население фитопланктона и зоопланктона не может существовать одновременно и долго в одном и том же месте. Усиленное выедание зоопланктоном препятствует растениям создавать и поддерживать густоту населения. Обильному росту растений благоприятствует отсутствие потребителей. Последнее обнаруживается в тех случаях, когда животные исключаются по причине избегания ими густых зарослей фитопланктона».

С. Нильсен (Nielsen, 1937) нашел, что в прибрежных водах открытого моря Исландии максимум фитопланктона приходится на май. В мае в этих водах зоопланктон был беден и представлен главным образом молодыми особями. «В это же время в защищенных фиордах, где максимум диатомей наступает на месяц раньше, имелось обилие животного планктона с многочисленными взрослыми особями» (Sverdrup, Johnson, Fleming, 1942). Таким образом, более интенсивное развитие зоопланктона в мае в фиордах Нильсен объясняет более ранним, чем в открытом море, развитием здесь диатомей.

Как видно из приведенных примеров, С. Нильсен, Р. Флеминг и ряд других гидробиологов все свои положения о биотических взаимоотношениях зоо- и фитопланктона строят в основном на взаимоотношении зоопланктона и фитопланктонных диатомей. Кажется удивительным, что при рассмотрении такого важного вопроса, как взаимоотношение зоо- и фитопланктона, принимается во внимание только одна группа фитопланктона, а именно диатомовые водоросли, и совершенно игнорируется другая, не менее важная группа фитопланктона — динофлагелляты. Особенно это кажется удивительным потому, что в период массового развития зоопланктона, которое обычно приходится на теплое время года, более заметное место в фитопланктоне занимают не диатомовые, а динофлагелляты. Не менее важно и то обстоятельство, что наннопланктон, который по численности преобладает над всеми прочими группами фитопланктона, в основном состоит из динофлагеллят. Совершенно очевидна недооценка роли динофлагеллят и наннопланктона в пищевых взаимоотношениях зоо- и фитопланктона.

Проанализируем случай, описанный С. Нильсеном. Первый, ранневесенний максимум в продукции фитопланктона, как известно, вызывается массовым развитием диатомей. Почти повсеместно в морях умеренных широт доминирующими формами при весеннем цветении диатомей являются *Skeletonema costatum* и виды *Chaetoceros*. Кормовая ценность фитопланктона, в котором основную массу составляют хеетцеросы и скелетонема, весьма сомнительна. Зоопланктеры, даже самые крупные копеподы, не могут питаться хеетцеросами, клетки которых снабжены щетинками,

достигающими в длину 0.8—0.9 мм. Еще меньшую ценность такой фитопланктон имеет для личиночных стадий зоопланктеров. *S. costatum*, обладая очень быстрым темпом деления клеток, образует длинные многоклеточные нити, длиной до 0.5 мм. Присутствие в оболочках диатомей кремния придает нитям *Skeletonema* характер иголок. В период ранневесеннего расцвета диатомовых в Черном море основная масса фитопланктона, помимо *Chaetoceros*, состоит из игольчатых форм: *S. costatum*, *Cerataulina bergonii*, *Leptocylindrus danicus*. По нашим вычислениям, как указано выше, суточная продукция этих трех массовых форм — около 150 тыс. клеток в 1 л.

Можно предполагать, что огромная продукция ранневесенних диатомей объясняется именно тем, что они не имеют потребителей, подтверждая, таким образом, положение: чем меньше кормовая ценность фитопланктона, тем больше его продукция.

То же происходит в фиордах Исландии в мае, когда продукция фитопланктона повсеместно (и в прибрежных участках открытого моря и в заливах) очень велика, а массовое размножение и рост зоопланктеров наблюдаются только в пределах заливов — фиордов. При исследовании фитопланктона в Черном море нами установлено, что в бухтах одновременно с диатомовыми весной начинают появляться динофлагелляты, причем, что особенно важно, в первую очередь пробуждаются к жизни наннопланктонные формы динофлагеллят. Весенний планктон как в Черном море, так и в Северном богат очень мелкими представителями динофлагеллят: *Glenodinium*, *Gymnodinium*, *Protoceratium*, мелкими формами *Peridinium* (*P. triquetrum*, *P. minusculum*, *P. conicum*, *P. ovatum*).

У берегов Исландии Паульсен обнаружил в мае многочисленную мелкую *Goniodoma Ostenfeldii*.

В Черном море наннопланктонные динофлагелляты *Glenodinium* и *Gymnodinium* появляются уже в марте — апреле, но наибольшая их продукция наблюдается именно в мае. *Peridinium triquetrum* в Черном море в мае встречается в количестве 45 тыс. особей в 1 л; одновременно с ним в майском планктоне интенсивно развиваются гленодиниумы и гимнодиниумы, количество которых достигает 40 тыс. в 1 л. В результате наннопланктонных динофлагеллят в майском планктоне насчитывается около 100 тыс. особей в 1 л. Действительная же их продукция, вероятно, неизмеримо больше. Совершенно очевидно, что весной, в период массового появления личинок зоопланктеров, эта группа растительного планктона выедается в первую очередь животным населением моря. Несомненно, что основной пищей личиночных форм зоопланктеров служат именно наннопланктонные динофлагелляты — мельчайшие клетки с округлыми очертаниями, делающими их более доступными мелким личинкам. Можно думать, что обилием в весеннем планктоне в наших заливах и северных фиордах наннопланктонных динофлагеллят и объясняется тот факт, что уже в мае появляются взрослые стадии зоопланктеров. Таким образом, лимитирующим фактором для массового развития зоопланктона является не ранневесеннее цветение диатомовых, а поздневесеннее массовое развитие динофлагеллят, в умеренных широтах приходящееся на май. Совершенно понятно, почему массовое появление личинок зоопланктеров совпадает не столько с периодом максимального развития диатомовых, сколько с появлением в планктоне динофлагеллят.

Весенние наннопланктонные динофлагелляты обладают очень коротким периодом жизни. Некоторые из них, как, например, *Peridinium triquetrum*, появляясь в планктоне в огромном количестве, вдруг неожиданно исчезают после 2—3-недельного расцвета. Можно предполагать, что боль-

шую роль в исчезновении весенних динофлагеллят играют именно зоопланктеры и их личиночные формы, особенно многочисленные весной. Повидимому, происходит почти полное выедание ранневесенних динофлагеллят, вследствие чего они не дают такого мощного цветения, как диатомовые. Однако количество динофлагеллят в последующие летние месяцы не убывает, а, напротив, все увеличивается. На смену весенним формам появляются более крупные летние: *Prorocentrum micans*, виды *Peridinium* (*P. Steinii*, *P. pedunculatum*, *P. pellucidum*) и другие, общие для Черного и Северного морей, сменяющиеся позже осенними формами *Gonyaulax polyedra*, *G. spinifera*, *P. lenticula*, *P. divergens*, *P. crassipes* и др., также общие для морей умеренных широт.

Массовое развитие динофлагеллят во вторую половину лета и осенью нередко приводит к цветению и свечению моря. Цветение и свечение, вызванные высокой продукцией динофлагеллят, отмечаются во многих морях умеренных широт. В Тихом океане и Японском море известны случаи свечения моря, вызванного колоссальным развитием *Gonyaulax polyedra*; количество их было так велико, что, отмирая, они губили население прибрежного мелководья. В Кильской бухте наблюдалось необычайно интенсивное развитие светящихся церациумов (*Ceratium tripos*). Этот же вид вызывал яркое свечение моря у берегов Новой Шотландии (бухта Ливерпуль); церациумов было так много, что, несмотря на бриз, море оставалось гладким (Dahlgren, 1915; Тарасов, 1943). В Азовском море биомасса динофлагеллят в летние месяцы достигает 3.5 г в 1 м³.

Возникает вопрос, почему эта многочисленная группа планктонных организмов не привлекает внимания гидробиологов, занимающихся вопросами биотических взаимоотношений зоо- и фитопланктона. Основная причина, повидимому, кроется в следующем: в методах лова планктонными сетями, в малых размерах динофлагеллят (менее 50 микронов), вследствие чего они слабо улавливаются планктонными сетями, а также в том, что динофлагелляты редко держатся у поверхности моря и потому менее заметны, чем диатомовые. В то время как основная масса диатомовых при цветении находится обычно в поверхностном слое моря, скопление динофлагеллят в большинстве случаев наблюдается, как указано выше, в более глубоких горизонтах (10 м).

С. Остенфельд в своем капитальном труде о фитопланктоне датских вод указывает для Северного моря очень много динофлагеллят, характерных и для Черного моря, в том числе и все вышеперечисленные. Максимум продукции многих наннопланктонных форм в датских водах приходится, как и в Черном море, на весенние месяцы апрель — май. Незначительное нахождение этих форм прежде (до исследований Ломана) Остенфельд объясняет чрезвычайно малыми их размерами и существовавшими до последних лет методами лова (Ostenfeld, 1913).

Со времени открытия Г. Ломаном этих бесчисленных мельчайших существ в глубинах Атлантического океана наннопланктон привлекает к себе внимание многих гидробиологов и в ряде случаев уже наводит на мысль, что высокая продукция зоопланктона, в частности *Calanus finmarchicus*, нередко наблюдаемая при отсутствии диатомей, находится в зависимости от наличия в море наннопланктона (Clarke, 1939).

В. Аткинс (Atkins, 1945), исследуя круговорот веществ в океане, приходит к заключению, что основную массу органического вещества в океане дают наннопланктонные организмы, а прочие группы фитопланктона, в том числе диатомовые, по значимости их роли в образовании органического вещества во много раз уступают наннопланктонным динофлагеллятам.

Вопросу о взаимной зависимости отдельных звеньев основного пищевого ряда пелагиали Каспийского моря посвящена исключительно ценная работа А. Л. Бенинга (1938). По его данным, в Каспийском море только незначительная часть населения халистатической области многочисленна и широко распространена по всей пелагиали. Из фитопланктонных организмов к этой группе относятся: *Amphidinium*, *Prorocentrum obtusum*, *Exuviaella cordata*, *Gonyaulax digitale*, три вида *Coscinodiscus* и пять видов *Chaetoceros*, большинство которых встречается в Черном море.

В целях выяснить взаимную связь основных компонентов пелагиали в Каспийском море А. Л. Бенинг произвел ряд анализов составных частей пищи веслоногих ракообразных, мизид и рыб. В результате анализов выяснилось, что в зимнее время (в феврале—марте 1934 г.) пища ракообразных состоит в основном из следующих организмов: флягелляты (главным образом *Prorocentrum obtusum*, *Exuviaella cordata* и некоторые другие), диатомовые (преимущественно *Coscinodiscus* sp. sp.), хризомонады и большое количество очень мелкого детрита, видимо органического происхождения. «В подавляющем количестве были найдены флягелляты, число отдельных экземпляров которых в одном кишечнике *Austromysis laxolepis* доходило до 70». «Представляет большой интерес, — пишет далее автор, — подойти к количественным соотношениям этой цепи, тем более что конечное звено (килька, пузанок и тюлень) имеет огромное значение в общем хозяйстве Каспия. К сожалению, основное звено этой цепи (флягелляты) в этом отношении еще не освещено» (там же).

Таково значение наннопланктонных динофлягеллят в биологической продуктивности Каспия в зимние месяцы (февраль—март). Можно предполагать, что и в летние месяцы значение их в пищевых взаимоотношениях фито- и зоопланктона не меньше. Мы заключаем это из следующих слов А. Л. Бенинга: «Летом в Каспии наблюдается совершенно исключительное по своей интенсивности размножение целого ряда форм (главным образом флягеллят, некоторых диатомовых, веслоногих, паракардид), не останавливающееся также и зимой» (там же).

Исследованиями Г. Н. Миронова (1941) установлено, что зоопланктон в Черном море в основном питается мельчайшими динофлягеллятами. В желудках *Calanus*, *Acartia* и других ракообразных в течение почти всего года больше всего обнаружено мелких *Exuviaella*, *Prorocentrum* и других динофлягеллят — до 65 особей в одном желудке.

Кормовая ценность отдельных групп фитопланктона и их роль в круговороте веществ в мировом океане становится очевидной после классических исследований академика В. И. Вернадского и проф. А. П. Виноградова. Химический элементарный состав динофлягеллят отличается от такового у диатомовых более значительным содержанием азота, углерода и белковых веществ (Вернадский, 1934, 1940; Виноградов, 1935). Оболочка клеток у динофлягеллят, в отличие от кремневого панциря диатомей, очень тонка, содержит очень мало золы, а нередко и совсем отсутствует (голые жгутиковые).

В результате просмотренного материала мы пришли к следующим заключениям. Приуроченность массового развития зоопланктона к весенне-летне-осеннему времени года находится в большой зависимости от массового развития в этот же период динофлягеллят. Впервые появляющиеся в массовом количестве весной (в морях умеренных широт в апреле — мае) динофлягелляты достигают максимальной продукции, так же как и зоопланктон, летом и осенью (июль — октябрь). Развитие зоопланктона меньше связано с температурой воды, чем с наличием достаточного количества

полноценной пищи. Значительное развитие его также в поздне-осеннее и в зимнее время года (ноябрь — декабрь) обусловлено достаточным количеством сохраняющихся до января динофлагеллят. Годовой цикл жизни зоопланктона в значительно большей степени зависит от динофлагеллят, чем от диатомовых, массовое развитие которых приходится на осенне-зимне-весеннее время года, лишь отчасти совпадая с периодом массового развития зоопланктонных организмов. Отмечаемые повсеместно меньшие, чем для диатомовых, численность и биомасса динофлагеллят, возможно, объясняются не только более медленным темпом роста и размножения последних, но и более интенсивным выеданием их животным населением моря (зоопланктоном, мальками рыб, моллюсками). Диатомовые водоросли имеют большее значение, чем прочие группы фитопланктона, в круговороте некоторых элементов в море, как кремний, мышьяк, иод и др., но в пищевых взаимоотношениях первое место принадлежит динофлагеллятам, особенно наннопланктонным формам последних. Подтверждением выедания динофлагеллят служит кратковременность существования в планктоне весенних форм, неожиданно быстрое их исчезновение и неоднократно повторяющееся появление их снова в планктоне.

Высокая весенняя продукция диатомей, возможно, оказывает косвенное влияние на продукцию животного населения планктона: периодически отмирая, они обогащают воду питательными веществами, в результате чего повышается плотность бактериального населения моря и увеличивается число мелких динофлагеллят, многие из которых лишены оболочек и способны к миксотрофному питанию. Подтверждением этому служат многие примеры увеличения количества зоопланктона, непосредственно следующего за периодом цветения диатомей. Бактерии, как известно, составляют значительную долю пищи зоопланктеров.

Продолжительность периода развития и темп размножения отдельных представителей и отдельных групп фитопланктона зависят от числа потребителей: чем меньше потребителей у данного вида, тем выше продукция. Цветение моря вызывается главным образом массовым развитием фитопланктонных организмов, не имеющих потребителей, или происходит в тех случаях, когда зоопланктон почему-либо избегает густые заросли фитопланктона как химически и физически неблагоприятную среду.

Количественное соотношение фито- и зоопланктона в Черном море на протяжении года очень сильно колеблется, но всегда фитопланктонных организмов неизмеримо больше, чем зоопланктеров. Для Севастопольской бухты, к сожалению, нет данных о годовом изменении численности зоопланктонных организмов, с которыми мы могли бы сопоставить наши данные по годовому изменению численности фитопланктона, поэтому мы использовали для этой цели материалы Е. Г. Косякиной по Новороссийской бухте. Условия в Новороссийской и Севастопольской бухтах, примерно, аналогичные, а количество фитопланктона в Новороссийской бухте и его сезонные изменения, судя по данным З. Н. Михайловской, мало отличаются от таковых Севастопольской бухты.

Располагая материалами по сезонным изменениям численности основных групп фитопланктона, мы сделали попытку определить, сколько на одного зоопланктера приходится фитопланктонных организмов и как количественные соотношения фитопланктона и зоопланктона изменяются на протяжении года.

Ранней весной, в феврале—марте, в период расцвета *Chaetoceros* и *Skeletonema*, на каждого зоопланктера приходится в среднем 250 тысяч клеток (156—374 тыс.) фитопланктонных организмов; в мае число клеток

фитопланктона, приходящееся на одного зоопланктера, достигает максимума в 20 млн. Летом и осенью на одного зоопланктера приходится не более 12 тыс. клеток фитопланктона, зимою 10 400—11 700. Совершенно иное соотношение получается, если рассчитать отдельно, сколько на каждого зоопланктера приходится диатомовых и сколько динофлагеллят и как изменяются эти соотношения в различные сезоны года. Количественное соотношение диатомовых водорослей и зоопланктона мало отличается от приведенных чисел, так как диатомовые по своей численности на протяжении большей части года преобладают над всеми прочими группами фитопланктона. Но количественное соотношение динофлагеллят и зоопланктона дает совершенно иную картину. В феврале и марте, когда показатель очень высок, около 250 тыс., динофлагеллят в планктоне очень немного: на каждого зоопланктера их приходится не более 62 особей. Малое количество в феврале—марте растительных организмов, годных для употребления в пищу, несмотря на одновременное богатство в фитопланктоне диатомовых (*Skeletonema*, *Chaetoceros*), является, повидимому, одной из причин резкого уменьшения численности зоопланктона в последующие месяцы: в апреле насчитывается всего 1300, а в мае 937 зоопланктонных организмов в 1 м³ воды (средние для горизонтов 0, и 7, и 21 м).

В мае количество пищи для зоопланктеров возрастает: около 8 млн. особей динофлагеллят насчитывается в 1 м³, в результате чего на одного зоопланктера приходится более восьми тыс. особей. В июне и в июле количество динофлагеллят продолжает возрастать, но и зоопланктонные организмы резко увеличиваются в числе, вследствие чего в июне и в июле показатель количественного отношения динофлагеллят к зоопланктону снижается до трех тысяч. Наиболее благоприятным периодом для зоопланктона в отношении пищевых взаимоотношений с фитопланктоном является позднее лето (август), время максимального развития динофлагеллят, когда на одного зоопланктера приходится до 10 тыс. особей наннопланктонных динофлагеллят (*Gonyaulax polyedra*, *Prorocentrum micans*, *Euxiella*). В ноябре и декабре количество пищи в виде динофлагеллят еще значительно: 2200—2600 особей на одного зоопланктера, чем и объясняется, повидимому, что зоопланктон в эти месяцы остается количественно богатым, несмотря на зимнее понижение температуры воды.

Таким образом, в пищевых взаимоотношениях между фитопланктоном и зоопланктоном наименее благоприятным временем года для последнего является период максимального развития диатомовых — с января по март, а наиболее благоприятным — летние месяцы, в период сравнительно малой численности фитопланктона, но и в то же время преобладания в планктоне динофлагеллят.

ПОКАЗАТЕЛИ СЕЗОННОЙ СТАДИИ ПЛАНКТОНА

Количественное соотношение фито- и зоопланктона и его изменение на протяжении года использовано В. Г. Богоровым для характеристики биологических сезонов в море. Это отношение названо автором показателем сезонной стадии планктона. «Можно считать за правило, что отношение фитопланктона к зоопланктону, выраженное в соизмеримых величинах (например, в весе), является величиной, характеризующей сезонную стадию развития планктона в данном море, районе, месте и т. п.» «Количественные отношения фито- и зоопланктона в определенное время хорошо характеризуют различные биологические сезоны» (Богоров, 1939).

Сезонный показатель биологической зимы в полярном море, по В. Г. Богорову, равен 0.1. Этот показатель характеризует почти полное отсутствие растительности; последние находятся под сплошными льдами преимущественно в стадии покоя; животного планктона больше, чем растительного.

Сезонный показатель биологической весны обычно более 10, бывает даже 100. Весною, вблизи кромки льда, среди разводий и полыней, резко преобладает фитопланктон. Особенно много развивается диатомовых, жгутиковых, а из животных — молодь, яйца, науплиусы и первые копепоидные стадии. Осадок планктона обычно зелено-коричневого цвета. Количество фитопланктона так велико, что с полным правом можно говорить о цветении моря.

Сезонный показатель биологического лета в полярном море 1—5. В это время количество зоопланктона почти равно количеству фитопланктона. Появляется много видов *Chaetoceros*, позднее сменяемых перидиниями, много личинок донных моллюсков, червей, усоногих и других раков. Общее количество планктона меньше, чем во время весеннего сезона. В цвете осадка большое значение приобретают красноватые и кремневые тона, характерные для массы мелких веслоногих рачков, развивающихся в это время.

Мы делаем попытку установить показатели биологических сезонов в море на основании количественного соотношения биомассы зоо- и фитопланктона для Черного моря. Последнее затрудняется тем, что мы не располагаем данными по годовому изменению биомассы зоопланктона Севастопольской бухты. Поэтому мы используем для нашей цели соответствующие материалы Е. Г. Косякиной по Новороссийской бухте (Косякина, 1940).

Годовое изменение биомассы фитопланктона мы сопоставили с годовым изменением биомассы зоопланктона. В условиях бухт Черного моря биомасса фитопланктона на протяжении всего года превышает биомассу зоопланктона, но в различное время года в различной степени. В зимние месяцы фитопланктон преобладает над зоопланктоном по величине биомассы в меньшей степени, чем во все прочие сезоны года: в 2—4 раза.

