ОРДЕНА ЛЕНИНА АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ им.А.О.КОВАЛЕВСКОГО

Для служебного пользования
Экз. № 3
На правах рукописи

ГЕОРГИЕВА Людмила Викторовна

ФИТОПЛАНКТОН ПРОЛИВОВ И ПРИЛЕГАЮЩИХ ВОД СРЕДИЗЕМНОМОРСКОГО БАССЕЙНА

(03.00.18 - гидробиология)

Диссертация на соискание
учёной степени кандидата
биологических наук

ИНСТИТУТ
биологии южных морей АН УССР
НАУЧНЫЙ АРХИВ
N 913

Научный консультант
чл.-корр. АН УССР
Грезе В.Н.

Севастополь-1979 год

ОГЛАВЛЕНИЕ

стр.

ВВЕДЕНИЕ 4-7

ГЛАВА I. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА 8-18

1. Сбор и обработка материала..... 8-12

2. Измерение и расчет первичной продукции.... 12-14

3. Расчет основных статистических характеристик 14-18

ГЛАВА II. ОКЕАНОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ИССЛЕДОВАННЫХ РАЙОНОВ 19-30

1. Прибосфорский район Черного моря 22-26

2. Тунисский пролив 26-30

ГЛАВА III. ФИТОПЛАНКТОН ПРИБОСФОРСКОГО РАЙОНА ЧЕРНОГО МОРЯ 31-82

1. Систематический состав и видовое разнообразие 32-48

2. Размерная структура 48-54

3. Количественное распределение фитопланктона 55-63

4. Вертикальное распределение 63-82

ГЛАВА IV. ФИТОПЛАНКТОН ТУНИССКОГО ПРОЛИВА 83-126

1. Систематический состав и видовое разнообразие 83-95

2. Размерная структура 96-99

3. Количественное распределение фитопланктона 100-111

4. Вертикальное распределение 112-126

стр.

ГЛАВА У. ИССЛЕДОВАНИЯ ФИТОПЛАНКТОНА НЕКОТОРЫХ РАЙОНОВ СРЕДИЗЕМНОМОРСКОГО БАССЕЙНА, НАХОДЯЩИХСЯ ПОД ВЛИЯНИЕМ ВОДООБМЕНА ЧЕРЕЗ БОСФОР И ТУНИССКИЙ ПРОЛИВ 127-155

1. Характеристика фитопланктона районов, находящихся под влиянием водообмена через Босфор 127-137

2. Первичная продукция исследованных проливов и прилежащих вод Средиземноморского бассейна 137-147

3. Соотношение между некоторыми показателями фитопланктона и первичной продукцией. 147-155

ВЫВОДЫ 156-157

ЛИТЕРАТУРА 158-175

ПРИЛОЖЕНИЕ I 176-179

ПРИЛОЖЕНИЕ II 180-195

В В Е Д Е Н И Е

В последние двадцать лет важнейшей проблемой отечественной гидробиологической науки явилось всестороннее комплексное исследование Мирового океана с целью познания закономерностей развития его обитателей и возможностей дальнейшего использования биологических ресурсов. Эти вопросы нашли свое отражение в "Основных направлениях развития народного хозяйства СССР на 1976-1980 гг." и в "Программах исследований по важнейшим фундаментальным проблемам на период 1976-1990 гг". Особенно важное значение, в рамках проблемы исследования важнейших районов Мирового океана и его ресурсов, приобретает изучение первичной продукции, поскольку практически вся жизнь в Мировом океане зависит от развития планктонных водорослей и создаваемой ими биомассы.

На развитие фитопланктонных организмов, составляющих основу первичной продукции Мирового океана, помимо географических условий, оказывают значительное влияние экологические факторы, к числу которых относятся также гидрологический режим бассейнов, в частности проливов, соединяющих моря с различными экологическими параметрами. Процесс водообмена через проливы, соединяющие бассейны с различным рельефом дна, различной соленостью, гидрофизической обстановкой и другими характерными особенностями, определяет трансформацию вод и влияет на продуктивность смежных морей, что представляет первостепенный интерес как для общей океанографии, так и для биологии этих морей, и приобретает особую актуальность при определении продукционных возможностей бассейнов. В морях средиземноморского типа водообмен через проливы также играет большую роль в формировании гидро-

биологической структуры. Первостепенное значение в исследовании этой проблемы имеет изучение фитопланктонных организмов, развитых в областях смешения вод различного происхождения, поскольку фитопланктон в целом тонко реагирует на изменение гидрологических условий.

В настоящей работе рассматриваются экологические условия, определяющие развитие фитопланктонных организмов в проливах Средиземноморского бассейна. Поскольку клетки фитопланктона не способны активно перемещаться на значительные расстояния, то преобладающая роль в его распространении принадлежит системе циркуляции вод, обеспечивающей перенос организмов водными массами и их расселение в смежных акваториях. При этом планктонные организмы в свою очередь могут служить индикаторами происхождения вод.

В полузамкнутых морях средиземноморского типа гидробиологическая структура определяется не только гидрометеорологическим режимом, но и существующим между смежными морями водообменом, сезонной и межгодовой изменчивостью его характеристик. Это прежде всего касается верхнего 200-метрового слоя, где продукционные процессы наиболее интенсивны.

Наши исследования являлись частью комплексных и основной целью их являлось выяснение влияния водообмена через некоторые проливы Средиземноморского бассейна на состав, характер распределения фитопланктона и его продукцию. Актуальность и недостаточная изученность важнейших аспектов рассматриваемой проблемы определили постановку следующих задач:

- изучение состава, количественного развития, удельного биотического разнообразия фитопланктона Тунисского пролива, а также районов, находящихся в сфере влияния пролива Босфор (при-

босфорский район Черного моря, Мраморное и Эгейское моря);

- выяснение скорости продуцирования первичного органического вещества исследованных пространств Средиземноморского бассейна.

Изучению биологических аспектов водообмена до последнего времени уделялось недостаточное внимание. Так, в прибосфорском районе Черного моря до 1958 года исследования планктонных сообществ носило эпизодический характер, а придонный слой мраморноморских вод не обследовался. С 1958 года сравнительные исследования биологической структуры и продуктивности морей средиземноморского типа были предприняты в Институте биологии южных морей АН УССР. К этому же времени относятся исследования прибосфорского района Черного моря. Несколько позднее, в 1969 году, комплексные исследования планктонных организмов были начаты в Тунисском проливе, фитопланктон которого ранее почти не изучался. В настоящей работе представлены обобщенные результаты изучения фитопланктона и первичной продукции прибосфорского района Черного моря и прилегающих к нему акваторий Мраморного и Эгейского морей, а также Тунисского пролива.

Основными задачами исследований являлись изучение качественного состава, количественного распределения растительного планктона, его видового разнообразия, размерной структуры и измерение скорости его фотосинтеза, а также выявление других факторов, определяющих развитие растительных планктонных организмов в указанных выше акваториях.

Основные материалы были собраны в экспедиционных рейсах нис "Академик А.Ковалевский" в 1958-1963гг. сотрудниками лаборатории фитопланктона Севастопольской биологической станции, а с 1969 по 1972 гг. - автором. Кроме того, использованы материалы,

собранные автором в 30 рейсе нис "Михаил Ломоносов" от Гибралтарского пролива до прибосфорского района Черного моря в 1976г.

В общей сложности было собрано и изучено около 800 осадочных проб фитопланктона и произведено более 800 определений первичной продукции.

При характеристике гидрологического и гидрохимического режимов изучаемых водоемов использовались материалы других исследователей, принимавших участие в экспедиционных работах - А.К.Богдановой, М.А.Добржанской, Е.Ф.Шульгиной, которым автор искренне признателен за предоставленную возможность пользоваться их данными.

Работа выполнена в лаборатории фитопланктона Института биологии южных морей АН УССР по открытому плану.

Считаю своим приятным долгом выразить искреннюю благодарность за консультативную помощь, критические замечания и полезные советы член-корреспонденту АН УССР В.Н.Грезе, докторам биологических наук З.З.Финенко, М.Н.Лебедевой, доктору географических наук В.И.Запу, кандидатам биологических наук М.И.Роухиайнен, Г.Ю.Лицыку, Т.М.Кондратьевой, Л.В.Кузьменко, кандидату геолого-минералогических наук А.С.Лопухину.

За постоянную помощь в проведении экспедиционных и лабораторных работ приношу сердечную благодарность всем сотрудникам лабораторий фитопланктона, гидрологии и гидрохимии Института биологии южных морей АН УССР.

ГЛАВА I. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

I. Сбор и обработка материала

Отбор фитопланктонных проб и определение величин первичной продукции проводились в период рейсов нис "Академик А.Ковалевский" в 1958-1972гг., а также нис "Михаил Ломоносов" в 1976г. (рис.I.I). Пробы отбирали гидрологическими батометрами; до 1969 г. однолитровыми, а затем пластмассовыми шестилитровыми, одновременно для изучения фитопланктона и определения первичной продукции со стандартных гидрологических горизонтов, а также в слое температурного скачка. Учитывая, что батометром улавливаются в основном мелкие формы, для изучения состава более крупных форм проводили фракционные ловы сетью Джеди (диаметр входного отверстия 36 см), оснащенной мельничным ситом №70. В Тунисском проливе облавливались слои с левантийскими и атлантическими водами, а в прибосфорском районе Черного моря-поверхностная водная масса и придонный слой проникновения мраморноморских вод. В последнем отбор батометрических проб проводился учащенно, через каждые I-2 метра.

Всего собрано и обработано 790 проб фитопланктона и сделано 870 определений величин первичной продукции (табл.I.I).

В работе использовался общепринятый отстойный метод подготовки фитопланктонных проб к микроскопированию (Усачев,1956). Пробы воды фиксировались нейтрализованным 40% формалином, затем отстаивались в течение 30 суток, после чего вода сливалась с помощью резинового шланга и проба доводилась до объема 10-20 мл. После тщательного перемешивания сгущенной пробы, с помощью пипетки отбиралась капля 0,05 или 0,I мл. Подсчет орга-

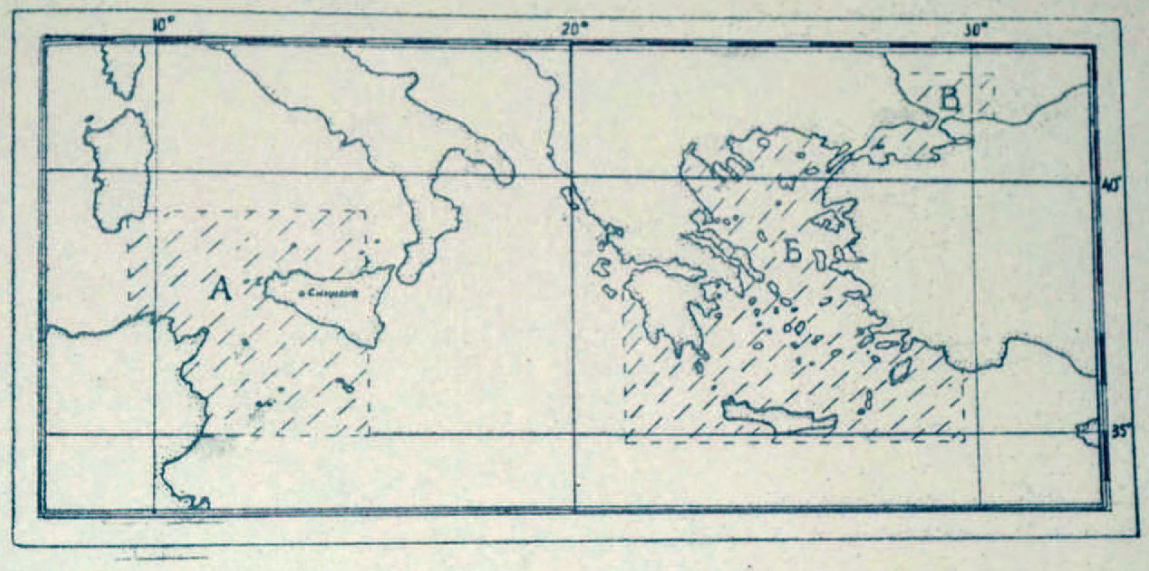


Рис.I.I. Схема районов исследований: А- Тунисский пролив; Б - Мраморное, Эгейское моря; В- прибосфорский район Черного моря (схема станций - Приложение I, рис.I-4).

низмов проводился на счетной пластинке в двух каплях, а в случае значительного расхождения результатов - в трех, при увеличении х 300 - х 400.

При просчете клеток проводилось их измерение для последующего определения их средних весов и расчета биомассы фитопланктона. Средние веса отдельных видов рассчитывались по методу "истинного объема", при этом клетки приравнивались к той или иной геометрической фигуре (Киселев,1956).

Таблица I.I.

Объем материала

Год	Время исследований	Количество проб батометрических	сетных	первичной продукции
I	2	3	4	5
	Черное море			
1976	август	-	-	36
	Прибосфорский район Черного моря			
1958	август	60	-	-
1960	июнь	70	-	-
1962	октябрь	48	-	-
1963	апрель	54	-	-
1968	октябрь	14	-	-
-"-	декабрь	33	-	-
1969	май	10	-	-
-"-	август	10	-	-
-"-	декабрь	47	-	-
1970	сентябрь	38	4	10
1972	август	20	5	8
-"-	октябрь	-	-	9

продолжение таблицы I.I.

I	2	3	4	5
1976	август	-	-	I2
	Мраморное море			
1969	декабрь	I2	-	-
1970	март	32	6	I2
1972	октябрь	-	-	9
1976	апрель	-	-	I5
	Эгейское море			
1970	январь	6	3	-
1970	октябрь	50	-	25I
1970	март	5	I	-
1972	октябрь	-	-	24
	Ионическое море			
1970	январь	I3	I	-
1976	апрель	-	-	I5
-"-	август	20	-	20
	Тунисский пролив			
1970	январь-февраль	I70	I6	267
1972	август-сентябрь	8I	3	I27
	Мессинский пролив			
1976	апрель	-	-	I5
	Сардинское море			
1976	август	-	-	I8
	Гибралтарский пролив			
1976	апрель	-	-	9
-"-	август	-	-	9
	ВСЕГО	793	39	866

Цаны при расчете величин биомассы применялись веса органи-

мов, рассчитанные по соответствующим размерам для каждой клетки. На основании измерений различных параметров каждой растительной клетки (длины, ширины и толщины), приравнивая клетку к одной или нескольким геометрическим фигурам (шар, конус, эллипсоид, цилиндр), вычислялся её объем. При переводе объема клеток в вес, удельный вес клеток приравнивался к удельному весу воды (к единице).

Для определения таксономической принадлежности видов использовались следующие определители: по диатомовым водорослям - Hustedt, 1930, 1932; Cupp, 1943; Диатомовый анализ, 1949, 1950; Прошкина-Лавренко, 1955, 1963 а, 1963 б, по перидиниевым - Jörgensen, 1911; Lebour, 1925; Schiller, 1933, 1937; Киселев, 1950; Sournia, 1967; по кокколитофоридам и силикофлагеллатам - Gemeinhardt, Schiller, 1930; Kamptner, 1941; Глезер, 1966; Loeblich, Tappan, 1966; по синезеленым - Geitler, 1932; Косинская, 1948; Прошкина-Лавренко, 1968 и разножгутиковым - Schiller, 1926.

2. Измерение и расчет первичной продукции

При измерении величин первичной продукции нами применялся радиоуглеродный метод в модификации Ю.И.Сорокина (1956, 1959, 1961).

Впервые изотопная методика для измерения фотосинтеза была предложена Стиманом-Нильсеном (Steemann Nilsen, 1951, 1952, 1957). Благодаря большой чувствительности и сравнительной простоте этот метод применяется в настоящее время многими исследователями. С помощью этого метода определяются суточные величины фотосинтеза, годовая продукция водоемов, а также изучаются экологические особенности фитопланктона.

Радиоуглеродный метод основан на сравнении результатов фотосинтеза и дыхания водного сообщества. Сущность его заключается в том, что склянку определенного объема наполняют водой из изучаемого водоема, вводят некоторое количество бикарбонатов, меченых по C^{14}, и затем выдерживают некоторое время при заданной освещенности.

Нами использовались склянки объемом 300 мл, в которые добавлялся I мл раствора с исходной активностью порядка $I-2 \cdot I0^6$ имп/мин. бикарбоната или карбоната натрия. Исходная активность определялась по рекомендациям данным в "Методическом пособии по определению первичной продукции органического вещества в водоемах радиоуглеродным методом" (Минск,1960). Пробы отбирали пластиковыми батометрами с горизонтов 0,10,30,50,75,100 м и в слое температурного скачка, разливали в 2 светлые и 2 темные склянки, которые затем выдерживали на палубе в инкубационном ящике, с постоянной протокой, в течение 4-6 часов в светлое время суток. В качестве светофильтра использовали мельничное сито, сложенное в два слоя. После экспозиции пробы отфильтровывали на мембранные фильтры №5 с диаметром пор I,2-I,5 мкм, которые затем промывали 0,I N раствором HCl и ультрафильтратом морской воды. Активность фильтров измеряли торцовыми счетчиками СБИ-13 и БФЛ.

При определении величин первичной продукции применялся метод косвенного расчета поправочных коэффициентов, отражающих зависимость скорости фотосинтеза на разных глубинах водоема от проникновения света (K_T) и от вертикального распределения фитопланктона (K_p).

Для определения коэффициента K_T однородная проба фитопланктона из наиболее насыщенного слоя разливалась в склянки, кото-

ные затем экспонировались в водоеме на заданных горизонтах. Коэффициент K_T определялся на нескольких станциях с характерными для данного района гидрооптическими характеристиками воды и использовался для расчетов величин первичной продукции на соседних станциях.

Коэффициент K_p определялся на каждой станции. Для этого пробы брались на всех исследованных горизонтах. Исходя из этих двух коэффициентов, вычислялся суммарный поправочный коэффициент $K_c = K_T \cdot K_p$, который показывает во сколько раз интенсивность фотосинтеза на поверхности отличается от фотосинтеза на заданной глубине. По величине первичной продукции на поверхности $C_{ф.п.} = \frac{r \cdot C_k}{R}$ (где R - исходная радиоактивность, r - радиоактивность, приобретенная во время экспозиция, C_k - общее количество углерода во всех формах углекислоты в воде) рассчитывалась продукция для всей исследуемой толщи воды путем расчета величин фотосинтеза для отдельных слоев (0-10, 10-20 м и т.д.), а затем их суммирования. Данные по содержанию в воде углерода карбонатов и углекислоты для 1970, 1972 гг. взяты из литературных источников (Шульгина, Куфтарова, 1976), во время других съемок их получали расчетным путем.

Положительной стороной радиоуглеродного метода является то, что он не требует длительной стоянки судна и позволяет сравнительно быстро получить сведения о продукционных возможностях исследуемого района.

3. Расчет основных статистических характеристик

Цифровые данные, полученные при обработке материала, были подвергнуты вариационно-статистическому анализу (Рокицкий,1961; Лохинский,1961; Урбах,1964;Ларчевская,1969) на ЭВМ "Мир-2".

При уровне значимости (p), равном 0,05, рассчитывались следующие статистические характеристики:

а) Средняя арифметическая ($\bar{x}$):

$$\bar{x} = \frac{\sum \bar{x}}{n}$$

, где x - значения отдельных наблюдений, n - число наблюдений.

Ошибка средней ($\sigma_{\bar{x}}$) : $\sigma_{\bar{x}} = \frac{\sigma}{\sqrt{n}}$

б) Среднее квадратическое отклонение (σ) :

$$\sigma = \sqrt{\frac{\sum (x-\bar{x})^2}{n-1}}$$

, где $\sum (x-\bar{x})^2$ - сумма квадратов отклонений результатов отдельных измерений от средней арифметической.

в) Коэффициент вариации (V) :

$$V = \frac{\sigma}{\bar{x}} \cdot 100\%$$

г) Коэффициент корреляции (r) :

$$r = \frac{\sum (x-\bar{x})(y-\bar{y})}{\sqrt{\sum (x-\bar{x})^2 \sum (y-\bar{y})^2}},$$

где $\bar{x}$ и $\bar{y}$ - средние для всех показателей x и y ;
$\sum (x-\bar{x})(y-\bar{y})$ - сумма всех произведений отклонений показателей x и y от средних $\bar{x}$ и $\bar{y}$ (для каждой пары результатов);
$\sum (x-\bar{x})^2$, $\sum (y-\bar{y})^2$ - суммы квадратов тех же отклонений.
Доверительный интервал для коэффициента корреляции вычислялся по формулам:

$$r_{min} = \frac{\exp^2 Z_{min} - 1}{\exp^2 Z_{min} + 1},$$

$$r_{max} = \frac{\exp^2 Z_{max} - 1}{\exp^2 Z_{max} + 1},$$

где $Z_{min} = Z - U_{1-\alpha}\sigma_z$ и $Z_{max} = Z + U_{1-\alpha}\sigma_z$;

$Z = \frac{1}{2}\ln\frac{1+r}{1-r}$; $U_{1-\alpha}$ - квантиль нормированного нормального распределения для уровня значимости α .

д) Уравнение линейной регрессии (У = а + вх) вычислялось по формуле:

$$a = \frac{\sum y \cdot \sum x^2 - \sum x \cdot \sum xy}{m\sum x^2 - (\sum x)^2} \; ; \; b = \frac{m\sum xy - \sum x \sum y}{m\sum x^2 - (\sum x)^2}$$

где m - число аппроксимаций.

Индекс видового разнообразия.

В практике гидробиологических исследований при изучении планктонных сообществ, в большинстве случаев , приводится список видов, не отражающие обилие каждого таксона. Такие сведения необходимы и являются основой при получении фактического материала. Но они недостаточны для определения коррелятивности экологически сходных планктонных сообществ. В связи с этим в настоящее время используются индексы видового разнообразия организмов, позволяющие оценить вклад каждого вида и сравнивать качественное богатство фауны и флоры разных районов с учетом степени их изученности (Мандельзон,1965; Рудяков,1964; Заика, Андрониченко,1969). Расчет индексов проводят большей частью по численности организмов. Однако для определения индексов используют и биомассу гидробионтов (Гиляров,1969;Рябов и соавт.,1975 и др.), что позволяет полнее описать распределение энергии внутри экосистемы.

Предложено значительное количество формул для расчета индексов видового разнообразия (Wilhm ,1972). Наши использовались

модификация известной информационной формулы Шеннона:

$$H = -\sum_{1}^{S} P_1 \cdot \log_2 P_i ,$$

где S - общее число видов в пробе, P_i - доля i-го вида от общей численности (или биомассы) всех видов в пробе - N_1/N_i которая после преобразования приобрела следующий вид:

$$H = -\sum_{1}^{S} \frac{N_1}{N} \log \frac{N_1}{N}$$ (Рябов и соавт.,1976).

Поскольку видовое разнообразие рассчитывается на единицу численности или биомассы ($1/N$) организмов, индекс разнообразия становится относительной величиной и не зависит от размеров сравниваемых выборок. Такой показатель можно называть "индексом удельного видового биотического разнообразия" - индекс УБР (Рябов и соавт.,1976). Индекс УБР является функцией числа биотических групп и равномерности распределения в них организмов. Величины индексов, как правило, возрастают по мере увеличения числа видов. Максимальная величина индекса УБР соответствует максимальному видовому разнообразию и наоборот, при "цветении" фитопланктона.

Размерная структура

Наряду с изучением качественного состава и количественного развития фитопланктона, все большее внимание уделяется его размерной структуре. Знание размерной структуры растительного планктона необходимо при изучении питания зоопланктона, личинок, рыб, при гидрооптических исследованиях, при решении некоторых продукционных вопросов. Как известно, размеры клеток того или иного вида меняются в зависимости от географической широты, сезона, наличия биогенных элементов и многих других факторов.

Для характеристики размерной структуры фитопланктона некоторые исследователи принимали диаметры клеток (Семина, 1969, 1974; Лицын, 1970). Однако в связи с разнообразием и сложностью форм клеток многих видов Г.К.Лицын предлагает судить о размерной структуре растительного планктона по объемам клеток или по их условным диаметрам, выделяя при этом пять размерных групп. Это деление было принято и в настоящей работе.

При определении размерной структуры вычислялись диаметры шаров, приравненных по объему к клеткам данных видов.

Условный диаметр (мкм)	Объем клеток (мкм^3)
менее 5	менее 50
5 - 10	50 - 500
11 - 20	500 - 4000
21 - 50	4000 - 50000
более 50	более 50000

Суммарная поверхность клеток

В связи с тем, что скорость фотосинтеза изменяется в зависимости от размеров планктонных водорослей (Финенко, 1976), между первичной продукцией и общей поверхностью клеток фитопланктона должна существовать определенная зависимость.

Расчет поверхности проводили для каждого конкретного вида или таксона с учетом конфигурации и размеров клеток водорослей. Поверхность клеток приравнивали к поверхности подобных геометрических фигур. По сумме произведений поверхности клеток и численности каждого таксона водорослей рассчитывали суммарную поверхность клеток фитопланктона в пробе.

ГЛАВА II. ОКЕАНОГРАФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ИССЛЕДОВАННЫХ РАЙОНОВ

Гидрологические особенности Средиземного моря издавна интересовали многих исследователей. В XX веке наиболее значительной была экспедиция Шмидта и Нильсена на судне "Тор" 1908-1909 гг. Результатом работ этой экспедиции явился классический труд Нильсена "Гидрология Средиземного моря и смежных с ним вод" (Nielsen ,1912, по Овчинникову,Плахину,1965). Автор подробно рассмотрел гидрологическую структуру бассейна и выделил три водные массы: I) поверхностный слой с наименьшей соленостью и очень подверженный влиянию атлантических вод; 2) промежуточный слой восточно-средиземноморских теплых вод; 3) глубинный придонный слой. Большое значение Нильсен придавал наличию промежуточного слоя, поддерживающего соленую константу вод путем выноса в Атлантический океан избытка солей.

Значительный вклад внесли исследования Лакомба и Черния (Lacombe, Tchernia ,1960), которые обобщили данные предыдущих экспедиций и провели наблюдения на судне "Калипсо" летом 1955 года. В своих работах эти исследователи дали характеристику океанографических особенностей Средиземного, Черного и Мраморного морей, а также выяснили распределение атлантических и левантийских вод.

Повышенный интерес многих океанологов к Средиземному морю объясняется тем, что многие процессы, протекающие в нем, подобны тем, которые наблюдаются в Мировом океане, но они выражены здесь более ярко и в гораздо меньших масштабах. Поэтому Средиземное море может служить в качестве экспериментального

бассейна, в котором самые "тонкие" исследования можно производить с наименьшими затратами (Овчинников и соавт.,1976).

Одним из наиболее актуальных вопросов современной океанологии является проблема водообмена через проливы, решение которой представляет научное значение, а также связано с интересами мореплавания, определения продукционных процессов, для развития рыболовства и т.д. Для водоемов типа Средиземноморского бассейна, водообмен с другими бассейнами через проливы играет особенно большую роль в формировании биоокеанографической структуры. Не менее важную роль играет также и водообмен между внутренними морями Средиземноморского бассейна через проливы и прежде всего через Тунисский пролив, соединяющий западную и восточную часть Средиземного моря, а также проливы Дарданеллы и Босфор, связывающие Средиземное море с северной окраиной бассейна - Мраморным и Черным морями.

Основными факторами, определяющими гидрологическую структуру Средиземного моря, является приток вод из соседних бассейнов и испарение (Москаленко,Овчинников,1965). Особенно большое значение имеют атлантические воды, движущиеся единым потоком от Гибралтарского пролива на восток, которые переносятся постоянным течением, вызванным разностью уровней Атлантического океана и Средиземного моря. Атлантические поверхностные воды имеют низкую соленость, язык которой находится в толще термоклина, а сам минимум располагается чуть выше зоны максимальных градиентов температуры. Перемешивание атлантических вод с подстилающими средиземноморскими невелико, особенно в летний период, и следы атлантической воды прослеживаются по всему морю. Нижняя граница атлантических вод лежит на глубинах 200-250 м,

в центральной и восточной части на 100-150 м, а на мелководье западной части - у дна. Интенсивность проникновения атлантических вод на восток зависит в значительной степени от ветрового режима. Летом они могут доходить дальше в восточный бассейн под влиянием ветров муссонного типа (этезий), совпадающих с направлением атлантического потока и способствующих продвижению их на восток (Овчинников,Федосеев,1965). Эти воды,вовлекаясь в антициклонический круговорот, огибают море Леванта и заходят в крайний северо-восточный район моря. В зимний период атлантические воды проникают в восточный бассейн, прижимаясь к африканскому побережью, а на севере восточной части Средиземного моря (Крито-Африканский пролив) отмечается перенос вод с востока на запад. Сложный характер циркуляции поверхностных вод в восточной части бассейна, наличие нескольких разнонаправленных круговоротов с соответствующими зонами дивергенции и конвергенции оказывают большое влияние на структуру вод всего Средиземного моря.

В северных районах моря Леванта формируется промежуточная водная масса (левантийская). Ядро этих вод прослеживается в слое 200-300 м, а глубина залегания нижней границы колеблется в значительных пределах (от 400-500 до 800-900 м), увеличиваясь с востока на запад. Вынос промежуточных вод в летнее время обусловлен Крито-Африканским антициклоническим круговоротом, который усиливается круговоротом того же знака центрального бассейна. Далее левантийские воды идут через Крито-Африканский пролив к Тунисскому проливу. В западном бассейне основная часть их движется вдоль североафриканских берегов к Гибралтарскому проливу,ответвляясь в Тирренское море и Алжиро-Прованский бассейн (Овчинников,Федосеев,1965). Зимой,когда

формируются глубинные и промежуточные воды восточной части Средиземного моря, увеличивается перенос левантийских вод по всему бассейну. В это время года наблюдается более четкое движение промежуточных вод. Этому способствует мощный циклонический круговорот, которым охвачена вся акватория центрального бассейна. Левантийские воды прослеживаются по всему Средиземному морю (Wüst ,1959,1960). Поверхностная соленая водная масса отмечается только в восточном бассейне, так как в западной части этот слой представляет собой малотрансформированную атлантическую воду (Мосжаленко,Овчинников,1965).

Глубинные воды центральной и восточной части Средиземного моря, имеющие адриатическое происхождение, формируются в зимнее время. В западной части они образуются в результате сильного охлаждения поверхностных вод Алжиро-Прованского бассейна и перемешивания их с более соленными промежуточными водами. Глубинные воды имеют несколько пониженную температуру и соленость по сравнению с левантийскими промежуточными водами.

I. Прибосфорский район Черного моря

Климатические и погодные условия прибосфорского района Черного моря формируются под воздействием Азорского и Сибирского зимних антициклонов и летних циклонов над Африкой и Малой Азией. По преобладанию тех или иных ветровых полей в районе Мраморного и Эгейского морей можно выделить следующие типы погоды: I) характерные для летнего времени и связанные с высоким над морями давлением, которое сопровождается северными и северо-восточными ветрами; 2) характерные для зимнего периода и связанные с нахождением области высокого давления над Балканами и сопровождающиеся холодными северными ветрами;

3) связанные с южными циклонами (зимой) и сопровождающиеся юго-западными и юго-восточными ветрами; 4) создающиеся в результате развития южных циклонов смещающихся в район Черного моря и сопровождающиеся сначала западными, а затем северо-западными ветрами, в основном, с декабря по февраль, изредка в марте, летом и в ноябре (Богданова,1969). Поэтому во все сезоны и особенно в летний период, как над Мраморным морем, так и над прилегающими проливами преобладают северные и северо-восточные ветры. Зимой нередко усиливаются кратковременные, шквалистые юго-западные ветры. Повторяемость северных и северо-восточных ветров изменяется по сезонам - от 45% зимой до 67% летом, а в южных и юго-западных - от 18% летом до 32-33% зимой и весной. Установлено, что мраморноморские воды,благодаря благоприятному сочетанию синоптических условий, поступают в Черное море систематически, за исключением редких случаев неблагоприятного сочетания ветрового режима (Богданова, 1969). При этом расходы нижнебосфорского течения, несущего эти воды,испытывают сезонный ход, который в значительной степени определяется разностью уровней на концах пролива. Наибольшее количество средиземноморских вод поступает в октябре - ноябре и марте, наименьшее - в мае - июне. За пределами порога мраморноморские воды растекаются в Черном море тонким слоем (от 2-4 до 6-8 м) у дна, а затем обнаруживаются в промежуточных слоях (200-300 м) в районе свала глубин, где они смешиваются с собственно черноморскими водами, постепенно опускаясь вглубь. Как известно, характеристики черноморских и мраморноморских вод существенно отличаются и соответствуют различным гидрометеорологическим климатическим условиям. Не-

ли в Средиземном море в течение года испарение превышает сумму осадков, то в Черном море речной сток и осадки значительно превышают испарение. Это является главной причиной превышения уровня Черного моря над Средиземным. В результате, воды Черного моря постоянно опресняются, а средиземноморские - осолоняются. В юго-западном районе Черного моря соленость составляет 14,5-18,0 ‰. В Мраморном море и Дарданеллах под влиянием более пресных черноморских вод соленость понижена до 24-25 ‰ и 34-38 ‰, соответственно. В юго-восточной части Эгейского моря наблюдается максимальная для исследуемого района соленость - 39,2 ‰. В самом проливе Босфор соленость верхнебосфорского течения в основном зависит от направления и скорости ветров. При устойчивых южных ветрах почти все живое сечение пролива заполняется мраморноморскими водами повышенной солености. При сильных северных ветрах соленость уменьшается. Черноморские воды оказывают значительное влияние на формирование режима поверхностного слоя в северном и северо-западном районах Эгейского моря и верхнем 50-метровом слое Мраморного моря. Глубинные воды в прибосфорском районе Черного моря формируются путем смешения трансформированных соленых и теплых средиземноморских вод, поступающих через Босфор, с собственно черноморскими водами. Водообмен через Босфор и Дарданеллы играет важную роль в формировании гидрологического и биологического режимов Эгейского, Мраморного морей, прибосфорского района Черного моря, в значительной степени определяется разностью уровней на концах проливов, соединяющих эти моря, ветровым режимом, в частности, сгонно-нагонной циркуляцией на участках вблизи северного и южного порогов.

В Эгейском и Мраморном морях в течение всего года температура воды относительно высокая: в самое теплое время она составляет 25-30°С, в самое холодное - 16-11°С. В Черном море летом температура повышается до 22-26°, а зимой опускается до 4-6°С. Мраморноморские воды поступают в Черное море с относительно высокой температурой и соленостью (9-16°, 28-34°/оо).

Наиболее благоприятные условия проникновения средиземноморских вод в Черное создаются в осенне-зимний период. В летнее время, в период максимального превышения уровня Черного моря над Мраморным и усиления верхнебосфорского течения, создаются условия не совсем благоприятные для проникновения средиземноморских вод, но тем не менее они продолжают поступать в Черное море.

В результате многочисленных комплексных океанографических съемок, выполненных Институтом биологии южных морей АН УССР в прибосфорском районе Черного моря, установлено, что северо-западное направление движения мраморноморских вод у дна за пределами 6-7 мильной зоны является преобладающим. Ядро этих вод обычно прослеживается в районе, ограниченном 41°20' - 41°24' с.ш. и 29°03' - 29°07' в.д. (Богданова, 1969). За пределами мелководья они не образуют непрерывной струи, а встречаются в виде небольших линз высокой солености. При выходе в Черное море нижнебосфорское течение сохраняет северо-восточное направление лишь на небольшом расстоянии от пролива, а затем поворачивает на северо-запад.

Известно, что черноморские воды характеризуются относительно высоким содержанием фосфатов по сравнению со средиземноморскими, особенно в глубинных слоях. В Средиземном море в верхнем 200-300 метровом слое содержание фосфатов очень низкое (около нуля), тогда как в Черном море оно достигает нередко 9-13 мг/м^3 (Водяницкий, 1967). Поэтому в прибосфорском районе Черного моря слабо

трансформированные мраморноморские воды характеризуются не только высокими температурой и соленостью, но и пониженным содержанием фосфатов. Кроме того, воды, поступающие с нижнебосфорским течением, относительно бедны кислородом, по сравнению с верхней 50-75 метровой толщей; с удалением от пролива содержание кислорода в мраморноморских водах несколько повышается (Добржанская, 1969). В области свала глубин прибосфорского района Черного моря может отмечаться увеличение содержания кислорода ниже зоны фотосинтеза, что определяется поступлением нижнебосфорских вод или сползанием холодного придонного слоя (Филиппов, 1968) в глубинные слои Черного моря. Следовательно, мраморноморские воды, проникая в прибосфорский район Черного моря, несколько изменяют его кислородный режим и влияют на химизм глубинных слоев.

2. Тунисский пролив

Под Тунисским проливом понимается район Средиземного моря, заключенный между островами Мальта и линией, соединяющей мыс Бон с островами Эгади. В зарубежной литературе его называют ещё Сицилийским каналом (Floch , 1951; Guyot , 1951) или Южно- Тирренским морем (Ehrhardt , 1967). В последние 20 лет океанологи обратили особое внимание на изучение этого пролива. Первые фрагментарные данные по гидрологии Тунисского пролива были получены Гийо (Guyot , 1951). Затем последовали работы советских ученых (Овчинников, Плахин, 1965; Богданова, 1973). Особое внимание уделялось морфологии Тунисского пролива, поскольку водообмен через проливы в большой степени зависит от рельефа дна. Этим вопросам посвящены специальные исследования Р.Фразетто (Frassetto , 1965) и О.В.Михайлова (1965). Последний автор показал, что в самой узкой части пролива имеется относительно глубоководный желоб

(максимальная глубина 430 м), который и определяет обмен левантийскими водами между восточной и западной частями Средиземного моря. В рельефе Африкано-Сицилийского порога (по данным советских исследователей) имеются три параллельных впадины северо-западного простирания, разделенные невысокими перемычками. Рельеф дна Африкано-Сицилийского порога осложнен поднятиями, видимо, вулканического происхождения. Благодаря наличию Мальтийского подводного порога, через него не проходит глубинная вода, сформированная в Ионическом море, и обмен водами ограничивается верхним 400-метровым слоем. Между этим подводным порогом и западным располагается промежуточный бассейн, заполненный до дна левантийской водой (Богданова, 1976). Тунисский пролив, через который осуществляется основной водообмен между двумя частями Средиземного моря, подвержен влиянию как атлантических, так и левантийских вод. Поверхностные, истинно средиземноморские в этом районе в основном отсутствуют, так как они представляют здесь малотрансформированную атлантическую воду. Приток атлантических вод в Тунисском проливе значителен и усиливается при ветрах западных румбов, постоянное присутствие которых увеличивает интенсивность водообмена через пролив. Атлантические воды отличаются характерными температурой и соленостью. Например, зимой 1970 года их температура составила 14,2°-15°, соленость - 36,9 - 37,3 °/оо. Ранней осенью 1972г. температура была 22-23°, соленость - 37,0-37,4 °/оо (Богданова, 1971, 1976). Под ними прослеживаются воды левантийского происхождения, противоположные по направлению. Они характеризуются повышенной соленостью (зимой 1970 г. - 38,66-38,88°/оо) и почти не отличаются по температуре от поверхностных вод (14,04-14,41°). Левантийские воды от атлантических отделяются слоем смешения с промежуточными характеристиками температуры и солености. В Тунисском проливе даже

в зимнее время отмечается значительная переслоенность вод по температуре и солености, а также изменяется толщина переходного слоя между атлантической и левантийской водой. Значительное волнение и перемешивание в верхней толще вод не приводит к выравниванию термохалинных индексов по вертикали (Богданова, 1971).

Как известно, основными факторами, от которых в первую очередь зависит продуктивность водоема, являются резерв питательных веществ и характер динамики вод. Сложная гидрологическая структура Тунисского пролива оказывает существенное влияние на распределение в Средиземном море всех биоокеанографических характеристик и прежде всего фитопланктона. Существование значительного градиента плотности ниже слоя атлантических вод мешает большей части продуктов разложения организмов проникать в глубинные слои, они вновь вовлекаются в круговорот веществ, но в то же время этот градиент создает неблагоприятные условия для обмена с более богатыми минеральным фосфором нижележащими водами.

Известно, что развитие фитопланктона и его продукция находятся в прямой зависимости от поступления в бассейн биогенных элементов и прежде всего нитратов и фосфатов.

Проблема "плодородия" Средиземного моря является объектом исследования многих ученых: Ercegovic , 1936; Bernard , 1958, 1960, 1961; Gille , 1962; Gorgy , 1966 и др. Бернар подчеркивает , что общая бедность Средиземного моря была подтверждена уже неоднократно и связана прежде всего с очень малым содержанием фосфора до глубины 300 м , тогда как нитратами воды Средиземного моря снабжены относительно хорошо особенно осенью, когда они пополняются при усилении стока дождевых вод с суши. Основным источником поступления фосфатов являются атлантические воды, которые составляют 99% приходного баланса Средиземного моря (Егорова, 1966). Эти воды, как наиболее легкие, растекаются по

всему Средиземному морю, занимая весь трофогенный слой. Продукционная бедность Средиземного моря усугубляется выносом фосфатов обратно в Атлантический океан в промежуточном слое, а также придонным течением в Черное море. Ламомб вычислил, что 30 000 км^3 средиземноморских вод выходит и 31 600 км^3 атлантических вод входит в Средиземное море (Lacombe , 1971). Ввиду "утечки" фосфатов и слабого притока, их содержание на поверхности в слое фотосинтеза почти круглогодично остается менее 1 мг Р/м^3. Среднее содержание фосфатов в атлантической воде - 0,33 мг ат/л. Эти данные получены на э/с "Жан Шарко" весной 1967 года (Coste, 1969). Зимой в отдельных районах отмечается повышенное содержание фосфатов (около 10 мг/м^3). Из 0,33 мг ат/л Р в атлантических водах только часть находится в форме минеральной, которая прямо потребляется при фотосинтетической деятельности. Б.Кост делает вывод, что приток фосфора с атлантическими водами в Средиземное море имеет большое значение для жизни водоема, но форма, в которой он присутствует не обязательно непосредственно ассимилируется в процессе фотосинтеза. Автор считает, что в местах основного влияния атлантических вод величины органической продукции примерно одного и того же порядка. По данным, полученным французскими исследователями (Coste, Minas , 1968) в феврале-марте 1968 г., величины поверхностной первичной продукции на юге (между Сардинией и Тунисом) вдоль западного побережья Сардинии и Корсики, т.е. в зоне влияния атлантических вод, были примерно одинаковыми. Они отмечают, что к зонам влияния атлантических вод приурочены довольно высокие величины продукции, которые уменьшаются по мере удаления от Гибралтара на восток. При этом, поступление биогенных элементов с атлантическими водами испытывает сезонный ход.

По данным французской экспедиции на э/с "Жан Шарко", в фев-

рале-марте 1968 года, между Сицилией, Сардинией и Тунисом, слой бедный фосфатами и нитратами на большинстве станций находился между 20 и 100 м (Coste , 1971). Это явление объясняется использованием питательных солей в результате фотосинтетической деятельности фитопланктона. Наличие, особенно в зимнее время, пикноклина блокирует поступление биогенных веществ из нижних слоев, а интенсивное использование их растительным планктоном выше слоя пикноклина приводит почти к полному их исчезновению. Б.Кост рассчитал соотношение фосфатов в Атлантическом океане и различных районах Средиземного моря. Принимая за единицу количество фосфатов в Эгейском море, автор определяет, что в Атлантическом океане это соотношение выражено 1:12, в море Леванта 1:3, Альборанском 1:8, Лигурийском 1:4, т.е. количество фосфатов в Атлантическом океане в среднем в 3-4 раза больше, чем на большей части Средиземноморского бассейна.

Таким образом, из всего выше изложенного следует, что на продуктивность Средиземного моря огромное влияние оказывает водообмен, осуществляемый как через Гибралтарский так и Тунисский проливы. Через первый происходит снабжение всего Средиземного моря биогенными элементами, а по второму они проникают в восточную часть водоема. От интенсивности притока атлантических вод и зависят основные продукционные процессы Средиземного моря.

ГЛАВА 4. ФИТОПЛАНКТОН ПРИБОСФОРСКОГО РАЙОНА ЧЕРНОГО МОРЯ

Основным источником формирования фитопланктона Черного моря является флора, унаследованная от Сарматского, Понтического и Средиземного морей (Пропкина-Лавренко, 1955, 1963б; Макарова, 1969).

Растительный планктон Черного моря представлен главным образом эвригалинными организмами, в состав которых входят представители древней флоры, широко распространенные в других морях и океанах, а также современные средиземноморские вселенцы. Менее значительную роль здесь играют проникающие вместе с речным стоком пресноводные формы.

В начале четвертичного периода Черное море было изолировано от Мирового океана, но в результате соединения на короткий период со Средиземным морем произошло осолонение его вод. После образования Босфора средиземноморские воды стали постоянно поступать в Черное море, а вместе с ними происходило вселение средиземноморских и океанических форм (Морозова-Водяницкая, 1948, 1954, 1957; Пузанова, 1965). В результате установившегося водообмена между бассейнами состав фитопланктона Черного, Мраморного и Эгейского морей в значительной мере стал характеризоваться общими видами водорослей. В Средиземном море отмечено значительное количество видов водорослей, свойственных Черному морю (Михайлов, 1964; Михайлов, Денисенко, 1963; Денисенко, 1964; Георгиева, 1971б, 1975). Кроме того, отдельные широко распространенные в настоящее время в планктоне Черного моря виды, например, Rhizosolenia calcar-avis, по мнению Пропкиной-Лавренко (Диат.водоросли СССР, 1974), вселялись сюда вторично.

I. Систематический состав и видовое разнообразие

В результате многолетнего изучения фитопланктона Черного моря исследователями зарегистрировано 695 видов и разновидностей водорослей (Иванов, 1965). По группам они распределяются следующим образом: Bacillariophyta - 345, Pyrrhophyta - 175, Chlorophyta - 81, Chrysophyta - 42, Cyanophyta - 33, Euglenophyta - 16, Xantophyta - 3. По последним данным Г.К.Пицыка (1971) в планктоне Черного моря насчитывается около 750 видов и разновидностей водорослей. В том числе около 400 морских, солоноватоводно-морских и солоноватоводных истинно-планктонных. Для юго-западного района, прилегающего к берегам Болгарии, выявлено 85 видов и разновидностей (Петрова, 1958, 1960, 1964). У румынского побережья найдено 168 видов и разновидностей, из которых на долю Bacillariophyta приходится 105, Pyrrhophyta - 43, Chrysophyta - 11, Chlorophyta - 8, Xantophyta - 1 (Сколка, Бодяну, 1963; Skolka, 1958, 1960, 1961, 1963).

Новые для Черного моря диатомовые водоросли Fragillaria striatula Lyngb., Thalassiothrix frauenfeldii, монголитофориду Calyptrosphaera incisa Schill. и перидинею Ceratium macroceros обнаружили в прибосфорском районе румынские исследователи (Сколка и Бодяну, 1963). Последними авторами виды найдены при солености 34°/oo и температуре 14°, т.е. при параметрах значительно отличающихся от таковых поверхностного слоя вод прибосфорского района.

Показано, что многие черноморские виды, как Cyclotella caspia, Chaetoceros socialis f. vernalis Pr.-Lavr., Prorocentrum micans и другие, выдерживают колебания солености от 18 до 38,5°/oo (Данская, 1969). Это связано в основном со способностью клетки к саморегулированию осмотического давления, что позволяет им хорошо приспосабливаться к новым экологическим особенностям сре-

ды. Благодаря такой способности, многие представители средиземноморского растительного планктона могут обитать и в более опресненных черноморских водах.

Л.В.Кузьменко (1966) также приводит ряд видов, ранее не известных для Черного моря, но типичных для Средиземного, как например, Dinophysis schuttii Murr. et Whitt., Podolampas spinifer Okamura , встреченные в районе Южного берега Крыма при довольно низкой солености - 18-18,5 ‰. В последние годы некоторые виды, ранее не отмечавшиеся для Черного моря, а именно: Katodinium rotundatum (Lohm.) Fott., Achradina sulcata Lohm., Prorocentiluca sp. найдены в мелководном районе г. Ялты Л.Г.Сеничкиной. Она выявила также ранее не известные в Черном море Distephanus octonarius var. polyactis (Jörg.) Gleser, D. speculum var. septenarius Jörg. (Сеничкина, 1973). Новые для Черного моря виды найдены также М.И.Сеничевой в районе Севастополя Peridinium palatinum f. anglicum (G. S. West) Linde (Сеничева, неопубликованные данные).

В прибосфорском районе Черного моря нами обнаружено более 237 видов и разновидностей планктонных водорослей, относящихся к 7 отделам, 81 роду (Приложение II).
По группам они распределялись следующим образом: Bacillariophyta - 101, Pyrrhophyta - 92, Chrysophyta - 27, Chlorophyta - 8, Cyanophyta - 2, Xantophyta - 2, Euglenophyta - 1. При этом 26 видов и разновидностей или около 11% общего количества, составляли пресноводные и пресноводно-солоноватоводные формы: Bacillariophyta - 11, Chlorophyta - 6, Pyrrhophyta - 4, Cyanophyta - 2, Chrysophyta - 1, Euglenophyta - 1. Наибольшее количество пресноводных и пресноводно-солоноватоводных видов встречено весной и в начале лета благодаря интенсивному притоку опресненных вод из северо-западной части Черного моря

(табл.Ш.I)

Таблица Ш.I.