Ранней весной, в феврале—марте, в период расцвета диатомовых и численной бедности зоопланктона, биомасса фитопланктона превышает биомассу зоопланктона в 10—15 раз. Поздней весной, в апреле—мае, в связи с увеличением количества диатомей, с появлением в планктоне массовых форм динофлагеллят, а также вследствие слабого еще развития зоопланктона, биомасса фитопланктона в наибольшей степени, в 46—55 раз, превышает биомассу зоопланктона.

В начале лета, в июне, когда в планктоне еще присутствуют массовые формы диатомей, показатель количественного соотношения фито- и зоопланктона еще велик — 15, тогда как в июле, августе и в осенние месяцы, в период наибольшей численности зоопланктона, биомасса фитопланктона в 7—4 раза превышает биомассу зоопланктонных организмов.

Показатели биологических сезонов года в заливах Черного моря можно представить в следующем виде.

Сезонный показатель биологической зимы в бухтах Черного моря 1.6—3.5. Фитопланктон по величине биомассы преобладает над зоопланктоном в 2—4 раза. В фитопланктоне наблюдается большое видовое разнообразие. Преобладают диатомовые — виды *Chaetoceros*. Число клеток фитопланктона около 50 млн. в 1 м³, биомасса 200—400 мг в 1 м³. Число зоопланктонных организмов 4—5 тыс. в 1 м³, биомасса 118—120 мг. В зоопланктоне: *Aurelia*, *Pleurobranchia*, *Synchaeta*.

Сезонный показатель биологической ранней весны 10—15. Фитопланктон значительно преобладает над зоопланктоном. В фитопланктоне диатомовые *Skeletonema costatum* и виды *Chaetoceros* дают цветение моря. Число клеток фитопланктона 2—4 млрд. в 1 м³, биомасса 4—5 г в 1 м³. Окраска моря при цветении белесовато-серая, осадок планктона буро-желтый. Количество зоопланктона 5—14 тыс., биомасса 280—450 мг в 1 м³. В зоопланктоне те же виды, что и зимой: *Aurelia*, *Pleurobranchia*, *Synchaeta*. Последнее объясняется тем, что биологическая весна в Черном море для животного мира наступает позже, чем для растительного.

Сезонный показатель поздней весны 46—55. Фитопланктон по численности и биомассе еще более значительно преобладает над зоопланктоном. Массовое развитие *Chaetoceros radians* дает цветение моря. Окраска моря при цветении белесовато-серая. Число клеток фитопланктона достигает 30 млрд. в 1 м³, биомасса — 9 г в 1 м³. Осадок планктона желтый. Зоопланктон численно очень беден. Количество зоопланктеров около тысячи в 1 м³. Биомасса 140—160 мг. В зоопланктоне *Aurelia*, *Pleurobranchia* и *Synchaeta* постепенно исчезают. Появляются личинки *Gastropoda*.

Сезонный показатель биологического раннего лета 7—15. Фитопланктон численно преобладает над зоопланктоном. В фитопланктоне преобладают динофлагелляты. В начале лета диатомовые могут давать еще большую вспышку, при которой число клеток достигает 1.3 млрд. в 1 м³, а биомасса 5 г. Численность зоопланктонных организмов 10—12 тыс. в 1 м³, биомасса 90—340 мг. В зоопланктоне массовое появление личинок *Gastropoda* и начало появления крупной медузы — *Rhizostoma*.

Сезонный показатель биологического позднего лета 4—5. В фитопланктоне наблюдается массовое развитие *Noctiluca miliaris* и динофлагеллят: *Gonyaulax polyedra* и *Prorocentrum micans*, дающих цветение моря. Число клеток фитопланктона около 50 млн. в 1 м³, иногда достигает 100 млн.; биомасса 1—1.5 г в 1 м³. Окраска моря при цветении красно-бурая или розовато-серая. Количество зоопланктона 4—5 тыс., биомасса 200—220 мг в 1 м³. В зоопланктоне — *Cladocera*, *Sagittae* и *Rhizostoma*, — массами. Появляется *Pleurobranchia*. Множество личинок *Lamellibranchiata*.

Сезонный показатель биологической осени в море 4. В фитопланктоне — *Noctiluca*, *Gonyaulax* и *Prorocentrum*; иногда они развиваются в массовом количестве, следствием чего является цветение моря. Число фитопланктонных организмов 95—100 млн. в 1 м³, биомасса около 800 мг. Число зоопланктонных организмов 6—7 тыс., биомасса 200 мг. В зоопланктоне — *Sagittae*, *Pleurobranchia*.

В связи с изменением количественного соотношения зоо- и фитопланктона на протяжении года меняется и химический состав всего фитопланктона в целом. Большие изменения в химическом составе морского планктона на протяжении года происходят также в зависимости от преобладания в нем диатомовых или динофлагеллят.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ СОСТАВ ФИТОПЛАНКТОНА ЧЕРНОГО МОРЯ

В настоящее время в Черном море, согласно результатам произведенной нами сводки, насчитывается 325 видов фитопланктонных организмов, в том числе 272 вида (83 рода), встречающихся в различных частях Черного моря, и 53 вида, обнаруженных только в опресненном Одесском заливе.

В состав 272 видов входят:

<i>Diatomeae</i>	151 вид	47 родов
<i>Dinofla., ellatae</i>	97 видов	19 »
<i>Coccolithophoridae</i>	12 »	6 »
<i>Cyanophyceae</i>	6 »	5 »
<i>Silicoflagellatae</i>	3 вида	3 рода
<i>Chlorophyceae</i>	2 »	2 «
<i>Gysoflagellatae</i>	1 вид	1 род
Всего	272 вида	83 рода

В состав 53 видов, обнаруженных только в районе Одесского залива, входят: 42 вида диатомовых, 5 видов синезеленых и 6 видов зеленых, значительная часть которых относится к солоноватоводным, а некоторые к пресноводным формам.

Диатомовые водоросли по числу видов составляют 56% всех видов фитопланктонных организмов Черного моря, динофлагелляты — 36%, синезеленые, зеленые, кокколитофориды и др. все вместе составляют 8%. Некоторые из видов диатомовых водорослей, а именно большинство представителей группы *Pennatae* с тяжелыми створками (*Bacillaria*, *Campylodiscus*, *Surirella*, *Fragillaria*, *Rhaedonema*, *Grammatophora*, *Licmophora* и др.),¹ периодически обнаруживаются у дна или среди прибрежных зарослей макрофитов; некоторые, выделяя слизь, прикрепляются к субстрату, однако, отрываясь от последнего, они ведут планктонный образ жизни, делясь и образуя споры в подвешенном состоянии в воде. Среди зарослей цистозиры в Новороссийской бухте (в 1940 г.), а также среди харовых и рдеста в оз. Иссык-Куль (в 1943 г.) мы обнаруживали среди прочих эпифитных диатомей такие типично планктонные формы, как *Chaetoceros* и мелкие подвижные динофлагелляты (*Glenodinium*, *Gymnodinium*). Таким образом, некоторые планктонные организмы в ряде случаев, будучи живыми, опускаются на дно, а многие диатомовые, часть времени проводящие в прикрепленном состоянии, могут и свободно парить в воде, как типичные планктеры (*Navicula*, *Nitzschia*, *Synedra*, *Melosira* и др.).

Большинство диатомей являются обитателями бухт, заливов и прибрежной полосы открытого моря, т. е. типичными представителями неретического планктона. Среди диатомовых водорослей к наннопланктону относятся не более 20 видов: некоторые виды родов *Thalassiosira*, *Melosira*, *Cyclotella*, *Navicula*, *Cocconeis* и пр., клетки которых лишены выростов.

По количеству видов, по численности и биомассе среди диатомовых наиболее заметное место занимает род *Chaetoceros* с 33 видами; второе место по видовому разнообразию принадлежит *Coscinodiscus* (11 видов). Для Одесского залива отмечено большое число видов *Nitzschia*, *Synedra*, *Navicula*.

Среди динофлагеллят наибольшим числом видов отличается род *Peridinium*: в настоящее время зарегистрировано 29 видов, что составляет 31% всех видов динофлагеллят. Второе место по числу видов занимает род *Dinophysis* — 12 видов, за которым следуют *Glenodinium* — 10, *Gymnodinium* — восемь и *Gonyaulax* — шесть видов.

Более 50% всех видов динофлагеллят Черного моря относится к наннопланктону; многие из них являются массовыми формами фитопланктона

¹ Перечисленные формы в работах И. А. Киселева и П. И. Усачева приведены в списках фитопланктонных организмов (Киселев, 1932, 1935; Усачев, 1935).

(*Exuviaella*, *Prorocentrum*, *Phalacroma*, *Glenodinium*, *Gymnodinium*, *Gonyaulax* и др.).

В районе Севастополя мы насчитываем в настоящее время (с ранее указанными) 211 видов фитопланктонных организмов, в том числе: *Diatomeae* — 106 видов, *Dinoflagellata* — 88, *Silicoflagellatae* — три, *Cystoflagellatae* — один, *Coccolithophoridae* — семь, *Cyanophyceae* — четыре, *Chlorophyceae* — один, *Chrysomonideae* — один вид. Из 211 видов 116 приводятся нами впервые для района Севастополя, в том числе 55 видов обнаружены впервые в Черном море. В числе 106 видов диатомовых водорослей, зарегистрированных в планктоне района Севастополя, 57 обнаружены нами впервые для этого района, в том числе 35 видов, новых для Черного моря: 15 видов в других частях Черного моря еще не указаны, а 20 видов одновременно с ними обнаружены в Новороссийской бухте (Михайловская).

Среди диатомовых Черного моря особого внимания заслуживают виды, которые вселились сюда в течение последних лет и периодически развиваются в массовом количестве. К ним принадлежат: *Rhizosolenia calcar avis*, *Cerataulina bergonii*, *Leptocylindrus danicus*. В списке Л. В. Рейнгарда эти виды отсутствуют. По словам Рейнгарда (1909), *Rhizosolenia calcar avis* и *Leptocylindrus danicus*, характерные для Мраморного моря, в Черном море не встречаются.

Rh. calcar avis впервые в Черном море была обнаружена П. И. Усачевым в 1925—1926 гг. в Каркинитском заливе, где наблюдалось колоссальное ее развитие (Усачев, 1928). Тогда же Усачев наблюдал цветение ее в Азовском море (1927).

В районе Севастополя *Rh. calcar avis* встречается круглый год, относится к массовым формам, больше всего развивается осенью. В Каспийском море *Rh. calcar avis* впервые появилась летом 1934 г.; зимой и весной 1934 г. ее еще не было. «До 1934 г. эта форма не была известна для Каспийского моря. На протяжении менее одного года *Rhizosolenia calcar avis* заполнила собою верхний слой всего Каспийского моря и стала одной из самых доминирующих форм фитопланктона» (Яшнов, 1939).

Таким образом, в Черное и Азовское моря *Rh. calcar avis* проникла из Мраморного моря после 1909 г., в промежуток времени с 1909 по 1925 г.

В Каспийское море эта водоросль, повидимому, была занесена при опытах по акклиматизации в нем некоторых черноморских пород рыб и беспозвоночных животных. *Rh. calcar avis*, как известно, относится к числу фитопланктонных организмов, которые вызывают «исключение» животных, отпугивая от мест своего массового развития не только зоопланктон, но и косяки рыб.

Cerataulina bergonii, так же как и *Rh. calcar avis*, относится к крупным формам диатомей, имеющих игольчатую форму и прочный кремневый панцирь. В районе Севастополя встречается весь год, больше всего весной. *Leptocylindrus danicus* массовая форма фитопланктона, наибольшего развития достигает весной и осенью, но не каждый год.

Среди диатомовых наннопланктона, впервые обнаруженных в Черном море, заслуживает внимания очень мелкая *Thalassiosira nana* Lohm., которая периодически является массовой формой как в пределах Севастопольской бухты, так и в открытом море (осенью насчитывается до 30 тыс. в 1 л). Нахождение в северо-западной части Черного моря многочисленных мельчайших *Thalassiosira* (без указания вида) впервые отмечено П. И. Усачевым (1928). В Азовском море *Th. nana* относится к числу массовых форм, встречающихся осенью в числе свыше 5 млн. особей в 1 л (Усачев, 1926).

Chaetoceros radians Schutt, впервые обнаруженный нами в районе Севастополя весной 1939 г., исчисляется в 30 млн. клеток в 1 л, обуславливая весенний максимум в годовом изменении численности и биомассы фитопланктона. *Ch. radians*, как и *Ch. debile* и *Ch. socialis*, относится к числу самых мелких хетоцеросов. По морфологическим признакам все три вида очень близки между собою.

Ch. socialis встречается в виде шаровидных колоний (диам. до 1 мм); в районе Севастополя массовое развитие его наблюдается не каждый год. В 1946—1947 гг. занимал в фитопланктоне очень заметное место с осени до весны; в наибольшем количестве обнаружен осенью (до 1 млн. клеток в 1 л).

В числе 80 видов *Dinoflagellata*, приведенных в нашем списке для района Севастополя, 34 вида являются новыми для Черного моря, а 17 видов одновременно с ними обнаружены в Новороссийской бухте (Михайловская) и несколько позже в районе Карадага (Стройкина).

Многие из динофлагеллят, обнаруженные нами в Черном море (в осадочном материале), относятся к массовым формам. Наибольшее число новых видов для Черного моря (12) относится к очень мелким наннопланктонным формам: *Glenodinium*, *Gymnodinium*, *Spirodinium*, *Gyrodinium*. В районе Севастополя *Glenodinium* и *Gymnodinium* весной, летом и осенью встречаются до 40 тыс. в 1 л.

К массовым формам наннопланктона относятся также *Exuviaella cordata* Ostern и *Peridinium triquetrum* (Ehr.) Leb. *E. cordata* встречается на протяжении всего года; в наибольшем количестве, до 20 тыс. особей в 1 л, обнаружена

летом и осенью. Она является одной из доминирующих форм фитопланктонных группировок как в Севастопольской бухте, так и в открытом море. По морфологическим признакам *E. cordata* близка *E. balistica* Lohm. *P. triquetrum* относится к сезонным — весенним массовым формам, исчисляющимся в 43 тыс. особей в 1 л.

Любопытно, что мельчайшие формы динофлагеллят (некоторые виды *Glenodinium* и *Gymnodinium*), найденные нами только в осадочном материале, встречаются впервые в списках С. М. Переяславцевой (1886) и Р. Минкевича (1899), а позже никем больше не указаны.

Виды *Ceratium* чрезвычайно варьируют в своих морфологических признаках. В районе Севастополя нередко встречается *Ceratium tripos* var. *subsalsa*, f. *lineatum* с прямыми, вверх направленными рогами и *C. tripos*, var. *subsalsa*, f. *lata*, по строению и форме клетки близкий *C. tripos*, но отличающийся от последнего очень слабо развитыми рогами (фиг. 12). *C. furca*, по нашим наблюдениям, встречается в Черном море в двух экологических формах: 1) прибрежная форма, характерная для бухт, с широким диаметром клетки и грубой, толстой, темной оболочкой; 2) форма открытого моря с значительно меньшим диаметром клетки (в 3—4 раза), с тонкой, светло окрашенной оболочкой. Обе формы встречаются в одно-

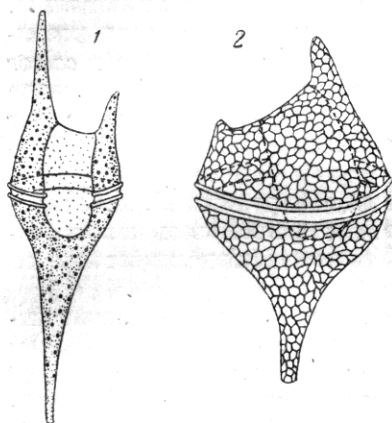


Рис. 12. Сезонная изменчивость *Ceratium tripos*

1 — *Ceratium tripos* var. *subsalsa* f. *lineata* Lohm.; 2 — *Ceratium tripos* var. *subsalsa* f. *lata* Lohm.

и то же время года. Кроме *C. fusus* в районе Севастополя нередко встречается близкий к последнему *C. extensum*, длина которого достигает 1 мм.

Среди динофлагеллят заслуживает также внимания впервые обнаруженный нами новый для Черного моря род *Cochlodinium* с двумя видами: *C. Archimedes* (Puchet) Lemm (встречен в районе Севастополя) и *C. citron* Kof. и Swez (в открытом море против южного берега Крыма).

Из четырех видов *Silicoflagellatae* *Hermesinum adriaticum* Sach. относится к числу массовых форм наннопланктона как в бухте, так и в открытом море; особенно в большом количестве *Hermesinum* встречается осенью в юго-восточной части Черного моря. Силикофлагелляты в Черном море, по сравнению с другими группами фитопланктона, малочисленны, но появление различных видов этой группы в планктоне характеризует различные биологические сезоны в море: *Distephanus speculum* относится к зимним формам, *Ebria tripartita* — к весенним, а *H. adriaticum* — к летне-осенним формам.

H. adriaticum Sach. впервые был обнаружен в Черном море Л. В. Рейнгардом (1909); позже, в 1924—1928 г., П. И. Усачевым и в 1932 г. Н. В. Морозовой-Водяницкой. Как новый род и новый вид в Средиземном море *H. adriaticum* описан в 1906 г. Захариасом, с указанием на его массовое развитие в Адриатическом море. Однако в сводке Ватова (Vatova, 1928) по Адриатическому морю *H. adriaticum* не указан ни в списке видов, ни в числе синонимов. Нет указаний на присутствие *Hermesinum* и в других морях.

Есть основание предполагать, что большинство авторов отождествляют *H. adriaticum* с близким родом *Dictyocha fibula* Ehrenb, сильно варьирующим и широко распространенным во многих морях и океанах, особенно в морях южного типа.

Наиболее интересной находкой для Черного моря является группа *Coccolithophoridae*, обнаруженная нами в районе Крыма в 1935—1936 гг. в числе 12 видов (6 родов). Представители этой группы относятся к мельчайшим организмам наннопланктона, впервые обнаруженным и описанным Ломаном в Атлантическом океане. Из 12 видов, приведенных в прилагаемом списке, пять встречены у входа в Севастопольскую бухту (*Pontosphaera Huxleyi* Lohm., *P. Haeckelli* Lohm., *Syracosphaera cardiformis* Schiller, *Rhabdosphaera styliifer* Lohm., *Calyptrorphaera oblonga* Lohm.); два обнаружены в районе Херсонесского мыса (*Pontosphaera Hartmanni* Lohm., *Syracosphaera dentata* Lohm.); четыре найдены в открытом море, против южного берега Крыма (*Pontosphaera Bigelovi* Gran u. Braarud, *Lohmannosphaera subclausa* Gran u. Praarud, *Calyptrorphaera incisa* Schiller, *Acanthoica acanthos* Schiller). В Каркинитском заливе обнаружены: *Rhabdosphaera styliifer* Lohm. и *Syracosphaera* sp. Lohm.

Большинство из перечисленных видов найдены в немногих экземплярах; более часто в районе Севастополя встречаются *Pontosphaera Huxleyi* и *Rhabdosphaera styliifer*.

Кокколитофориды в Средиземном море насчитываются миллионами в 1 л; на глубине 500 м они обнаружены в таком же количестве (1.1 млн. в 1 л), как и в самом верхнем горизонте 0—10 м; на глубине 1000 м они встречаются в количестве 0.9 млн. в 1 л (Bernard et Fage, 1936). В Черном море эта группа средиземноморских пришельцев не нашла, повидимому, достаточно подходящих для себя условий.

Фитопланктон Черного моря имеет в своем составе очень много форм, общих с Средиземным морем: около 50% видов, обитающих в Адриатическом море (Schröder, 1911; Vatova, 1928) и около 40% видов, указанных

для Неаполитанского залива (Issel, 1934), которые являются характерными формами и для Черного моря. Основные группировки фитопланктонных организмов, характеризующие биологические сезоны в Черном море, имеют в своем составе много общих форм не только с Средиземным морем, но и с Атлантическим океаном, с Северным морем и даже с полярными морями; наибольшее сходство обнаруживается между Черным морем и другими морями умеренных широт. Сравнение фитопланктона района Севастопольской бухты и аналогичных заливов других морей обнаруживает большое сходство его с фитопланктоном фиордов Северного моря.

Сравнительный анализ фитопланктона Черного моря и смежных морей, в историческом прошлом соединенных между собою (Черного, Каспийского и Аральского), также обнаруживает много общих форм и черт в годовом изменении систематического состава его, что открывает путь к выяснению истории происхождения фитопланктона Черного моря.

К ВОПРОСУ О ПРОИСХОЖДЕНИИ ФИТОПЛАНКТОНА ЧЕРНОГО МОРЯ

В. К. Совинский и К. Ф. Кесслер утверждали, что «фауну Черного моря нельзя рассматривать только как обедненную фауну Средиземного моря; напротив того, — писал Кесслер, — она есть фауна самобытная, которая уцелела от древнего Черноморско-Каспийского бассейна, а потом значительно обогатилась и продолжает обогащаться формами средиземноморскими» (Совинский, 1904).

Перед нами стоит вопрос: есть ли основания утверждать то же и в отношении флоры Черного моря, в частности в отношении фитопланктона?

Растения, как известно, более быстро, чем животные, заселяют водоем при наличии сообщения его с другим бассейном. Известно также, что переселение простейших растительных организмов нередко осуществляется воздушным путем — они заносятся ветром или птицами, чем в значительной степени объясняется большой процент космополитов среди фитопланктонных организмов. Вследствие этого фитопланктон меньше, чем прочие биологические группы, населяющие водоем, может быть использован для выяснения геологического прошлого данного бассейна и связанной с ним истории происхождения его растительного населения. Однако условия водоема как в настоящем, так и в прошлом неизменно остаются самым сильным фактором, отбирающим организмы, приспособленные к данным определенным условиям, и способствующим их большему или меньшему развитию. Количественное соотношение видов и особей, преобладание определенных форм, систематический состав массовых форм — в ряде случаев больше, чем систематические списки, отражают специфические особенности водоема и его обитателей.

С целью выяснить, из каких элементов состоит фитопланктон, населяющий в настоящее время Черное море, и в какой степени отражает он историю своего происхождения, мы произвели сравнение фитопланктона Черного моря и ряда смежных морей. Сравнение проведено с морями Каспийским и Аральским, с которыми Черное море было связано в историческом прошлом; со Средиземным, Адриатическим и Азовским морями, с которыми Черное море имеет широкое общение в настоящее время; с Северным морем, близость с которым в составе фитопланктона отмечалась рядом исследователей, и с морями более высоких широт (субарктическими и арктическими).

Сравнение обнаружило, что наибольшее число общих видов наблюдается между Черным морем, с одной стороны, и Средиземным и Адриатическим — с другой. Из 272 черноморских видов фитопланктона 178 видов (около 65%) являются общими формами с Средиземным морем, причем некоторые группы, как *Silicoflagellatae* и *Cystoflagellatae*, в полном составе встречаются в Средиземном море, тогда как группы, свойственные опресненным районам Черного моря, как *Cyanophyceae* и *Chlorophyceae*, представлены в Средиземном море в меньшем количестве (*Cyanophyceae* — 38%, *Chlorophyceae* — 25%).

Диатомовые и динофлагелляты, отличающиеся в Черном море большим, чем прочие систематические группы, видовым разнообразием, имеют в своем составе значительно больше представителей, характерных как для Черного, так и для Средиземного моря. Из 188 видов диатомовых Черного моря 111 видов (или 59%) представлены также и в Средиземном море. Мы используем для сравнения диатомовые водоросли, имеющие более или менее широкое распространение в Черном море, исключив из состава сравниваемых водорослей диатомовые опресненного Одесского залива.

Черноморские динофлагелляты представлены в Средиземном море в несколько меньшем числе, чем диатомовые: из 97 видов Черного моря в Средиземном море обитает 46 видов, или 48%.

Приводимые цифры (число видов и процентное соотношение последних) являются приближенными, так как: 1) число зарегистрированных видов нередко зависит от степени изученности различных групп фитопланктонных организмов; 2) число видов той или иной систематической группы, обнаруженных в водоеме, непрерывно меняется, обычно возрастая с каждым новым исследованием; 3) систематический состав населения водоема меняется также в связи с изменяющимися условиями среды и, наконец, 4) в связи с появлением новых пришельцев. Кроме того, производя подсчеты видов в различных морях, мы не имели возможности в полной мере использовать всю необходимую для этой цели литературу.

При сравнении с Средиземным и Адриатическим морями нами использованы работы М. Перагалло (Peragallo, 1904), Б. Шредера (Schröder, 1911), Б. Шуссинга (Schussing, 1915), сводка по флоре и фауне Адриатического моря А. Ватова (Vatova, 1928), труды О. Паульсена (Paulsen, 1930), Р. Исселя (Issel, 1934), Л. Рампи (Rampi, 1938) и ряд других. Некоторые из перечисленных исследований относятся к фитопланктону Адриатического моря, часть посвящена Неаполитанскому заливу, другие характеризуют фитопланктон открытой части Средиземного моря.

Нет сомнения в том, что флора Черного моря в период, предшествовавший прорыву Босфора, носила более выраженный характер солоноватоводной флоры, которая в наибольшей степени сохранилась в опресненных районах Черного моря (северо-западная часть, Одесский залив, лиманы, устья рек). Сообщение, возникшее между Черным и Средиземным морями, как известно, явилось причиной не только осолонения Черного моря, но и вселения в него многих фитопланктонных организмов, свойственных Средиземному и Мраморному морям, Босфору и в некоторой степени Атлантическому океану. Мы делаем попытку выявить, какая часть фитопланктона Средиземного моря представлена в Черном море; последнее косвенно укажет, какая часть средиземноморских видов оказалась способной проникнуть в Черное море и приспособиться к специфическим черноморским условиям.

Выше были указаны факты, подтверждающие непрерывно происходящее и в наше время заселение Черного моря новыми видами, свойствен-

ными Средиземному морю: *Rhizosolenia calcar avis*, *Cerataulina bergonii*, *Leptocylinndrus danicus*, и, возможно, многими другими, немассовыми формами, менее заметными вследствие более слабого их развития в Черном море.

По сводке А. Ватова, в Адриатическом море до 1928 г. было зарегистрировано 209 видов фитопланктонных организмов, в том числе *Diatomeae* — 84 вида, *Dinoflagellatae* — 82, *Silicoflagellatae* — два, *Cystoflagellatae* — один и *Coccolithophoridae* — 40 видов.

При сравнении списка видов, приведенного в сводке Ватова, с нашими списками черноморских видов обнаруживается, что из 84 видов диатомовых водорослей в Черном море встречается 57 видов (67.8%), из 82 видов динофлагеллят здесь обнаружено 34 (41.4%), из 40 видов кокколитофоридаов насчитывается восемь видов (20%). К числу общих с Адриатическим морем видов относятся также два вида силикофлагеллят (100%) и один вид цистофлагеллят (100%). Таким образом, из 209 видов Адриатического моря в Черном море в настоящее время обнаружено 102 вида, т. е. 50%. Многие из видов, общих для фитопланктона Черного и Адриатического морей, являются массовыми формами Черного моря; к таковым относятся более 20 видов диатомовых: *Skeletonema costatum*, *Coscinodiscus radiatus*, *Leptocylinndrus danicus*, *L. adriaticus*, *Rhizosolenia alata*, *Rh. calcaravis*, *Chaetoceros* (*Ch. curvisetus*, *Ch. decipiens*, *Ch. socialis*, *Ch. simplex*), *Cerataulina bergonii*, *Hemiaulus Hauckii*, *Thalassionema nitzschioides*, *Nitzschia closterium* и др.

В числе 34 видов *Dinoflagellata*, общих для Черного и Адриатического морей, более 15 видов являются массовыми или характерными формами в Черном море, как то: *Prorocentrum micans*, *Exuviaella compressa*, три вида *Ceratium* (*C. tripas*, *C. furca*, *C. fusus*), три вида *Dinophysis* (*D. caudata*, *D. acuta*, *D. ovum*), два вида *Glenodinium* (*Gl. lenticula*, *Gl. danicum*), шесть видов *Peridinium* (*P. crassipes*, *P. divergens*, *P. oceanicum*, *P. pedunculatum*, *P. pellucidum*, *P. Steinii*), *Protoceratium reticulatum* и др.

При сравнении фитопланктона Черного моря и Неаполитанского залива выявилось, что из 56 видов диатомовых водорослей, обнаруженных Р. Исселем (1934) в Неаполитанском заливе, 30 видов, т. е. 50%, встречаются и в Черном море. Динофлагелляты в Неаполитанском заливе, по данным Исселя, представлены в большем числе видов, чем диатомовые, а именно 88, из которых 25 видов (28.4%), т. е. меньше, чем диатомовых) встречаются в Черном море.

В западной, открытой части Средиземного моря, в районе Альборанского моря, которое находится под некоторым воздействием Атлантического океана, по данным О. Паульсена (1930), обнаружено 67 видов диатомовых водорослей и 101 вид динофлагеллят. Сравнение списков фитопланктонных организмов в Альборанском море с черноморскими показало, что в числе 67 видов диатомовых открытой части Средиземного моря имеются 36 видов (54%), которые встречаются и в Черном море, а из 101 вида динофлагеллят в Черном море известно только 28 видов, или 27%, т. е. такое же, примерно, соотношение, как и в Неаполитанском заливе.

Таким образом, различные районы Средиземного моря имеют в составе своего фитопланктона не одинаковое число видов, общих с Черным морем, и различные систематические группы не в одинаковой степени представлены в Черном море. Наибольшее сходство видового состава фитопланктона Черного и Средиземного морей обнаруживается в районе Адриатического моря, наименьшее — в западной части открытого моря, причем повсеместно диатомовые Средиземного моря представлены в Черном море

в большем числе видов, чем динофлагелляты. Можно предполагать, что динофлагелляты в меньшей степени, чем диатомовые, проникают в Черное море, как менее приспособленные к его условиям. Известно, что по направлению к югу количество динофлагеллят возрастает и соответственно этому процентное соотношение в морях диатомовых и динофлагеллят изменяется. Даже в пределах одного моря, например в различных районах Средиземного моря, процентное соотношение в планктоне диатомовых и динофлагеллят не одинаковое: в северо-западной части Средиземного моря, в районе Адриатического, диатомовые преобладают над динофлагеллятами, а в более южных частях, в районе Альборанского моря, а также в Неаполитанском заливе динофлагелляты по числу видов превышают диатомовые.

Мы сделали попытку проследить процентное соотношение числа видов диатомовых и динофлагеллят в морях различных географических широт, с тем чтобы определить положение Черного моря в этом отношении среди других морей (табл. 52).

Таблица 52

Процентное соотношение видов диатомовых и динофлагеллят в Черном море и в сравниваемых морях

Ф о р м ы	Арктические и субарктиче- ские моря	Северное	Черное	Адриати- ческое	Средизем- ное
<i>Dinoflagellata</i>	26	36	36	39	50
<i>Diatomeae</i>	65	57	56	40	30
Прочие	9	7	8	21	20
Итого	100	100	100	100	100

В наибольшей степени диатомовые по числу видов преобладают над динофлагеллятами в субарктических и арктических морях, где они составляют около 65% всех видов фитопланктонных организмов (в некоторых морях до 80%), тогда как динофлагелляты представлены 26%. В Северном море роль диатомовых в планктоне уже несколько снижается: диатомовые составляют около 60% всех видов, тогда как динофлагелляты возрастают до 36%. Черное море занимает промежуточное положение между Северным и Адриатическим, но ближе стоит к первому: диатомовые в Черном море составляют 56%, динофлагелляты 36%, прочие систематические группы 8%; в Адриатическом море диатомовые составляют 40%, динофлагелляты 39%, прочие 21%.

В Неаполитанском заливе и в Альборанском море перевес уже на стороне динофлагеллят, которые составляют около 50% всех видов фитопланктона, тогда как диатомовые не превышают 30%. Большой процент прочих видов в Адриатическом и Средиземном морях составляют в основном кокколитофориды.

Несколько иное соотношение получается, если в основу взять черноморские виды и постараться выявить, из каких элементов состоит фитопланктон Черного моря и, в частности, какие виды и в каком количестве Средиземное море уделило из своей флоры Черному морю. Для сравнения мы взяли один общий список видов для Средиземного и Адриатического морей, а из списка видов Черного моря исключили виды, характерные для солоноватых и пресных вод, обнаруженные только в Одесском заливе (табл. 53).

Таблица 53

Число видов фитопланктонных организмов, общих для Черного моря и сравнимых морей (в % к числу черноморских видов) *

Ф о р м ы	Черное море	Азовское море		Каспийское море		Аральское море		Средиземное и Адриатическое моря		Северное море		Арктические и субарктические моря	
	Число видов	Число видов, общих с Черным морем	%	Число видов, общих с Черным морем	%	Число видов, общих с Черным морем	%	Число видов, общих с Черным морем	%	Число видов, общих с Черным морем	%	Число видов, общих с Черным морем	%
<i>Diatomeae</i>	151	58	38	59	39	31	20	107	70	81	54	89	59
<i>Dinoflagellata</i>	97	16	17	11	12	8	8	54	56	41	42	41	42
<i>Coccolithophoridae</i>	12	—	—	—	—	—	—	7	58	1	8	—	—
<i>Cyanophyceae</i>	6	1	17	1	17	1	17	4	67	1	17	1	17
<i>Silicoflagellatae</i>	3	2	66	1	33	1	33	3	100	3	100	1	33
<i>Chlorophyceae</i>	2	—	—	—	—	—	—	2	100	1	50	2	100
<i>Cystoflagellata</i>	1	1	100	—	—	—	—	1	100	1	100	—	—
	272	78	29	72	26	41	6	178	65	129	47	134	49

* В число видов Черного моря не вошли виды, характерные для солоноватых и пресных вод, обнаруженные только в Одесском заливе.

В результате сравнения мы получили, что из 272 встреченных в Черном море видов 178 видов являются общими с Средиземным и Адриатическим морями, в том числе:

<i>Diatomeae</i>	107	ВИДОВ
<i>Dinoflagellata</i>	54	ВИДА
<i>Coccolithophoridae</i>	7	ВИДОВ
<i>Cyanophyceae</i>	4	ВИДА
<i>Silicoflagellatae</i>	3	»
<i>Chlorophyceae</i>	2	»
<i>Cystoflagellatae</i>	1	ВИД

Всего 178 видов

В числе 107 видов диатомовых водорослей, общих с Средиземным морем, входят: 85 видов (79%), имеющих широкое географическое распространение, встречающихся также в Атлантическом океане, в Северном море и в морях более высоких широт (субарктических и арктических); восемь видов, помимо Черного и Средиземного морей, обнаруженных в Атлантическом океане; шесть видов, помимо Черного и Средиземного морей, извест-

ных также в Азовском и Каспийском морях; восемь видов (80%), встреченных только в Черном и Средиземном морях. В состав последней группы входят пять видов случайных или временно планктонных, попавших из бентоса, и только три вида истинно планктонных форм (*Asteromphalus robustus*, *Leptocyclus adriaticus*, *Actinocyclus crassus*), в отношении которых у нас, однако, нет уверенности, что они не встречаются в других морях.

В числе 54 видов *Dinoflagellata*, общих для Черного и Средиземного морей, мы обнаружили: 35 видов (65%) с широким географическим распространением, встречающихся, помимо Черного и Средиземного морей, также в Северном море, в субарктических и арктических морях и в Атлантическом океане; два вида, помимо Черного и Средиземного морей, известных в Атлантическом океане; два вида, общих с Азовским, Каспийским и Аральским морями; 14 видов (26%), общих только с Средиземным морем. В число последней группы входит много мелких наннопланктонных динофлагеллят (*Exuviaella*, *Glenodinium*, *Gymnodinium*, *Amphidinium*), которые, как наннопланктон, во многих морях еще не исследованы. К этой же группе относятся два вида *Dinophysis*, два вида *Peridinium* и др. Можно предполагать, что некоторые виды этой группы, особенно мелкие динофлагелляты, сравнительно слабо еще изученные, в действительности имеют более широкое географическое распространение.

Виды *Silicoflagellatae* (*Distephanus speculum*, *Ebria tripartita*), встречающиеся как в Черном море, так и в Средиземном, относятся к широко распространенным формам. Представитель *Cystoflagellatae* — *Noctiluca miliaris* известен, помимо Черного и Средиземного морей, также в Северном море, в тропиках и в некоторых других морях, которых мы не затрагиваем. Представители *Cyanophyceae* и *Chlorophyceae*, общие для Черного и Средиземного морей, также относятся к широко распространенным видам. Большинство синезеленых, помимо Средиземного моря, встречаются также в Азовском и Каспийском морях; представители *Chlorophyceae* (*Halosphaera viridis* и *Trochiscia brachiolata*) обнаружены также в Северном море и в морях высоких широт. Большинство из семи видов *Coccolithophoridae*, общих с Средиземным морем, пять видов составляют в Атлантическом океане основную массу наннопланктона.

Таким образом, из 178 видов, общих для Черного и Средиземного морей, большинство (82 вида диатомовых, 35 динофлагеллят, пять кокколитофорида, три вида силикофлагеллят и некоторые другие, всего 130 видов, т. е. 73%) относится к формам, имеющим широкое географическое распространение. К числу специфических средиземноморских форм могут быть отнесены не более 20 видов (8—10%): около пяти видов диатомовых водорослей и 10—14 видов динофлагеллят.

Можно предполагать, что из Средиземного моря поступает значительно большее число видов в Черное море, но последнее, несомненно, отбирает только те формы, которые отличаются большой экологической приспособленностью в отношении солёности, температуры, кислорода и пр., т. е. теми свойствами, которыми отличаются космополиты. Истинно средиземноморские виды можно встретить только в юго-западной части Черного моря, в районе, прилегающем к Босфору.

Р. Иссель в своей работе по фитопланктону Неаполитанского залива (1934) приводит семь типичных группировок («формаций»), характерных для определенных сезонов года. При анализе этих группировок прежде всего обращает на себя внимание отсутствие динофлагеллят в числе руководящих форм: во всех группировках Средиземного моря в течение всего года такими формами являются диатомовые.

Второе обстоятельство, заслуживающее внимания, состоит в том, что на протяжении почти всего года руководящими формами фитопланктона в Средиземном море, по данным Исселя, являются виды *Chaetoceros*; в трех группировках (V, VIII, X), помимо *Chaetoceros*, также *Nitzschia seriata*: в апреле — *Ch. constrictus* и *Ch. affinis*; в августе — *Ch. affinis* и *N. seriata*; в сентябре — *Ch. rostratus*; в октябре — *Ch. rostratus* и *N. seriata*; в декабре — *Ch. affinis*. В феврале руководящими формами являются *Thalassiothrix fraunfeldi* и *Asterionella japonica*, но в число прочих основных форм группировки приведены только одни хетоцеросы (*Ch. decipiens*, *Ch. costatus*, *Ch. affinis*, *Ch. curvisetus*). Такое преобладание хетоцеросов над прочими видами в Средиземном море, и в частности над динофлагеллятами в летние месяцы, наводит на мысль, что автор составил характеристики сезонных группировок по селяному материалу.

Планктонные сети, как известно, в наибольшем количестве отбирают из планктона хетоцеросов, снабженных длинными щетинками, и колоннальные формы диатомовых, к которым относится и *Nitzschia seriata*, тогда как динофлагелляты, особенно мелкие формы, в массе остаются почти не уловленными сетями. В результате материалы Исселя по составу фитопланктонных группировок в Неаполитанском заливе оказываются несравнимыми с нашими данными по Черному морю. Хетоцеросы в Черном море, в неретической области, занимают руководящее место в фитопланктоне обычно с сентября по январь, после чего на первое место выступает *Skeletonema costatum*.

Не в меньшей степени обращает на себя внимание то обстоятельство, что *Skeletonema costatum* в Неаполитанском заливе только в мае занимает господствующее положение в фитопланктонных группировках, тогда как в Черном море *Skeletonema* преобладает в течение трех или четырех месяцев (с января по апрель). В мае, когда в Средиземном море наблюдается расцвет *Skeletonema*, в Черном море развитие ее почти прекращается. Такое несовпадение в сроках развития и цветения одной из наиболее заметных массовых форм фитопланктона Черного моря, а именно более короткий период расцвета *S. costatum* в Средиземном море возможно объясняется условиями светового режима, тогда как более позднее (в мае) цветение *Skeletonema*, чем в Черном море, может быть объяснено более заметным влиянием открытого моря на условия среды в Неаполитанском заливе, чем в районе бухт Черного моря. *S. costatum* относится к неретическим формам планктона.

В летние месяцы (август), когда в Неаполитанском заливе, по данным Исселя, в планктоне преобладают *Chaetoceros affinis* и *Nitzschia seriata*, в Черном море, в районе Севастополя, на первое место выступают динофлагелляты *Gonyaulax polyedra* и *Prorocentrum micans*. Более сходный состав группировок в Средиземном и Черном морях наблюдается только в декабре, когда господствующей формой является *Chaetoceros affinis*, а среди характерных форм преобладают *Thalassionema nitzschioides*, *Ceratium fusus* и др.

Таким образом, по систематическому составу фитопланктон Черного моря в наибольшей степени близок средиземноморскому, тогда как по периодам развития массовых форм и по систематическому составу руководящих форм фитопланктон Черного моря заметно отличается от фитопланктона Средиземного моря.

При сравнении фитопланктона Черного и Северного морей обнаруживается, что в составе черноморского фитопланктона имеется 127 видов, общих с Северным морем, в том числе:

<i>Diatomeae</i>	81 вид (64%)
<i>Dinoflagellata</i>	40 видов (31%)
<i>Silicoflagellatae</i>	3 вида
<i>Coccolithophoridae</i>	1 вид
<i>Cyanophyceae</i>	1 »
<i>Chlorophyceae</i>	1 »

Всего 127 видов

Из 81 вида диатомовых водорослей большинство — 52 вида — встречаются также в Средиземном море, в Атлантическом океане и в морях более высоких широт; из 40 видов динофлагеллят к этой группе широко распространенных форм относятся 26 видов (35%). В числе прочих общих видов семь диатомовых и семь динофлагеллят, помимо Черного и Северного морей, обнаружены также в Средиземном море; три вида диатомовых и пять динофлагеллят известны в арктических и субарктических морях, и только для трех видов диатомовых ареал распространения в настоящее время, согласно литературным данным, ограничен Черным и Северным морями (*Leptocylindrus minimus* Gran, *Chaetoceros angulatus* Schütt и *Synedra brockmani* Hust.).

Таким образом, Северное море из состава специфических северноморских форм уделило Черному морю только три вида, тогда как прочие 124 общих вида являются более или менее широко распространенными формами, свойственными и многим другим морям. Несмотря, однако, на малое число специфических форм, проникших из Северного моря в Черное, фитопланктон Северного моря имеет очень много общих черт с черноморским.