Количество видов разных экологических групп в фитопланктоне прибосфорского района Черного моря

Время исследований		Морские	Пресноводные и пресноводно-солоноватоводные	Всего
Август	1958г.	143	7	150
Июнь	1960г.	132	18	150
Октябрь	1962г.	111	5	116
Апрель	1963г.	123	9	132
Декабрь	1968г.	71	5	76
Май	1969г.	32	5	37
Декабрь	1969г.	91	7	98
Март	1970г.	78	6	84
Сентябрь	1970г.	63	4	67
Август	1972г.	42	0	42
Октябрь	1972г.	61	3	64
Всего		244	26	270

Из типично-черноморских видов в прибосфорском районе встречены Exuviaella compressa, Ex. cordata, Ex. marina, Ceratium fusus, Glenodinium paululum, Chaetoceros curvisetus, Cyclotella caspia, Nitzschia seriata, Sceletonema costatum и многие другие; проникающие в Черное море с речным стоком пресноводные водоросли, обнаруженные нами в рассматриваемом районе: Cyclotella kützingiana, Glenodinium elpatiewskyi, Scenedesmus quadricauda, Pediastrum sp. и другие (Георгиева, 1969). Кроме того, здесь встречены очень редкие для Черного моря Oxytoxum variabile, Syracosphaera spinosa, ранее отмечавшиеся для прибосфорского района В.Б.Деми-

сенко (1964) и Thalassiothrix frauenfeldii , обнаруженный в других районах Черного моря (Стройкина, 1940; Морозова-Водяницкая, 1948; Skolka , 1963). Нами обнаружены новые для Черного моря планктонные водоросли (табл.Ш.2). Среди этих видов значительная доля приходилась на пирофитовые водоросли. Некоторые из них постоянно встречались на каждом горизонте придонного слоя. Так например, Prorocentrum scutum зимой 1968 г. на многосуточной станции обнаруживалась в пробах почти на всех горизонтах придонного слоя (80-90 м; пробы отбирали через 2 метра). Необходимо отметить, что многие из этих представителей встречались не только в слое средиземноморских вод, но и в черноморских. Присутствие данных видов в верхних горизонтах связано, возможно, с остаточным эффектом проникающих сюда мраморноморских вод, или это может быть результат влияния сгонных колебаний, или интенсивного перемешивания вод. Вследствие этого в поверхностных водах прибосфорского района Черного моря появились такие типичные представители средиземноморского планктона, как Syracosphaera cernifera, Ceratium furca v.eugrammum, Pyrocystis hamulus, Prorocentrum scutum и другие.

Не все впервые обнаруженные в Черном море водоросли следует считать "пришельцами" из Средиземного моря. Выявление новых видов может быть связано также с уточнением таксономической принадлежности отдельных представителей фитопланктона, которые ранее рассматривались в объеме устоявшихся таксонов, или в результате малых количеств, ранее не были встречены. Появление неизвестных ранее видов может быть также результатом и экологических изменений среды (антропогенных, среднегодовых и многолетних изменений и т.д.). Зарегулирование стока реки Дуная и других рек приведет к повышению солености верхнего слоя черноморского бассейна и, по-видимому, "медитерранизация" Черного моря будет происходить

Таблица Ш.2.

Новые для Черного моря таксоны планктонных водорослей и условия среды в местах их нахождения в прибосфорском районе

Виды и разновидности	T°C	S‰	глубина(м)	месяц	год
1	2	3	4	5	6
Biddulphia alternans (Bail.) V.H.	7,70	19,34	100	VI	1960
Eucampia cornuta (Cl.) Grun	8,40	19,78	78	XII	1968
Rhizosolenia styliformis Brightw.	17,13	17,57	30	IX	1972
Thalassiothrix mediterranea Pavill.	7,89	19,13	77,5	XII	1968
Amphidinium conradi (Conrad) Schill.	7,44	18,38	50	VI	1960
A. vigrense Wolosz.	10,79	18,18	25	VI	1960
A. mannanini Herd.	10,79	18,18	25	VI	1960
Ceratium hexacanthum f.contortum(Lemm.) Jörg.	7,80	18,39	89 - 96	III	1970
C. massiliense (Courret) Jörg.	7,81	18,39	89 - 96	III	1970
C. furca v. sugramnum (Ehr.) Jörg.	18,67-24,97	16,44- - 18,39	0-35	VI,VIII,VI,IX	1960,1970, 1972
C. fusus v. seta (Ehr.) Jörg.	7,80	18,39	87 - 89	III	1970
C. teres Kof. x)	-	-	75	IV	1963

x) данными по гидрологии не располагаем

Продолжение таблицы Ш.2.

I	2	3	4	5	6
C. trichoceros (Ehr.) Kof.	I0,79	I8,I8	25	УI	I960
C. tripos v. atlanticum Ostf.	7,8I	I8,39	87 - 89	III	I970
C. hexacantum f. aestuarium (Schröd.) Schill.	7,8I	I8,39	89 - 96	III	I970
Cochlodinium citron Kof. et Sw.	7,39	I8,50	75	УI	I960
Gymnodinium paradoxum Schill. x)			0	IУ	I963
G. pygmaeum Leb.	I0,79	I8,I8	25	УI	I960
Oxytoxum parvum Schill.	7,4I	I8,33	50	УI	I960
O. variabile Schill.	23,98	I5,73	0-84	Ш,XII,УШ	I958,I968,I970
O. viride Schill.	8,88	20,32	76	XII	I968
Peridinium sinaicum Mats.	I8,82	I8,36	50	X	I962
Pronoctiluca acuta (Lohm.) Schill.	9,I4-9,85	I8,57-I8,96	75-I25	IX,XI,XII	I968.I970
Pr. pelagica Pavill. x)	7,64		I00-I75	У	I969
Pyrocystis hamulus Cl.	I3,20	I7,20	0	XI	I968
P. fusiformis (W.Th.) Mur.	9,5I	2I,42	8I	XII	I968
P. pseudonoctiluca (W.Th.) Schill.	6,52	I8,40	I00	XII	I970
Coccolithus pelagicus (Walich.) Schill.	7, 55	I8,20	75	Ш	I970

Продолжение таблицы Ш.2.

I	2	3	4	5	6
Rhabdosphaera stylifera Lohm.	8,74	20,I4	75	XII	I968
Syracosphaera coronata Schill.	7,44	I8,38	50	УI	I960
S. cornifera Schill.(Helladosphaera)	I6,I0	I7,98	I0	УI	I960
S. quadricornu (Anthosphaera) Schill.	8,74	20,I4	75	XII	I968
S. spinosa Lohm.	7,2I	I8,52	77	УI	I960

x) сведениями по гидрологии не располагаем

более активно.

Несмотря на большое разнообразие видов фитопланктона, соотношение различных систематических групп в его составе мало изменялось по сезонам и годам. В нем всегда преобладали Bacillariophyta и Pyrrhophyta (41-45 и 40-49%, соответственно). Третье место занимали Chrysophyta - 5 - 9%, прочие группы составляли незначительную часть - всего лишь 1-5% (табл.III.3). Соотношение диатомовых и перидиниевых водорослей почти не изменялось по сезонам и такого различия, которое наблюдается в Черном море в целом, здесь не обнаружено (Морозова-Водяницкая, 1950, 1957; Белогорская, Кондратьева, 1965).

Видовой состав водорослей оставался примерно однородным по всей акватории, так как исследования проводились на сравнительно небольшом неритическом участке. Отмечено только некоторое увеличение количества перидиниевых и золотистых водорослей в районе непосредственного влияния мраморноморских вод.

Таким образом, приведенные данные показывают, что прибосфорский район Черного моря характеризуется большим видовым разнообразием водорослей. Здесь отмечено около одной трети всех встречающихся в Черном море диатомовых, больше половины перидиниевых и почти полностью представлен видовой состав золотистых водорослей.

Из диатомовых наибольшим числом видов и разновидностей были представлены роды Chaetoceros (25), Nitzschia (7), Rhizosolenia (6), из перидиниевых - Peridinium (17), из золотистых - Distephanus (5).

Стенотермными широко распространенными видами, встречаемость которых составляла примерно 90% во все исследованные сезоны, являлись: Chaetoceros curvisetus, Ch. simplex, Cyclotella caspia, Cerataulina bergonii, Nitzschia seriata, Rhizosolenia calcar-avis, Rh.

Таблица III.3.

Соотношение групп водорослей в фитопланктоне прибосфорного района Черного моря

Типы водорослей	Зима		Весна		Лето		Осень	
	Число видов	%	Число видов	%	Число видов	%	Число видов	%
Bacillariophyta	40	41	38	45	42	42	35	41
Pyrrhophyta	48	49	34	42	38	40	37	45
Chlorophyta	2	2	3	3	4	4	1	1
Chrysophyta	5	5	6	7	9	9	6	8
Cyanophyta	1	1	1	1	1	1	0	1
Euglenophyta	0	0	0	0	0	0	0	0
Xantophyta	0	0	0	0	0	0	1	1
Прочие	2	2	2	2	4	4	3	3
Всего	98	100	84	100	98	100	83	100

fragilissima, Thalassionema nitzschioides, Ceratium fusus, C.tripos, C. furca, Exuviaella cordata, Ex. marina, Glenodinium paululum, Goniaulax spinifera, Diplopsalis lenticula, Peridinium trochoideum, P. steinii, Prorocentrum micans, Hillea fusiformis, Coccolithus huxleyi, Distephanus speculum var.speculum,D.speculum var.octonarius. Некоторые из них, например, Nitzschia seriata, Sceletonema costatum составляли нередко больше половины всей численности. Набор доминирующих видов менялся в зависимости от сезона: зимой преобладали Thalassionema nitzschioides, Nitzschia seriata, Sceletonema costatum, Cyclotella caspia, Coccolithus hux- весной -Sceletonema costatum, Coccolithus huxleyi, Chaetoceros curvisetus, Ch. simplex, Nitzschia seriata, Cyclotella caspia, Leptocylindrus minimus, летом -Exuviaella cordata, Cyclotella caspia, Chaetoceros curvisetus, Peridinium steinii, Leptocylindrus danicus, осенью - Nitzschia seriata, Sceletonema costatum, Cerataulina bergonii, Ditylum brightwellii, Cyclotella caspia.

Индексы удельного биотического разнообразия (УБР) фитопланктона прибосфорского района менялись в зависимости от сезона и в пространстве. Наибольшие их значения наблюдались весной (май 1969г. и март 1970г.) и осенью (октябрь 1962г. и сентябрь 1970г.), когда происходило массовое развитие нескольких видов диатомовых водорослей (табл.II.4). Максимальный индекс УБР (4,3 по численности и 4,2 по биомассе) получен на поверхности осенью (1962г.), когда 20-30 видов составляли 50% всей численности и биомассы фитопланктона: Thalassionema nitzschioides, Rhizosolenia fragilissima, Cyclotella caspia, Cerataulina bergonii и другие. Наименьшие индексы отмечены зимой (1969г.), в это время 90% всей численности фитопланктона составляли Nitzschia seriata, Sceletonema costatum.

Таблица III.4.

Индексы удельного биотического разнообразия по численности (H') и по биомассе (H'') фитопланктона прибосфорского района Черного моря

Время наблюдений		H'				H''			
		$\bar{x}$	σ	$\sigma_{\bar{x}}$	V	$\bar{x}$	σ	$\sigma_{\bar{x}}$	V
Август	1958г.	2,35	0,627	± 0,078	22,372	2,34	0,674	± 0,994	28,772
Июнь	1960г.	2,61	0,655	± 0,084	25,065	2,99	0,835	± 0,107	27,938
Октябрь	1962г.	3,54	0,495	± 0,076	13,968	2,72	0,776	± 0,120	28,529
Апрель	1963г.	1,26	0,585	± 0,081	22,294	3,23	0,810	± 0,111	25,087
Май	1969г.	3,04	0,344	± 0,114	11,299	1,71	0,709	± 0,236	41,413
Декабрь	1968г.	2,61	0,655	± 0,084	25,065	2,99	0,835	± 0,107	27,938
Декабрь	1969г.	1,32	0,698	± 0,102	52,860	1,92	0,658	± 0,095	34,240
Март	1970г.	2,84	0,548	± 0,119	19,318	2,32	0,618	± 0,134	26,404
Сентябрь	1970г.	2,77	0,912	± 0,150	32,974	1,65	0,622	± 0,101	37,251
Август	1972г.	2,48	0,778	± 0,275	31,346	1,98	1,013	± 0,356	50,853
Октябрь	1972г.	2,02	0,600	± 0,138	29,789	2,60	0,722	± 0,165	27,747

Видовое разнообразие фитопланктона в черноморских и трансформированных мраморноморских водах несколько различалось во все сезоны. Наиболее значительные отличия наблюдались в осеннее время, в период максимального притока нижнебосфорских вод (табл. Ш.5). В это время индексы УБР в черноморском слое достигали значительных величин (от 2,0 до 3,7). Благоприятные условия (прогретые до 19° поверхностные воды, наличие биогенных элементов) способствовали одновременному развитию нескольких видов планктонных водорослей. В трансформированных мраморноморских водах индексы УБР растительного планктона были ниже (до 1,8), здесь наиболее интенсивно развивались только Cyclotella caspia, Chaetoceros curvisetus, Cerataulina bergonii.

Таблица Ш.5

Индексы видового разнообразия фитопланктона в прибосфорском районе Черного моря (H' - по численности; H'' - по биомассе).

Время наблюдений		Индексы			
		Черноморский слой		Мраморноморский слой	
		H'	H''	H'	H''
Август	1958г.	2,37	2,60	2,36	2,27
Июнь	1960г.	2,74	2,92	2,87	3,08
Октябрь	1962г.	3,66	3,25	3,36	2,01
Апрель	1963г.	2,54	3,10	2,94	3,02
Декабрь	1968г.	-	-	3,31	2,93
Май	1969г.	2,98	1,83	3,16	1,47
Декабрь	1969г.	1,32	1,93	1,30	1,52
Март	1970г.	2,85	2,20	2,82	2,48
Сентябрь	1970г.	2,89	1,70	1,83	1,39
Август	1972г.	2,45	2,16	2,70	0,70
Октябрь	1972г.	2,03	2,84	1,95	1,68

В зимнее время, когда происходило интенсивное развитие отдельных видов диатомовых водорослей, наблюдались довольно низкие индексы УБР (1,3), как в верхней черноморской воде, так и у дна. На отдельных горизонтах они составляли 0,3-0,4 по численности и 0,5-0,6 по биомассе. Вертикальное перемешивание вод способствовало сравнительно равномерному распределению фитопланктона. Однако в поверхностном слое индексы УБР были несколько выше; при этом наблюдалось усиленное развитие только двух видов: Nitzschia seriata , Sceletonema costatum . В придонном слое интенсивно развивался только какой-нибудь из этих видов. Численность фитопланктона в это время была самой высокой, она достигала 420 млн.кл. в верхнем слое и 23-24 млн.кл./м^3- в трансформированных мраморноморских водах.

Весной индексы УБР фитопланктона прибосфорского района были почти одинаковыми на разных глубинах и составляли около 3. В это время наблюдалось одновременное развитие нескольких видов водорослей: Chaetoceros curvisetus, Ch. simplex, Sceletonema costatum, Leptocylindrus minimus, Cyclotella caspia, Ch. socialis , Coccolithus huxleyi и некоторых других.

Летом оба слоя, поверхностный и придонный, представляли собой одинаковую фазу сукцессии фитопланктона. Она характеризовалась индексом УБР свыше 2. В этот сезон как в поверхностном, так и в придонном слоях доминировал один вид -Cerataulina bergonii. В промежуточном слое эта водоросль развивалась слабо, увеличивалась степень доминирования других видов и индексы УБР соответственно возрастали.

Индексы удельного биотического разнообразия фитопланктона несколько изменялись в пространстве. Ближе к проливу их значения были несколько выше, с удалением в сторону открытого моря они уменьшались.

В прибосфорском районе между индексами УБР и численностью наблюдалась обратная связь. Коэффициент корреляции был высоким во все сезоны, за исключением осеннего: зимой - 0,68, летом - - 0,65, - 0,47, весной - 0,74, - 0,37, а осенью - 0,34 и менее.

Взаимосвязь между индексами УБР по численности и биомассой изменялась в зависимости от сезона. Коэффициент корреляции летом был - 0,47 и - 0,60. Весной, когда фитопланктон был представлен главным образом мелкими диатомовыми водорослями, с увеличением видового разнообразия наблюдался и рост биомассы. Здесь установлена слабая положительная корреляционная зависимость (+ 0,26). Примерно такая же связь обнаружена между этими двумя характеристиками и осенью, когда фитопланктон по видовому составу был близок к весеннему (+ 0,44 и + 0,17). Взаимосвязь между индексами УБР, вычисленными по биомассе, и биомассой фитопланктона, большей частью была обратной и слабой (r = - 0,20,-0,11 и -0,22); летом эта связь усиливалась и коэффициент корреляции возрастал до - 0,59, - 0,61.

В отдельных случаях, в частности летом 1972г., такая зависимость, по-видимому, обуславливалась присутствием крупной диатомеи Cerataulina bergonii . По мере увеличения численности, а следовательно, и биомассы этой водоросли, величина индекса УБР уменьшалась. В другом случае, как это наблюдалось летом 1960г., подобная зависимость возникла в результате развития перидинеи Exuviaella cordata , биомасса которой на отдельных горизонтах достигала 200 мг/м3.

Между индексами УБР, температурой и соленостью вод не наблюдалось однозначной зависимости, да и не во все сезоны она имелась (табл.Ш.6, Ш.7). Летом и осенью, как правило, отмечалась обратная зависимость индексов УБР фитопланктона от температуры,

когда в нижележащих слоях образовался свой тенелюбивый комплекс, в котором отдельные виды не отличались обилием. Особенно тесной эта связь была осенью 1962г. ($r = -0,65$), когда в нижнем слое увеличивалось содержание диатомовых водорослей: Chaetoceros curvisetus, Thalassionema nitzschioides и другие. Весной и зимой между этими двумя характеристиками установлена положительная корреляционная зависимость, то есть с повышением температуры увеличивалось и видовое разнообразие фитопланктона, в основном за счет присутствия нескольких видов диатомовых водорослей.

Взаимосвязь показателей УБР с соленостью также не была однозначной. Так, например, осенью нередко обнаруживалась обратная зависимость между этими двумя характеристиками. В это время в опресненных черноморских водах численность фитопланктона создавалась несколькими видами, и величины индексов УБР были высоки. С глубиной количество видов уменьшалось, и в слое мраморноморских вод, где нередко доминировали отдельные виды, величины индексов УБР понижались. В периоды наименьшего притока мраморноморских вод степень доминирования отдельных видов уменьшалась, и видовое разнообразие увеличивалось. В этих случаях наблюдалась прямая зависимость индексов УБР от солености. Такая же взаимосвязь между этими величинами обнаружена в летнее время, когда приток мраморноморских вод был незначительным.

Таким образом, в видовом составе фитопланктона прибосфорского района обнаружено более 230 видов и разновидностей планктонных водорослей. Выявлено 33 новых вида и разновидностей фитопланктона, ранее не известных для Черного моря. Видовая структура фитопланктонного сообщества почти не изменялась по сезонам. Всегда преобладали диатомовые и пирофитовые водоросли. Максимальные величины индексов УБР отмечены в черноморской воде осенью

Таблица Ш.6.

Зависимость между индексами видового разнообразия и температурой в прибосфорском районе Черного моря в разные сезоны

Время наблюдений		r	r_1 (min)	r_2 (max)
Август	1958г.	- 0,11	- 0,39	+ 0,19
Июнь	1960г.	- 0,39	- 0,59	- 0,14
Октябрь	1962г.	- 0,65	+ 0,42	+ 0,80
Апрель	1963г.	+ 0,19	- 0,08	+ 0,54
Ноябрь	1968г.	- 0,32	- 0,61	+ 0,84
Декабрь	1968г.	+ 0,003	+ 0,40	- 0,41
Май	1969г.	+ 0,13	- 0,77	+ 0,86
Декабрь	1969г.	+ 0,17	- 0,12	+ 0,44
Март	1970г.	+ 0,20	- 0,28	+ 0,60
Сентябрь	1970г.	+ 0,29	- 0,05	+ 0,57
Август	1972г.	- 0,03	- 0,80	+ 0,77
Октябрь	1972г.	- 0,34	- 0,71	+ 0,17

(4,30 - по численности и 4,11 - по биомассе), при одновременном развитии нескольких видов диатомовых водорослей. Минимальные величины наблюдались зимой в черноморских и мраморноморских водах и составили на отдельных горизонтах 0,30 и 0,40. Видовое разнообразие изменялось также по акватории. У входа в пролив его значения были высокими, а по мере удаления в открытое море снижались. Как правило, индексы УБР в мраморноморских водах были ниже в результате доминирования 1-2 видов водорослей.

Таблица Ш.7.

Зависимость между индексами видового разнообразия и солёностью в прибосфорском районе Черного моря в разные сезоны.

Время наблюдений	r	r_1 (min)	r_2(max)
Август 1958г.	+ 0,12	- 0,19	+ 0,45
Июнь 1960г.	+ 0,42	+ 0,17	+ 0,62
Октябрь 1962г.	- 0,11	- 0,41	+ 0,21
Апрель 1963г.	+ 0,14	- 0,20	+ 0,45
Ноябрь 1968г.	+ 0,60	- 0,92	+ 0,19
Декабрь 1968г.	- 0,02	- 0,42	+ 0,39
Март 1970г.	- 0,35	- 0,12	+ 0,70
Сентябрь 1970г.	- 0,58	- 0,76	- 0,30
Август 1972г.	+ 0,16	- 0,72	+ 0,84
Октябрь 1972г.	- 0,15	- 0,59	+ 0,36
Декабрь 1969г.	- 0,02	- 0,42	+ 0,39

2. Размерная структура

В прибосфорском районе Черного моря во все сезоны в планктоне преобладали виды с диаметром 10-50 мкм (табл.Ш.8). К ним из диатомовых относились представители родов: Chaetoceros , Licmophora, Melosira, Striatella, Thalassionema и другие; из пирофитовых - Ceratium, Cochlodinium, Dinophysis, Exuviaella и другие, а также золотистых водорослей - Calciosolenia, Syracosphaera, Distephanus, Dictyocha. Виды с диаметром клеток менее 10 мкм составляли не более 20% от общего числа, несколько снижалось их

Таблица III.8.

Размерная структура видового состава фитопланктона прибосфорского района Черного моря

Типы водорослей	Зима					Весна					Лето					Осень				
	I	2	3	4	5	I	2	3	4	5	I	2	3	4	5	I	2	3	4	5x)
Bacillariophyta	0	6	20	II	7	0	6	I4	II	3	0	8	I9	I7	4	0	6	I4	I5	4
Pyrrhophyta	0	2	I0	26	0	0	2	I5	27	0	0	I	I7	28	0	0	2	9	25	0
Chrysophyta	0	2	5	0	0	0	2	3	0	0	0	4	3	0	0	0	3	3	0	0
Chlorophyta	0	0	0	I	0	0	I	0	I	0	0	3	0	I	0	0	0	0	I	0
Cyanophyta	I	0	0	0	0	I	I	0	0	0	I	0	0	0	0	I	0	0	0	0
Xantophyta	0	0	0	0	0	0	I	0	0	0	0	0	0	0	0	0	I	0	0	0
Прочие	I	3	0	0	0	2	I	0	0	0	2	2	0	0	0	2	3	0	0	0
Всего	2	I3	35	38	7	3	14	32	39	3	3	I8	39	46	4	3	I5	26	4I	4

x) Условный диаметр клеток (мкм) : I.< 5; 2. 5-I0; 3. I0-20; 4. 20-50; 5. > 50.

количество осенью и зимой. К ним относились синезеленые водоросли Spirulina sp. и Nostoc sp. , а также часть мелких жгутиковых водорослей. Организмы, условный диаметр клеток которых превышал 50 мкм, составляли до 10% общего числа видов водорослей. Это представители родов Exuviaella и Coscinodiscus, а также Detonula confervacea, Ditylum brightwellii, Cerataulina bergonii и другие.

По численности преобладали клетки с диаметром 5-20 мкм, на долю которых в зимний и весенний периоды приходилось около 80%. Летом (август) и осенью несколько увеличивалась роль крупноклеточных водорослей (с диаметром 20-50 мкм), которые создавали летом более 66% и осенью - 25% всей численности фитопланктона (табл.Ш.9). Представители растительных организмов с диаметром клеток более 50 мкм были случайными в планктоне и составляли не более 1-3% суммарной численности и биомассы.

Большую часть биомассы фитопланктона во все сезоны создавали крупные представители диатомовых и перидиниевых водорослей, условный диаметр которых колебался в пределах 20-50 мкм.

Рассматривая по вертикали изменение количественных показателей развития фитопланктона разных размерных категорий, необходимо отметить, что в верхних горизонтах основную его массу составляли водоросли с диаметром 20-50 мкм (40-70% численности и 90% биомассы, [illegible]). На глубине роль этих водорослей снижалась. Здесь наибольшее значение (до 60% всей численности фитопланктона) имели организмы с диаметром клеток около 5 мкм. Основной процент биомассы составляли водоросли размером 20-50 мкм (80%). Исключением является осенний сезон, когда в придонном слое значительно увеличивалось содержание планктона с диаметром клеток более 50 мкм в результате поступления его в

прибосфорский район с мраморноморскими водами, например Cerataulina bergonii. Эта диатомея преобладала по численности (до 60%) и по биомассе (до 90%).

Размерная характеристика внутри основных систематических групп фитопланктона существенно различалась . Наибольшие колебания размеров клеток (от 5 до 50 мкм и более) отмечены у диатомовых водорослей. Значительно меньший разброс наблюдался у перидиниевых, которые относились преимущественно к наннопланктону. В состав золотистых и синезеленых водорослей входили клетки, условный диаметр которых редко превышал 10 мкм.

В целом следует отметить, что весной и летом по численности преобладали мелкие формы диатомовых , золотистых, синезеленых, а иногда перидиниевых водорослей. Ранней осенью и зимой существенная роль принадлежала диатомовым. Основная биомасса во все исследованные сезоны создавалась крупными представителями диатомовых и перидиниевых водорослей, условный диаметр которых колебался в пределах от 20 до 50 мкм и более.