Сходный характер фитопланктона в двух сравниваемых морях создается не только 127 общими видами, но и общими руководящими формами основных сезонных группировок, а также сходной фенологией массовых форм.

Работы С. Остенфельда, Г. Грана, Г. Ломана, О. Паульсена, Клеве и др. показывают, что время появления, периоды развития и сроки цветения массовых и характерных форм фитопланктона в Северном море для большинства видов почти полностью совпадают с таковыми же в Черном море. К числу последних относятся: из диатомовых водорослей — *Skeletonema costatum*, *Leptocylindrus danicus*, *Rhizosolenia calcar avis*, *Rh. alata*, *Chaetoceros decipiens*, *Ch. curvisetus*, *Ch. socialis* (в Северном море февраль — апрель, в Черном море тогда же, но не в меньшем количестве развивается и в осенние месяцы, с сентября по ноябрь), *Cerataulina bergonii*, *Ditylium Brightwellii*, *Thalassionema nithzschoides*; из динофлагеллят общими с Северным морем сроками развития отличаются следующие массовые виды: *Prorocentrum micans*, *Gonyaulax polyedra*, *Glenodinium danicum*, *Ceratium fusus*, *C. tripos*, *Diplopsalis lenticulus*, *Peridinium triquetrum*, *P. Steinii*, *P. pedunculatum*, *P. crassipes* и др.

Сходство фитопланктона Черного и Северного морей выявляется также в численности некоторых массовых форм в период их цветения: *Skeletonema costatum* в Северном море, по данным Г. Грана, во время цветения исчисляется в 2,2 млн. клеток в 1 л; в Черном море 3—4 млн. *Chaetoceros socialis* в Северном море достигает 200 тыс. клеток; обычно такое же количество *Ch. socialis* наблюдается и в Черном море, в некоторые годы повышаясь до миллиона. *Ch. debilis* и в Северном и в Черном морях в период расцвета достигает миллиона клеток в литре.

В составе фитопланктона Черного моря имеется группа видов, которые обнаружены в Северном море, в субарктических и арктических мо-

рях, но не зарегистрированы для Средиземного моря. Для сравнения фитопланктона Черного моря с морями более высоких широт нами использованы работы И. А. Киселева (1928, 1932, 1935, 1938, 1940), Б. П. Мантейфеля (1938), К. И. Мейера (1938), П. И. Усачева (1935), П. П. Ширшова (1937) и др. В результате сравнения выявилось, что черноморский фитопланктон содержит 134 вида, которые обитают в морях субарктических, а многие из них и в арктических. В число этих общих видов входят:

<i>Diatomeae</i>	89 видов (66%)
<i>Dinoflagellata</i>	41 вид (30%)
<i>Chlorophyceae</i>	2 вида
<i>Silicoflagellatae</i>	1 вид
<i>Cyanophyceae</i>	1 »

Всего 134 вида

Более значительное число общих видов между Черным морем и субарктическими и полярными морями (Баренцово, Белое, Карское, море Лаптевых, Чукотское), чем между Черным и Северным (морями умеренного пояса), объясняется тем, что в некоторых субарктических морях у берегов СССР наблюдается большое опреснение (море Лаптевых, Белое море), в районе которого обнаружено много видов, общих с Черным морем. Большую часть общих видов составляют широко распространенные формы, в том числе 72 вида диатомовых, 30 видов динофлагеллят, зеленая водоросль *Halosphaera viridis*, из силикофлагеллят — *Distephanus speculum*, из синезеленых — *Lyngbya semiplena*, всего 105 видов (80%). Значительное большинство этих видов (70 диатомовых и все 30 динофлагеллят) обнаружены в Средиземном море.

Среди прочих общих видов диатомовых водорослей более десяти относятся к случайным планктонным формам (виды *Synedra*, *Navicula*, *Nitzschia*, *Amphora*, *Pleurosigma*, *Surirella*), многие из которых характерны для опресненных районов Черного, Азовского и Каспийского морей. Небольшая группа истинно планктонных форм в числе шести видов (*Porosira glacialis* (Grun) Jrg., *Thalassiosira gravis* Cleve, *Chaetoceros holsaticus* Schütt, *Ch. radians* Schütt, *Ch. simplex* Ost., *Ch. subtilis* Cleve) не указана для Средиземного моря и Атлантического океана, однако и эти формы не могут быть рассматриваемы как типичные северные по следующей причине. Четыре вида хетцеросов, указанные выше, известны, помимо Черного моря, также в морях Азовском и Каспийском, а *Porosira glacialis* и *Thalassiosira gravis* и в Северном.

Из 11 видов динофлагеллят, общих между Черным морем и арктическими морями и не обнаруженных в Средиземном море, шесть видов (*Exuviaella baltica*, *Peridinium conicoides*, *P. granii*, *P. minusculum*, *Gonyaulax triacantha*, *Goniodoma Ostenfeldi*) известны в Северном море, два вида (*Glenodinium trochoideum* и *Peridinium brevipes*) в Каспийском и Аральском и только три вида (*Dinophysis arctica*, *Gymnodinium rhomboides* и *Cochlodinium Archimedes*) в настоящее время известны, помимо Черного моря, в морях субарктических и арктических. Таким образом, почти все виды фитопланктонных организмов, общие между Черным морем и морями высоких широт, являются более или менее широко распространенными формами, свойственными не только морям умеренных широт, но и морям более южного типа (Черному и Средиземному).

В составе черноморского фитопланктона оказался ряд видов, именуемых «норвежскими», или «ледовыми», формами и считавшихся специ-

фическими формами полярных морей; в отношении некоторых предполагалось, что они являются «реликтовыми формами Баренцова моря» (Киселев, 1928; Ширшов, 1937). Сравнивая фитопланктон Черного моря и Баренцова, мы обнаружили, что некоторые из так называемых «норвежских», «ледовых» и «реликтовых» форм являются обычными формами не только в Черном море, но и в других морях еще более южного типа. В списках норвежских форм Баренцова моря, составленных Палибиным и Киселевым, среди других приведены следующие виды: *Rhizosolenia alata*, *Chaetoceros socialis*, *Ch. Willei*, *Ch. curvisetus*, *Nitzschia closterium*, *Coscinodiscus exentricus*, *C. centralis*, *Thalassiosira decipiens*, *Peridinium Steini*, причем *Ch. socialis* долгое время, до работ Ширшова, именовалась также ледовой формой.

Приведенное нами сравнение фитопланктона ряда морей дало нам возможность установить, что все перечисленные формы обладают широким географическим распространением. *Rhizosolenia alata*, *Chaetoceros socialis*, *Ch. curvisetus* и *Ch. Willei*, помимо Черного моря, известны также в Средиземном и Северном, в Атлантическом океане и, возможно, в ряде других морей, не затронутых нами. Следующие пять видов—*Nitzschia closterium*, *Coscinodiscus exentricus*, *C. centralis*, *Thalassiosira decipiens* и *Peridinium Steinii* встречаются в тех же морях, что и вышеперечисленные, но, помимо того, также в одном или в нескольких солоноватоводных бассейнах Азовского, Каспийского, Аральского.

В пределах Черного моря все перечисленные виды широко распространены, некоторые относятся к массовым формам: *Rhizosolenia alata*, *Chaetoceros curvisetus*, *Ch. socialis*, причем последний заслуживает особого внимания. В арктических морях П. П. Ширшов указывает *Ch. socialis* как массовую «поздневесеннюю» форму, вызывающую цветение Чукотского моря. В Черном море *Ch. socialis* встречается весной, осенью и зимой, но максимальное его развитие в Черном море приходится на осень (сентябрь—ноябрь), когда студенистые шары колоний достигают диаметра 1 мм, а число клеток—1 млн. в литре (сентябрь 1946 г. в районе Севастополя).

Впервые в Черном море *Chaetoceros socialis* был обнаружен нами у берегов Крыма в 1934 г., тогда же В. Н. Никитин нашел его в районе Батуми. До этого года нахождение *Ch. socialis* в Черном море не было отмечено предыдущими исследователями. З. Н. Михайловская, проводившая в 1934 г. тщательные круглогодичные наблюдения над фитопланктоном в Новороссийской бухте и в прилегающей части открытого моря, *Ch. socialis* в районе Новороссийска не обнаружила. Трудно представить, чтобы такие крупные колонии диатомовых, которые по размерам приближаются к ноктилюке и в сетяных пробах планктона образуют большой осадок, могли остаться незамеченными С. А. Зерновым, Л. В. Рейнгардом и другими исследователями Черного моря. Можно предполагать, что *Ch. socialis* является таким же поздним «пришельцем» в Черном море, как и *Rhizosolenia calcar avis*, *Cerataulina bergonii*, *Leptocylinthus daniels*, вселившиеся в Черное море в промежуток между 1908 и 1928 гг. Студенистая вязкая масса колоний *Ch. socialis*, при очень малых размерах клеток, особо благоприятствует переносу их по воздуху водяными перелетными птицами из одного водоема в другой.

В одной из предыдущих глав мы уже рассматривали вопрос о близости фитопланктона Азовского и Черного морей; в настоящей главе мы остановимся лишь на систематическом составе фитопланктона Азовского моря.

По данным П. И. Усачева, в Азовском море сдельтой р. Дона, его лиманами и Сивашом констатируется более 150 видов, которые следующим

образом распределяются по разным группам (в % ко всему составу):

<i>Peridineae</i>	24
<i>Diatomeae</i>	20
<i>Cyanophyceae</i>	11
<i>Flagellatae</i> и <i>Silicoflagellatae</i>	10
<i>Volvocales</i> , <i>Chlorophyceae</i> и все остальные	30
Неопределенные	5
	100%

«Из них, — по словам П. И. Усачева (1927), — собственно 80—100 видов являются характерными для самого моря с Таганрогским заливом, выделив из последнего пресную часть устья Дона». «Наиболее распространенной группой в фитопланктоне Азовского моря являются перидиниевые; некоторые из них (*Exuviaella cordata*, *Prorocentrum micans*, отдельные виды *Glenodinium*) вызывают красно-бурое окрашивание воды». «Сильное цветение с темнотурной окраской воды является также следствием массового развития *Rhizosolenia calcar avis*. Господствующими формами диатомовых в Азовском море являются: *Skeletonema costatum*, *Leptocylindrus danicus*, *Thalassiosira nana*, *Coscinodiscus biconicus*, *Rhizosolenia calcar avis*, *Chaetoceros radians*, *Ch. subtilis*, *Ditylium brightwellii*, *Thalassionema nitzschioides*, *Biddulphia mobiliensis*» (Усачев. Цит. Книповичем, 1932). Те же виды, как показали наши наблюдения, доминируют и в фитопланктоне Черного моря; цветение моря в обоих сравниваемых морях вызывается массовым развитием одних и тех же форм.

«С водою Керченского пролива в Азовское море проникают представители фитопланктона пролива, Таманского залива и Черного моря». «Некоторые обыкновенные представители фитопланктона Черного моря и Таманского залива, а именно *Ceratium tripos*, *C. fusus* и *C. furca*, вовсе не встречались в Азовском море, но начиная с 1926 г. два последних вида стали встречаться здесь, вероятно, вследствие прорыва зимою 1925/26 г. Тузлинской косы» (там же).

При сравнении фитопланктона Черного и Азовского морей выявилось наличие 89 общих видов, в том числе:

<i>Diatomeae</i>	62 вида
<i>Dinoflagellata</i>	16 видов
<i>Silicoflagellatae</i>	2 вида
<i>Cyanophyceae</i>	5 видов
<i>Chlorophyceae</i>	4 вида

Всего 89 видов

В число общих видов не включены «пришельцы» из Черного моря: две диатомеи — *Hemiaulus Hauckii* и *Rhizosolenia fragilissima* и четыре динофлагелляты — *Ceratium furca*, *C. fusus*, *Gonyaulax polyedra*, *Dinophysis caudata*, периодически попадающие в Азовское море с током черноморской воды. Из 62 общих видов диатомовых водорослей 44 вида имеют широкое географическое распространение, обитая, помимо Черного и Азовского морей, также в Средиземном, Северном, в субарктических морях и Атлантическом океане. К группе видов, обнаруженных только в Черном, Азовском и Средиземном морях и в Атлантическом океане, относятся: *Triceratium antediluvianum* и *Hemiaulus Haucki*. К числу видов, найденных в настоящее время только в Черном, Азовском и Каспийском морях,

относится *Chaetoceros Knipowitschi* Henck. Прочие диатомовые, общие с Азовским морем, в массе относятся к солоноватоводной флоре; большинство из них характерны для опресненных районов Черного моря, для Каспийского и Аральского морей и для прибрежной опресненной области некоторых субарктических морей; многие из них являются солоноватоводными космополитами, причем случайно планктонными, из оторвавшихся от грунта бентосных форм. Из динофлагеллят, общих с Азовским морем, 10 видов имеют широкое географическое распространение; два вида, помимо Черного и Азовского морей, известны только в Средиземном море; три вида общих для Черного, Азовского и для морей более высоких широт; один вид (*Exuviaella cordata* Ostenf.) в настоящее время обнаружен только в морях Черном, Азовском, Каспийском и Аральском.

Появление в Азовском море в течение последних лет ряда видов, обычных для Черного моря и не встречавшихся ранее в Азовском (виды *Serratium*, *Dinophysis* и др.), свидетельствует о постоянном взаимном обмене флорой, происходящем через Керченский пролив. Последний во взаимоотношении Черного и Азовского морей играет такую же роль, как Босфор во взаимоотношении Черного и Средиземного. Несомненно, что в Азовское море проникает значительно большее число черноморских видов, чем зарегистрировано нами, но несомненно также, что в этом море акклиматизируются только виды, обладающие большой приспособляемостью к резким колебаниям солености и большому опреснению воды. Солоноватоводные формы, проникающие из Азовского моря в Черное, в значительной части акклиматизируются в опресненных районах Черного моря. Широкий обмен, существующий между Черным и Азовским морями, настолько сближает их флору, что Азовское море можно рассматривать как залив Черного.

Между Черным и Каспийским морями в настоящее время насчитывается 83 общих вида фитопланктонных организмов, в том числе: *Diatomeae* — 69 видов, *Dinoflagellatae* — 12, *Silicoflagellatae* — один, *Cyanophyceae* — один. Из 19 видов *Dinoflagellatae*, обнаруженных И. А. Киселевым в Каспийском море, 12 встречаются в Черном море, причем большинство последних, а именно 10 видов, являются географически широко распространенными формами. К числу специфических каспийских форм динофлагеллят, которые в то же время являются общими с Черным морем, относится всего один вид — *Exuviaella cordata*, описанная Остенфельдом для Каспийского моря.

В числе 69 видов диатомовых, общих с Черным морем, 53 относятся к формам с широким географическим распространением; большинство из остальных 15 видов являются солоноватоводными формами, которые в Черном море обнаружены только в опресненном Одесском заливе. Для некоторых видов географическое распространение осталось еще не вполне выясненным. Специфические каспийские виды диатомовых, как *Chaetoceros Knipowitschi* Henck, в Черном море обнаружены только в Одесском заливе. Большинство видов, общих с Каспийским морем, характерны и для Средиземного: около 40 видов диатомовых и около 10 видов динофлагеллят.

К числу массовых форм, достигающих большого развития как в Черном, так и в Каспийском морях, относятся диатомовые *Skeletonema costatum*, *Rhizosolenia calcar avis*, *Chaetoceros radians*; динофлагелляты *Exuviaella cordata*, *Prorocentrum micans*, *Gonyaulax polyedra*.

В Каспийском море, как и во всяком солоноватоводном бассейне, диатомовые по числу видов преобладают над динофлагеллятами, однако последние, вследствие большой численности некоторых наннопланктонных

форм, имеют очень большое значение в биологической продуктивности Каспийского моря. По данным А. Л. Бенинга, наннопланктонные динофлагелляты являются основным, первым звеном в главной пищевой цепи Каспийского моря: флягелляты — ракообразные — пузанок — тюлень (Бенинг, 1938).

Динофлагелляты в Каспийском море, по наблюдениям Н. А. Самсонова, встречаются на глубинах до 500 м, причем одна и та же массовая наннопланктонная форма — *Exuviaella cordata* — была обнаружена на различных глубинах: от поверхности моря до 500 м, — явление, отмеченное Фажем (1936) в отношении мелких динофлагеллят в Средиземном море. «Последнее обнаруживает, — по словам Н. М. Книповича (1921), — большую гибкость организма в смысле приспособления к очень различным внешним условиям: различным температурам, различному содержанию кислорода и солей, различным давлениям и разным степеням освещения, от сильного освещения в верхних слоях до глубокой постоянной темноты, царствующей на больших глубинах».

Каспийское море, как известно, ни в какой период своего существования не находилось в сообщении с Средиземным морем, «вследствие чего, — писал В. К. Совинский (1904), — сохранило свое коренное первобытное население в наибольшей чистоте».

Однако произведенное нами сравнение фитопланктона Черного моря и Каспийского показало, что значительная часть не только общих для сравниваемых морей форм, но и вообще всего фитопланктона Каспийского моря состоит из форм, имеющих широкое географическое распространение.

Вселение в Каспийское море новых видов, общих с Черным морем, продолжается и в настоящее время, несмотря на изолированность Каспийского моря, в частности на отсутствие сообщения с Черным морем. Мы имеем в виду вышеописанный случай неожиданного появления в огромном количестве в Каспийском море летом 1934 г. *Rhizosolenia calcar avis*, ранее здесь неизвестной (Яшнов, 1939); незадолго до того эта крупная диатомовая водоросль вселилась в Черное море, повидимому, из Средиземного. Внедрение в изолированное Каспийское море новых видов фитопланктона осуществляется или по воздуху — перелетными водяными птицами, или при акклиматизации в Каспийском море новых видов животных, случайно заносимых человеком из других морей.

По словам В. К. Совинского (1904), «нахождение в Каспийском и Черном морях некоторого количества представителей северной фауны указывает на существование каких-то путей, по которым шло переселение этих форм из северных морей в Понто-Каспийско-Аральский бассейн». Среди фитопланктонных организмов, общих между Каспийским и Черным морями, мы не обнаружили видов, которые можно было бы назвать специфическими северными формами.

В Аральском море, по данным А. Л. Бенинга (1934), «планктон качественно чрезвычайно беден: его составляют около 40—50 видов водорослей и беспозвоночных, из которых лишь два вида водорослей (*Botryococcus braunii* Kütz и *Actinocyclus ehrenbergii* Ralfs) встречаются постоянно и в значительных количествах».

В ранее опубликованной работе Л. С. Берга «Аральское море» (1908) приведены следующие данные по флоре водорослей Аральского моря: «У берегов моря, а также в образцах грунта В. Аленицын собрал водоросли, которые были определены проф. И. Борщовым; им перечисляется 70 видов диатомовых, одна финохромовая, 13 зеленых и семь видов полисифоний, всего 91 вид. Из 76 морских и солоноватоводных форм 14 видов ока-

зались общими с Каспием, 62—с Балтийским и Немецким морями и лишь два эндемичных. Нахождение в Арале немалого числа представителей глубокого моря (*Coscinodiscus*, *Actinocyclus*, *Chaetoceros*, *Campylodiscus*) указывает, по мнению Борщова, на то, что современная флора водоема Арала представляет собою остаток некогда бывшей флоры обширного океанического бассейна».

Собранные Л. С. Бергом в 1899—1902 гг. материалы по водорослям Аральского моря были обработаны С. Остенфельдом, в списке которого приводятся: *Diatomeae* — 86 видов, *Dinoflagellatae* — 10, *Cyanophyceae* — 12, *Silicoflagellatae* — один вид. Значительная часть видов диатомовых и синезеленых относится к бентосным формам. Истинно планктонных форм среди диатомовых насчитывается не более 20 видов.

Сравнение списков водорослей Аральского моря, составленных С. Остенфельдом, А. Л. Бенингом, И. А. Киселевым, с нашими списками черноморских водорослей обнаруживает, что из 11 видов *Dinoflagellata* Аральского моря восемь встречаются в Черном море, а из 86 видов *Diatomeae* для Черного моря указано 36.

В числе восьми видов динофлагеллят, общих для Черного и Аральского морей, пять видов (*Exuviaella marina*, *Glenodinium lenticula*, *Gl. pilula*, *Gonyaulax spinifera*, *Peridinium achromaticum*) относятся к широко распространенным формам, встречающимся также в Средиземном, Северном и в морях более высоких широт; два вида (*Gymnodinium fissum*, *Gl. trochoideum*), кроме Черного и Аральского морей, указаны в северных морях, последний — также в Атлантическом океане. *Exuviaella cordata* Oстенf. является единственным видом, зарегистрированным, помимо Черного и Аральского морей, только в Азовском и Каспийском.

В числе 36 видов диатомовых водорослей, общих для Черного и Аральского морей, 22 вида (более 60%) обладают широким географическим распространением: они встречаются в Средиземном море и Северном, а также в морях более высоких географических широт. Десять видов, помимо Черного и Аральского морей, известны для Северного моря и для арктических и субарктических морей, некоторые указаны также для Атлантического океана, и только четыре вида диатомовых относятся к солоноватоводным формам, общим с Каспийским морем, которые в Черном море обнаружены только в опресненном Одесском заливе. К числу видов, общих для Черного и Аральского морей, относятся также: из синезеленых — *Nodularia spumigenia*, а из *Silicoflagellatae* — *Ebria tripartita*.

Таким образом, в настоящее время насчитывается всего 46 видов, общих для Черного и Аральского морей (диатомовых — 36 видов, динофлагеллят — восемь, силикофлагеллят — один, синезеленых — один вид), из которых 41 вид имеет более или менее широкое географическое распространение и только пять видов могут быть рассматриваемы как остатки древней арало-каспийской флоры.

Некоторые из вышеуказанных общих видов являются массовыми формами в фитопланктоне Черного моря: из динофлагеллят — *Exuviaella cordata*, *Glenodinium lenticula*, *Gl. trochoideum* принадлежат к наннопланктону. В числе диатомовых к массовым формам Черного моря относятся *Melosira moniliformis*, *Skeletonema costatum*, *Thalassiosira decipiens*, *Coscinodiscus granii*, *C. radiatus*, *Actinocyclus Ehrenbergii*, *Rhizosolenia fragilissima*, *Chaetoceros wighamii*.

Сравнительно малое число общих форм между Черным и Аральским морями объясняется геологическим прошлым Аральского моря и общей бедностью его населения. «Сравнительно недавно, — пишет Л. С. Берг

(1908), — в период понижения уровня Каспийского моря, Аральское море было пресным, проточным озером; из арало-каспийской флоры и фауны в нем сохранились только такие элементы, которые могли вынести совершенное опреснение... Отсюда понятна бедность населения Арала: как сравнительно молодое озеро оно не успело еще в достаточной мере заселиться новыми организмами, которые пришли бы на смену старой, почти истребленной арало-каспийской фауне и флоре».

То же мнение высказывал и С. Остенфельд, считавший, что фитопланктон Арала является с геологической точки зрения очень молодым; заселение Арала фитопланктонными организмами, по словам Остенфельда, шло по воздуху (ветром или птицами), обычными путями распространения микроскопических организмов.

В результате проведенного сравнения фитопланктона Черного моря и смежных морей можно сделать следующие выводы: фитопланктон Черного моря, как и многие другие биологические группы, состоит в основном из трех элементов: 1) из наиболее древних форм, сохранившихся от исторического прошлого опресненного Понто-Каспийско-Аральского бассейна; 2) из новых пришельцев, постоянно поступающих в Черное море из смежных морей, в первую очередь из морей, с которыми имеется непосредственное сообщение; 3) из наиболее многочисленной группы географически широко распространенных форм (космополитов), проникающих в Черное море различными путями: через Средиземное море и Босфор, по воздуху, случайным переносом при участии человека.

Первая группа в основном состоит из солоноватоводных форм, в настоящее время ютящихся в опресненных участках моря: в Одесском заливе, в Азовском море, вблизи устьев больших рек, повсеместно в прибрежных районах, опресненных сточными водами; они составляют около 20% всего состава фитопланктона Черного моря. Наибольшая часть этих форм относится к случайно планктонным, поступающим в планктон из группы бентосных и эпифитных форм. В Черном море эта группа организмов относится к наименее изученным. Возможно, что многочисленные виды диатомей, обнаруженные Аксентьевым в Одесском заливе, а в других местах Черного моря незарегистрированные, большинство из которых относятся к солоноватоводным формам, и являются видами, сохранившимися от древней флоры, некогда населявшей солоноватоводный бассейн Черного моря.

Преобладание в составе фитопланктона видов, встречающихся также в Средиземном море (около 70% диатомовых и 56% динофлагеллят), свидетельствует о том, что заселение Черного моря новыми, типично морскими формами непрерывно происходит через Средиземное море, Мраморное море и Босфорский пролив. Однако вновь вселяющиеся организмы не всегда бывают специфическими средиземноморскими видами. Типично средиземноморские виды фитопланктона, как указано выше, в Черном море насчитываются единицами (не более 10% всего состава фитопланктона Черного моря). Последнее, однако, не умаляет значения Средиземного моря как неизменного источника все новых переселенцев, непрерывно обогащающих фитопланктон Черного моря новыми видами.

Из Средиземного моря в Черное через Босфор, несомненно, проникает значительно большее число организмов, чем обнаруживается при исследованиях фитопланктона в районе Крыма и Кавказа. Доказательством этого может служить более богатый в видовом отношении планктон в прибосфорском участке Черного моря (М. А. Галаджиев обнаружил в прибос-

форском районе ряд типичных средиземноморских форм *Ceratium*), который, однако, широко не распространяется в Черном море. Подобно тому как многие пресноводные и солоноватоводные организмы, проникающие в Черное море из рек и лиманов, не обнаруживаются далеко от места своего развития, так и средиземноморские виды, вынесенные с током воды в Черное море, существуют в последнем только в течение некоторого времени или выживают только в участке, прилежащем к устью Босфора. Среди поступающих из Средиземного моря видов в Черном море выживают только организмы, обладающие большой амплитудой экологической приспособленности (эвригалинные, эвритермные, эврикисленные).

В наибольшей степени Черное море заселено видами, имеющими широкое географическое распространение (космополитами) и проникающими сюда различными путями (126 видов). Они составляют около 50% всех видов Черного моря. Довольно заметное место по числу видов занимают представители фитопланктона Северного моря и морей более высоких широт, не обнаруженные в Средиземном море, — 42 вида (15%).

Возможно, что в прошлом Черное море в большей степени, чем в настоящее время, сохраняло свое специфическое коренное население, но несомненно, что непрерывно вселяющиеся в Черное море все новые, широко распространенные формы, легко приспособляющиеся к различным условиям, оттесняют самобытную флору Черного моря в немногие участки, становясь при этом господствующими формами. Еще не так давно между Черным морем и Каспийским, между Черным и Аральским, а также и другими морями общие виды насчитывались единицами; в настоящее время мы насчитываем их сотнями, что объясняется значительно большей изученностью фитопланктона Черного моря и других морей, а также, возможно, более широким расселением космополитных форм.

Заканчивая главу о происхождении фитопланктона Черного моря, вновь отмечаем, что приводимые списки общих видов между Черным морем и сравниваемыми морями не являются в полной мере исчерпывающими, так как нами не использована вся мировая литература по фитопланктону анализируемых морей. Действительное число их, вероятно, значительно больше. Есть основание также предполагать, что изучение наннопланктона и океанического фитопланктона в открытых частях Черного моря, а также более детальное исследование прибрежных и солоноватоводных форм, до настоящего времени слабо изученных, еще больше пополнит списки фитопланктонных организмов Черного моря.

В области исследования фитопланктона Черного моря имеется еще много неразрешенных проблем первоочередной важности. Намечая план научно-исследовательских работ на Черном море, мы выдвигаем следующие проблемы и темы:

1. Наннопланктон и его роль в основных пищевых цепях Черного моря.
2. Взаимоотношение зоо- и фитопланктона.
3. Динамика возобновления фитопланктоном органического вещества в Черном море.
4. Исследование океанического фитопланктона в открытых частях Черного моря.
5. Фитопланктон прибосфорского района.
6. Фитопланктон вблизи устьев рек и лиманов.
7. Фитопланктон в районе филофорного моря.
8. Микрофлора прибрежного мелководья и ее участие в образовании планктона.

ВЫВОДЫ

В Черном море в настоящее время насчитывается (без Одесского залива) 272 вида, 83 рода фитопланктонных организмов, в том числе: *Diatomeae* — 151 вид, *Dinoflagellata* — 97, *Coccolithophoridae* — 12, *Cyanophyceae* — 6, *Silicoflagellatae* — 3, *Chlorophyceae* — 2, *Cystoflagellatae* — 1.

Значительная часть видов, обнаруженных только в районе Одесского залива (*Diatomeae* — 42 вида, *Cyanophyceae* — пять и *Chlorophyceae* — шесть), относится к солоноватоводным, а некоторые — к пресноводным формам.

Диатомовые и динофлагелляты в Черном море, в районе Севастопольской бухты, преобладают над прочими группами фитопланктона не только числом видов, но и более высокой численностью и биомассой. В период расцвета динофлагеллят организмы насчитываются тысячами (до 150 тыс. особей в 1 л), при расцвете диатомовых — миллионами (до 30 млн. клеток в 1 л). Биомасса фитопланктона в летний период, при расцвете динофлагеллят, определяется в большинстве случаев миллиграммами (до 1 г в 1 м³); в осенне-зимне-весенний период, при расцвете диатомовых, — граммами (до 12 г в 1 м³).

Наибольшее видовое разнообразие фитопланктона наблюдается поздней осенью и зимой (ноябрь — январь), тогда как лето отличается относительной бедностью видового состава. Максимальная численность и биомасса фитопланктона наблюдаются весной (с февраля по май); наименьшая численность и биомасса отмечены в зимние месяцы (декабрь — январь).

Ранневесенний максимум в развитии фитопланктона (февраль — март) вызывается интенсивным развитием диатомовой водоросли *Skeletonema costatum* до 4 млн. клеток в 1 л. Биомасса фитопланктона в период «цветения» *S. costatum* достигает в отдельных горизонтах 8 г в 1 м³ воды. Поздневесенний максимум (в мае) вызывается «цветением» диатомовой водоросли *Chaetoceros radians* и выражается в 30 млн. клеток в 1 л; биомасса *Chaetoceros* составляет около 12 г в 1 м³. В этот же период наблюдалось и массовое развитие *Cerataulina bergonii*.

Годовое изменение систематического состава, численности и биомассы фитопланктона не повторяется полностью на протяжении ряда лет, что объясняется особенностями условий каждого года.

Диатомовые водоросли в районе Севастопольской бухты в большинстве случаев держатся в поверхностном слое, максимальная биомасса их наиболее часто отмечена на глубине 0 м. Динофлагелляты и прочие систематические группы наиболее часто обнаруживаются на глубине 10 м. Максимальная биомасса всего фитопланктона одинаково часто отмечается на глубинах 0 и 10 м. Придонный слой отличается большей, чем в верхних слоях, биомассой чаще всего в период отмирания сезонных массовых форм.

Биомасса фитопланктона под 1 м² поверхности моря в районе Севастопольской бухты достигает 133 г. Наибольшая биомасса наблюдалась в феврале 1939 г. — 102 г и в мае того же года — 133 г. Летом биомасса 14 г, осенью 12 г, зимой — не более 3 г под 1 м² поверхности моря.

Среднегодовое количество фитопланктона в районе Севастопольской бухты составляет около 3 млн. клеток в 1 л, причем 99% составляют диатомовые. Среднегодовая биомасса всех фитопланктонных организмов определяется 3 г в 1 м³ воды.

По составу фитопланктона в Черном море намечается шесть биологических сезонов: 1) ранневесенний (февраль — март), 2) поздневесенний (апрель — май), 3) летний (июнь — июль), 4) позднелетний, или пред-

осенний (август — сентябрь), 5) осенний (октябрь — ноябрь) и 6) зимний (декабрь — январь).

Биологические сезоны характеризуются определенным систематическим составом фитопланктонных группировок. В годовом цикле жизни фитопланктона Черного моря существует два основных периода: 1) период высокой инсоляции и пониженной вертикальной циркуляции, во время которого в фитопланктоне преобладают динофлагеллаты (июнь — сентябрь), и 2) период умеренной и пониженной инсоляции при одновременной усиленной вертикальной циркуляции, на протяжении которого наблюдается массовое развитие диатомовых водорослей (сентябрь — май).

Суточный прирост численности и биомассы фитопланктона во время цветения моря очень велик: *Skeletonema costatum* в течение 24 часов в феврале дает продукцию (путем деления клеток) до 200 млн. клеток в 1 м³, что составляет суточную продукцию биомассы около 400 мг в 1 м³ (февраль 1947 г.). Суточная продукция только трех весенних массовых форм — *Chaetoceros*, *Cerataulina* и *Leptocylindrus* ежедневно обогащает фитопланктон в мае (1939 г.) на 100—120 млн. клеток в 1 м³, биомасса которых около 250 мг.

При рассмотрении вопроса о взаимоотношении зоо- и фитопланктона недооценивается роль наннопланктонных динофлагеллат в пищевых связях водных организмов. Фактором, определяющим весеннее массовое развитие зоопланктона, является не ранневесеннее цветение диатомовых в феврале — марте, а поздневесеннее массовое развитие динофлагеллат в апреле — мае. Наннопланктонных динофлагеллат в майском планктоне в Черном море, в районе Севастополя, насчитывается около 100 тыс. особей в 1 л. Действительная продукция их несоизмеримо больше, так как несомненно, что эти мелкие фитопланктонные организмы выедаются в первую очередь зоопланктонными организмами и их личинками. Приуроченность массового развития зоопланктона к теплоте времени года находится в большой зависимости от приуроченности к этому периоду массового развития динофлагеллат.

Цветение моря вызывается в большинстве случаев массовым развитием фитопланктонных организмов, не имеющих потребителей, или происходит в тех случаях, когда зоопланктон избегает густые заросли фитопланктона как химически или физически неблагоприятную среду.

Сравнительный анализ фитопланктона Черного моря в районе Севастопольской бухты и Азовского моря обнаруживает: одинаковый систематический состав массовых форм фитопланктона, одну и ту же последовательность в сезонной смене последних, однотипный характер годового изменения биомассы фитопланктона, однотипное количественное соотношение фито- и зоопланктона (преобладание в течение почти всего года биомассы фитопланктона над биомассой зоопланктона), что сближает Азовское море с бухтами и заливами Черного моря.

Сравнение Черного моря с другими морями привело к следующим выводам: 1) Черное море (в неретической области) не может считаться бедным в отношении продуктивности фитопланктона; 2) количество фитопланктона в морях, расположенных в пределах широт 90—40°, не убывает по направлению с севера на юг, от полярных морей до Черного моря; 3) достаточное количество в Черном море фитопланктона обеспечивает обильное развитие зоопланктона, а последний, являясь пищей многих рыб, обуславливает нормальную биологическую продуктивность Черного моря.*

* Продолжение на стр. 159.

Таблица 54 (продолжение)

Виды, встречающиеся в Черном море	Черное море												13
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	
	Район Севастополя (Черяслав- цева, 1886; Минкевич, 1899)	Район Севастополя (Гейнман, 1903; Рейнгард, 1909)	Одесский залив (Аксентьев, 1926; Усачев, 1928)	Район Севастополя (Морозова- Водяницкая, 1935-1940)	Новороссийская бухта (Михай- ловская, 1936)	Район Батуми (Никитин, 1938; Морозова-Водяницкая, 1940)	Район Карадага (Стройнина, 1940)	Азовское море	Каспийское море	Аральское море	Средиземное и Адриатическое моря	Северное море	Субарктические и арктические моря
<i>Glenodinium apiculatum</i> Zachar.	—	—	—	×	—	—	—	—	—	—	—	—	—
» <i>cinctum</i> Ehr.	×	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
» <i>danicum</i> Pauls.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
» <i>foliaceum</i> Stein.	×	—	—	×	—	—	—	×	×	—	×	×	×
» <i>lenticula</i> (Bergh.) Schill.	—	×	—	×	×	×	—	×	×	×	×	×	×
» <i>obliquum</i> Puchet.	—	—	—	×	—	—	—	×	×	×	×	×	×
» <i>paululum</i> Lindem.	—	—	—	×	×	—	—	—	—	×	×	×	×
» <i>pilula</i> (Ostenf.) Schill.	—	—	—	×	—	—	—	×	×	×	×	×	×
» <i>pulviusculus</i> Ehr.	×	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
» <i>rotundum</i> (Leb.) Schill.	—	—	—	—	—	—	×	—	—	—	—	—	—
» <i>trochoideum</i> Stein.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Peridinium achromaticum</i> Levand.	—	—	—	×	—	—	—	×	×	×	—	—	—
» <i>brevipes</i> Paulsen	—	—	—	×	×	—	—	—	×	×	—	—	—
» <i>brochi</i> Kof., Swes.	—	—	—	—	×	—	×	—	—	—	×	—	—
» <i>conicum</i> (Gran) Ostenf., Schm.	—	—	—	—	×	—	—	—	—	—	×	—	—
» <i>crassipes</i> Kof.	—	—	—	×	×	—	×	—	—	—	×	×	×
» <i>conicoides</i> Pauls	—	—	—	×	×	×	—	—	—	—	×	×	×
» <i>decipiens</i> Jörg.	—	—	—	×	—	—	—	—	—	—	×	×	×
» <i>depressum</i> Bail.	—	—	—	×	—	—	×	—	—	—	×	×	×
» <i>divergens</i> Ehr.	—	×	×	×	×	×	×	—	—	—	×	×	×
» <i>diabolus</i> Cleve	—	—	—	×	×	×	×	—	—	—	×	×	×
» <i>excentricum</i> Pauls	—	—	—	×	×	×	×	—	—	—	×	×	×
» <i>globulus</i> Stein	—	—	—	×	—	—	—	—	—	—	×	×	×
» <i>granii</i> Ostenf.	—	—	—	×	×	—	—	—	—	—	×	×	×
» <i>minusculum</i> Pavill.	—	—	—	×	×	×	×	—	—	—	×	×	×
» <i>Michaelis</i> Ehr.	—	—	—	×	×	×	×	—	—	—	×	×	×
» <i>oceanicum</i> Vanh.	×	×	—	×	×	×	×	—	—	—	×	×	×
» <i>orbiculare</i> Pauls	—	—	—	×	×	×	×	—	—	—	×	×	×
» <i>pedunculatum</i> Schütt	—	—	—	×	×	×	×	—	—	—	×	×	×
» <i>pellucidum</i> (Bergh) Schütt	×	—	—	×	×	×	×	—	—	—	×	×	×
» <i>pallidum</i> Ostenf.	—	—	—	×	×	×	×	—	—	—	×	×	×
» <i>pentagonum</i> Gran	—	—	—	×	×	×	×	—	—	—	×	×	×
» <i>subinermis</i> Pauls	—	—	—	×	×	×	×	—	—	—	×	×	×
» <i>Steinii</i> Jörg.	—	—	—	×	×	×	×	—	—	—	×	×	×
» <i>solidicorne</i> Mang.	—	×	—	×	×	×	×	×	—	—	×	×	×
» <i>spiniferum</i> Schill.	—	—	—	×	×	×	×	—	—	—	×	×	×
» <i>tabulatum</i> Ehr.	×	—	—	×	×	×	×	—	—	—	×	×	×
» <i>triquetrum</i> (Ehr.) Leb.	×	—	—	×	×	×	×	—	—	—	×	×	×
» <i>Williei</i> Huit.- Kaas	—	—	—	×	×	×	×	—	—	—	×	×	×
<i>Gonyaulax digitale</i> (Pouch.) Kof.	—	—	—	×	×	×	×	—	×	—	×	×	×
» <i>diegenis</i> Kof.	—	—	—	×	×	×	×	—	×	—	×	×	×
» <i>minima</i> Matz.	—	—	—	×	×	×	×	—	×	—	×	×	×
» <i>polyedra</i> Stein	—	—	—	×	×	×	×	—	×	—	×	×	×

Таблица 54 (продолжение)

Виды, встречающиеся в Черном море	Черное море							Азовское море	Каспийское море	Аральское море	Средиземное и Адриатическое моря	Северное море	Субарктические и арктические моря
	Район Севастополя (Переяславца, 1886; Минкевич, 1899)	Район Севастополя (Гейнман, 1903; Рейнгард, 1908)	Одесский залив (Аксентьев, 1926, Усачев, 1928)	Район Севастополя (Морозова-Водяницкая, 1935—1940)	Новороссийская бухта (Михайловская, 1936)	Район Ватуми (Никитин, 1939; Морозова-Водяницкая, 1940)	Район Карадага (Стройкина, 1940)						
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Gonyaulax polygramma</i> Stein	×	—	—	×	×	—	—	—	—	—	×	×	×
» <i>scrippsae</i> Kof.	—	—	—	—	×	—	×	—	—	—	—	×	—
» <i>spinifera</i> (Clap., Lach.) Dies.	—	—	—	×	×	—	×	×	×	×	×	×	×
» <i>triacantha</i> Jörg.	—	—	—	×	—	—	—	×	—	—	×	×	×
<i>Protoceratium reticulatum</i> (Cl., Lach. Butsch.	×	—	×	×	×	×	×	—	—	—	×	×	×
<i>Ceratium tripos</i> (O. F. Müll.) Nitzsch.	×	×	×	×	×	×	×	—	—	—	×	×	×
» <i>furca</i> (Ehrenb.) Duj.	×	×	×	×	×	×	×	—	—	—	×	×	×
» <i>fuscus</i> (Ehrenb.) Duj.	×	×	×	×	×	×	×	—	—	—	×	×	×
» <i>extensum</i> (Gourr.) Schröd.	—	—	—	×	—	×	×	—	—	—	×	×	—
» <i>hirundinella</i> O. F. Müller	—	—	—	—	×	×	—	—	—	—	×	×	×
<i>Coniodoma polyedricum</i> (Pouchet) Jörg.	—	×	—	×	—	—	—	—	—	—	×	×	—
» <i>acuminata</i> Ehr., Stein	×	×	—	—	—	—	—	—	—	—	×	×	—
» <i>Ostenfeldii</i> Pauls	—	—	—	×	—	—	—	—	—	—	—	×	×
<i>Pyrophacus horologicum</i> Stein	×	—	—	×	—	—	—	—	—	—	×	×	—
Итого	27	15	5	80	37	16	32	16	11	8	67	73	45
<i>Cystoflagellatae</i>													
<i>Noctiluca miliaris</i> Sar.	×	×	×	×	×	×	×	×	—	—	×	×	—
<i>Silicoflagellatae</i>													
<i>Hermesinum adriaticum</i> Sach	—	×	—	×	—	—	—	—	—	—	×	—	—
<i>Distephanus speculum</i> (Ehr.) Haeck.	—	×	—	×	×	×	×	×	—	—	×	×	×
<i>Ebria tripartita</i> (Schum.) Lem.	—	—	—	×	×	—	×	×	×	×	×	×	—
Итого	—	2	—	3	2	1	2	2	1	1	3	2	1