Анализ средних размеров клеток фитопланктона показал, что в прибосфорском районе Черного моря в видовом отношении преобладали клетки с условным диаметром 10-50 мкм. Основную численность создавали клетки размером 5-20 мкм (рис.III.1, табл.III.9), тогда как в биомассе нередко существенная роль принадлежала крупноклеточному фитопланктону. Видимо, даже в прибрежных районах, отличающихся значительной нестабильностью вод, обитает в основном мелкоклеточный фитопланктон. Подобное явление отмечено Г.И.Семиной (1974) для Тихого океана.

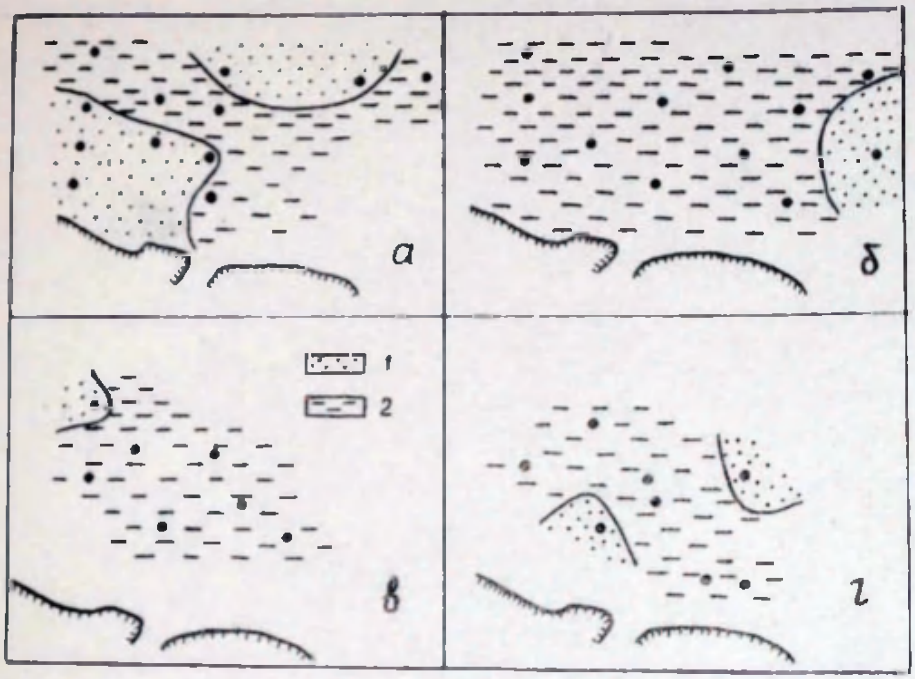


Рис.III.I. Размерная структура фитопланктона прибосфорского района Черного моря в слое 0-100 м: а- август 1958г.; б- июнь 1960 г., в- октябрь 1962 г.; г- апрель 1963 г. I - менее 10, 2 - 10-20 мкм.

Таблица III.9.

Размерная структура фитопланктона на отдельных станциях прибосфорского района Черного моря в слое 0-100 м.

(Ч - численность, млн.кл./м^3 ; Б - биомасса, мг/м^3)

Сезон	менее 5 мкм				5-10 мкм				10-20 мкм			
	Ч	%	Б	%	Ч	%	Б	%	Ч	%	Б	%
Зима	6922	12,2	0,6	0,7	26472	46,9	2,0	2,6	22078	39,1	54,4	70,9
Весна	9534	35,9	0,1	0,2	4951	18,6	0,8	1,0	8698	32,8	33,0	44,3
Лето	9058	20,9	0,4	0,1	3291	7,6	1,3	0,4	2002	4,6	98,0	33,2
Осень	3975	24,6	0,1	0,2	4006	24,8	0,4	1,0	4024	24,9	7,0	19,0

продолжение таблицы III.9.

Сезон	20-50 мкм				более 50 мкм				Суммарный фитопланктон			
	Ч	%	Б	%	Ч	%	Б	%	Ч	%	Б	%
Зима	1037	1,8	19,7	25,8	0	0	0	0	56509	100	76,7	100
Весна	3182	12,0	30,2	40,6	189	0,7	10,4	13,9	26553	100	74,5	100
Лето	28928	66,7	185,6	62,9	85	0,2	9,8	3,4	43364	100	295,1	100
Осень	4072	25,3	24,3	66,2	58	0,4	5,0	13,6	16135	100	36,5	100

3. Количественное распределение фитопланктона

В целом за период наблюдений в прибосфорском районе Черного моря с 1958 по 1972 гг. численность колебалась в пределах 8-181 млн. кл./м^3, а биомасса - 23-317 мг/м^3 (табл.Ш.10). В слое фотосинтеза (0-100 м) высокие величины выявлены для зимы 1969 г. и осени 1972 г. Зимой численность составляла 134 млн.кл./м^3, а биомасса - 164 мг/м^3. Осенью 1972 г. наблюдались максимальные показатели развития фитопланктона. Численность в это время достигала 181 млн.кл./м^3, биомасса - 317 мг/м^3. В эти сезоны в планктоне доминировали диатомовые водоросли Nitzschia seriata, Sceletonema costatum, Cerataulina bergonii. Первые два вида, особенно N. seriata, на отдельных горизонтах составляли до 90% всей численности. Массовое развитие N. seriata создавало биомассы около 1 г/м^3, а наличие таких представителей, как Ditylum brightwellii, Sceletonema costatum - 0,2 - 0,3 г/м^3. Высоким величинам биомассы также способствовало присутствие таких крупных представителей, как Ceratium fusus, C. furca, Goniaulax polyedra и некоторых других динофлагеллат, которые в общей сложности составляли 0,1-0,2 г/м^3.

Следует отметить, что N. seriata принадлежит к тем видам диатомей, которые появляются в Черном море не ежегодно, но, появившись, развиваются в массовом количестве (Диат.водор. СССР, 1974; Сколка и Бодяну, 1963). В декабре 1969 г. эта водоросль интенсивно вегетировала в поверхностном слое прибосфорского района (0-50 м). Общая численность фитопланктона здесь достигала 330 млн.кл./м^3, из которых 300 млн.приходилось на долю Nitzschia seriata. Осенью 1968 и 1970 гг. растительный планктон состоял почти полностью из диатомовых водорослей (Cyclotella caspia, Hemiaulus hauckii, Nitzschia seriata, Chaetoceros curvi-

setus, Thalassionema nitzschioides и других), развивающихся в незначительном количестве. Величины биомассы фитопланктона составляли соответственно 23,I и 47,4 мг/м^3.

Высокая численность наблюдалась также и в весенний период (например, в I963 г. - 55 млн.кл./м^3), когда из диатомовых доминировали Sceletonema costatum, Leptocylindrus minimus, Cyclotella caspia, представители из родов Chaetoceros : Ch. affinis, Ch. curvisetus, Ch. simplex, Ch. socialis и некоторые другие. В это время появляются в значительном количестве золотистые водоросли, в основном Coccolithus huxleyi, численность которых на некоторых горизонтах достигала I00 млн.кл./м^3. Необходимо отметить, что максимумы численности отдельных видов были приурочены к разным станциям, что, видимо, можно объяснить конкурентными взаимоотношениями водорослей. Так, если на станции преобладал комплекс, образованный Sceletonema costatum, Leptocylindrus minimus , то численность представителей рода Chaetoceros была незначительной и наоборот. Биомасса фитопланктона в весенний период в результате развития мелких клеток составляла 45-5I мг/м^3.

Летний комплекс фитопланктона не давал такого обилия, как весенний. Численность колебалась в пределах I0-20 млн./м^3. В его составе в это время отсутствовали массовые формы, но довольно часто встречались мелкие Cyclotella caspia, Chaetoceros curvisetus, Coccolithus huxleyi и некоторые другие. Величины биомассы летом в разные годы колебались от 37,6 (I960 г.) до 222,4 мг/м^3 (I972 г.) Такие изменения величин обуславливались разной видовой структурой фитопланктонного сообщества. В годы с наименьшими величинами биомассы фитопланктон был представлен

мелкими диатомовыми, перидиниевыми и золотистыми водорослями, в значительном количестве также присутствовали мелкие жгутиковые. В годы с более высокими показателями биомассы все чаще встречались сравнительно крупные диатомеи.

Таблица Ш.10.

Численность (Ч- млн.кл./м^3) и биомасса (Б-мг/м^3) фитопланктона в прибосфорском районе Черного моря (слой- 0-100 м)

Период наблюдений		Ч $\bar{X}$	σ		$\sigma_{\bar{X}}$	Б $\bar{Y}$	σ		$\sigma_{\bar{Y}}$
1958г.	август	9,7	15,55	±	9,99	48,2	41,66	±	26,79
1960г.	июнь	17,3	10,08	±	6,48	37,6	20,81	±	13,39
1962г.	октябрь	21,0	6,95	±	7,88	203,9	57,09	±	67,56
1963г.	апрель	55,4	8,84	±	7,29	87,6	42,78	±	34,80
1968г.	ноябрь x)	11,9	-		-	23,1	-		-
1969г.	май x)	15,9	-		-	51,5	-		-
1969г.	декабрь	133,9	58,50	±	83,24	164,7	76,09	±	108,28
1970г.	март	28,2	-		-	45,4	-		-
1970г.	сентябрь	3,4	5,25	±	11,30	47,4	20,81	±	13,39
1972г.	август x)	57,9	-		-	222,4	-		-
1972г.	октябрь	181,0	-		-	317,0	-		-

x) исследования проведены на единичных станциях.
Основную роль здесь играла перидинея Exuviaella cordata.
На отдельных горизонтах увеличение биомассы связано с присутствием единичных крупных диатомовых: Rhizosolenia calcar-avis, Rh. alata, Cerataulina bergonii.

Взаимосвязь численности и биомассы фитопланктона в прибос-

форском районе Черного моря колебалась в зависимости от сезона (табл.Ш.II). Наиболее тесной взаимосвязь (r = + 0,92) была в летнее время 1960 и 1972 гг., а также зимой, например в 1969 - 1970 гг. (r = + 0,93). Несколько меньшая зависимость отмечалась в весеннее и осеннее время, хотя в отдельные годы (1962, 1970 и осенью 1972 гг.) эта связь была более тесной и коэффициент корреляции составлял от + 0,67 до + 0,93. Полученные корреляционные зависимости позволяют судить об однородности размерной структуры фитопланктона. В летнее время, когда связь оказалась наиболее тесной, фитопланктон был представлен мелкими формами перидиниевых и диатомовых водорослей, от численности которых и зависела биомасса. Пример такой тесной зависимости наблюдался в августе 1972 г., когда в планктоне основную массу создавали нанно- и ультрананнопланктонные водоросли.

Весной и осенью наряду с доминированием межноклеточного планктона все чаще встречались крупные представители диатомовых водорослей. Поэтому в эти сезоны наблюдалась наименьшая связь между численностью и биомассой, хотя тенденция одновременного увеличения биомассы и численности сохранялась. Особенно хорошо это видно на примере осени 1962 г. и весны 1970 г., когда в значительном количестве развивались сравнительно мелкие формы перидиниевых и диатомовых водорослей. Крупные представители растительного планктона встречались единично.

В результате изучения таксономического состава фитопланктона зимой 1970 г., когда велись одновременные исследования во всех вышеупомянутых районах, в Мраморном и Эгейском морях фитопланктон оказался более разнообразным, чем в прибосфорском районе Черного моря. Отмечено увеличение количества видов и разновидностей диатомовых, пирофитовых и золотистых водорослей (табл.

Таблица III.II.

Коэффициенты корреляции (r) между численностью (тыс.кл./м^3) и биомассой (мг/м^3) фитопланктона в прибосфорском районе Черного моря

Время исследований		r	r (min)	r (max)	a	B
Август	1958 г.	+ 0,80	+ 0,66	+ 0,89	26,46	$0,297 \cdot 10^{-2}$
Июнь	1960 г.	+ 0,99	+ 0,98	+ 0,99	- 4,37	$0,196 \cdot 10^{-2}$
Октябрь	1962 г.	+ 0,71	+ 0,52	+ 0,84	91,15	$0,540 \cdot 10^{-2}$
Апрель	1963 г.	+ 0,38	+ 0,11	+ 0,59	29,45	$0,110 \cdot 10^{-2}$
Ноябрь	1968 г.	+ 0,32	- 0,31	+ 0,75	14,31	$0,063 \cdot 10^{-2}$
Май	1969 г.	+ 0,40	- 0,49	+ 0,88	38,37	$0,221 \cdot 10^{-2}$
Декабрь	1969 г.	+ 0,93	+ 0,88	+ 0,96	- 0,56	$0,126 \cdot 10^{-2}$
Март	1970 г.	+ 0,67	+ 0,31	+ 0,86	- 0,019	$0,230 \cdot 10^{-2}$
Сентябрь	1970 г.	+ 0,32	- 0,019	+ 0,59	29,56	$0,300 \cdot 10^{-2}$
Август	1972 г.	+ 0,99	+ 0,91	+ 0,99	- 33,02	$0,477 \cdot 10^{-2}$
Октябрь	1972 г.	+ 0,93	+ 0,88	+ 0,96	- 0,58	$0,125 \cdot 10^{-2}$

Ш.12). Если в прибосфорском районе зимой 1970 г. было встречено около 100 видов и разновидностей планктонных водорослей, то в Эгейском море их количество увеличивалось до 111, а в Мраморном - до 130.

Таблица Ш.12.

Состав фитопланктона (Р. - количество родов, В.- количество видов) прибосфорского района Черного моря, Мраморного и Эгейского морей зимой 1970 года

Отделы	Прибосфорский район		Мраморное море		Эгейское море	
	Р.	В.	Р.	В.	Р.	В.
Bacillariophyta	22 x) / 49,0	40 / 40,8	27 / 50,0	54 / 41,8	23 / 44,2	51 / 45,9
Pyrrhophyta	15 / 33,4	48 / 48,9	17 / 31,5	59 / 45,9	18 / 36,5	47 / 42,4
Chrysophyta	3 / 6,6	5 / 5,1	8 / 14,8	14 / 10,6	7 / 13,5	9 / 8,1
Cyanophyta	1 / 2,2	1 / 1,0	1 / 1,8	1 / 0,8	2 / 3,8	2 / 1,8
Chlorophyta	2 / 4,4	2 / 2,0	1 / 1,8	1 / 0,8	1 / 1,9	1 / 0,1
Прочие	2 / 4,4	2 / 2,0	- / -	- / -	1 / 1,9	1 / 0,1
Всего	45 / 100	98 / 100	54 / 100	129 / 100	52 / 100	111 / 100

x) верхняя строка - абсолютное количество, нижняя - проценты.

Рассматривая распределение фитопланктона прибосфорского района в слое 0-100 м необходимо отметить, что в весеннее (1963 г.) и осеннее (1962 г.) время фитопланктон был распределен сравнитель-

но равномерно по акватории (рис.Ш.2). Летом в его распределении наблюдалась значительная пятнистость. Как правило во все сезоны наибольшие показатели развития фитопланктона наблюдались вблизи самого пролива: по мере удаления в открытое море они уменьшались.

Пространственное распределение фитопланктона зависело от распределения и концентрации мраморноморских вод.

Летом (август 1958 г.) наименьшее количество фитопланктона было приурочено к юго-западной части района, т.е. к месту максимальной концентрации мраморноморских вод (соленость 32 $^{0}/_{00}$). Приток мраморноморских вод и связанные с ним резкая смена солености и резкое увеличение скорости течения оказывали отрицательное влияние на развитие фитопланктона: на границе раздела черноморских и мраморноморских вод обнаружено много мертвых клеток (створок) диатомовых водорослей. По мере уменьшения влияния нижнебосфорского течения (на западе и на востоке исследованной акватории) количество растительного планктона значительно увеличивалась. Примерно такая же картина обнаружена в июне 1960 г. Основная струя мраморноморских высокосоленых вод (30 $^{0}/_{00}$) двигалась с запада на восток, поэтому количество фитопланктона возросло с запада к центральной части исследуемого района.

Осенью величины численности и биомассы фитопланктона во всем слое фотосинтеза в районе притока мраморноморских вод оказались выше, чем на участках, расположенных вне сферы влияния этих вод. В это время в Черном и Мраморном морях обычно наблюдается интенсивное развитие диатомовых водорослей. Нижнебосфорское течение, формирующееся в верхних слоях Мраморного моря, вносило, видимо, некоторую поправку в вертикальное распределение фитоплан-

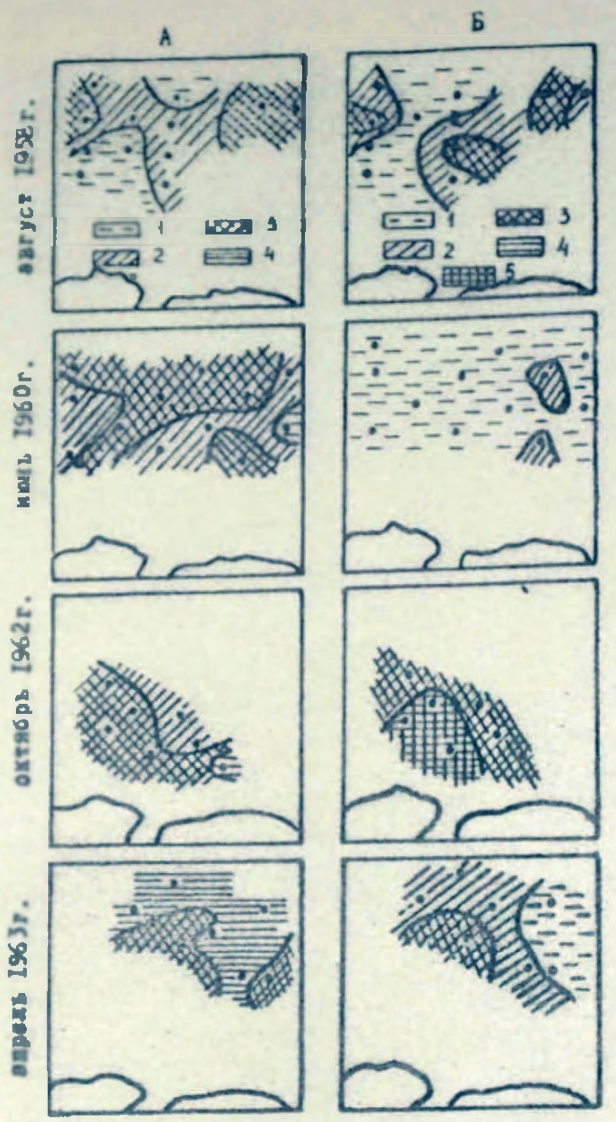


Рис.Ш.2. Распределение фитопланктона прибосфорского района Черного моря в слое 0-100 м: А-численность (1- менее 10, 2- 10-20, 3- 20-50, 4- более 50 млн.кл./м^3); Б-биомасса (1- менее 50, 2- 50-100, 3- 100-200, 4- 200-500, 5- более 500 мг/м^3).

кгоза прибосфорского района: в придонном слое мраморноморских вод, также как и в поверхностных черноморских, были встречены в большом количестве одни и те же представители диатомовых водорослей.

Весной (апрель 1963 г.) нижнебосфорское течение оказывало противоположное влияние: в струе мраморноморских вод отмечены низкие величины численности и биомассы фитопланктона. К этому времени, видимо, интенсивное развитие диатомовых водорослей в Мраморном море уже закончилось, и в придонном слое прибосфорского района величины численности фитопланктона были на порядок ниже, чем на станциях, где не было обнаружено мраморноморских вод. К сожалению, небольшое количество данных в другие годы не позволяет проанализировать пространственное распределение фитопланктона прибосфорского района по всем съемкам (как правило, количество станций во время этих съемок было менее десяти).

4. Вертикальное распределение

Вертикальное распределение фитопланктона прежде всего зависит от сочетания факторов освещенности, глубины залегания скачка плотности, динамики биогенных элементов в пространстве и во времени. Благоприятное сочетание этих факторов приводит к эффективному использованию организмами зоны фотосинтеза , в противоположном случае - она используется водорослями только частично. В тех районах, где четко выделяются разнородные водные массы, заметно отличающиеся по температуре и солености, превалирующая роль принадлежит наличию скачка плотности, особенно глубине залегания его верхней границы.

Как отмечалось выше, прибосфорский район Черного моря ,несмотря на мелководность (около 100 м), отличается значительной

переслоенностью вод. Это сказывается на неравномерном распределении фитопланктона, на возникновении промежуточных слоев с экстремумами гидрологических, гидрохимических и биологических характеристик.

Наибольшее количество фитопланктона концентрировалось, как правило, в верхнем 50 - метровом слое, где особенно выделялся поверхностный 10 - метровый (табл. Ш.13). Толщина трофогенного слоя определялась уровнем залегания верхней границы сезонного пикноклина, который большей частью находился на глубинах 20-30 м. Здесь было сосредоточено более половины массы растительного планктона. Зимой в результате сильного конвективно-ветрового перемешивания температура и соленость были довольно однородными (температура 8-9°С, соленость 17-18 °/оо) до придонного слоя высокой солености. Это определило равномерное уменьшение с глубиной количественных характеристик фитопланктона. В целом основная его масса была сосредоточена в верхнем 50-75-метровом слое, охваченном интенсивными процессами конвективно-ветрового перемешивания, где в значительном количестве развивались диатомовые водоросли, особенно Nitzschia seriata, которая составляла до 90% всей численности фитопланктона. В придонном слое мраморноморских вод температура и соленость, как правило, повышались (до 10-12° и 20-25 °/оо ,соответственно), и образованный здесь (на глубинах около 90 м) скачок плотности приводил к скоплению планктонных организмов (рис. Ш.3,а). Здесь в значительном количестве были представлены также диатомовые водоросли. Возможно, значительное увеличение численности диатомовых водорослей связано с интенсивной адвекцией холодных вод из северо-западной части моря, которая в зимнее время прослеживается в верхнем и промежуточном слоях (Georgieva, Georgiev, 1968;

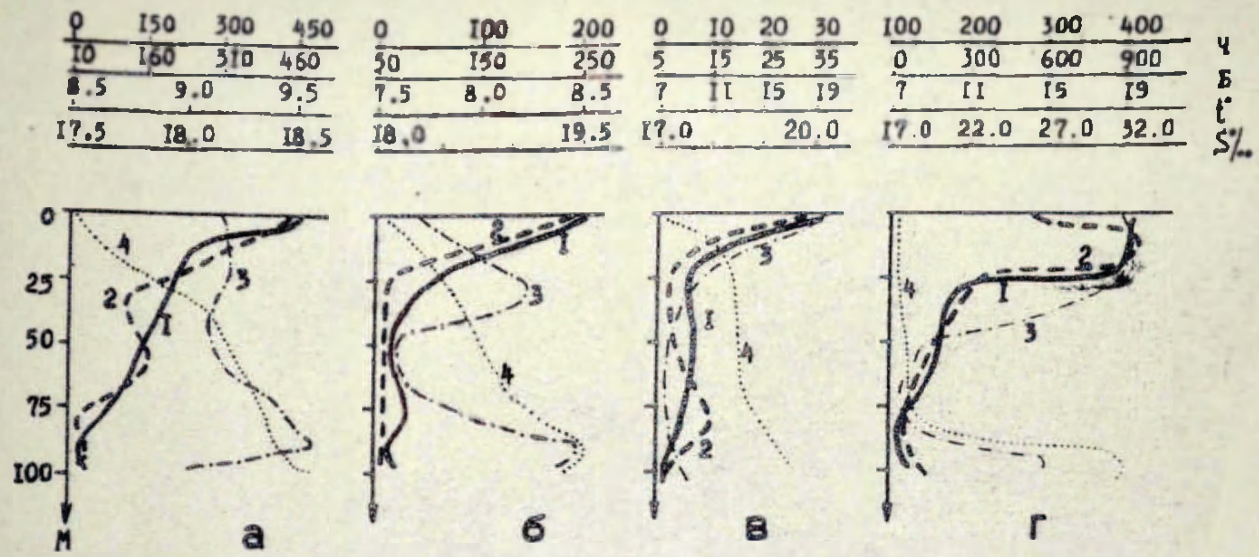


Рис.Ш.3. Вертикальное распределение численности(Ч-млн.кл./м^3) и биомассы (Б- мг/м^3) фитопланктона в прибосфорском районе Черного моря: I-численность, 2- биомасса, 3- температура, 4-соленость; а - декабрь 1969г. (ст.2), б - апрель 1963г. (ст.26), в -июнь 1960г. (ст.23), г - октябрь 1972 г. (ст.УП).

Таблица III.13.