Таблица 55 (продолжение)

Виды, встречающиеся в Черном море	Черное море							Азовское море	Каспийское море	Аральское море	Средиземное и Адриатическое моря	Северное море	Субарктические и арктические моря
	Черное море (Меренковский, 1903)	Район Севастополя (Гейнман, 1903; Рейнгард, 1909)	Одесский залив (Лебедев, 1916; Аксентьев, 1926)	Район Севастополя (Морозова-Водяницкая, 1935—1940)	Новороссийская бухта (Михайловская, 1936)	Район Багуми (Никитин, 1939; Морозова-Водяницкая, 1940)	Район Карадага (Стройкина, 1940)						
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Chaetoceros borealis</i> Bail.	—	×	×	×	—	—	—	—	—	—	×	×	×
» <i>brevisetus</i> Axent.	—	—	×	×	—	—	—	—	—	—	—	—	—
» <i>ceratosporus</i> Ostenf.	—	—	—	×	×	—	—	—	×	—	—	—	—
» <i>convolutus</i> Castr.	—	—	×	×	—	—	—	—	—	—	—	—	—
» <i>compressus</i> Laud.	—	×	×	×	×	—	—	—	—	—	×	×	×
» <i>contortus</i> Schütt.	—	×	×	×	×	—	—	—	—	—	×	×	×
» <i>curvisetus</i> Cleve	×	×	×	×	×	×	×	—	—	—	×	×	×
» <i>danicus</i> Cleve	—	×	×	×	×	×	×	—	—	—	×	×	×
» <i>debilis</i> Cleve.	—	—	—	×	×	×	×	—	—	—	×	×	×
» <i>densus</i> Cleve	—	×	—	×	×	×	×	—	—	—	×	×	×
» <i>decipiens</i> Cleve	—	—	×	×	×	×	×	—	—	—	×	×	×
» <i>diversus</i> Cleve	—	—	—	×	×	×	×	—	—	—	×	×	×
» <i>gracilis</i> Schütt.	—	—	×	×	×	×	×	—	—	×	×	×	×
» <i>holsaticus</i> Schütt.	—	—	—	×	×	×	×	—	—	—	×	×	×
» <i>Knipowitschi</i> Henck.	—	—	×	—	—	—	—	×	×	—	—	—	—
» <i>Lauderi</i> Ralfs	—	×	—	—	—	—	—	×	×	—	—	—	—
» <i>laciniosus</i> Schütt.	—	—	×	×	×	—	—	—	—	—	×	×	×
» <i>mitra</i> (Bail) Cl.	—	—	×	×	×	×	×	—	—	—	×	×	×
» <i>odessanus</i> Axentjev	—	—	×	×	×	×	×	—	—	—	—	—	—
» <i>peruvianus</i> Brigh.	×	×	×	×	×	×	×	—	—	—	×	×	×
» <i>pseudocrinitus</i> Ost.	—	—	×	×	×	×	×	—	—	—	×	×	×
» <i>radians</i> Schütt.	—	—	×	×	×	×	×	—	—	—	×	×	×
» <i>similis</i> Cl.	—	—	×	—	×	—	—	—	—	—	×	×	×
» <i>simplex</i> Ostenf.	—	—	—	×	×	—	—	×	×	×	×	×	×
» <i>socialis</i> Laud.	—	—	—	×	×	×	×	—	—	×	×	×	×
» <i>subtilis</i> Cl.	—	—	×	×	×	×	×	—	—	×	×	×	×
» <i>subsecundus</i> (Grun.) Hust.	—	—	×	×	×	×	×	—	—	×	×	×	×
» <i>Willei</i> Gran ³	—	×	—	×	—	—	—	—	—	—	×	×	×
» <i>Wighamii</i> Bright	—	—	×	×	×	×	×	—	×	×	×	×	×
<i>Ditylimum Brightwellii</i> (West) Grun.	—	×	×	×	×	×	×	×	—	—	×	×	×
<i>Triceratium antediluvianum</i> (Ehr.) Grun.	—	—	—	×	×	×	×	×	—	—	×	×	×
<i>Biddulphia mobiliensis</i> Bail.	—	×	—	×	×	×	×	×	—	—	×	×	×
» <i>levis</i> Ehrenb.	—	×	×	×	×	×	×	×	—	—	×	×	×
<i>Cerataulina Bergonii</i> Perag	—	—	×	×	×	×	×	×	—	—	×	×	×
» <i>velifera</i> Mer.	×	×	×	×	×	×	×	×	—	—	×	×	×
<i>Hemiaulus Hauckii</i> Grun.	—	×	×	×	×	×	×	×	—	—	×	×	×
<i>Rhabdonema adriatica</i> Kütz.	—	—	—	×	×	×	×	×	—	—	×	×	×
<i>Striatella unipunctata</i> (Lyngb.) Ag.	—	×	—	×	×	×	×	×	—	—	×	×	×
<i>Grammatophora angulosa</i> (Kütz.) Ehr.	×	×	—	×	×	×	×	×	—	—	×	×	×
» <i>marina</i> (Lyngb.) Kütz.	×	×	×	×	×	×	×	×	—	—	×	×	×
<i>Meridion circulare</i> (Grev.) Ag.	×	—	—	×	×	×	×	×	—	—	×	×	×
<i>Licmophora abbreviata</i> Ag.	×	—	×	×	×	×	×	×	—	—	×	×	×
» <i>Ehrenbergii</i> (Kütz.) Grun.	×	—	×	—	—	—	—	—	—	—	×	×	×

Таблица 55 (продолжение)

Виды, встречающиеся в Черном море	Черное море												
	Черное море (Мережковский, 1903)	Район Севастополя (Гейнemann, 1903; Рейнгарт, 1909)	Одесский залив (Лебедев, 1916; Ансентьев, 1926)	Район Севастополя (Морозова-Водяницкая, 1935—1940)	Новороссийская бухта (Михайловская, 1936)	Район Ватуми (Никитин, 1939; Морозова-Водяницкая, 1940)	Район Карадага (Стройкина, 1940)	Азовское море	Каспийское море	Аральское море	Средиземное и Адриатическое моря	Северное море	Субарктические и арктические моря
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Licmophora flabellata</i> (Carm.) Ag.	—	—	—	×	×	—	—	—	×	—	×	×	—
»	×	—	—	×	×	—	—	—	×	—	×	×	—
<i>Synedra affinis</i> Kütz. ⁴	×	—	—	×	—	—	—	×	×	×	—	×	×
» <i>brockmanni</i> Hust.	×	—	—	×	×	—	—	—	×	—	×	×	×
» <i>crystallina</i> (Ag.) Kütz.	—	×	—	—	—	—	—	×	—	—	×	×	×
» <i>fulgens</i> (Grev.) W. Smith	—	×	—	—	—	—	—	×	—	—	×	×	×
» <i>Hennedyana</i> Greg.	—	×	—	—	—	—	—	—	—	—	×	×	×
» <i>pulchella</i> Kütz.	—	—	×	—	—	—	—	—	—	—	×	×	×
» <i>robusta</i> Ralfs.	—	×	—	—	—	—	—	×	—	—	×	×	×
» <i>tabulata</i> (Ag.) Kütz.	×	—	×	×	×	—	—	×	×	×	×	×	×
» <i>undulata</i> Bail	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×
<i>Surirella gemma</i> Ehr.	×	×	×	×	×	×	×	×	—	—	×	×	×
» <i>fastuosa</i> Ehr.	×	×	×	×	×	—	—	×	—	—	×	×	×
» <i>ovalis</i> Breb.	×	—	×	×	×	—	—	×	×	×	—	×	×
» <i>spiralis</i> Kütz.	—	—	×	×	×	—	×	×	×	—	—	×	×
» <i>striatula</i> Turp.	×	—	×	×	×	×	×	×	×	×	—	—	—
<i>Campylodiscus parculus</i> W. Sm.	—	—	—	×	—	—	—	×	×	—	×	—	×
» <i>Thuretii</i> Breb.	×	—	×	—	—	—	—	×	×	—	×	—	×
<i>Thalassionema nitzschioides</i> Grun.	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×
<i>Thalassiothrix frauenfeldii</i> Grun.	—	—	—	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×
<i>Cocconeis scutellum</i> Ehr.	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×	×
» <i>placentula</i> Ehr.	×	—	×	×	×	—	—	×	×	×	×	×	×
<i>Achnanthes brevipes</i> Ag.	—	—	—	×	×	—	—	×	×	—	×	×	×
» <i>longipes</i> Ag.	×	×	×	×	×	—	—	×	×	—	×	×	×
» <i>subsessilis</i> Ehr.	—	×	×	×	×	—	—	×	×	—	×	×	×
<i>Rhoicosphenia curvata</i> (Kütz.) Grun.	—	—	×	×	×	—	—	×	×	×	×	×	×
<i>Pinnularia directa</i> A. S.	×	—	×	×	—	—	—	×	×	×	×	×	×
<i>Navicula rhynchocephala</i> Kütz.	×	—	×	×	—	—	—	×	×	×	×	×	×
» <i>concellata</i>	×	—	×	×	×	—	—	×	×	—	×	×	×
» <i>digito-radiata</i> Gr. G. A. S.	×	—	×	×	×	—	—	×	×	—	×	×	×
» <i>lyra</i> Ehr.	×	—	×	×	×	—	—	×	×	—	×	×	×
» <i>elliptica</i> Kütz.	×	—	×	×	—	—	—	×	×	×	×	×	×
» <i>retusa</i> Breb ⁵	—	—	×	×	×	—	—	×	×	—	×	×	×
<i>Stauronella constricta</i> (Ehr.) Mer.	×	—	×	×	—	—	—	×	×	—	×	×	×
<i>Stauroneis aspera</i> Ehr.	—	—	×	×	—	—	—	×	×	—	×	×	×
<i>Pleurosigma angulatum</i> (Quek) W. Sm.	—	—	×	×	—	—	—	×	×	×	×	×	×
» <i>baltica</i> Ehr. Rabh ⁶	—	×	—	×	—	—	—	×	×	×	×	×	×
» <i>elongatum</i> W Sm.	—	×	—	×	—	—	—	×	×	×	×	×	×
» <i>formosum</i> W Sm.	—	—	×	—	—	—	—	×	×	×	×	×	×
» <i>Normanii</i> Ralfs	—	—	×	—	—	—	—	×	×	×	×	×	×
» <i>tenuissima</i> W Sm.	—	×	—	—	—	—	—	×	×	×	×	×	×
<i>Amphora angusta</i> Greg.	×	—	×	—	—	—	—	×	×	×	×	×	×
» <i>costata</i> W. W Sm.	×	—	×	—	—	—	—	×	×	×	×	×	×
» <i>marina</i> (W. Sm.) v. H.	×	—	×	—	—	—	—	×	×	×	×	×	×

Таблица 55 (продолжение)

Виды, встречающиеся в Черном море	Черное море							Азовское море	Каспийское море	Аральское море	Средиземное и Адриатическое моря	Северное море	Субарктические и арктические моря
	Черное море (Меренковский, 1903)	Район Севастополя (Гейнemann, 1903; Рейнгарт, 1909)	Одесский залив (Лебедев, 1916; Агасцьев, 1926)	Район Севастополя (Морозова-Водяницкая, 1935-1940)	Новороссийская бухта (Михайловская, 1936)	Район Батуми (Никитин, 1939; Морозова-Водяницкая, 1940)	Район Карадага (Стройкина, 1940)						
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
<i>Amphora ovalis</i> (Breb.) Kütz.	—	—	×	×	—	—	—	×	×	—	×	—	×
» <i>ostrearia</i> Breb.	—	×	—	—	—	—	—	×	×	—	×	—	×
» <i>hyalina</i> Kütz.	×	—	×	×	—	—	—	—	—	—	×	—	—
<i>Amphiprora alata</i> Kütz.	×	—	×	×	—	—	—	—	—	×	×	—	×
» <i>paludosa</i> W. Sm.	×	—	—	×	—	—	—	×	×	×	×	—	×
<i>Cymatopleura solea</i> (Bréb.) W. Sm.	×	—	×	—	—	—	—	—	×	—	×	—	×
» <i>elliptica</i> (Bréb.) W. Sm.	×	—	×	—	—	—	—	—	×	×	×	—	×
<i>Nitzschia Closterium</i> W. Sm.	—	—	—	×	×	×	×	—	×	—	×	—	×
» <i>constricta</i> (Greg.) Grun.	×	—	×	×	—	—	—	×	×	—	×	—	×
» <i>apiculata</i> (Greg.) Grun.	×	—	×	—	—	—	—	×	×	—	—	—	×
» <i>dissipata</i> (Kütz.) Grun.	×	—	×	—	—	—	—	—	—	—	×	—	×
» <i>insignis</i> Greg.	—	×	—	—	—	—	—	—	—	—	×	—	×
» <i>longissima</i> (Bréb.) Ralfs.	—	×	×	×	—	×	—	—	—	—	×	×	×
» <i>lanceolata</i> W. Sm.	×	—	×	—	×	—	—	—	—	×	×	—	×
» <i>punctata</i> (W. Sm.) Grun.	×	—	×	×	—	—	—	×	×	×	×	×	×
» <i>sigma</i> W. Sm.	×	—	×	×	—	—	—	×	×	×	×	×	×
» <i>spectabilis</i> (Ehr.) Ralfs.	—	—	×	—	—	×	—	—	—	—	×	—	—
» <i>tryblionella</i> Hantsch.	×	—	×	—	—	—	—	—	×	—	×	—	×
<i>Nitzschiella Lorenciana</i> Grun.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	×	—	—
<i>Nitzschiella tenuirostris</i> Mer.	×	—	×	×	—	—	—	×	—	×	×	—	—
<i>Asterionella gracillima</i> (Hantzsch.) Herb	—	—	×	×	—	—	—	—	—	—	×	×	×
<i>Bacillaria paradoxa</i> Gmel.	—	×	×	×	×	—	—	×	×	×	×	×	×
<i>Epithemia zebra</i> (Ehr.) Kütz.	—	—	×	×	—	—	—	×	×	×	—	×	×
Итого	50	46	92	96	57	28	35	58	59	31	110	95	90

1 Синоним Act. Ehr. var. crassa (W. Sm.) Hust

2 Син. Ch. affinis Lond.

3 Син. Ch. affinis var. Willei (Grun.) Hust.

4 Син. S. tabulata (Ay.) Kütz.

5 Син. Diploneis elliptica Kütz.

6 Син. Gyrosigma balticum (Ehr.) Ralfs.

7 Син. Gyrosigma tenuissimum W. Sm.

Фитопланктон Черного моря имеет в своем составе много общих форм со Средиземным морем. Более 50% видов, обитающих в Адриатическом море, и около 40 видов, указанных для Неаполитанского залива, являются характерными формами и для Черного моря. Более 50% черноморских видов (175 видов) являются обитателями Средиземного моря.

Таблица 56

Дополнительный список *Diatomeae* Черного моря
(Одесского залива, по Б. Н. Аксентьеву)

Виды, встречающиеся в Черном море	Азовское море	Каспийское море	Аральское море
	1	2	3
1. <i>Melosira crenulata</i> (Ehr.) Kütz.	—	—	—
2. <i>Melosira distans</i> Kütz.	—	—	—
3. <i>Melosira granulata</i> (Ehr.) Ralfs.	—	×	—
4. <i>Melosira varians</i> Ag.	—	—	—
5. <i>Cyclotella meneghiniana</i> Kütz.	—	×	—
6. <i>Chaetoceros graenlandicus</i> Cl.	—	—	—
7. <i>Chaetoceros recurvatum</i> Henck.	—	—	—
8. <i>Diatoma elongatum</i> (Lyngb.) Ag.	—	×	×
9. <i>Diatoma vulgare</i> Bory.	—	×	—
10. <i>Fragillaria virescens</i> Ralfs.	—	—	—
11. <i>F. crotonensis</i> Kitton	—	—	—
12. <i>F. hyaline</i> Kütz.	—	—	—
13. <i>Synedra acus</i> Kütz.	—	×	×
14. <i>S. fasciculata</i> Kütz.	—	—	—
15. <i>S. gallionii</i> Ehr.	—	—	—
16. <i>S. ulna</i> (Nitzsch.) Ehr.	—	×	—
17. <i>S. capitata</i> Ehr.	—	—	—
18. <i>Pinnularia quadratareae</i> A. S.	—	—	—
19. <i>P. rectangulata</i> (Greg.) Cl.	—	—	—
20. <i>Navicula gracilis</i> Kütz.	—	—	—
21. <i>N. radiosa</i> Kütz.	—	×	×
22. <i>N. liber</i> W. Sm.	—	—	—
23. <i>N. viridula</i> Kütz.	×	×	—
24. <i>N. peregrina</i> Ehr. Kütz.	—	—	—
25. <i>N. forcipata</i> Grev.	—	—	—
26. <i>N. Henedyi</i> W. Sm.	—	—	—
27. <i>N. palpebralis</i> Bréb.	—	—	—
28. <i>N. humerosa</i> Bréb.	×	—	×
29. <i>N. amphisbaena</i> Borg.	—	—	—
30. <i>N. vareillans</i> A. S.	—	—	—
31. <i>N. didyma</i> Ehr.	×	×	×
32. <i>N. Smithii</i> Bréb.	—	—	—
33. <i>Nitzschia panduriformis</i> Grun	—	×	—
34. <i>N. obtusa</i> W. Sm.	×	—	—
35. <i>Nitzschiella biplacata</i> Mer.	—	—	—
36. <i>N. longissima</i> (Bréb.) Ralfs.	—	—	—
37. <i>Cymbella variabilis</i> Wartm ¹	—	—	—
38. <i>Gomphonema olivaceum</i> (Lyngb.) Kütz.	—	—	—
39. <i>Ephithemia gibberula</i> (Ehr.) Kütz.	—	—	—
40. <i>Gyrosigma balticum</i> (Ehr.) W. Sm.	—	×	—
41. <i>Okedenia scopulorum</i> (Bréb.) Mer ²	—	—	—
42. <i>Donkinia recta</i> (Don.) Grün ³	—	—	—

¹ СИН. *C. ventricosa* Kütz.² СИН. *Amphora*.³ СИН. *Pleurosigma*.

Таблица 57

Виды, встречающиеся в Черном море	Черное море				Азовское море	Каспийское море	Аральское море	Средиземное и Адриатическое моря	Северное море	Субарктические и арктические моря
	Район Севастополя (Рейнгард, 1909; Морозова-Водяницкая 1935—1939)	Одесский залив (Усачев, 1938)	Новороссийская бухта (Михайловский, 1936)	Район Карадага (Стройкина, 1940)						
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Cyanophyceae</i>										
<i>Spirulina subsalsa</i> Oerst	—	—	×	—	—	—	—	—	—	—
<i>Oscillatoria nigroviridis</i> Thwait .	×	—	×	—	—	—	—	×	—	—
<i>Oscillatoria bonnemaisonii</i> Grouan.	×	—	×	—	—	—	—	×	—	—
<i>Richelia intracellularis</i> Schm. .	×	—	—	—	—	—	—	×	—	—
<i>Nodularia spumigena</i> Mert . . .	—	—	—	×	×	×	×	—	×	—
<i>Lyngbya semiplena</i> Ag.	×	×	×	—	—	—	—	×	—	×
<i>Chlorophyceae</i>										
<i>Trochiscia brachiolata</i> (Möb.) Lemm.	×	—	×	×	—	—	—	×	—	×
<i>Haloshaera viridis</i> Schmitz.	×	—	×	—	—	—	—	×	×	×

Таблица 58

Дополнительный список *Cyanophyceae* и *Chlorophyceae* Черного моря (опресненных районов)

Cyanophyceae

Microcystis ichtyoblabe Kg.
Merismopedia tenuissima Lemm.
Clathrocystis aeruginosa (Kg.) Henfr.
Anabena flos aquae (Lyngb.) Breb.
Aphanisomenon flos aquae (L.) Ralfs.

Chlorophyceae

Pediastrum boryanum (Turp.) Menegh.
 » *duplex* Meyen
Scenedesmus acuminatus (Lagerh.) Chlod.
 » *quadricauda* (Turp.) Bréb.
Polyedrium Schmidlei Schr.
Rafidium fasciculatum Kg.

Таблица 59

Виды, встречающиеся в Черном море	Азовское море	Каспийское море	Аральское море	Средиземное и Адриатическое моря	Северное море	Субарктические и арктические моря
<i>Goccolithophoridae</i>						
1. <i>Pontosphaera Huxleyi</i> Lohm. . .	—	—	—	×	×	—
2. <i>Pontosphaera Haeckelli</i> Lohm. . .	—	—	—	×	—	—
3. <i>Pontosphaera Hartmanni</i> Lohm. .	—	—	—	—	—	—
4. <i>Pontosphaera Bigelowi</i> Gran. u. Braarud	—	—	—	—	—	—
5. <i>Syracosphaera cordiformis</i> Schill.	—	—	—	—	—	—
6. <i>Syracosphaera dentata</i> Lohm. . .	—	—	—	×	—	—
7. <i>Syracosphaera spec.</i> Lohm. . .	—	—	—	—	—	—
8. <i>Rhabdosphaera styliifer</i> Lohm. . .	—	—	—	×	—	—
9. <i>Lohmannosphaera subclausa</i> Gran u. Braarud.	—	—	—	—	—	—
10. <i>Calyptrorphaera incisa</i> Schill. . .	—	—	—	×	—	—
11. <i>Calyptrorphaera oblonga</i> Lohm.	—	—	—	×	—	—
12. <i>Acanthoica acanthos</i> Schill. . .	—	—	—	×	—	—
Итого	—	—	—	7	1	—

Вселение в Черное море средиземноморских форм продолжается и в настоящее время: некоторые виды диатомей (*Rhizosolenia calcar avis*, *Cerataulina bergonii*, *Leptocylinthus danicus*), не известные ранее в Черном море, в настоящее время относятся к числу массовых форм фитопланктона Черного моря, вызывающих «цветение» моря.

Сравнение фитопланктона заливов Черного моря и заливов других морей обнаруживает большое сходство фитопланктона черноморских бухт с фитопланктоном норвежских фиордов и заливов субарктических и арктических морей. Также много общих форм обнаружено при сравнении фитопланктона Черного моря с фитопланктоном Каспийского и Аральского морей, в историческом прошлом входивших в состав одного бассейна.

Фитопланктон Черного моря в настоящее время состоит в основном из трех элементов: 1) из наиболее древних форм, сохранившихся от исторического прошлого опресненного Понто-Каспийско-Аральского бассейна;

Таблица 60

Годовое изменение численности фитопланктонных организмов в Севастопольской бухте в 1938—1939 гг. против Сухой балки (число клеток в 1 л)

Время сборов, месяцы	III	IV	V	VII	VIII	XI	XII	I	Сред- ние
<i>Dinoflagellata</i>									
1. <i>Prorocentrum micans</i>	2 950	3 017	13 900	27 450	13 417	5 517	16 220	2 433	10 613
2. <i>Glenodinium apiculatum, pilula</i> и др.	10 750	19 033	21 967	1 050	483	66	33	33	7 052
3. <i>Gonyaulax polyedra</i>	—	—	3 900	1 250	25 917	—	—	—	3 883
4. <i>Peridinium triquetrum</i>	850	14 533	13 933	—	—	—	—	—	3 665
5. <i>Exuviaella cordata</i> .	750	650	33	2 600	4 800	2 833	2 430	817	1 864
6. <i>Peridinium pedunculatum, Steinii</i> и др.	—	—	600	100	200	367	550	67	236
7. <i>Peridinium lenticula</i>	—	300	67	300	117	—	—	—	98
8. <i>Ceratium furca</i> . .	—	—	—	17	150	167	300	—	79
9. <i>Exuviaella compressa</i>	—	—	67	100	233	—	—	—	50
10. <i>Dinophysis caudata</i>	—	—	—	—	—	66	33	—	25
11. <i>Ceratium fusus</i> . .	—	17	—	17	—	66	—	67	21
2. <i>Peridinium crassipes</i>	—	—	—	—	83	—	—	—	10
13. <i>Protoceratium reticulatum</i>	—	—	—	—	50	—	—	—	6
Итого	15 300	37 550	57 467	32 884	45 450	9 082	19 566	3 417	27 602
<i>Diatomeae</i>									
1. <i>Skeletonema costatum</i>	—	—	133	—	—	—	2 400	68 000	8 817
2. <i>Thalassionema nitzchioides</i>	6 000	2 500	2 100	2 100	6 684	14 300	16 217	19 600	8 688
3. <i>Cerataulina bergonii</i>	—	17	—	—	—	37 616	1 600	21 720	7 619
4. <i>Thalassiosira nana</i> .	250	1 000	200	400	1 200	1 300	1 757	24 467	3 825
5. <i>Leptocylindrus danicus</i> и <i>adriaticus</i> . .	—	—	—	—	—	4 833	5 237	1 630	1 466
6. <i>Rhizosolenia fragilissima</i>	—	100	—	—	—	7 400	900	2 383	1 348

Таблица 60 (продолжение)

Время сборов, месяцы	III	IV	V	VII	VIII	I	XII		Сред- ние
7. <i>Chaetoceros curvise- tus</i> и др.	50	67	—	250	—	8 767	333	267	1 217
8. <i>Diploneis</i> и <i>Cocconeis</i>	50	200	133	483	533	100	900	1 550	494
9. <i>Navicula</i> sp. . . .	350	116	100	483	1 200	517	267	417	431
10. <i>Grammatophora ma- rina</i>	200	83	—	733	—	—	433	1 016	308
11. <i>Melosira monilifor- mis</i>	300	—	167	—	—	67	333	1 133	250
12. <i>Coscinodiscus</i> sp. .	150	67	33	50	33	317	550	100	162
13. <i>Thalassiothrix lon- gissima</i>	300	150	—	—	100	300	100	—	119
14. <i>Pleurosigma</i> sp. . .	50	—	33	—	—	483	133	200	112
15. <i>Licmophora</i> sp. . .	150	50	300	17	50	—	100	—	88
16. <i>Rhabdonema adria- ticum</i>	200	67	67	—	—	—	33	67	54
17. <i>Pinnularia</i> sp. . . .	—	—	—	—	—	—	217	200	52
18. <i>Nitzschia</i> sp. . . .	150	—	67	—	—	—	—	—	27
19. <i>Rhizosolenia calcar- avis</i>	—	—	—	150	33	—	—	—	23
Итого	8 200	4 417	3 333	4 666	9 833	76 000	31 550	142 750	35 096
<i>Silicoflagellatae</i>									
1. <i>Distephanus speculum</i>	—	200	—	167	—	1 950	2 884	533	717
2. <i>Hermisimum adriaticum</i>	—	17	—	—	583	—	33	—	79
3. <i>Ebria tripartita</i> . . .	100	—	33	—	—	—	—	—	16
Итого	100	217	33	167	583	1 950	2 917	533	812
Споры и мелкие жгу- тиковые	200	233	67	267	467	567	500	300	315
Всего клеток фито- планктонных организ- мов в 1 л воды	23 800	42 417	60 900	37 984	56 333	87 599	54 533	147 000	63 825

Таблица 61

Годовое изменение численности фитопланктонных организмов в Севастопольской бухте в 1938—1939 г., против Биологической станции (число клеток в 1 л)

Время сбора	1/XI	15/XII	16/I	28/II	24/III	15/V	13/VI	27/VI	3/VII	10/VII	Среднее
<i>Dinoflagellata</i>											
1. <i>Prorocentrum micans</i>	22 267	1 167	783	33	33	1 400	11 600	22 100	5 466	4 000	6 855
2. <i>Exuviaella cordata</i>	933	5 407	1 633	700	33	1 033	3 800	5 600	6 800	18 100	4 404
3. <i>Glenodinium apiculatum</i>	—	833	—	—	233	4 033	4 200	400	67	1 200	1 297
4. <i>Peridinium Sreinii, pedunculatum</i> и др.	233	710	167	167	33	133	2 400	1 600	1 666	1 500	701
5. <i>Gonyaulax polyedra</i>	—	—	—	—	—	—	—	5 000	200	200	540
6. <i>Peridinium triquetrum</i>	—	—	—	—	—	1 267	—	—	67	—	133
7. <i>Ceratium furca</i>	183	33	—	—	—	—	—	900	200	—	132
8. <i>Exuviaella compressa</i>	—	57	17	—	—	—	—	100	200	100	47
9. <i>Dinophysis caudata, acuminata</i> и др.	70	77	—	—	—	—	—	100	200	—	45
10. <i>Ceratium fusus</i>	59	26	17	—	—	—	—	100	67	—	26
11. <i>Peridinium crassipes</i>	—	—	—	—	—	33	—	—	—	70	10
12. <i>Ceratium tripos</i>	—	—	—	—	—	33	—	—	—	—	3
Итого	23 763	8 310	2 617	900	332	7 932	22 000	35 900	14 933	25 170	14 223
<i>Diatomeae</i>											
1. <i>Chaetoceros radicans</i>	—	—	—	—	—	20 040 000	—	—	—	—	2 505 000
2. <i>Skeletonema costatum</i>	—	3 333	15 500	2 244 900	2 132 500	—	—	20 500	467	4 200	551 102
3. <i>Cerataulina bergonii</i>	51 833	8 933	10 667	950	384	161 667	811 000	870 000	78 667	1 200	139 302
4. <i>Leptocylindrus danicus и adriaticus</i>	2 993	4 310	333	—	—	—	451 800	15 000	—	1 300	30 211
5. <i>Thalassionema nitzschioides</i>	12 433	13 600	8 167	4 325	7 400	2 400	800	10 250	3 933	900	7 033
6. <i>Chaetoceros curvisetus</i> и др.	9 243	500	33	533	567	33	10 000	300	667	12 400	2 824

11*	7. <i>Diploneis</i> и <i>Cocconeus</i>	183	2 950	284	41	233	433	1 200	5 400	4 733	1 900	1 402
	8. <i>Thalassiosira nana, decipiens</i> и др.	—	2 000	9 533	83	300	300	3 000	600	1 000	2 900	2 090
	9. <i>Grammatophora marina</i>	534	3 943	400	—	200	967	400	—	600	900	837
	10. <i>Navicula</i> sp.	233	1 517	217	550	—	100	200	1 400	2 800	1 400	677
	11. <i>Melosira</i> sp.	217	317	300	2 417	—	100	400	—	—	—	380
	12. <i>Coccinodiscus</i> sp.	627	517	200	183	100	67	—	—	133	300	200
	13. <i>Pleurosigma</i> sp.	—	557	83	—	—	—	—	—	—	400	183
	14. <i>Rhabdonema adriaticum</i>	—	1 067	67	—	—	133	100	—	—	100	171
	15. <i>Thalassiothrix longissima</i>	—	300	—	433	—	—	—	—	—	900	148
	16. <i>Rhizosolenia fragilissima</i>	350	343	467	—	—	—	—	—	—	—	145
	17. <i>Pinnularia</i> sp.	183	700	33	—	167	—	1 600	—	—	—	136
	18. <i>Fragillaria</i> sp.	—	—	—	—	233	—	—	—	67	—	134
	19. <i>Licmophora</i> sp.	—	183	83	42	33	233	—	—	533	400	130
	20. <i>Nitzschia</i> sp.	—	300	—	—	—	—	—	—	—	100	444
	21. <i>Rhizosolenia calcar avis</i>	217	23	—	—	—	—	—	—	—	100	30
	22. <i>Achnanthes</i> sp.	—	—	33	—	—	33	—	—	—	100	15
	23. <i>Rhizosolenia alata</i>	17	—	—	—	—	—	—	—	—	100	15
	24. <i>Dithyllum brighwellii</i>	17	17	—	—	33	—	—	—	—	—	8
	25. <i>Hemiaulus Haucki</i>	—	23	—	—	—	—	—	—	—	—	3
Итого												
		79 130	45 433	46 100	2 255 283	2 142 150	20 206 467	1 270 500	923 400	93 600	29 500	3 242 220
<i>Silicoflagellatae</i>												
	1. <i>Disterphanus speculum</i>	727	507	400	925	133	100	—	—	—	—	349
	2. Споры и мелкие жгутиковые	350	167	300	425	300	200	200	300	133	800	307
Всего клеток фитопланктонных организмов в 1 л воды												
		103 943	54 417	49 417	2 257 533	2 142 915	20 214 699	1 292 700	959 650	108 666	55 470	3 257 101

Таблица 62

Годовое изменение биомассы фитопланктонных организмов в Севастопольской бухте в 1938—1939 гг. против Сухой балки (биомасса в мг в 1 м³)

М е с я ц ы	III	IV	V	VII	VIII	XI	XII	I	Сред- ние
<i>Dinoflagellata</i>									
1. <i>Prorocentrum micans</i>	43.38	49.45	227.96	450.18	220.04	90.47	265.95	39.90	174.04
2. <i>Gonyaulax polyedra</i> .	—	—	91.26	29.25	606.46	—	—	—	90.87
3. <i>Glenodinium apiculatum, pilula</i> и др. .	43.0	76.13	99.87	4.20	1.93	2.40	0.13	0.13	28.47
4. <i>Peridinium triquetrum</i>	5.86	100.28	96.14	—	—	—	—	—	25.28
5. <i>Peridinium pedunculatum, Steinii</i> и др.	—	—	60.00	3.20	6.40	36.65	55.00	6.68	20.99
6. <i>Exuviaella cordata</i> .	3.00	2.60	0.13	10.40	19.20	11.33	9.75	3.27	7.46
7. <i>Ceratium furca</i> . . .	—	—	—	1.12	10.68	11.25	20.25	—	5.41
8. <i>Peridinium lenticula</i>	—	9.60	2.14	9.60	3.74	—	—	—	3.13
9. <i>Peridinium crassipes</i>	—	—	—	—	12.50	—	—	—	1.56
10. <i>Ceratium fusus</i> . .	—	1.50	—	1.50	—	6.0	—	3.33	1.54
11. <i>Exuviaella compressa</i>	—	—	0.90	1.35	3.15	—	—	—	0.68
12. <i>Dinophysis caudata</i>	—	—	—	—	—	3.00	1.67	—	0.58
13. <i>Protoceratium reticulatum</i>	—	—	—	—	0.80	—	—	—	0.10
Итого	100.24	239.56	578.40	510.80	884.90	161.10	352.73	53.31	360.11
<i>Diatomeae</i>									
1. <i>Cerataulina bergonii</i>	—	0.8	—	—	—	169.28	7.20	97.72	34.28
2. <i>Coscinodiscus</i> sp. . .	30.0	13.33	6.67	10.00	6.67	63.33	110.00	20.00	32.50
3. <i>Skeletonema costatum</i>	—	—	0.40	—	—	—	7.20	204.00	26.45
4. <i>Thalassionema nitzschioides</i>	6.00	2.50	2.10	2.10	6.69	14.30	16.22	19.60	8.69
5. <i>Chaetoceros curvisetus</i>	0.29	0.39	—	1.45	—	50.84	1.93	1.55	7.06
6. <i>Thalassiosira nana</i>	0.25	1.00	0.15	0.40	1.26	1.30	2.03	46.53	6.62
7. <i>Grammatophora marina</i>	4.00	1.67	—	14.66	—	—	8.66	20.33	1.77
8. <i>Leptocylindrus danicus</i>	—	—	—	—	—	8.102	13.17	4.08	636*

Таблица 62 (продолжение)

М е с я ц ы	III	IV	V	VII	VIII	XI	XII	I	Сред- ние
9. <i>Rhizosolenia fragilis-</i> <i>sima</i>	—	0.24	—	—	—	17.76	2.16	5.72	3.23
10. <i>Diploneis</i> и <i>Cocconeis</i>	0.30	1.20	0.80	2.90	3.20	0.60	5.40	9.30	2.96
11. <i>Rhizosolenia calcar-</i> <i>avis</i>	—	—	—	18.00	4.00	—	—	—	2.75
12. <i>Rhabdonema adriatic-</i> <i>um</i>	4.00	1.34	1.33	—	—	—	0.67	1.33	1.08
13. <i>Licmophora</i> sp. . .	2.10	0.70	4.20	0.24	0.70	—	—	—	0.99
14. <i>Melozira monilifor-</i> <i>mis</i>	1.20	—	0.67	—	—	0.27	1.33	4.33	0.98
15. <i>Navicula</i> sp. . . .	0.35	0.12	0.10	0.43	1.20	0.52	0.27	0.42	0.43
16. <i>Pleurosigma</i> sp . .	0.18	—	0.12	—	—	1.74	0.48	0.72	0.40
17. <i>Thalassiothrix lon-</i> <i>gissima</i>	1.02	0.51	—	—	0.34	1.02	0.34	—	0.30
18. <i>Nitzschia</i> sp. . . .	0.36	—	0.16	—	—	—	—	—	0.07
Итого	50.05	23.08	16.70	50.18	24.06	333.04	177.06	435.63	138.73
<i>Silicoflagellatae</i>									
1. <i>Hermisimum adriaticum</i>	—	0.45	—	—	15.75	—	0.90	—	2.14
2. <i>Distephanus specu-</i> <i>lum</i>	—	0.48	—	0.40	—	4.68	6.92	1.28	1.72
3. <i>Ebria tripartita</i> . . .	4.26	—	1.42	—	—	—	—	—	0.71
Итого	4.26	0.93	1.42	0.40	15.75	4.68	7.82	1.28	4.57
Споры и мелкие жгу- тиковые	0.20	0.24	0.12	0.27	0.47	0.58	0.40	0.30	0.32
Биомасса всех фито- планктонных организ- мов в 1 м ³ воды в мг .	154.75	263.81	596.64	561.60	925.18	499.40	538.01	490.52	503.73

Годовое изменение биомассы фитопланктонных организмов в Севастопольской

Время сборов	1/XI	15/XII	16/I	28/II
<i>Dinoflagellata</i>				
1. <i>Prorocentrum micans</i>	365.18	19.13	12.84	0.54
2. <i>Peridinium pedunculatum</i> , <i>Steinii</i> и др.	23.33	71.00	16.67	16.67
3. <i>Exuviaella cordata</i>	3.74	21.63	6.53	2.80
4. <i>Gonyaulax polyedra</i>	—	—	—	—
5. <i>Ceratium furca</i>	12.38	2.25	—	—
6. <i>Glenodinium pilula</i> , <i>apiculatum</i> и др.	—	3.33	—	—
7. <i>Ceratium tripos</i>	—	—	—	—
8. <i>Dinophysis caudata</i> , <i>acuminata</i> и др.	0.90	3.00	—	—
9. <i>Peridinium crassipes</i>	—	—	—	—
10. <i>Peridinium triquetrum</i>	—	—	—	—
11. <i>Ceratium fusus</i>	4.50	2.40	0.84	—
12. <i>Dinophysis acuminata</i>	2.43	2.48	—	—
13. <i>Exuviaella compressa</i>	—	0.70	0.23	—
Итого	412.46	123.92	37.11	20.01
<i>Diatomeae</i>				
1. <i>Sketetonema costatum</i>	—	10.00	46.83	6374.70
2. <i>Chaetoceras radians</i>	—	—	—	—
3. <i>Cerataulina bergonii</i>	233.48	40.20	48.00	4.27
4. <i>Leptocylindrus danicus</i> и <i>L. adriaticus</i>	7.48	10.77	0.83	—
5. <i>Coscinodiscus</i> sp.	43.33	103.33	40.00	39.60
6. <i>Grammatophora marina</i>	10.67	78.87	2.00	—
7. <i>Chaetoceros curvisetus</i> и др.	54.61	2.90	0.19	3.09
8. <i>Diploneis</i> и <i>Cocconeis</i>	1.10	17.70	1.70	2.50
9. <i>Thalassionema nitzschioides</i>	12.43	13.60	8.17	4.32
10. <i>Rhizosolenia calcar avis</i>	26.00	2.80	—	—
11. <i>Rhabdonema adriaticum</i>	—	21.33	1.33	—
12. <i>Thalassiosira nana</i> , <i>T. decipiens</i> и др.	—	2.00	19.06	1.67
13. <i>Licmophora</i> sp.	—	2.56	1.17	0.58
14. <i>Melosira (moniliformis, dubia)</i>	—	1.27	1.20	8.47
15. <i>Navicula</i> sp.	0.23	1.52	0.22	0.55
16. <i>Pleurosigma</i> sp.	0.26	2.00	0.30	—
17. <i>Thalassiothrix</i> sp.	—	1.02	—	1.47
18. <i>Rhizosolenia fragilissima</i>	0.84	0.82	1.12	—
19. <i>Ditylimum brightwellii</i>	0.60	0.05	—	—
20. <i>Fragilaria</i> sr.	—	—	—	—
21. <i>Rhizosolenia alata</i>	—	—	—	—
22. <i>Pinnularia</i> sp.	0.37	—	—	—
23. <i>Nitzschia</i> sp.	—	0.72	—	—
24. <i>Achnantes</i> sp.	—	—	0.03	—
Итого	393.40	311.46	172.15	6801.22
<i>Silicoflagellatae</i>				
1. <i>Distephanus speculum</i>	1.74	1.01	0.96	2.22
2. Споры и мелкие жгутиковые	0.35	0.17	0.30	0.42
Биомасса всех фитопланктонных организмов в 1 м ³ в мг	807.95	438.56	210.52	6823.87

Таблица 63

бухте в 1938—1939 гг. против Биологической станции (биомасса в мг в 1 м³)

21/III	15/V	13/VI	27/VI	3/VII	10/VII	Средние
0.54	22.96	190.24	362.44	89.65	65.60	96.90
3.30	13.33	240.00	160.00	53.34	150.00	55.74
0.13	4.13	15.20	22.46	27.20	72.40	13.45
—	—	—	117.00	4.68	4.68	7.89
—	—	—	60.75	17.00	—	6.70
0.93	16.13	16.80	1.60	0.27	4.80	4.02
—	16.67	—	—	—	—	2.08
—	—	—	4.50	6.00	—	1.53
—	5.00	—	—	—	10.50	1.28
—	8.74	—	—	0.46	—	1.12
—	—	—	9.00	6.00	—	0.90
—	—	—	—	3.33	—	0.57
—	—	—	1.35	2.70	1.35	0.45
4.90	86.96	462.24	739.10	210.63	309.33	192.63
6397.00	—	—	61.50	1.40	12.60	1653.28
—	8016.00	—	—	—	—	1002.00
1.15	727.50	3649.50	3915.00	354.00	5.40	627.06
—	—	1129.50	37.50	—	3.25	75.52
20.00	13.33	—	—	26.67	60.00	37.86
4.00	19.34	8.00	—	12.00	18.00	16.73
3.29	0.19	58.00	1.74	3.87	71.92	16.50
1.40	2.60	7.20	32.40	28.40	11.40	8.34
7.40	2.40	0.80	10.25	3.93	0.90	7.03
—	—	—	—	—	—	3.60
—	2.66	2.00	—	—	2.00	3.41
0.30	0.30	3.00	0.60	1.00	0.80	3.25
0.47	3.27	—	—	7.47	7.00	1.91
—	0.40	1.60	—	—	—	1.52
—	0.10	0.20	1.40	2.80	1.40	0.69
—	—	—	—	—	0.72	0.61
—	—	—	—	—	3.06	0.50
—	—	—	—	—	—	0.35
1.20	—	—	—	—	—	0.23
0.70	—	1.60	—	0.07	—	0.19
—	—	—	—	—	2.70	0.17
0.57	—	—	—	—	—	0.12
—	—	—	—	—	0.10	0.09
—	—	—	—	—	0.10	0.01
6437.18	8787.79	4858.40	4059.79	441.61	201.35	3460.97
0.32	0.24	—	—	—	—	0.81
0.30	0.20	0.20	0.30	0.13	2.80	0.43
6443.00	8875.49	5323.84	4799.79	653.37	513.48	3654.84

2) из новых пришельцев, постоянно поступающих в Черное море из смежных морей, в первую очередь из морей, с которыми имеется непосредственное сообщение; 3) из наиболее многочисленной группы географически широко распространенных форм (космополитов), проникающих в Черное море через Средиземное, а также по воздуху (с помощью птиц) и случайным переносом при участии человека. Последняя группа составляет около 80% всех видов фитопланктона Черного моря.