Распределение фитопланктона по гидрологическим слоям в прибосфорском районе Черного моря

(В верхней строке- млн.кл./м^3, в нижней - мг/м^3)

Слои (в м)	ЛЕТО			ОСЕНЬ			ЗИМА	ВЕСНА	
	VI 1960	VIII 1958	VIII 1972	IX 1970	X 1962	X 1972	XII -I 1969-70	III 1970	IV 1963
0 - 10	58,10	30,05	203,31	11,53	26,40	557,58	155,21	39,16	38,97
	103,28	135,68	950,35	108,32	274,33	864,81	200,76	130,20	100,89
0 - 25	32,00	27,44	153,43	11,34	31,35	423,52	190,84	46,78	74,31
	52,51	114,28	698,89	81,35	274,30	1009,56	255,93	105,43	122,55
0 - 50	24,31	19,80	92,58	10,73	20,24	339,57	173,79	34,79	69,25
	43,68	87,29	376,70	69,19	247,85	571,40	220,79	53,79	101,14
50 - дно	19,52	16,18	19,34	4,55	25,30	31,59	83,34	19,09	41,10
	36,49	43,88	51,04	49,63	145,96	44,50	93,06	264,37	49,16
Придонный слой	-	-	8,69	2,77	-	13,67	30,71	14,82	73,36
			13,01	8,28		57,33	36,71	10,18	54,05
0 - дно	21,60	17,64	57,88	8,38	24,06	203,48	133,72	28,64	47,51
	39,13	67,60	222,43	47,46	136,33	561,70	164,71	43,84	70,03

Георгиева, Георгиев, 1970). Подобное явление отмечали Х.Сколка и Н.Бодину (1963) у румынских берегов, когда течение, направленное на юг вдоль побережья моря, увлекало с собой планктонные водоросли. Например, в 1959 г. массовое развитие N. seriata исследователями наблюдалось вдоль всего побережья от Сулины до Босфора. Весной почти вся растительная масса фитопланктона находилась в слое 0-25, 0-30 м с максимумом на поверхности. Причем, наиболее богатым являлся верхний 10 - метровый опресненный слой (16 - 17 $^{0}/_{00}$). Распределение фитопланктона ограничивалось сезонным скачком температуры, расположенном на глубине 25-50 м (рис.Ш.3,б). В отдельные годы (март 1970 г.), когда в верхнем слое не наблюдалось ярко выраженного температурного скачка, глубина залегания пикноклина достигала 90 м и была связана с поступлением в район более соленых мраморноморских вод, фитопланктон распределялся сравнительно равномерно. Величины численности и биомассы его в этом случае были низкие. Нередко на границе черноморских и мраморноморских вод (глубина около 75 м) отмечалось увеличение численности и биомассы фитопланктона, иногда глубинный максимум значительно превосходил поверхностный.

В летний период максимум фитопланктона находился на поверхности. Ярко выраженный температурный скачок в слое 10-25 м способствовал концентрации фитопланктона в верхнем слое (рис.Ш.3,в). Вертикальный градиент температуры здесь достигал 0,40 град/м, а на отдельных станциях 0,58 град/м. Расположение термоклина близко к поверхности явилось главным фактором, обусловившим сосредоточение фитопланктона в верхнем 10-25 - метровом слое, где концентрировалось 70-80 % всей численности. Ниже температурного скачка растительный планктон распределялся равномерно и в незначительном количестве. Некоторое увеличение его биомассы на глу-

бинах 75-80 м связано с присутствием отдельных крупных клеток. Иногда в летнее время скопления фитопланктона отмечались на глубинах более 75 м, где наблюдался второй (после верхнего) скачок плотности, вызванный притоком мраморноморских более теплых и соленых вод. В придонном слое (глубина 94-95 м) градиент температуры достигал 2,43 град/м, а градиент солености - 8,32 промилля/м. Обычно на нижних горизонтах встречались представители теплолюбивого комплекса: Distephanus speculum, Nitzschia seriata, Thalassionema nitzschioides и другие, что неоднократно отмечалось и для других районов Черного моря (Морозова-Водяницкая, 1948; Белогорская, Кондратьева, 1965). На отдельных станциях в тех или иных количествах встречались средиземноморские виды. Некоторые из них, например, Thalassiothrix frauenfeldii, в отдельных случаях достигали 1,8 млн.кл./м^3. В весенне-летний период иногда дополнительные максимумы численности фитопланктона обнаруживались в холодном промежуточном слое, который представляет собой результат адвекции холодных вод из северо-западной части Черного моря (Георгиев, Георгиева, 1971).

В осенний период (1972 г.), когда наблюдался резкий температурный скачок в слое 25-50м и градиент температуры достигал 0,35-0,44 град/м, основная масса растительного планктона в равной мере концентрировалась выше термоклина , в слое 0-25 или 0-30 м (рис.Ш.3,г). Максимальная биомасса - отмечена на глубине 10 м. Ниже фитопланктон распределялся равномерно в небольших количествах до придонного скачка плотности (около 90 м), обусловленного притоком высокосоленых мраморноморских вод (градиент солености достигал 10 промилля/м). Как правило, в этом слое отмечались повышенные количественные характеристики фитопланктона за счет скопления диатомовых водорослей, возможно приле-

сенных сюда из Мраморного моря, где в этот период они развивались интенсивно. Отдельные представители образовывали здесь второй, менее значительный после поверхностного максимум. Кроме того, над придонным пикноклином мог скапливаться и отмирающий черноморский фитопланктон. В случае отсутствия температурного скачка осенью в верхнем 50 - метровом слое распределение основной массы фитопланктона по глубине было равномерным, в частности, на отдельных станциях в октябре 1962 г. Незначительное повышение численности и биомассы фитопланктона отмечалось в придонном слое (около 80-90 м) за счет скопления диатомовых водорослей.

Важным фактором, влияющим на распределение фитопланктона, является также вертикальная устойчивость водных слоев (Семина, 1957). Н.Н.Зубов (1947) подчеркивал, что : "Интенсивность перемешивания определяется не только величинами факторов, вызывающих перемешивание, но и сопротивлением, оказанным отдельными слоями. Это сопротивление тем больше, чем больше отдельные слои отличаются друг от друга по плотности и называется оно вертикальной устойчивостью слоев в море."

Зависимость между вертикальной устойчивостью и количественными показателями фитопланктона может быть прямой и обратной. Для развития фитопланктона большое значение имеет соотношение глубины освещенной зоны и глубины верхнего перемешанного слоя. Как известно, в бореальных водоемах при отсутствии скачка температуры и солености и равномерном распределении биогенных элементов суммарные показатели планктона уменьшаются с глубиной в зависимости от освещенности. Наличие скачка плотности препятствует проникновению фитопланктона в глубжележащие слои, что приводит при высоком положении слоя скачка, к значительному уменьшению

толщины трофогенного слоя. Перемешивание водных масс часто является главным фактором, ограничивающим уровень биологической продукции морей умеренных широт (Жилкин, 1962). Ещё Стиман Нильсен (Steemann Nilsen, Aabye Jensen , 1957) обнаружил, что первичная продукция, рассчитанная на поверхности водоема, обратно пропорциональна глубине слоя фотосинтеза, т.е. высокие величины продукции органического вещества приурочены к району, где фитопланктон концентрировался в небольшом по глубине верхнем слое.

Известно, что вертикальное перемешивание водных слоев вызывает равномерное распределение фитопланктона, опускание его в несвещенные слои, превышающие по глубине критическую глубину фотосинтеза. Этому нередко способствуют сильные штормы, благодаря которым создается гомотермия, выравнивание градиентов солености, а следовательно, и ликвидация слоя скачка плотности, особенно в мелководных районах.

С целью более детальной характеристики и выявления закономерностей в вертикальном распределении фитопланктона в разные сезоны было выполнено по одному разрезу вблизи пролива Босфор.

В летний период (рис.Ш.4) основная масса растительного планктона распределялась в верхнем 10-25 - метровом слое. Кроме того, повышенные количественные характеристики фитопланктона отмечались также в зоне соприкосновения черноморских и мраморноморских вод (ст.4, июнь 1960 г.), над слоем с максимальной вертикальной устойчивостью вод. Численность здесь составляла около 40 млн. кл. а биомасса более 60 мг/м^3. На других участках, где мраморноморские воды не обнаруживались, численность понижалась до 20 млн.кл., а биомасса - 20 мг/м^3.

Осенью фитопланктон распределялся главным образом в верхнем

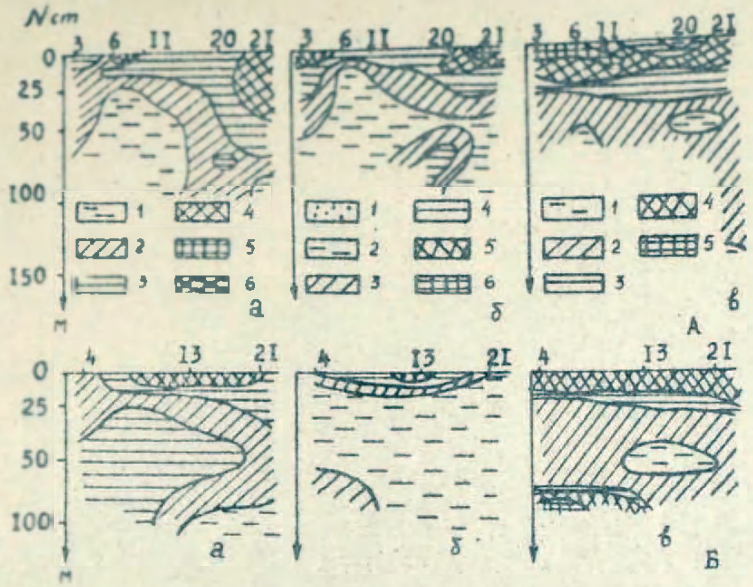


Рис.II.4. Распределение фитопланктона и вертикальной устойчивости вод в прибосфорском районе летом: А-август 1958г., Б-июнь 1960г.; а-численность (1- < 10, 2- 10-20, 3- 20-50, 4- 50-100, 5-100-500, 6- более 500 млн.кл./м^3); б- биомасса (1- менее 50, 2- 50-100, 3- 100-200, 4-200-300, 5- 300-500, 6 - более 500 мг/м^3); в-вертикальная устойчивость (1- менее 1000, 2- 1000-5000, 3- 5000- 10000, 4- 10000-15000, 5- более 15000 усл.ед.).

30 - метровом слое (рис.Ш.5). Нередко наибольшее количество фитопланктона было в тех местах, где слой максимальной вертикальной устойчивости расположен ближе к поверхности (ст.ст.7,13, октябрь 1962 г.). При этом распределение фитопланктона довольно часто ограничивалось слоем максимальной вертикальной устойчивости. Кроме того, отмечались дополнительные скопления планктонных водорослей, вызванные локальным увеличением устойчивости вод. Ниже слоя максимальной вертикальной устойчивости фитопланктон распределялся довольно равномерно, составляя около 20 млн.кл. и 200 мг/м^3, постепенно уменьшаясь с глубиной. В придонном слое над скачком плотности отмечалось некоторое увеличение количественных характеристик фитопланктона.

Зимний период в прибосфорском районе характеризовался слабой стратификацией. В это время несколько повышенная устойчивость отмечалась на глубине 10-30 м, а максимальные величины - в придонном слое (рис.Ш.6). Даже небольшое увеличение устойчивости вод после их интенсивного перемешивания, видимо, способствовало скоплению фитопланктона в поверхностном слое. Численность его здесь составляла 200-400 млн., а биомасса - более 400 мг/м^3. Повышение численности и биомассы отмечалось также в придонном слое, в зоне соприкосновения черноморских и мраморноморских вод. Иногда в промежуточном слое, как и у дна, резкое снижение температуры (в струе холодного течения) способствовало уменьшению численности фитопланктона.

Весной основная масса растительного планктона, также как и зимой, концентрировалась в верхнем слое (рис.Ш.7). Численность здесь составляла более 100 млн.кл., а биомасса - более 300 мг/м^3, главным образом за счет интенсивного развития диатомовых водорослей в хорошо освещенном и богатом биогенными веществами

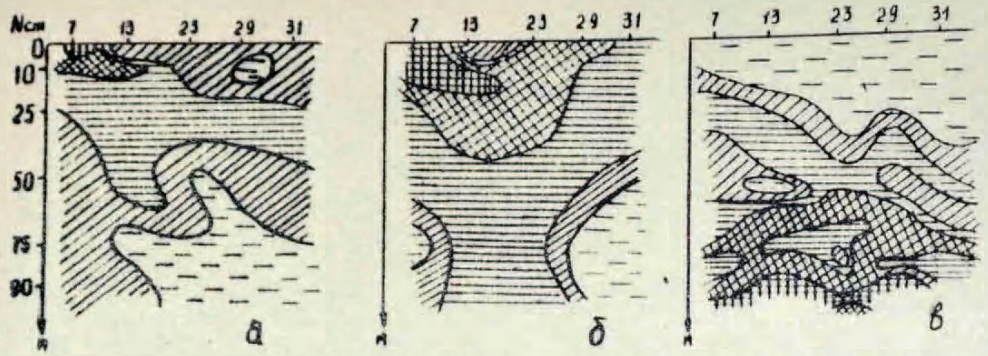


Рис.Ш.5. Распределение фитопланктона и вертикальной устойчивости вод в прибосфорском районе Черного моря осенью 1962 г. Обозначения, как на рис.Ш.4.

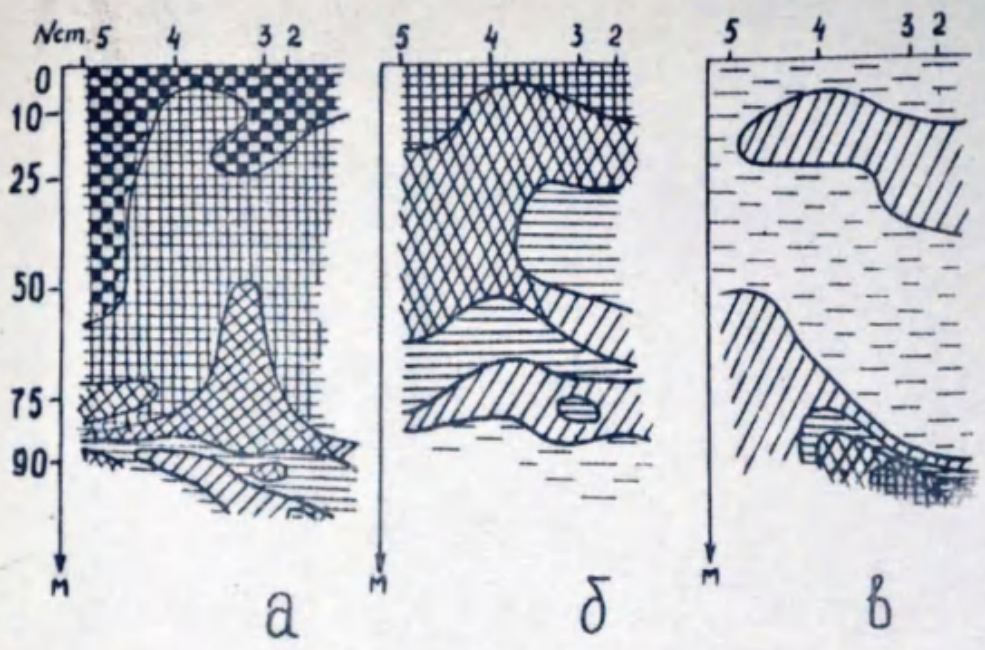


Рис.Ш.6. Распределение фитопланктона и вертикальной устойчивости вод в прибосфорском районе Черного моря зимой 1969-1970 гг. Обозначения, как на рис.Ш.4.

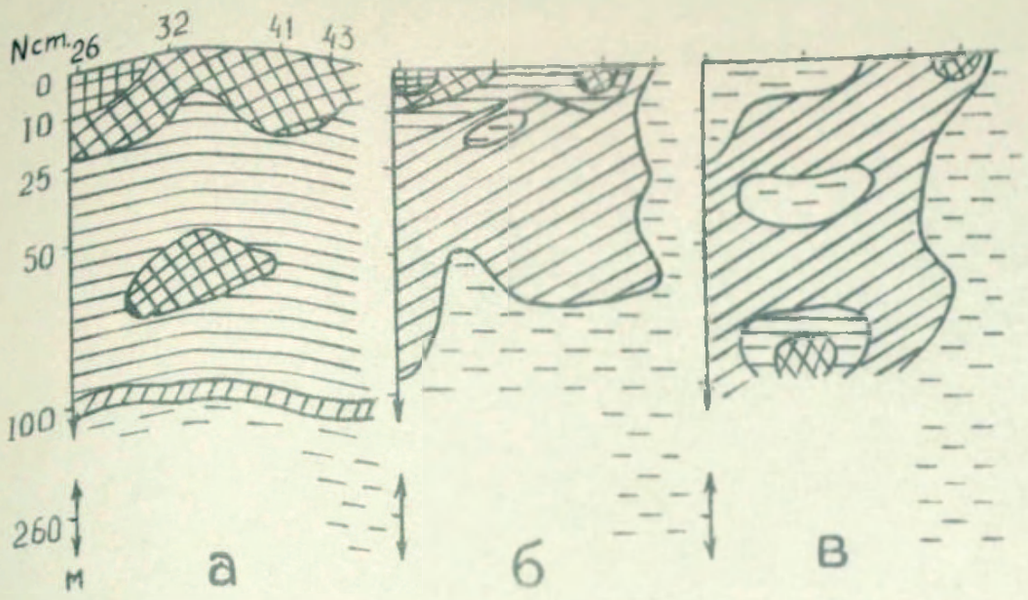


Рис.Ш.7. Распределение фитопланктона и вертикальной устойчивости вод в прибосфорском районе Черного моря весной 1963 г. Обозначения, как на рис.Ш.4.

поверхностном слое. В остальной толще фитопланктон распределялся довольно равномерно (около 50 млн.кл. и около 100 мг/м^3) и только небольшое увеличение отмечалось над придонным максимумом вертикальной устойчивости вод.

Таким образом, стратификация вод прибосфорского района оказывала существенное влияние на вертикальное распределение фитопланктона. Наибольшее его количество было приурочено к поверхностным черноморским водам, нередко ограниченным слоем максимальной вертикальной устойчивости. Кроме того, некоторое повышение величин численности и биомассы фитопланктона наблюдалось в придонном слое, на границе черноморских и мраморноморских вод, над слоем максимальной вертикальной устойчивости вод.

В прибосфорском районе Черного моря на исследованных станциях наблюдалось от одного до четырех максимумов, причем частота встречаемости их менялась по сезонам (табл.Ш.14). Зимой максимумы встречались примерно одинаково часто (особенно по биомассе) почти на всех горизонтах (за исключением 25 или 30 и 75 м). Весной и летом чаще всего они отмечались на поверхности, а осенью - в верхнем 10 - метровом слое и на глубине 30 м. Значительное количество максимумов встречено в придонном слое во все сезоны, но особенно весной - по числу клеток и летом - по биомассе. Чаще всего на станциях встречалось несколько максимумов, один из которых был больше остальных. Особенно хорошо выделялся максимум в летнее время, когда основная масса растительного планктона была приурочена к верхнему 10-25 - метровому слою. Осенью и весной часто отмечалось несколько равноценных максимумов, причем нередко в нижнем слое количество планктона было наибольшим.

Таблица Ш.I4.

Частота встречаемости (в процентах) максимумов фитопланктона на разных горизонтах прибосфорского района Черного моря[x)]

Сезон	Горизонты						
	0	I0	25	30	50	75	Придонный
Зима	40	40	0	0	60	0	27
	40	40	30	50	20		32
Весна	75	20	I8	-	40	36	42
	83	I0	I0		40	72	32
Лето	87	39	I0	-	23	55	22
	56	26	29		36	40	55
Осень	30	49	I5	44	2I	25	30
	54	26	I5	44	I4	I7	25

x) за I00 % принято число проб на горизонте; верхняя строка - частота встречаемости максимумов численности, нижняя - биомассы.

Значительная динамичность вод прибосфорского района Черного моря сказывалась и на суточном ходе вертикального распределения фитопланктона. Особенно это влияние проявлялось в придонном слое, подверженном значительной изменчивости гидрологических и гидрохимических характеристик (Георгиева,I97Iа). Так, например, на трехсуточной станции, выполненной в декабре I968 г., намечалась следующая динамика: максимальное количество (I3,6-20,I млн.кл./м^3) растительного планктона отмечалось утром в трансформированных мраморноморских водах с температурой 9,I8 и 9,72°С и соленостью 20,78 - 22,73 °/оо (табл.Ш.I5). Минимальная величина наблюдалась в ночное время (I,8 млн.кл./м^3) в холодном промежуточ-

ном слое с температурой 7,78–8,22° и соленостью 19,00 - 19,56 °/оо. Вечером в придонном слое отмечены повышенные величины численности и биомассы фитопланктона, когда этот район заполнялся трансформированной мраморноморской водой с температурой свыше 8° и соленостью 20,00–22,00 °/оо. Иногда появление трансформированных мраморноморских вод с довольно высокой соленостью приводило к снижению количества фитопланктона в утренние часы. Например, утром 19 декабря численность была в 2–3 раза ниже, чем обычно в это время суток, благодаря вторжению мраморноморских вод с высокой температурой (10–11,54°) и соленостью 27,79 °/оо. Величины, полученные в дневное время суток, очень близки между собой (9,4 и 10,4 млн.кл./м³; биомасса - 12,63 и 23,57 мг/м³). Это можно объяснить тем, что придонный слой днем был занят сильно трансформированными мраморноморскими водами с примерно одинаковой температурой и соленостью. Отмеченные особенности проявлялись довольно четко у диатомовых водорослей, которые составляли большую часть растительной массы планктона в период исследований.

Таким образом, вертикальное распределение фитопланктона прибосфорского района Черного моря в значительной мере зависело от гидрологических его особенностей, связанных с водообменом. Значительная роль принадлежала наличию скачка плотности, а также вертикальной устойчивости водных масс.

Проведенные исследования фитопланктона прибосфорского района Черного моря и анализ литературных данных дает возможность убедиться в важности влияния водообмена на формирование фитопланктонного сообщества.

Полученные результаты дают основание предполагать, что в связи с водообменом через Босфор и притоком мраморноморских вод,

Таблица III.15.

Численность (Ч-тыс.кл./м^3) и биомасса (Б-мг/м^3) фитопланктона в придонном слое на многосуточной станции в декабре 1968 г.

Число	Время	Ч	Б	Характеристика вод
18	01^{15}	8,2	7,6	трансформированные мраморноморские воды с низкой соленостью
19	00^{40}	1,8	3,9	холодный придонный слой
	06^{00}	6,9	13,6	трансформированные мраморноморские воды высокой солености
	12^{15}	9,4	12,6	трансформированные мраморноморские воды
	18^{00}	8,7	16,6	холодный придонный слой
20	00^{30}	7,2	62,9	холодный придонный слой
	06^{00}	20,1	67,3	трансформированные мраморноморские воды высокой солености
	11^{55}	10,4	23,6	трансформированные мраморноморские воды
	17^{50}	13,6	37,2	холодный придонный слой
21	00^{45}	5,1	10,9	трансформированные мраморноморские воды
	05^{45}	12,2	24,6	трансформированные мраморноморские воды

фитопланктон прибосфорского района Черного моря постепенно пополняется новыми видами и разновидностями. За период исследований в прибосфорском районе Черного моря обнаружено более 230 видов и разновидностей планктонных водорослей, относящихся к 7 отделам, 80 родам; из них 33 вида и разновидностей, ранее не отме-

ченных для Черного моря. Некоторые из этих организмов обнаружены в придонном слое мраморноморских вод и широко распространены в Средиземном море, поэтому их можно считать индикаторами средиземноморских вод. В дальнейшем в результате зарегулирования стока реки Дуная и других рек и повышения солености Черного моря, вероятно, проникновение средиземноморских организмов будет происходить более активно.

Индексы удельного биотического разнообразия (УБР) фитопланктона изменялись в зависимости от сезона. В черноморских и мраморноморских водах они несколько отличались. Причем, эти отличия становились более четкими с увеличением поступления мраморноморских вод. В целом индексы разнообразия фитопланктона в мраморноморских водах были ниже, чем в черноморских.

В прибосфорском районе Черного моря преобладали клетки с условным диаметром 10-50 мкм. Основную численность создавали сравнительно мелкие клетки (5-20 мкм), что характерно для нестабильных вод.

Максимальные показатели развития фитопланктона отмечены для осеннего периода, несколько они снижались зимой и весной, наименьшие его количества наблюдались летом.

Наиболее тесная взаимосвязь численности и биомассы фитопланктона отмечена летом, когда преобладали мелкие перидиниевые или популяции отдельных видов диатомовых водорослей. Весной и осенью, когда в планктоне наряду с развитием мелкоклеточного планктона, встречались крупные представители фитопланктона, связь между численностью и биомассой растительного планктона оказалась наименьшей.

Пространственное распределение фитопланктона зависело от распределения и концентрации мраморноморских вод. Нередко при-

ток высокосоленых вод и резкая смена солености в придонном слое оказывали отрицательное влияние на развитие фитопланктона и приводили к уменьшению его количества в фотическом слое в зоне влияния этих вод. По мере уменьшения влияния нижнебосфорского течения количество фитопланктона увеличивалось. В отдельные сезоны (например осенью), когда в Мраморном море происходило интенсивное развитие отдельных представителей планктонных водорослей, последние нижнебосфорским течением заносились в Черное море, обогащая фитопланктоном его придонные слои. В эти периоды в районах максимальной концентрации мраморноморских вод величины развития фитопланктона были наивысшими.

Стратификация вод прибосфорского района оказывала существенное влияние на вертикальное распределение фитопланктона. Основная его масса распределялась в верхней части эвфотической зоны, ограниченной сезонным термоклином. В случае отсутствия температурного скачка фитопланктон распределялся по глубинам равномерно, уменьшаясь по мере ослабления интенсивности освещения.

Во все исследованные сезоны отмечено некоторое повышение численности и биомассы фитопланктона в зоне соприкосновения черноморских и мраморноморских вод, над слоем с максимальной вертикальной устойчивостью. Дополнительную слоистость в вертикальном распределении создавал холодный промежуточный слой, формирующийся в северо-западном районе Черного моря. Резкое снижение температуры в струе холодного течения по сравнению с окружающими водами приводило к уменьшению численности фитопланктона.

Таким образом, водообмен, осуществляемый через пролив Босфор между Черным и Средиземным морями, играет существенную роль в изменении качественного состава фитопланктона Черного моря, и в частности, прибосфорского района. Приток высокосоленых мрамор-

номорских вод корректирует пространственное и вертикальное распределение фитопланктона.

ГЛАВА IУ. ФИТОПЛАНКТОН ТУНИССКОГО ПРОЛИВА

Развитие фитопланктона зависит от многих биотических и абиотических факторов, таких как циркуляция водных масс, освещенность, наличие питательных солей, температура, соленость и другие. В Тунисском проливе, характеризующемся большой динамичностью вод, большую роль в развитии и распределении растительного планктона играют течения. Как уже было отмечено, в результате постоянного превышения уровня Атлантического океана над уровнем Средиземного моря, атлантические воды переносятся на восток, левантийские - на запад. Атлантические воды растекаются в поверхностном слое и играют основную роль в формировании продукционных процессов Тунисского пролива. Соотношение атлантических и левантийских вод в зоне фотосинтеза, а также наличие скачка плотности, имеют огромное значение для развития и распределения фитопланктона в этом районе. Поэтому одной из основных задач, которая стояла перед автором при исследовании фитопланктона Тунисского пролива, являлось выявление связи распределения фитопланктона с характеристиками водообмена.

I. Систематический состав и видовое разнообразие

Длительное время исследования фитопланктона Тунисского пролива, начатые в 1905 году (Zacharias , 1906), носили эпизодический характер. К наиболее результативным, пожалуй, можно отнести исследования "Калипсо" в 1955 г., которые проводились на значительной акватории Средиземного моря и охватывали Тунисский пролив (Bernard , 1961; Travers A. et M. , 1963). К сожалению, основной задачей фитопланктонных работ являлось изучение только доминирующих видов.

Начиная с 60-х годов изучение фитопланктона принимает более широкий размах, значительно увеличивается количество станций. Однако, это были либо сетные сборы (17 станций), как например в экспедиции "Оринья" 1963 г. (Ehrhardt, Baudin-Laurencin, Seguin, 1964; Ehrhardt , 1967), либо поверхностные батометрические отборы (54 станции) для изучения силикофлагеллат и первичной продукции на э/с "Жан Шарко" 1968 г.- между Сардинией и Африкой (Coste, Minas, Nival ,1969; Minas , 1971), либо исследования отдельных разрезов у африканского побережья и в озерах Туниса (Zaouali , 1971; Seguin , 1968; Pincemin , 1966; Tellai , 1964; Bucalossii , 1960). В целом можно отметить, что как состав, так и другие параметры, характеризующие фитопланктон, изучены не достаточно полно.

В результате настоящих исследований в зимний (январь - февраль 1970 г.) и летне-осенний (август - сентябрь 1972 г.) периоды обнаружено 230 видов и разновидностей планктонных водорослей, относящихся к 6 отделам, 84 родам (Приложение II). Наибольшее разнообразие видов наблюдалось в зимнее время (76 родов, 220 видов). Доминировали всегда перидиниевые и диатомовые водоросли. Им несколько уступали золотистые, остальные группы представлены единичными видами (табл.IУ, I).

Как известно, многие представители планктонных организмов и, в частности, водоросли могут использоваться для решения задач, связанных с гидрологическим режимом исследуемого района моря. Очень важно существование биологических индикаторов, характеризующих происхождение вод в том или ином районе, особенно в тех случаях, когда гидрологические показатели водных масс близки.

Как уже отмечалось выше, в Тунисском проливе различаются две

Таблица IУ. I.

Состав фитопланктона Тунисского пролива

Типы водорослей	Зима 1970 года				Лето-осень 1972 года			
	ч и с л о							
	родов		видов		родов		видов	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
Bacillariophyta	29	37,I	64	29,3	I8	37,4	33	35,9
Pyrrhophyta	22	28,2	I00	45,9	I4	29,2	30	32,6
Chrysophyta	23	29,6	50	22,9	I4	29,2	27	29,I
Cyanophyta	2	2,5	2	0,9	I	2,I	I	I,2
Chlorophyta	I	I,3	I	0,5	I	2,I	I	I,2
Lentophyta	I	I,3	I	0,5	-	-	-	-
Всего	78	I00	218	I00	48	I00	92	I00

водные массы: атлантическая и левантийская. Проведенные исследования показали, что состав фитопланктона этих двух водных масс существенно различался (Георгиева, 1973 а).

Атлантические воды, поступающие благодаря водообмену через Гибралтар в Средиземное море, оказывают существенное влияние на видовой состав фитопланктона, так как несут с собой организмы из Атлантического океана, характеризующегося значительным таксономическим разнообразием. В районах, подверженных влиянию атлантических вод, видовой состав фитопланктона включает в себя большее количество таксонов, чем в местах, выходящих за сферу влияния этих вод. Так, например, сравнение видового состава фитопланктона верхних слоев водной толщи Тунисского пролива и Ионического моря (в последнее атлантические воды практически не проникают) показало, что в Тунисском проливе фитопланктон более

разнообразен. Кроме того, в верхнем слое создаются более благоприятные условия для развития планктонных водорослей, чем в глубоколежащих слоях, характеризующихся дефицитом света. Все эти факторы способствуют увеличению количества видов и разновидностей фитопланктона в верхнем слое, занятом атлантическими водами (табл.IУ.2).

Таблица IУ.2.

Количество видов и разновидностей фитопланктона Тунисского пролива в различных гидрологических слоях (по данным батометрических сборов)

Водные массы	Зима 1970 года	Лето 1972 года
Атлантические (0-50м)	90	61
Переходные (50- 150м)	85	60
Левантийские(150м-дно)	43	39

В атлантических поверхностных водах значительная роль в видовом составе принадлежала крупным водорослям родов Guinardia, Rhizosolenia, Chaetoceros, Ceratium, Peropila . Довольно часто также встречались золотистые водоросли родов Coccolithus, Syracorhabdus, Syracosphaera . В слое смешения указанные водоросли присутствовали реже, а в левантийских водах они встречались единично, либо не обнаруживались совсем. В левантийских водах растительный планктон представляет в основном пеннатные диатомеи, реже золотистые, перидиниевые и синезеленые водоросли, которые широко распространены в восточной части Средиземного моря (Михайлова, 1968). Выявить стеноиндикаторов (Богоров, 1945), само наличие которых уже указывало бы на то или иное происхождение водных масс, оказалось невозможным: большинство видов, отмеченных

для Тунисского пролива, широко распространены в Средиземноморском бассейне.

Отдельные исследователи (Bernard, Taleb , 1970), работая в районе Алжира, указывают II диатомовых и 17 видов кокколитофорид, которые очень редки в Средиземном море (по их мнению) и их наличие может свидетельствовать о проникновении атлантических вод в Средиземноморский бассейн, т.е. эти организмы являются стеноиндикаторами этих водных масс. Из диатомовых эти авторы отмечают: Corethron cryophilum Castr., Thalassiosira minima Gaarder, Navicula membranacea Cl., Nitzschia prolongata Per. и некоторые другие, из кокколитофорид: Coccolithus sessilis Lohm., C.multiporus Lecal, Acanthoica cidaris Lecal, Anthosphaera fragaria Lecal, Coccolithus oblongoporus Lecal, C. meteori Schill., Syracosphaera coronifera Lecal и другие. Видимо, авторы ошибочно занесли в число индикаторов атлантических вод такие виды, как Chaetoceros decipiens Cl. , который имеет широкий ареал распространения (Черное море, северные моря, северная часть Атлантического океана, европейские моря и Средиземное море, Прошкина-Лавренко, 1955). Нередко встречается в Черном и Средиземном морях и Chaetoceros diversus Cl. Довольно часто была зарегистрирована в Средиземноморском бассейне Discosphaera thomsoni Ost., в частности отмечена нами (см. приложение) для Ионического моря и Тунисского пролива. Довольно широкий ареал распространения у Navicula membranacea Cl.: у берегов Англии, Голландии, Бельгии, Швеции, Средиземное море (Диат. анализ, 1950). Видимо, Бернар Ф. и Р.Талеб опирались на уже устаревшие источники ареалов распространения планктонных водорослей, поэтому отдельные представители были ошибочно указаны в качестве индикаторов атлантических вод. Перспективнее искать индикаторов атлантических вод среди пирофитовых и золотис-

тых водорослей, которые наиболее широко распространены в Атлантическом океане.

Рассматривая экологические особенности основных групп фитопланктона, можно отметить, что в Тунисском проливе истинно-планктонные диатомовые водоросли составляли около 86,3 % от общего их числа видов и разновидностей, в том числе 62 % - неритических и 38 %-океанических (Георгиева, 1976 в). Наибольшего видового разнообразия достигали роды Chaetoceros, Rhizosolenia (15 и 13 таксонов, соответственно). Наиболее часто встречались, как летом, так и зимой неритические тепловодные и умеренно-тепловодные виды: Ch. curvisetus, Ch. affinis, а также весьма распространенный во всех морях Ch.compressus. Нередко обнаруживались океанические виды: Ch. densus, Ch. peruvianus, Ch.lorenzianus. На отдельных станциях в небольшом количестве присутствовали Ch. dadayi, Ch. decipiens, Ch. eibenii, Ch.messanensis, Ch. simplex и некоторые другие. Род Rhizosolenia особенно большого разнообразия достигал в зимний период. Наиболее распространенными оказались Rh.calcar-avis, Rh.fragilissima, Rh. stolterfothii. Отдельные виды этого рода (Rh. acuminata, Rh. castracanea, Rh. hebetata) найдены только в сетных сборах. Они довольно равномерно распределены (в видовом отношении) по всему проливу, несколько уменьшаясь с глубиной. Повсеместно были встречены такие виды, как Cerataulina bergonii, Cyclotella caspia, Nitzschia tenuirostris, N. seriata.

Перидиниевые водоросли, как известно, наибольшего разнообразия достигают в тропических и субтропических районах и играют довольно значительную роль в их продуктивности. Эта закономерность проявляется также и в Тунисском проливе, где особенно широко представлены виды и разновидности рода Ceratium(около 50).

Самыми распространенными оказались умеренно-тепловодные: C.furca var. eugrammum, C.fusus, C.trichoceros и тепловодные: C. gravidum, C. massiliense, C. symmetricum. Значительным видовым разнообразием характеризовался род Peridinium и род Oxytoxum- по 9 таксонов, из которых наиболее часто встречались неритические виды: P. steinii, P. trochoideum и океанический вид P. oceanicum. Повсеместно отмечены Exuviaella cordata, Glenodinium paululum, Ornithocercus quadratus, Oxytoxum variabile ; из криптомонад - Hillea fusiformis. Часто встречались представители родов Goniaulax, Gymnodinium, Gyrodinium.

Золотистые водоросли в исследуемом районе представлены двумя группами: кокколитофоридами и кремнежгутиковыми. Основу составляли кокколитофориды - 49 видов и разновидностей. Среди них необходимо выделить род Syracosphaera, в котором насчитывалось 8 таксонов и род Calciosolenia - 6 таксонов. Наиболее распространенной оказалась Syracorhabdus pulcher. Видовое разнообразие других родов было значительно меньшим: Coccolithophora - 4, Calyptrosphaera - 3, Rhabdosphaera - 4. Среди них довольно часто встречались Coccolithus huxleyi, Rhabdosphaera stylifera и некоторые другие. Из кремнежгутиковых водорослей обнаружено всего лишь 6 видов и разновидностей, повсеместными были Dictyocha fibula, Distephanus speculum . Остальные группы водорослей, отмеченные в таблице, представлены единично. Так, например, синезеленые (схожие с Nostoc) с размером клеток 3-5 мкм, соединенными в цепочки. Кроме того, найден один не определенный до вида представитель рода Oscillatoria . Из зеленых повсеместно и в значительных количествах встречались Poropila dubia, из желтозеленых - Halosphaera viridis. Постоянными почти на всех станциях были так называемые оливково-зеленые клет-

ки (3-5 мкм) неясного систематического положения. Наличие подобных клеток отмечено в разных районах Мирового океана (Hentschel , 1933; Роухиайнен, Сеничкина, Георгиева, 1968; Пицык, Георгиева, 1971), последними они условно отнесены к Cyanophyta . В связи с тем, что оливково-зеленые клетки в отдельные сезоны достигали большой численности, количественное развитие фитопланктона будет рассматриваться с их учетом и без них.

Индекс удельного биотического разнообразия фитопланктона (УБР) Тунисского пролива, рассчитанный по численности, колебался в пределах 0,69-3,42, уменьшаясь по мере сокращения общего количества видов и возрастания степени доминирования отдельных таксонов (Георгиева, 1976а). При наименьшем его значении основную массу растительного планктона составляли 1-2 вида. На одних станциях это в основном Coccolithus huxleyi , на других-мелкие синезеленые водоросли, схожие с Nostoc или диатомовые водоросли Rhizosolenia stolterfothii, Cerataulina bergonii . При максимальном индексе УБР в состав фитопланктонного сообщества входило более 20 видов и разновидностей. Величины индексов несколько изменялись в зависимости от сезонов и составляли в среднем: для зимы 2,04, для лета 2,21.

Более низкие величины индексов в зимний и ранневесенний периоды объясняются незначительной конкуренцией между популяциями. В это время в фитопланктоне преобладают отдельные представители диатомовых и золотистых водорослей. Летом видовое разнообразие фитопланктона несколько понизилось. На смену диатомовым водорослям пришли перидиниевые. Высокие величины инсоляции и исчерпание биогенов в этот период не способствовали возникновению в фитопланктоне доминантов.

Индексы УБР фитопланктона этого района обуславливались в определенной степени гидрологической структурой пролива. Несколько меньше их значения в поверхностных атлантических водах, чем в промежуточных, и резко снижались в глубинных водах в связи с встречаемостью здесь отдельных видов, иногда в значительных количествах (Coccolithus huxleyi , представители рода Nitzschia и некоторые другие, табл. IУ.3). В слое смешения, особенно на глубоководных станциях, отмечались виды присущие атлантическим и левантийским водам. Обитавшие здесь организмы встречались в небольшом количестве, что и определило увеличение индексов УБР.

По мере трансформации атлантических вод в пределах пролива отмечено изменение в структуре фитоцена. Так, например, если у входа в пролив, у южной оконечности о.Сардиния благодаря доминированию золотистых водорослей индекс УБР составлял I,2-I,4, то уже в 200 милях западнее он увеличивался до 2,4-2,6. Количество клеток золотистых водорослей здесь резко снижалось, массовые виды отсутствовали, наблюдалось чередование слабо преобладающих видов золотистых и диатомовых водорослей, численность одного вида достигала не более 30 %.

Таким образом, по мере трансформации атлантических вод в Тунисском проливе обнаружено уменьшение степени доминирования отдельных видов и изменение в целом видовой структуры фитоцена: от доминирования одного вида золотистых водорослей до сравнительно равномерной численности всех видов планктонных водорослей.

Видовое разнообразие фитопланктона несколько возрастало в сторону открытого моря. Так зимой на мелководных станциях в слое фотосинтеза он составлял I,88, а на глубоководных - 2,05. Кроме того, на мелководье видовое разнообразие почти не изменялось с

Таблица IУ.3.

Видовое разнообразие (H' - по численности, H'' - по биомассе) фитопланктона в различных водных массах

Водные массы	T°C	S‰	$H'_{\bar{x}}$	σ	$\sigma_{\bar{x}}$	$H''_{\bar{y}}$	σ	$\sigma_{\bar{y}}$
			З и м а I970 года					
Атлантические	I4,20-I5,80°	36,9-37,30	2,08	0,64	± 0,I4	I,89	0,82	± 0,I8
Переходные	I3,54-I4,9I°	37,I3-37,30	2,20	0,76	± 0,26	I,94	0,95	± 0,32
Левантийские	I4,04-I4,4I°	38,66-38,88	I,7I	0,82	± 0,3I	I,63	I,07	± 0,4I
			Л е т о - о с е н ь I972 года					
Атлантические	20,02-24,02°	37,2I-37,54	2,38	0,94	± 0,43	2,I8	0,64	± 0,33
Переходные	I5,02-20,00°	37,05-38,00	2,86	I,04	± 0,6I	2,3I	0,62	± 0,40
Левантийские	I3,93-I5,2I°	37,78-38,80	I,92	0,75	± 0,39	I,60	0,70	± 0,37

глубиной. На глубоководных станциях наиболее высокие его значения отмечены над слоем максимальной плотности, далее его величины резко уменьшались и нередко были менее I. В летне-осеннее время исследования проводились только на глубоководном участке Тунисского пролива, поэтому подобной закономерности обнаружить не удалось.

Величины индексов УБР фитопланктона, вычисленные по биомассе, колебались в пределах 0,50-3,9I. Среднее их значение для зимы составило 2,40, а для летне-осеннего периода 2,I3. Резких различий между станциями (мелководными и глубоководными) почти не обнаружено (I,97 и 2,02 соответственно), хотя в вертикальном распределении такие различия имелись. Небольшое уменьшение видового разнообразия в поверхностном слое на мелководных станциях вызвано доминированием отдельных видов: Cerataulina bergonii, Chaetoceros curvisetus, Guinardia flaccida, Rh. fragilissima. На глубоководных станциях некоторое увеличение индексов УБР обнаружено над слоем с максимальным градиентом плотности.

В ряде случаев отмечалось уменьшение видового разнообразия сообщества с увеличением его биомассы (Зайка, Андрющенко, I969; Гиляров, I969 и другие). Для фитопланктона это явление обычно связано с "цветением" воды, т.е. с резкой вспышкой развития отдельных видов. Во время наших исследований "цветения" не наблюдалось, однако между биомассой и индексами УБР фитопланктона по биомассе обнаружена достоверная отрицательная корреляция (r= -0,44 зимой и r= -0,52 летом).

Анализ величин индексов УБР, полученных на суточной станции в августе I972 г., показывает их изменения в течение суток (рис. IУ.I). В целом индексы разнообразия фитопланктона, вычисленные по численности, в течение суток имели незначительные из-

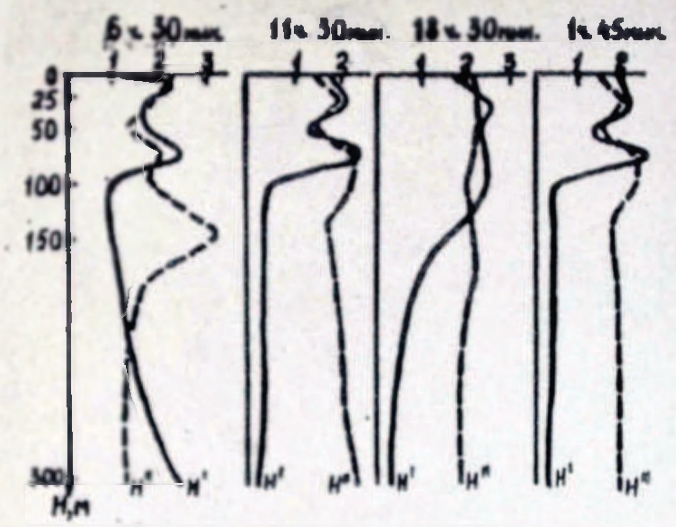


Рис.IУ.I. Изменение индекса видового разнообразия фитопланктона по численности (H') и биомассе (H'') на суточной станции (28-29 августа 1972 г.) в Тунисском проливе.

менения. Их величины колебались в пределах I-2. Наименьшие показатели УБР наблюдались в утренние часы, а наибольшие - во второй половине светового дня. Уменьшение индексов, по-видимому, связано с избирательной способностью зоопланктона в питании, в результате чего в фитопланктоне оставались в основном отдельные представители пеннатных диатомовых водорослей. Увеличение показателей УБР, вероятно, можно объяснить повышением в светлое время суток темпа деления многих представителей фитопланктона.

Суточная динамика индексов УБР фитопланктона по биомассе несколько отличалась от рассчитанной по численности и колебалась в более широких пределах (I-3). На поверхности индекс колебался в пределах I-2, в остальной части эвфотической зоны не отличался от индексов, вычисленных по численности, а ниже 100 - метровой глубины часто превышал его.

Таким образом, индексы видового разнообразия фитопланктона Тунисского пролива испытывали сезонные и суточные изменения и находились в тесной зависимости от колебаний гидрологических характеристик данного района. В среднем видовое разнообразие было выше в теплое время года, что, видимо, объясняется преобладанием в это время большого числа видов мелких перидиниевых водорослей. Увеличиваясь в переходном слое, видовое разнообразие резко снижалось в левантийских и в поверхностных атлантических водах. По мере трансформации атлантических вод индексы УБР в них увеличивались и структура фитоцена в целом изменялась. Величины индексов УБР, полученные для фитопланктона Тунисского пролива, оказались средними как по численности, так и по биомассе по сравнению с другими исследованными районами Средиземноморского бассейна (табл.У.I).

2. Размерная структура

В Тунисском проливе в целом основу составляли водоросли с условным диаметром клеток 5-50 мкм, на долю которых приходилось летом 97 %, а зимой - 79 % всех видов и разновидностей (данные получены с учетом как батометрических, так и сетных проб). Среди них наиболее часто встречались: Chaetoceros lorenzianus, Ch.affinis, Corethron hystrix, Rhizosolenia fragilissima, Leptocylindrus danicus, Hemiaulus hauckii, Cerataulina bergonii, Gyrodinium fusiforme, Oxytoxum adriaticum, Peridinium steinii, Phalacroma rotundatum, Prorocentrum micans, Coccolithus huxleyi и многие другие. Клетки с условным диаметром более 50 мкм были встречены только в зимнее время и составляли 18,6 % от общего числа видов. Это крупные водоросли рода Rhizosolenia: Rh.stolterfothii, Rh.styliformis, Rh.calcar-avis, а также Planktoniella sol, Guinardia flaccida, Pyrocystis pseudonoctiluca , отдельные представители рода Ceratium . Водоросли с диаметром клетки менее 5 мкм были представлены всего лишь 3-6 видами, что составило менее 3 % от общего числа видов. К ним относятся синезеленые водоросли: Spirulina sp., Oscillatoria sp., Nostoc sp., диатомовые Navicula sp. и другие пеннатные формы, а также мелкие жгутиковые водоросли.

Распределение размеров клеток, создающих основную численность и биомассу фитоцена, рассматривалось на каждом горизонте и в различных слоях водной толщи. Прежде всего размер клеток, преобладающих в сообществе, зависел от рельефа.

В глубоководной части пролива основная роль принадлежала мелкоклеточному фитопланктону, который составлял здесь около 90 % от суммарной его численности. Преобладали клетки с размером 5

мкм в диаметре. Максимальное количество мелких клеток находилось в слое с наибольшей общей численностью фитопланктона (0-50 м). На более мелководных участках у острова Сицилия основная масса растительного планктона представлена более крупными (10-50 мкм) организмами: Chaetoceros affinis, Cyclotella caspia, Thalassionema nitzschioides, Thalassiosira parva, Kruviaella cordata, Ex. marina, наибольшее развитие которых наблюдалось в верхнем 50 - метровом слое. С глубиной происходило равномерное уменьшение численности всех размерных групп водорослей.

В зоне подъема глубинных вод фитопланктон в верхнем слое на 50-60% состоял из крупных диатомовых водорослей с диаметром 20-50 и более мкм: Guinardia flaccida, Cerataulina bergonii, Rh. stolterfothii, Ch. peruvianus, Ch. compressus. С глубиной количество крупных клеток заметно уменьшалось и на 100 м уже преобладали (до 50-60 %)мелкие растительные организмы. Существенную роль в формировании размерной структуры фитоцена играла адвекция атлантических вод. В местах наибольшего влияния последних (северо-западная часть пролива) фитоцен на 70-90 % состоял из мелких золотистых водорослей с диаметром клеток 5-10 мкм. По мере трансформации атлантических вод доля мелких золотистых водорослей уменьшалась, и в планктоне появлялись довольно крупные (20-50 мкм в диаметре) диатомовые и пирофитовые водоросли.

Основная растительная планктонная масса в проливе создавалась за счет крупных водорослей, диаметром 20-50 мкм и более, которые составляли 80-90 % от всей биомассы. Главную роль здесь играла такие крупные диатомовые водоросли, как Rh. stolterfothii, Guinardia flaccida, перидиниевые водоросли: Ceratium extensum, C. fusus, Prorocentrum micans и некоторые другие.

По размерному составу основные систематические группы характеризовались следующим образом: пирофитовые водоросли как по численности, так и по биомассе, были представлены преимущественно клетками 5-10 и 10-20 мкм, хотя иногда максимальная величина биомассы приходилась на малочисленную группу с диаметром 50 мкм и более. Диатомовые водоросли, довольно многочисленные в зимний период, особенно в юго-восточной части пролива в зоне подъема глубинных вод, были представлены клетками диаметром 10-20 мкм (Chaetoceros compressus, Ch.curvisetus, Ch.peruvianus, Cyclotella caspia, Nitzschia seriata и многие другие). Преобладающими по биомассе в этом районе были Cerataulina bergonii, Rhizosolenia calcar-avis, Rh. stolterfothii и некоторые другие, с диаметром клеток 20-50 мкм. В состав золотистых водорослей входили главным образом их мелкоклеточные представители, основную численность и биомассу которых создавали клетки диаметром 5-10 мкм: Coccolithus huxleyi, Syracorhabdus pulcher и некоторые другие. Синезеленые водоросли были представлены клетками менее 5 мкм, которые развивались в значительном количестве и составляли 6-8 % от общей биомассы. Среди зеленых водорослей преобладала довольно крупная (20-50 мкм в диаметре) водоросль Poropila dubia, определившая численность и биомассу этой систематической группы.