ЛИТЕРАТУРА

- Аксентьев Б. Н. Материалы к фитопланктону Одесского залива. Журн. науков.-дослід. катедр. м. Одеси, 1926, т. II, № 4.
- Андрусов Н. Некоторые результаты экспедиции «Черноморца». К вопросу о происхождении сероводорода в водах Черного моря. Изв. Русск. геогр. о-ва, СПб., 1892, т. 28, вып. IV.
- Баркалова Л. М. Зоопланктон Черного моря у берегов Крыма. Зоол. журн., 1940, т. XIX, вып. 1.
- Белкин Р. И. Карадагская биологическая станция. К двадцатипятилетию существования. Усп. совр. биол., 1940, т. II, вып. 1.
- Бенинг А. Л. Гидрологические и гидробиологические материалы к составлению промысловой карты Аральского моря. Тр. Аральск. отд. Всес. ин-та морск. рыбн. хоз., 1934, т. III. Аральск.
- Бенинг А. Л. Основной пищевой ряд пелагиали Каспийского моря. Природа, 1938, № 9.
- Берг Л. С. Аральское море. Изв. Турк. отд. Русск. геогр. о-ва, 1908, т. V. СПб.
- Богоров В. Г. Биологические сезоны полярного моря. ДАН СССР, 1938, т. XIX, № 8.
- Богоров В. Г. Особенности сезонных явлений в планктоне полярных морей и их значение для ледовых прогнозов. Зоол. журн., 1939, т. XVIII, вып. 5.
- Богоров В. Г. Биологические сезоны в планктоне различных морей. ДАН СССР, 1941, т. XXXI, № 4.
- Вернадский В. И. Очерки геохимии. 1934.
- Вернадский В. И. Живое вещество в химии моря. Биогеохимические очерки 1922—1932 гг. Изд. АН СССР, 1940.
- Водяницкий В. А. Успехи изучения биологии Черного моря. Изв. АН СССР, 1937.
- Водяницкий В. А. К вопросу о биологической продуктивности Черного моря. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1941, т. VII, вып. 2.
- Водяницкий В. А. О естественно-историческом районировании Черного моря и в частности у берегов Крыма. В печати.
- Воронихин Н. Н. Растительный мир океана. Изд. АН СССР, 1945.
- Галаджиев М. А. Сравнительный состав, распределение и количественные соотношения планктона Каркинитского залива и открытого моря в районе южного берега Крыма. В печати.
- Гейнман Б. Некоторые данные о фитопланктоне Черного моря. Вестн. рыбо-промышл., 1903, № 12.
- Генкель А. Г. Материалы к фитопланктону Каспийского моря. По данным Каспийской экспедиции 1904 г., Пб., 1909.
- Загоровский Н. А. Прошлое и настоящее Одесского залива. Зап. Одесск. о-ва ест., 1928. Одесса.
- Зернов С. А. Сравнение животного планктона морей: Азовского, Аральского и Каспийского. Дневн. XI Съезда русск. ест. и врачей в СПб., 1901.
- Зернов С. А. К вопросу о годичной смене черноморского планктона у Севастополя. Изв. Акад. Наук, 1904, т. 20.
- Зернов С. А. К вопросу об изучении жизни Черного моря. Зап. Акад. Наук, 1913, т. 32, № 1.

- Киселев И. А. К вопросу о распределении и о составе фитопланктона в Баренцовом море, Тр. Ин-та по изуч. Севера, 1928, 37.
- Киселев И. А. Материалы по микрофлоре юго-восточной части моря Лаптевых. Иссл. морей СССР. Гос. гидр. ин-т, 1932, вып. 15.
- Киселев И. А. Некоторые данные о фитопланктоне в северо-восточной части Карского моря. Изд. Гидр. отд. УМС РККА, 1935. Л.
- Киселев И. А. О фитопланктоне Каспийского моря. Тр. по компл. изуч. Касп. моря, 1938, вып. V.
- Киселев И. А. Заливы Каспийского моря Комсомолец (Мертвый Култук) и Кайдак. Тр. по компл. изуч. Касп. моря, 1940, вып. III. Л.
- Книпович Н. М. Гидрологические исследования в Каспийском море в 1914—1915 гг. Тр. Касп. экспед. 1914—1915 гг., 1921. Пб.
- Книпович Н. М. Гидрологические исследования в Азовском море. Тр. Ав.-Черн. н.-пром. экспед., 1932, вып. 5.
- Конopleв Г. I. Сезонні зміни зоопланктону Одеської затоки. Тр. Одесск. гос. ун-та. Биология, т. II. 1937.
- Косякина Е. Г. Сезонная смена зоопланктона Новороссийской бухты. Тр. Новоросс. биол. ст. им. В. М. Арнольди, 1937, т. I, вып. 6.
- Косякина Е. Г. Количественное изучение зоопланктона Новороссийской бухты. Тр. Новоросс. биол. ст. им. В. М. Арнольди, 1940, т. II, вып. 3.
- Лебедев В. Наблюдения над составом и сменой поверхностного планктона Одесского залива. Зап. О-ва сельск. хоз. южи. России, 1887. Одесса.
- Лебедев В. Б. Наблюдения над составом и сменой поверхностного планктона Одесского залива. Зап. О-ва сельск. хоз. юга России, 1916, т. 87, кн. 1.
- Малетский С. М. Материалы по экологии населения пелагиали Черного моря. Тр. Новоросс. биол. ст. им. В. М. Арнольди, 1940, т. II, вып. 3, стр. 237—258.
- Мантейфель Б. П. Краткая характеристика основных закономерностей в изменениях планктона Баренцова моря. Тр. Пол. н.-иссл. ин-та морск. рыбн. хоз. и океаногр., 1938, вып. 1. Мурманск.
- Мейер К. И. Сиваш и его флора. Изв. РГП, Л. 1925. № 45.
- Мейер К. И. Материалы по флоре водорослей Белого моря. Тр. Всес. н.-иссл. ин-та морск. рыбн. хоз. и океаногр., 1938, т. VII. М.
- Мережковский К. С. Заметка о диатомовых водорослях Геническа (Азовское море). Зап. Новоросс. о-ва ест., 1902, т. 24, вып. 2.
- Мережковский К. С. Список диатомовых Черного моря. Бот. зап., 1902—1903, вып. 19.
- Минкевич Р. Краткий отчет о поездке на Севастопольскую биологическую станцию летом 1899 г. Тр. Петерб. о-ва ест., 1899, т. XXX, в. 1.
- Мионов Г. П. О питании некоторых планктонных организмов Черного моря. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1941, т. VII, вып. 2.
- Михайловская З. Н. Фитопланктон Новороссийской бухты и его вертикальное распределение. Тр. Новоросс. биол. ст. им. В. М. Арнольди, 1936, т. II, вып. 1, стр. 37—52.
- Мордухай-Боктовский Ф. Д. К изучению планктона Азовского моря. Тр. Рост. биол. о-ва, 1938, № 2.
- Морозова-Водяницкая Н. В. Альгологические работы на Севастопольской биологической станции АН СССР в 1935 г. Сов. ботаника, 1936, № 1.
- Морозова-Водяницкая Н. В. Фитопланктон Черного моря. Гидрол. справ. морей СССР, т. IV, Черное море, 1937, вып. 2.
- Морозова-Водяницкая Н. В. Некоторые результаты количественных исследований фитопланктона в Черном море. Тр. Новоросс. биол. ст. им. В. М. Арнольди, 1941, т. II, вып. 3, стр. 273—320.
- Морозова-Водяницкая Н. В. Биомасса фитопланктона в Черном море и ее горизонтальное и вертикальное распределение. В печати.
- Морозова-Водяницкая Н. В. Фитопланктон в районе Севастополя и общий обзор фитопланктона Черного моря. В печати.
- Никитин В. Н. Вертикальное распределение планктона в Черном море. Тр. Особ. зоол. лаб. и Севаст. биол. ст. АН СССР, 1926а, № 9, сер. II.
- Никитин В. Н. и Скворцов Е. Ф. Непериодические изменения гидрологи-

- ческих элементов и состава планктона у южных берегов Крыма. Зап. Крымск. о-ва ест. и люб. прир., 1926б, т. 9.
- Никитин В. Н. Гидробиологические исследования Черного моря, Академия Наук за 10 лет, 1917—1927. 1927, стр. 80—82. Л.
- Никитин В. Н. Вертикальное распределение планктона в Черном море. Тр. Севаст. биол. ст. АН СССР, 1929, т. 1. Л.
- Никитин В. Н. Планктон Батумской бухты и его годовичные количественные изменения. Сборник, посвященный научной деятельности Н. М. Книповича, 1939, стр. 63—86.
- Никитин В. Н. Распределение биомассы планктона в Черном море. ДАН СССР, 1945, т. 47, № 7, стр. 529—532.
- Окул А. В. Материалы по продуктивности планктона Азовского моря. Зоол. журн., 1941, т. XX, в. 2.
- Паули В. Л. Азовское море как эвтрофный водоем. Сборник, посв. Н. М. Книповичу, 1939.
- Переяславцева С. М. Protozoa Черного моря. Зап. Новоросс. о-ва ест., 1886. Одесса.
- Рейнгард Л. В. Фитопланктон Черного моря, Керченского пролива, Босфора и Мраморного моря. Предв. сообщение. Тр. О-ва исп. прир. при Харьк. ун-те, 1909, т. 18.
- Рессели Ионг. Жизнь моря. Гос. мед. изд. М. 1934.
- Совинский В. Введение в изучение фауны Понто-Каспийско-Аральского морского бассейна. Зап. Киевск. о-ва ест., 1904, т. XVIII. Киев.
- Срединский Н. К. Материалы для флоры Новороссийского края и Бессарабии. Зап. Новоросс. о-ва ест., 1873. Одесса.
- Стройкина В. Т. Некоторые данные о составе фитопланктона Карадагского района Черного моря. Тр. Карадагской биол. ст., 1940, в. 6, стр. 141—145.
- Тарасов Н. И. Биология моря и флот. Военморизд., 1943.
- Ульянин В. Материалы для фауны Черного моря. Изв. Моск. о-ва люб. ест., антр. и этн., 1872, т. IX.
- Усачев П. И. О фитопланктоне Азовского моря. Резюме доклада. Дневн. Всес. съезда ботан. в Москве в январе 1926 г. Изд. Ассоц. н-иссл. ин-тов при ф.-м. фак. I МГУ, 1936, стр. 173. М.
- Усачев П. И. К методике планктонных исследований. Резюме доклада. Там же, стр. 174.
- Усачев П. И. О фитопланктоне Азовского моря. Сборник в честь проф. Н. М. Книповича (1885—1925). Изд. Наркомзема РСФСР, 1927.
- Усачев П. И. О фитопланктоне северо-западной части Черного моря. Резюме доклада. Дневн. Всес. съезда ботан. в Ленинграде в январе 1928 г. 1928, стр. 163—164. Л.
- Усачев П. И. Состав и распределение фитопланктона Баренцова моря летом 1931 г. Тр. Аркт. ин-та, 1935, т. XXI. Л.
- Ширшов П. П. Сезонные явления в жизни фитопланктона полярных морей в связи с ледовым режимом. Тр. Аркт. ин-та, 1937, т. 82. Л.
- Яшинов В. А. Планктическая продуктивность Каспийского моря. Изв. АН СССР, 1939.
- Allen W. E. Quantitative studies on inshore marine diatoms and dinoflagellates of Southern California on 1920. Univers. of California Publ. in Zoology, 1922, v. 22.
- Atkins W. R. G. Autotrophic flagellates as the mayor constituent of the oceanic phytoplankton. Nature, 1945, v. 156, N 3963.
- Axentjew B. Beiträge zum Phytoplankton des Odessaer Meerbusens. Berichte wiss. Forsch. Inst., Odessa, 1926.
- Axentjew B. Arten von Chaetoceras Ehr. aus dem Odessaer Meerbusen. Intern. Revue des ges. Hydrob. und Hydrogr. 1930, Bd. 24, S. 122—139. Leipzig.
- Bernard F. et Fage L. Recherches quantitatives sur le plankton méditerranéene Bull. de l'Institut Océanographique, 1936, № 701. Monaco.
- Bigelow H. B. Plankton of the offshore waters of the Gulf of Maine. Bull. of the Bureau of Fish., 1926, v. XL, p. 11. Washington.

- Clarke G. L. The relations between diatoms and copepods as a factor in the productivity of the sea. The Quart. Review of Biology, 1939, v. 14, N 1. Baltimore.
- Fish C. Seasonal distribution of the Plankton of the Woods Hole Region, Bull. of the Bureau of Fisheries, 1925, v. XLI.
- Gaarder T. and Gran H. H. Investigation of the production of plankton in the Oslofjord. Rapp. et Proc.-verb. des Reun., Mars 1937, v. XLII.
- Gemeinhardt K. Silicoflagellatae. Rabenh. Kryptog. Flora, 1930, Bd. X, Abt. 2.
- Gran H. H. Diatomaceae of the Ice-floes and plankton of the Arctic ocean. The Norweg North Polar Exped. 1893—1896. Scient results edit. by Er. Nansen, 1900a, v. IV, N XI.
- Gran H. H. Bemerkungen über einige Planktondiatomeen. Nyt. Magazin for Naturvidensk., 1900b, B. 38, H. 2.
- Gran H. H. Das Plankton des Norwegischen Nordmeeres von biologischen und hydrografischen Gesichtspunkten behandelt. Rep. on Norweg. Fishery and Marine investigations, 1902, v. II, p. 11, N 5. Bergen.
- Gran H. H. The Production of Plankton in the coastal waters of Bergen. March-April 1922. Bergen, 1927.
- Gran H. H. Investigation of the production of plankton outside the Romsdalsfjord 1926—1927. Rappor. et Proces-verbaux des Reunions, 1929, v. LXI.
- Grunow A. Algen und Diatomaceen aus dem Kaspischen Meere. Naturwiss. Beitr. zur Kenntniss d. Kaukasusländer, Dresden, 1878.
- Hardy A. C. Plankton ecology and the hypothesis of animal exclusion. Linn. Soc. London Proc., 148-th session, 1936, p. 64—70.
- Hardy A. C. and Gunter E. R. The plankton of the South Georgia whaling grounds and adjacent waters, 1926—1927. Discovery Repts, 1935, v. II, p. 1—456.
- Harvey H. W., Cooper L. N., Lebour M. V. and Russell F. S. Plankton production and its control. Marine Biol. Ass. U. K. Journ., 1935, v. 20, p. 407—442.
- Hustedt F. Die Kieselalgen Deutschlands, Oesterreichs und der Schweiz. Rabenh. Kryptog. Flora, 1927—1937.
- Issel R. Ciclo annuale del microplankton di superficie nel golfo di Napoli. Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli, 1934, v. 14, fasc. 1.
- Jenkin P. M. Oxygen production by the diatom *Coscinodiscus* Ehr. in relation to submarine illumination in the English. Channel. Journ. of the Marine Biol. Assoc. of the United Kingdom, 1937, v. XXII, N 1.
- Lebour M. V. The dinoflagellates of northern seas. Plymouth, 1925.
- Lillick L. C. Seasonal studies of the phytoplankton of Woods Hole, Massachusetts, Woods Hole Oceanographic Institution. Collected Reprints, 1937, March 1938, p. 1.
- Lillick L. C. Preliminary report of the phytoplankton of the Gulf of Maine, Woods Hole Oceanographic Institution. Collected Reprints, 1938, March 1939.
- Lindemann E. Botanisches Archiv, 1924, V.
- Lindemann E. Die süßwasser Diplopsalis im Kaspischen Meere. Mikrokosmos, 20 Jahrgang 1926/27, Heft 6.
- Lindemann E. Archiv f. Prot., 1927.
- Lohmann H. Untersuchungen über das Pflanzen-und Tierleben der Hochsee. Institut. für Meereskunde, 1912.
- Minkiewicz R. Note sur le saison dimorphisme chez le *Geratium furca*. Duj. de la mer Noire. Zool. Anzeig., 1900, N 627.
- Nielsen S. E. On the relation between the quantities of phytoplankton and zooplankton in the Sea. Conseil. Perm. Intern. p. Explor. de la Mer, Journ. du Conseil, 1937, v. 12, p. 147—154.
- Nikitin B. Les migrations verticales saisonnières des organismes planktoniques dans la mer Noire. Bull. de l'Inst. Océanograph. Monaco, 1929, N 257.
- Nikitin W. N. Die untere Planktongrenze und deren Verteilung im Schwarzen Meer. Intern. Revue der ges. Hydrob. u. Hydrogr., 1930, Bd. 25, H. 1/2. Leipzig.
- Oltmanns F. Morphologie und Biologie der Algen, 1922, Bd. I; 1923, Bd. III.
- Ostenfeld C. H. Phytoplankton fra det Kaspiska Hav (phytoplankton from the Caspian Sea). Saertryk at Vidensk Medd. fra naturh. Foren i. Kbhvn, 1901.

- Ostenfeld C. H. Marine plankton from the East-Greenland sea, I List. of Diatoms and Flagellates. Kobenhavn, 1910.
- Ostenfeld C. H. De Danske Farvandes Plankton, Phytoplankton og Protozoer. Memoires de L'Acad. Royale de Science et des Lettres de Danemark, Copenhagen, 1913, 7 serie, Section des sciences, t. IX, N 2.
- Paulsen O. Nordisches Plankton. XVIII. Peridinales. Kiel u. Leipzig, 1908.
- Paulsen O. Etudes sur le microplankton de la mer d'Alboran. Instit. Espanol. de Oceanografia, Madrid, 1930.
- Peragallo M. Première Note sur les diatomées marines de Monaco. Bull. du Musée Oceanographique de Monaco. Monaco, 1904.
- Pettersson H., Gross F. a. Koczy F. Large — scale Plankton. Culture Nature, 19/VIII 1939.
- Rampi L. Le diatomée del Mare Ligure presso S.-Remo. Atti Soc. Ital. Mus. Civ., Milano, 1938, 77, IV.
- Schröder Br. Adriatisches phytoplankton. Akademie der Wissenschaften in Wien, Mathem.-naturw. Klasse, Mai 1911, Bd. CXX, Abt. 1.
- Sernov S. A. Grundzüge der Verbreitung der Tierwelt des Schwarzen Meeres bei Sebastopol. Abt. II — Plankton. Intern. Revue der gesamt. Hydrob. und Hydrogr., 1910, B. III, H. 3—4. Leipzig.
- Schiller J. Coccolithineae. Rabenb. Kryptog. Flora, 1930, Bd. X, Abt. 2.
- Schussnig Br. Bemerkungen zu einigen adriatischen Planktonbacillarien. Sitzungsber. der K. Ak. d. Wiss. in Wien, Mathem.-nat. Kl., 1915, Abt. 1, B. 124, H. 5. Wien.
- Steuer A. Beobachtungen über des Plankton des Golfes von Triest. Zool. Anz., 1901, 24, 1903, 27, 1910.
- Swerdrup H. U., Jonson M. W., Fleming R. H. The Oceans, their physics, chemistry and general biology. New York Prentice-Hall, ONC, 1942.
- Vatova A. Compendio della Flora e Fauna del Mare Adriatico presso Rovigno. R. Comitato Talassografico Italia, 1928, N M. CXLIII. Venezia.
- Zacharias O. Eine neue Dictyochide aus dem Mittelmeer: *Hermesinum adriaticum* n. g., n. sp. Archiv f. Hydrob. u. Plankt., 1906, Bd. I, H. 3.