В целом наименьшие размеры клеток в зимнее время были приурочены к северо-западной и центральной части пролива, где доминировали золотистые и синезеленые водоросли, тогда как максимальные значения были обнаружены в юго-восточной части, где преобладали крупные диатомовые водоросли.

В летне-осенний период сборы проводились в центральной части пролива при более однородных гидрологических и гидрохимических условиях, и средние размеры клеток фитопланктона были примерно одинаковыми (около 10 мкм).

Что касается зависимости размеров клеток от концентрации фосфатов, то только в юго-восточной части пролива обнаружена слабая отрицательная корреляция ($r = -0,39$), которая может быть объяснена быстрым потреблением фосфатов в зоне фотосинтеза (до горизонта 100 м отмечен аналитический нуль) развивающимися здесь в значительном количестве крупными диатомовыми водорослями. Отмечено, что более крупные размеры клеток приурочены к наиболее бедным фосфатным фосфором местам. Связь между температурой, соленостью и размерной структурой водорослей не обнаружена.

Таким образом, анализ размерной структуры фитопланктонного сообщества в Тунисском проливе показал, что по числу видов преобладали водоросли с условным диаметром клеток 5-50 мкм (97,1% - летом и 79,1% - зимой). Причем в зимний и ранневесенний периоды, видимо, в связи с началом развития диатомовых водорослей, размеры клеток варьировали в больших пределах, чем в летне-осенний период.

В глубоководной части пролива преобладали мелкие растительные океанического происхождения клетки, а на мелководье - нератические довольно крупные (20-50 мкм) формы. В северо-западной части района, наиболее подверженной влиянию атлантических вод, фитопланктон был представлен в основном мелкими (5-10 мкм) золотистыми водорослями. В зонах подъема глубинных вод в верхнем слое фотической зоны доминировали крупные (20-50 мкм) диатомовые водоросли. Основную численность , как правило, создавали мелкие клетки, тогда как основная растительная масса создавалась водорослями с диаметром клеток более 20 мкм. При этом общая численность фитопланктона была более высокой при меньших средних размерах клеток и снижалась при более крупных.

3. Количественное распределение фитопланктона

Зимой 1970 г. суммарная численность фитопланктона в слое 0-100 м колебалась от 5 до 80 млн.кл., а биомасса - от 2 до 320 мг/м^3 (рис.IУ.2). Средние величины численности и биомассы для всего Тунисского пролива составляли 23,3 млн.кл. и 52,2 мг/м^3 (табл.IУ.4). Около 70 % всей численности приходилось на золотистые и синезеленые водоросли, в то время как биомассу создавали преимущественно диатомовые (рис.IУ.3). В это время наибольшая численность растительного планктона отмечена в самой узкой части пролива, а также между островами Сицилией и Сардинией, т.е. на основных участках влияния атлантических вод. Здесь суммарная численность составляла от 20-50 млн.кл./м^3, а с учетом синезелёных - до 80 млн.кл./м^3 (рис.IУ.2). Далее к востоку численность уменьшалась до 20 млн.кл./м^3. Наибольшая же биомасса обнаружена в восточной части пролива (около 320 мг/м^3). Несовпадение в распределении численности и биомассы фитопланктона произошло в результате того, что у африканского побережья максимальная численность получена за счет мелких клеток. Наличие здесь синезеленых водорослей в массовом количестве, вероятно, действовало угнетающе на другие группы водорослей. Наибольшие величины биомассы получены за счет присутствия крупных диатомей.

Диатомовые водоросли распределялись довольно равномерно по всей исследованной акватории, в пределах 1-5 млн.кл./м^3 (рис.IУ.3). В местах наибольшего развития представителей этой группы биомасса всего фитопланктона достигала до 200 мг/м^3. Примерно в таком же количестве обнаружены и пирофитовые водоросли, их численность была незначительной и составляла 1-3 млн.кл./м^3 и менее (рис.IУ.4). Биомасса пирофитовых водорослей была не-

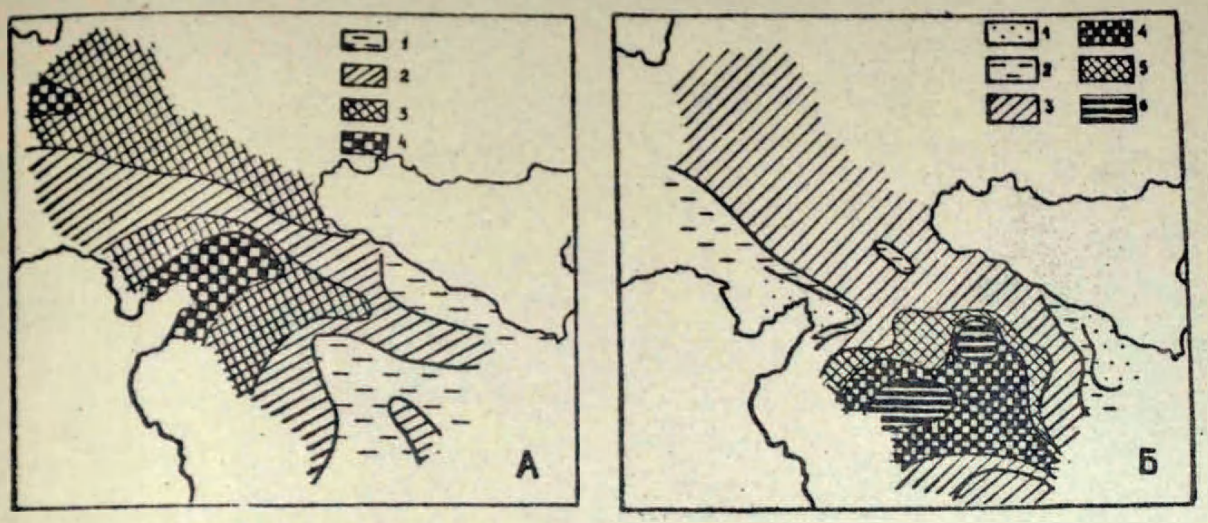


Рис.IУ.2.Распределение фитопланктона в Тунисском проливе в слое 0-100 м зимой 1970 г.: А- численность (1- 5-10, 2- 10-20, 3- 20-50, 4- более 50 млн.кл./м^3); Б- биомасса (1- менее 5, 2- 5-10, 3- 10-50, 4- 50-100, 5- 100-500, 6- более 500 мг/м^3).

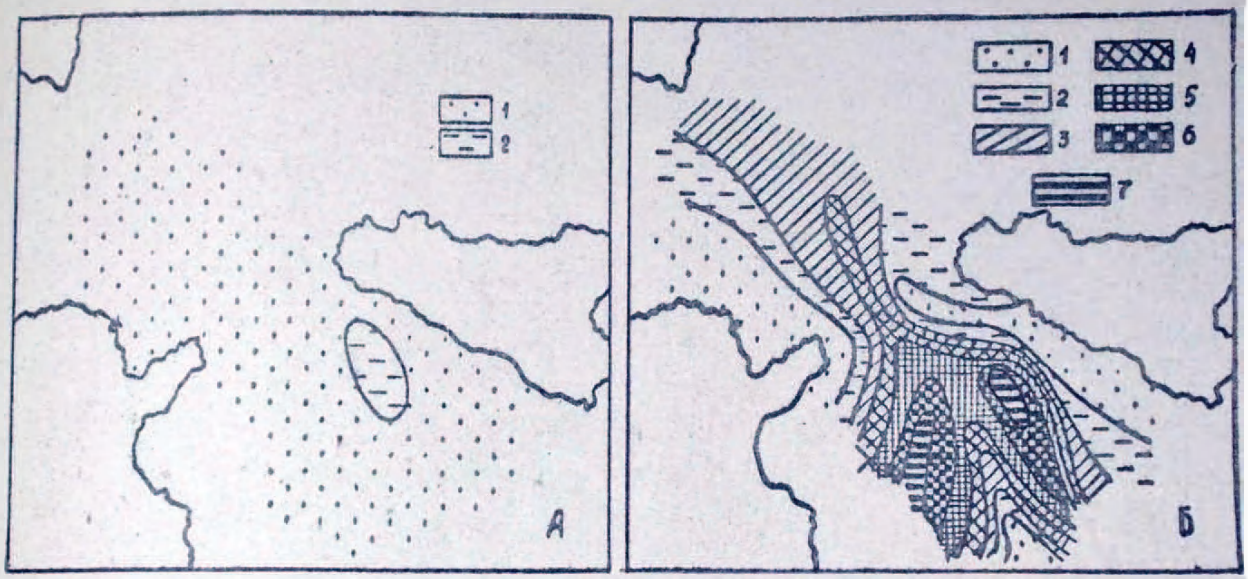


Рис.IУ.3. Распределение численности и биомассы Bacillariophyta в слое 0-100 м: А- численность (1- менее 1, 2-1-5 млн.кл./м^3); Б - биомасса (1-менее 5, 2- 5-10, 3-10-50, 4- 50-100, 5 - 100-200, 6- 200-500, 7- более 500 мг/м^3)

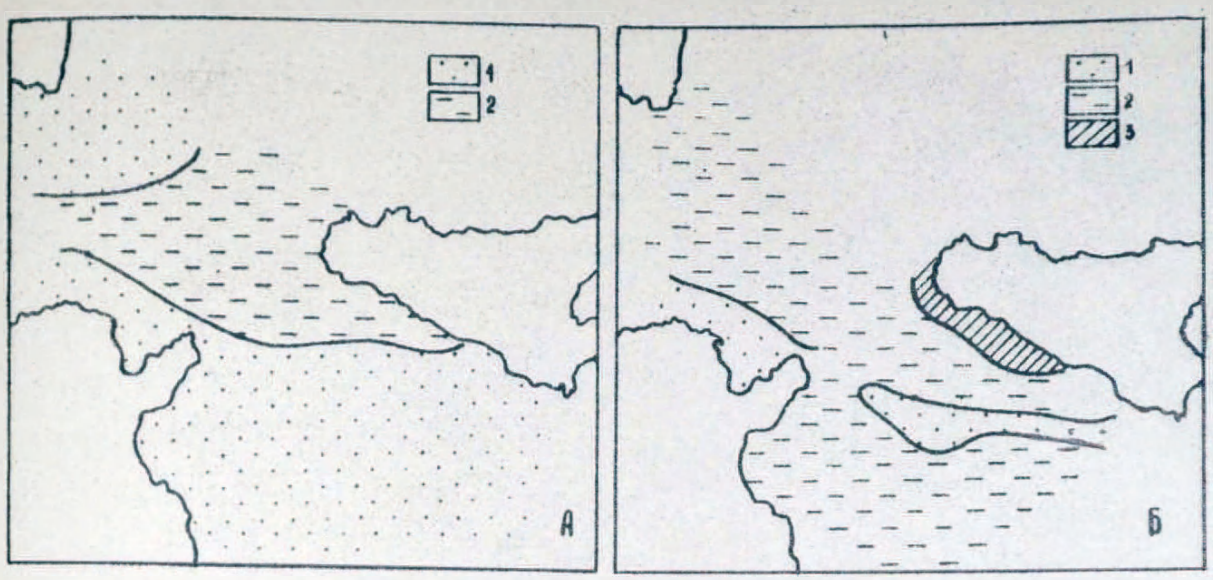


Рис.IУ.4.Распределение численности и биомассы в слое 0-100 м: А-численность (I- менее I, 2- I-3 млн.кл./м^3); Б- биомасса (I- менее I, 2- I-5, 3- 5-10 мг/м^3).

значительной и колебалась в пределах I-4 мг и только в отдельных районах повышалась до I0 мг/м^3. Представляет интерес распределение золотистых водорослей (рис.IУ.5). Их количество заметно уменьшалось с запада на восток по мере ослабления влияния атлантических вод. Особенно заметно влияние трансформации атлантических вод на распределение золотистых водорослей в верхнем 50-метровом слое зимой, когда вся эта водная толща занята атлантическими водными массами (рис.IУ.6). Если у западного входа в пролив количество золотистых водорослей составляло I3 млн.кл. /м^3, то на расстоянии 200 миль от входа в пролив оно снижалось до 5 млн.кл./м^3. Общая численность фитопланктона также уменьшалась к востоку с I7 млн.кл. до 7 млн.кл./м^3. По количественному развитию золотистых водорослей можно было судить о степени трансформации атлантических вод, т.е. они являлись эвриндикаторами атлантических вод в Средиземном море. Наибольшее количество этих водорослей обнаружено между Сардинией и Сицилией, где вместе с синезелеными они создавали область повышенной численности фитопланктона. Ввиду того, что эти водоросли представлены мелкими клетками, их биомасса составляла I-5 мг/м^3 и только у южной оконечности островов в результате развития Coccolithus huxleyi, C. pelagicus она повышалась до I0-20 мг/м^3.

Существенную роль в распределении суммарного фитопланктона играли синезеленые водоросли, которые имели два пятна высокой численности: одно между африканским побережьем и о.Сицилия и второе - между Сицилией и Сардинией. Максимальная (7I,5 млн. кл./м^3) численность для слоя 0-I00 м обнаружена у африканского побережья. Ввиду незначительных размеров клеток биомасса синезеленых водорослей была низка и составляла всего лишь 0,0I-0,2 мг/м^3. В результате их развития наблюдалось некоторое несовпа-

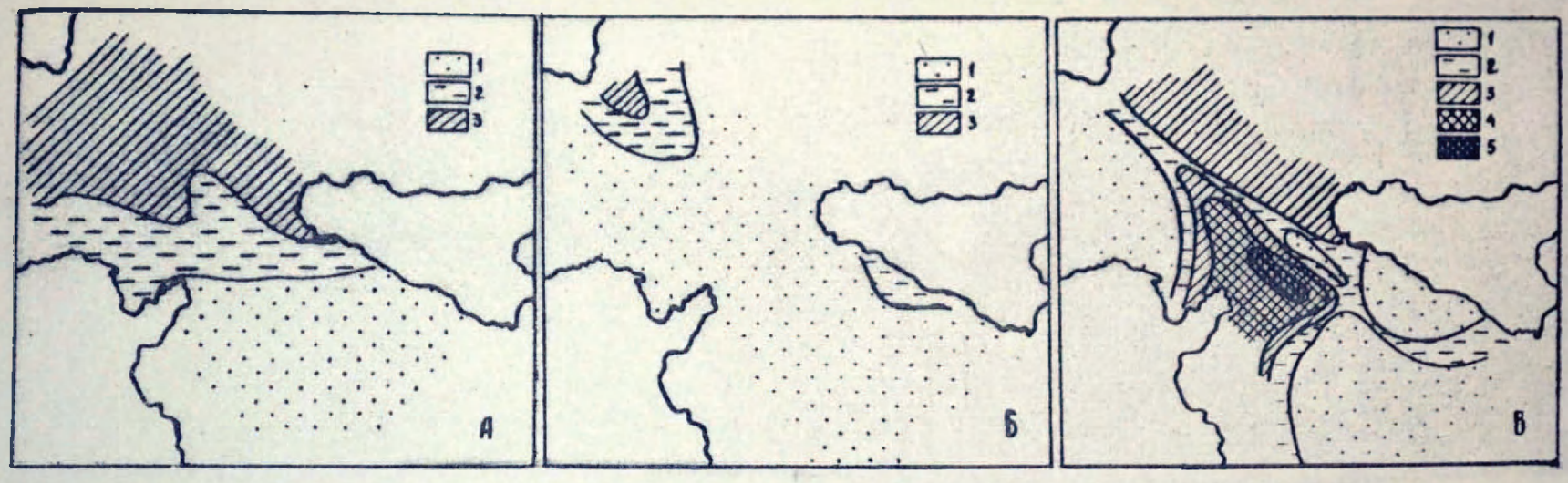


Рис.IУ.5. Распределение Chrysophyta (А-численность, Б-биомасса) и Cyanophyta (В-численность) в слое 0-100 м: численность (I- I-5, 2- 5-10, 3- 10-20, 4- 20-50, 5- более 50 млн.кл./м^3); биомасса (I- I-5, 2- 5-10, 3- 10-20 мг/м^3).

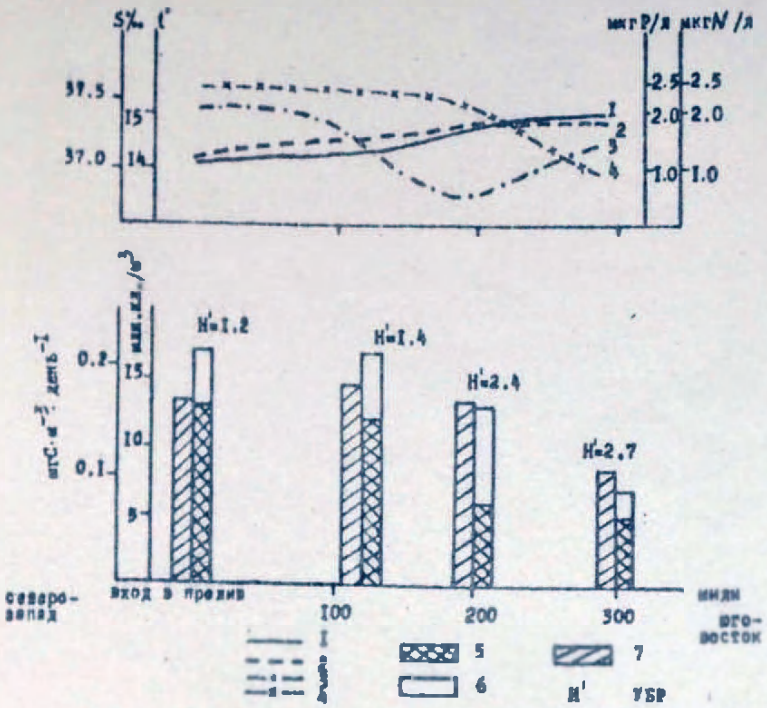


Рис.IУ.6. Фитопланктон и некоторые показатели среды Тунисского пролива: зимой 1970г.: I- температура, 2- соленость, 3- нитраты, 4-фосфаты, 5- численность золотистых водорослей, 6- численность остальных групп водорослей (в слое 0-50 м), 7-первичная продукция, H'-удельное биотическое разнообразие фитопланктона.

дение районов с наибольшей численностью и биомассой суммарного фитопланктона.

Таблица IУ.4.

Средняя численность (млн.кл./м^3) и биомасса (мг/м^3) фитопланктона в Тунисском проливе в слое 0-100 м зимой 1970г.

Отделы	Численность $\bar{x}$	σ	$\sigma_{\bar{x}}$	Биомасса $\bar{y}$	σ	$\sigma_{\bar{y}}$
Bacillariophyta	I,9	I,952	±0,392	46,9	80,75	±36,88
Pyrrhophyta	0,8	0,727	±0,332	2,8	3,58	± I,63
Chrysophyta	6,9	5,438	±2,482	I,2	0,96	± 4,40
Cyanophyta	9,6	I6,928	±7,732	0,I0	0,I7	± 0,08
Chlorophyta	0,2	0,277	±0,I26	0,9	I,5I	± 0,68
Прочие	4,0	7,I28	±3,256	0,3	0,44	± 0,20
Всего	23,4	2I,332	±9,743	52,2	79,84	±36,47

Во время летне-осенней съемки 1972 г. в Тунисском проливе сбор фитопланктона проводился в основном по разрезу в самой узкой части. В это время численность фитопланктона в слое 0-100 м колебалась в пределах 2-20 млн.кл./м^3, биомасса - 3,6-15,5 мг/м^3. Как видно, эти величины несколько ниже отмеченных в проливе в зимний период. Фитопланктон в это время распределялся более или менее равномерно по всему разрезу и по всей водной толще. Численность его в слое 0-100 м составляла в среднем 8,5 млн.кл., а биомасса - 6,4 мг/м^3 (табл.IУ.5), (рис.IУ.7а,б). Повышенные величины численности отмечены на поверхности (ст.ст.15,19,20) и на глубинах 150 и более метров за счет развития оливково-зеленых клеток. Наибольшие величины биомассы были приурочены к мелководной части пролива.

Диатомовые водоросли в это время распределялись относительно

равномерно, их численность составляла преимущественно менее I млн.кл./м^3, увеличиваясь на мелководье до 5 млн.кл./м^3. Количество золотистых и пирофитовых водорослей было также низким и редко превышало I-2 млн.кл./м^3. Синезеленые водоросли концентрировались главным образом в верхнем I00-метровом слое, где они достигали 20 млн.кл./м^3.

Таблица IУ.5.

Численность (млн.кл./м^3) и биомасса (мг/м^3) фитопланктона в Тунисском проливе в летне-осенний период I972г.

№ ст.ст.	Слои					
	0-25 м		0-I00 м		I00 м - дно	
	числ.	биом.	числ.	биом.	числ.	биом.
I5	9,5	2,6	I9,5	3,6	23,2	I,7
-"-	8,0	6,0	I2,9	3,I	I5,I	I,I
-"-	2I,9	I8,0	I2,6	9,0	I5,9	I,4
-"-	I2,8	II,0	8,4	5,4	7,6	0,3
-"-	4,4	I0,9	4,I	7,8	2,2	9,2
I6	7,4	3,I	4,7	5,2	4,0	2,8
I7	3,5	7,5	2,I	5,4	I,2	I,5
I9	7,0	5,6	6,9	7,3 x/	-	-
20	7,7	4,4	II,7	4,3 xx/	-	-
2I	6,I	2,I	8,8	I5,5	2,7	2,I
24	4,7	5,8	I,7	4,I	0,8	2,8

x/ исследованный слой ограничивался 70 - метровой глубиной

xx/ исследованный слой ограничивался 60 - метровой глубиной.

Так как растительный планктон в летне-осенний период развивался в небольшом количестве и был мелкоклеточным, то величины его

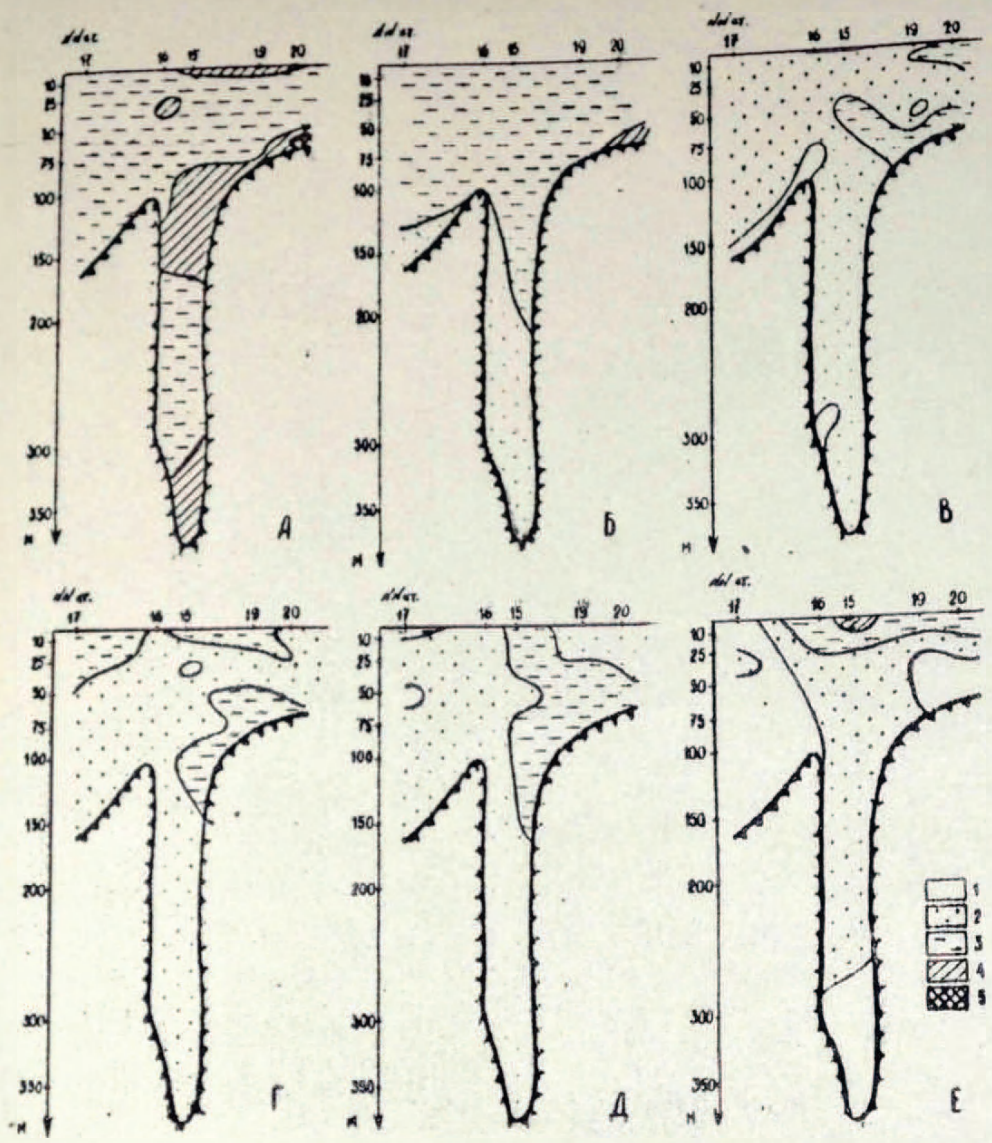


Рис.IУ.7а. Распределение численности фитопланктона в летне-осенний период 1972 г.: А- суммарная численность с учетом оливково-зеленых клеток; Б- суммарная численность без оливково-зеленых; В - Bacillariophyta; Г- Pyrrophyta; Д- Chrysophyta; Е- Cyanophyta. 1- 0, 2- менее 1, 3- 1-10, 4- 10-50, 5 - 50-100 млн.кл./м^3.

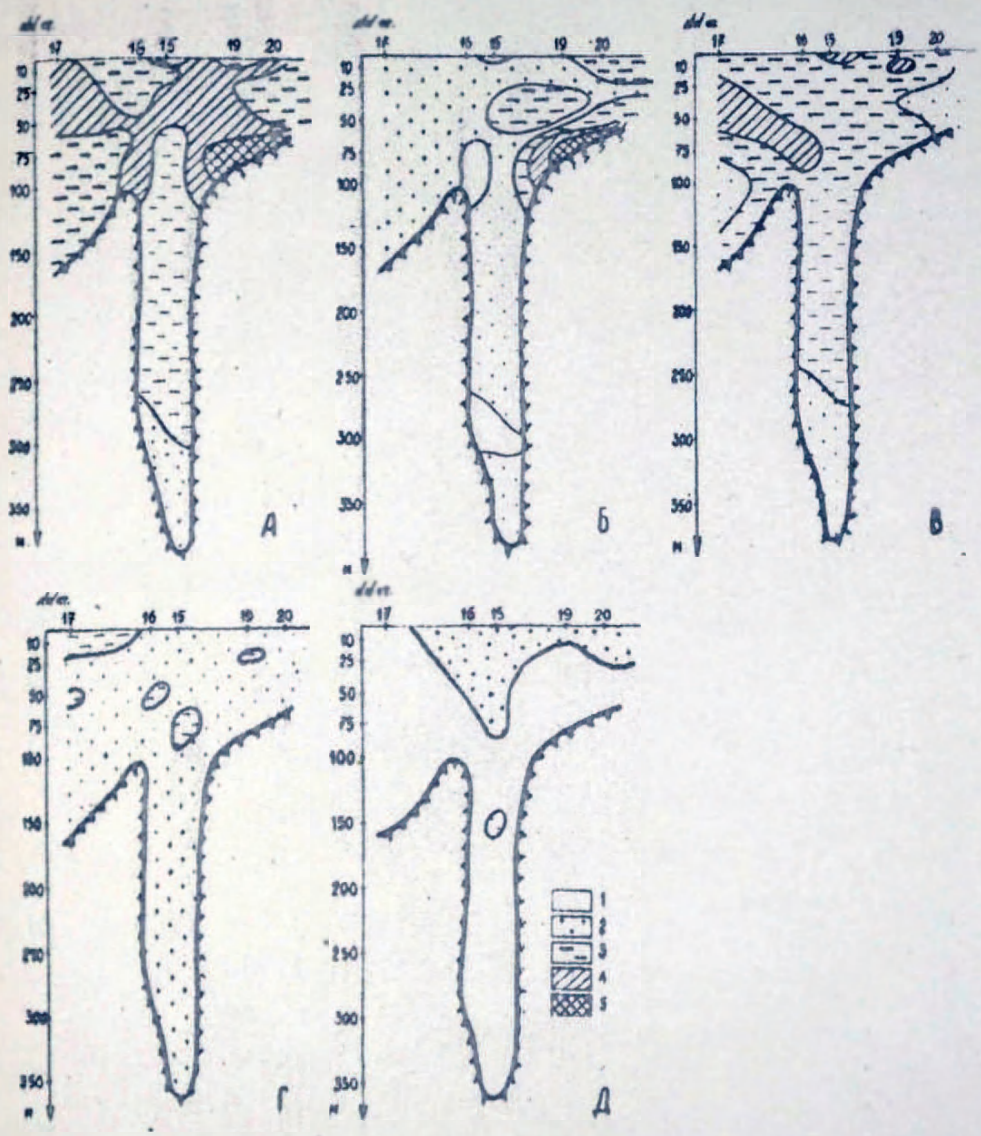


Рис.IУ.7б. Распределение биомассы фитопланктона:
А- суммарная биомасса; Б- Bacillariophyta;
В- Pyrrhophyta; Г- Chrysophyta;
Д- Cyanophyta . I-0, 2-менее I,3- I-5,
4- 5-I0, 5-I0-20 мг/м3

биомассы оказались значительно ниже, чем в зимний период и колебались в пределах I-20 мг/м^3.

Зимой (середина января по февраль) численность и биомасса фитопланктона (в слое 0-100 м) оказались примерно в 3 и 8 раз, соответственно, больше, чем в летне-осенний (август-сентябрь). Такое резкое колебание количества фитопланктона связано прежде всего с его сезонной динамикой, которая контролировалась интенсивностью водообмена, осуществляемого через пролив. В первый период исследования проводились включительно по февраль, т.е. практически совпадали с началом биологической весны, а следовательно, с периодом наиболее интенсивного развития фитопланктона. Кроме того, зимой при сильных западных ветрах расходы атлантического течения в проливе были в 2,5-3,7 раза больше летних (Богданова, 1976) и, следовательно, приток биогенных элементов в этот период увеличивался по сравнению с летним. Зимой мощный поток атлантических вод занимал практически весь пролив, тогда как летом это течение ослабевало и в средней части пролива до южной оконечности сицилийского мелководья мощный поток левантийских вод поднимался близко к поверхности.

Таким образом, на распределение фитопланктона как по сезонам, так и по акватории пролива, оказывало существенное влияние изменение величины расходов атлантических и левантийских течений, а именно, количество растительного планктона оказалось выше в периоды наибольшего притока атлантических вод и наибольшие его величины были приурочены к центральной и западной частям пролива, т.е. основным местам влияния атлантических вод.

4. Вертикальное распределение

Наряду с другими абиотическими факторами (освещенностью, концентрацией биогенных элементов и другими) наличие разнородных по происхождению, а следовательно, гидрологическим и гидрохимическим характеристикам водных масс, изменение уровня залегания скачка плотности , возникающего на границе их раздела, связанное с интенсивностью водообмена, играло первостепенную роль в вертикальном распределении фитоцена.

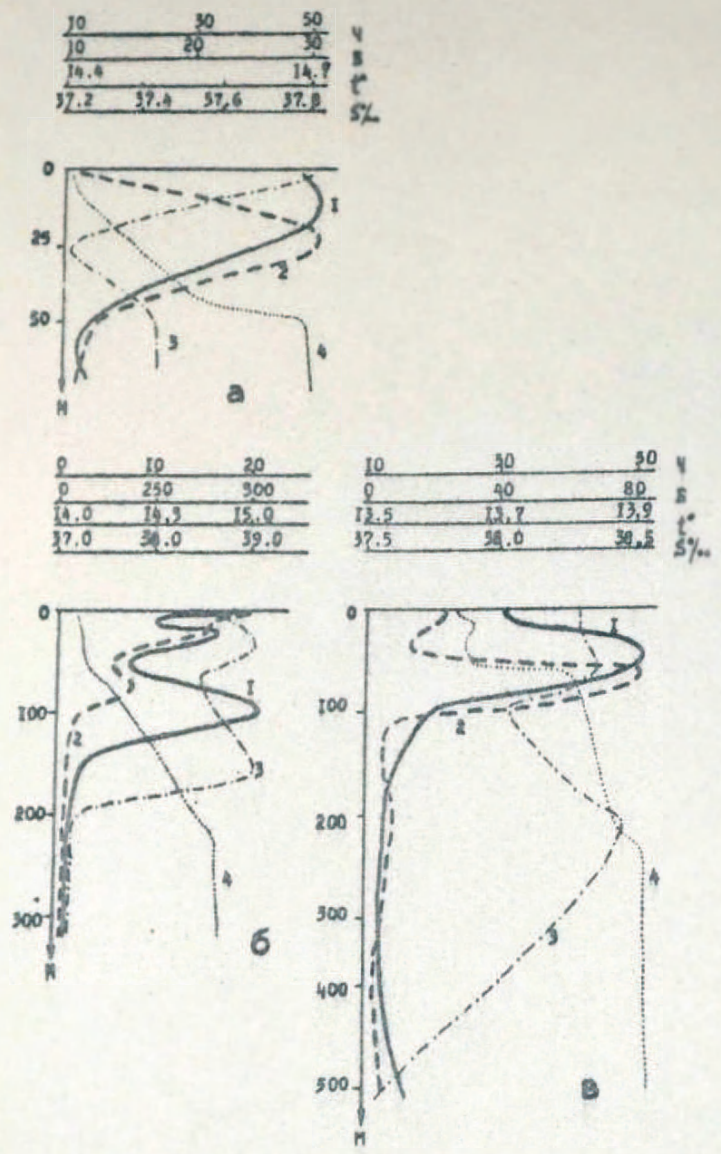
В связи с этим основная масса планктонных водорослей (около 3/4 всей численности фотического слоя) концентрировалась в верхней части водной толщи над скачком плотности. В зимнее время, период наиболее интенсивного водообмена и притока атлантических вод, уровень раздела разноплотностных потоков находился большей частью на глубине 50-75 м, что и определяло концентрацию водорослей в этом слое водной толщи. В вертикальном распределении в этот период отмечено два основных максимума: поверхностный (0-10 м) и на глубине 50 м, над скачком плотности. По мере трансформации атлантических вод мощность максимумов уменьшилась. Так, например, если в западной части пролива наибольшее количество фитопланктона на верхних горизонтах достигало 50 млн.кл./м^3 и биомассы до 30 мг/м^3, то на востоке они снижались до 10 млн.кл./м^3 и 20 мг/м^3. Примерно такое же изменение максимальных показателей фитопланктона отмечено в нижней части трофогенного слоя.

Летом, в период более слабого притока атлантических вод, граница залегания скачка плотности находилась на глубине 30-50 м. В вертикальном распределении фитопланктона также наблюдалось два аналогичных максимума, только расположенных ближе к

поверхности.

В случае, когда фотическая зона занята глубинными левантийскими водами, подобного распределения фитоцена не наблюдалось. Его суммарные показатели развития равномерно уменьшались в зависимости от освещенности. Наши наблюдения на отдельных станциях позволили выделить в зимнее время четыре типа распределения фитопланктона по вертикали: равномерное с незначительным увеличением его показателей на поверхности, а также неравномерное - с одним, двумя и тремя максимумами. Распределение фитопланктона в значительной мере дифференцируется в зависимости от глубины пролива. Так, например, на мелководье растительный планктон распределялся более или менее равномерно (рис.IУ.8а), с одним поверхностным максимумом в слоях 0-10 или 0-25 м в основном за счет развития крупных диатомовых водорослей. В районе свала глубин в распределении фитопланктона наблюдалось от одного до трех максимумов, расположенных в верхнем 100-метровом слое (рис.IУ.8б). На глубоководных станциях количество максимумов достигало двух или трех, хотя основная масса фитопланктона была сосредоточена в верхнем слое (рис.IУ.8в). Главное значение здесь имели синезеленые и золотистые водоросли, тогда как максимальную биомассу определяли диатомовые. Иногда обнаруживался ещё глубинный максимум по численности, который создавали сливково-зеленые клетки.

В летне-осенний сезон отмечалось два типа вертикального распределения фитопланктона: с одним или двумя основными максимумами (рис.IУ.9). Увеличение численности на поверхности почти всегда совпадало с развитием мелких синезеленых водорослей. Поэтому максимум численности не соответствовал максимуму биомассы мелководья, обычно расположенному на глубине 50-70 м и обуслов-



Отс.IУ.8. Вертикальное распределение численности (Ч-млн.кл./м^3) и биомассы (Б-мг/м^3) фитопланктона в Тунисском проливе зимой 1970 г.: а- мелководье (ст.30), б- свал глубин (ст.19), в- глубоководная часть (ст.33); I- численность, 2- биомасса, 3 - температура, 4 - соленость.

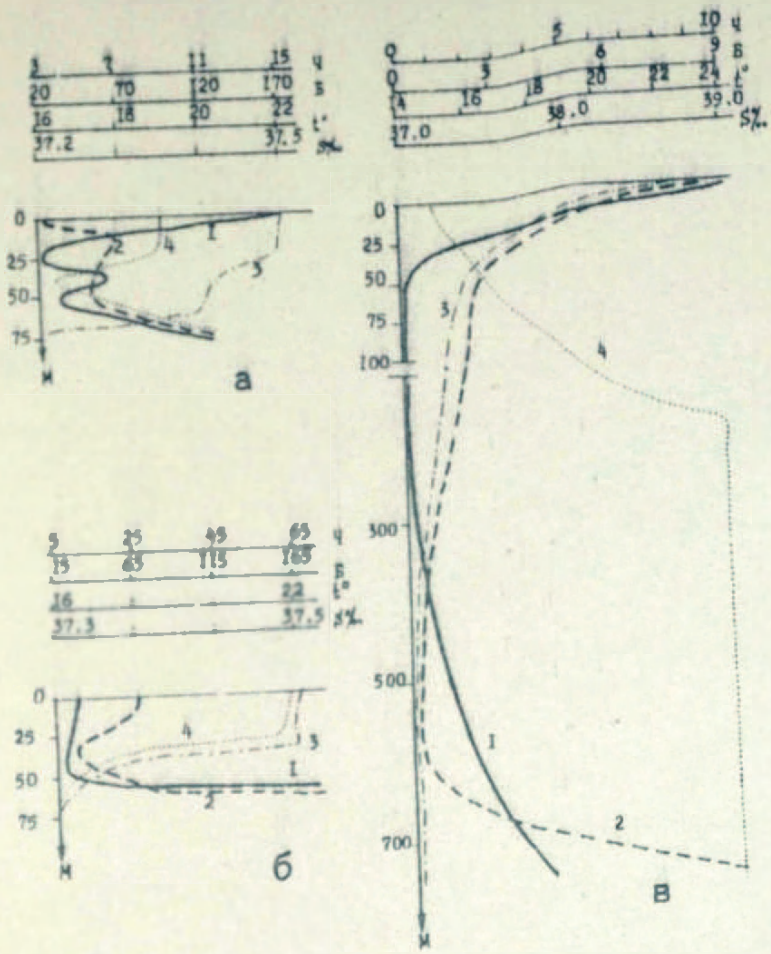


Рис.IУ.9. Вертикальное распределение численности (Ч-млн.кл./м^3) и биомассы (Б- мг/м^3) фитопланктона в летне-осенний период: а,б -мелководье (ст.ст.19,20), в- глубоководная часть (ст.24); I- численность, 2-биомасса, 3-температура, 4-соленость.

ленному развитием диатомовых и золотистых водорослей. В глубоководной части пролива в распределении растительного планктона выявлено два максимума. Первый, обусловленный развитием синезеленых водорослей, выявлен на поверхности над слоем температурного скачка; второй - за счет развития оливково-зеленых клеток - в глубоководной части (на гл.750 м). Биомасса сосредоточена в основном в поверхностном 50-метровом слое, где отмечено некоторое увеличение отдельных перидиней из рода Ceratium, Gyrodinium, Phalacroma и некоторых других. Иногда, как это наблюдалось на станции 24, увеличение биомассы для глубинных слоев происходило в результате присутствия крупной диатомовой водоросли Rhizosolenia fragilissima. При вертикальном распределении фитопланктона превалирующее значение наряду с другими абиотическими условиями может иметь вертикальное перемешивание водных масс. Это особенно хорошо проявлялось в Тунисском проливе. Наличие этих двух разнородных по происхождению масс, изменение уровня залегания скачка плотности оказывало влияние на распределение растительного планктона. Для выяснения вертикального распределения фитопланктона в слоях, различных по своему происхождению, была рассчитана вертикальная устойчивость вод от поверхности до дна Тунисского пролива по слоям: 0-10, 10-25, 25-50, 50-75, 75-100 м и т.д. Сравнение распределения фитопланктона с вертикальной устойчивостью вод показало, что основная его масса сосредоточена в верхнем слое, над слоем с максимальной устойчивостью. Верхний слой, как правило, имеет отрицательные величины вертикальной устойчивости и хорошо перемешивается. Совместно с достаточной освещенностью это создает благоприятные условия для концентрации фитопланктона. Низкие величины вертикальной устойчивости в нижних слоях зоны фотосинтеза не препятствовали массо-

вому развитию растительных организмов, однако, перемешивание воды увлекало их в нижележащие слои, характеризующиеся дефицитом света.

Наличие зависимости распределения фитопланктона от гидрологической структуры района подтверждается анализом по отдельным гидрологическим разрезам, выполненным в зимнее время.

Так, на разрезе I, расположенном у входа в пролив с восточной стороны, основная масса фитопланктона чаще всего находилась в верхнем 75-метровом слое (рис.IУ.I0). Численность клеток на поверхности колебалась в пределах I-50 млн.кл./м^3, а биомасса от I до I000 мг/м^3.

Толща воды от 75 м до 500 м была менее богата растительным планктоном, численность которого не превышала 7 млн.кл./м^3, и только на горизонтах 300 и 350 м отмечено небольшое её увеличение за счет развития синезеленых водорослей. Относительно равномерное распределение фитопланктона в 75-метровом слое определялось довольно однообразной соленостью (37,5 $^0/_{oo}$) и температурой (I5,5-I6^0). Ниже отмеченной глубины соленость повышалась до 38,7 $^0/_{oo}$, а температура снижалась до I4^0 (Богданова,I97I). В связи с этим вертикальное распределение фитопланктона и особенно его биомассы на рассматриваемом разрезе хорошо согласуется с вертикальной устойчивостью.

Сравнение распределения фитопланктона и вертикальной устойчивости на этом разрезе показало, что основная его масса сосредоточена над слоем с максимальной устойчивостью (ст.ст.I4,I5, I6). Наличие слоев с максимальной устойчивостью создавало условия для ещё большей концентрации фитопланктона в поверхностных слоях и препятствовало проникновению планктонных водорослей в глубину. Тогда как низкие величины вертикальной устойчивости,

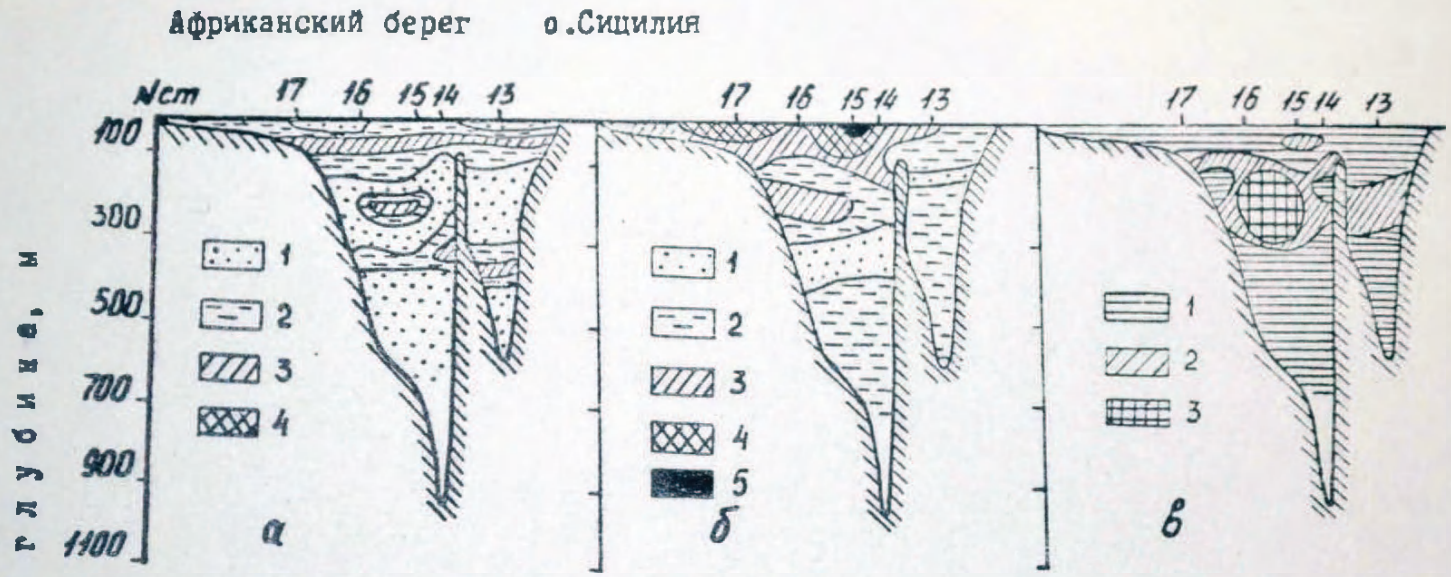


Рис.IУ.I0. Распределение фитопланктона и вертикальной устойчивости вод в Тунисском проливе зимой на разрезе I: а-численность (I- I-5, 2- 5-I0, 3- I0-50, 4- 50-I00 млн.кл./м^3); б-биомасса (I- менее I, 2- I-I0, 3- I0-50, 4- 50-I00, 5- I00-I000 мг/м^3); в-вертикальная устойчивость (I- менее 500, 2- 500-I000, 3- более I000 усл.ед.).

отмеченные ниже 100-метровой глубины (ст.13), вероятно, препятствовали скоплению в значительных количествах растительного планктона в фотическом слое, увлекая его в нижележащие слои, характеризующиеся дефицитом света.

На следующем разрезе II, расположенном в центральной части пролива, основная масса фитопланктона концентрировалась в слое 0-50 м, характеризуясь величинами 10-35 млн.кл./м^3 (рис.IУ.11). Наибольшие значения суммарной биомассы также были приурочены к верхней 50-75 - метровой толще (50-100 мг/м^3). Максимальные показатели вертикальной устойчивости были выявлены также на глубинах 50-75 м, что и определило на этом разрезе толщину трофогенного слоя, которая оказалась почти в 2 раза меньше эвфотического. Однородная температура (15^0) и соленость (37,0-37,5 $^0/oo$) обусловили относительно равномерное распределение фитопланктона в этом верхнем слое. На всех мелководных станциях этого разреза фосфаты в связи с большим потреблением их фитопланктоном практически отсутствовали по всей вертикали. В глубоководной части пролива в незначительном количестве они появлялись с глубиной (Добрянская, 1971).

В наиболее мелководной и самой узкой части Тунисского пролива (разрез III, рис.IУ.12). растительный планктон был сосредоточен главным образом в верхней 75-100- метровой толще (50-100 млн. кл./м^3). На отдельных горизонтах его количество достигало 180 млн.кл./м^3. Минимальная численность выявлена в слое 100-150м, где она составляла около 2 млн.кл./м^3. Биомасса фитопланктона почти равномерно в незначительном количестве (1-10 мг/м^3) распределена по всему исследованному разрезу, некоторое увеличение (до 50 мг/м^3) её обнаружено в районе подъема глубинных вод и на мелководье. Здесь также как и на предыдущих разрезах фитопланктон кон-

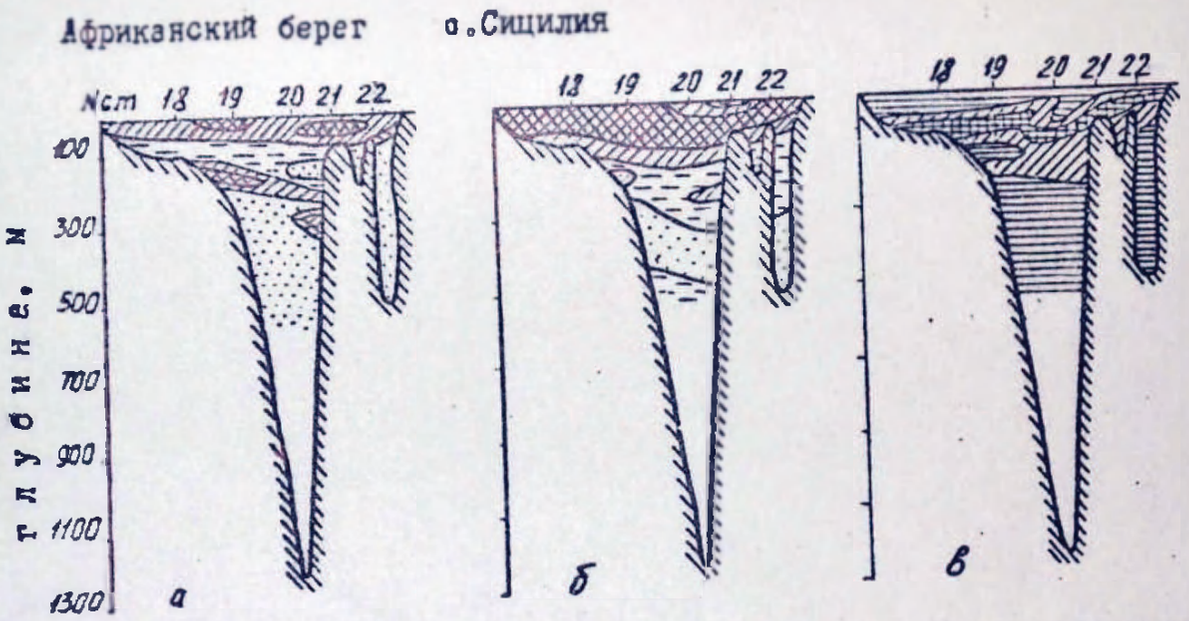


Рис.IУ.II. Распределение численности (а), биомассы (б) фитопланктона и вертикальной устойчивости вод (в) на разрезе II. Обозначения, как на рис.IУ.I0.

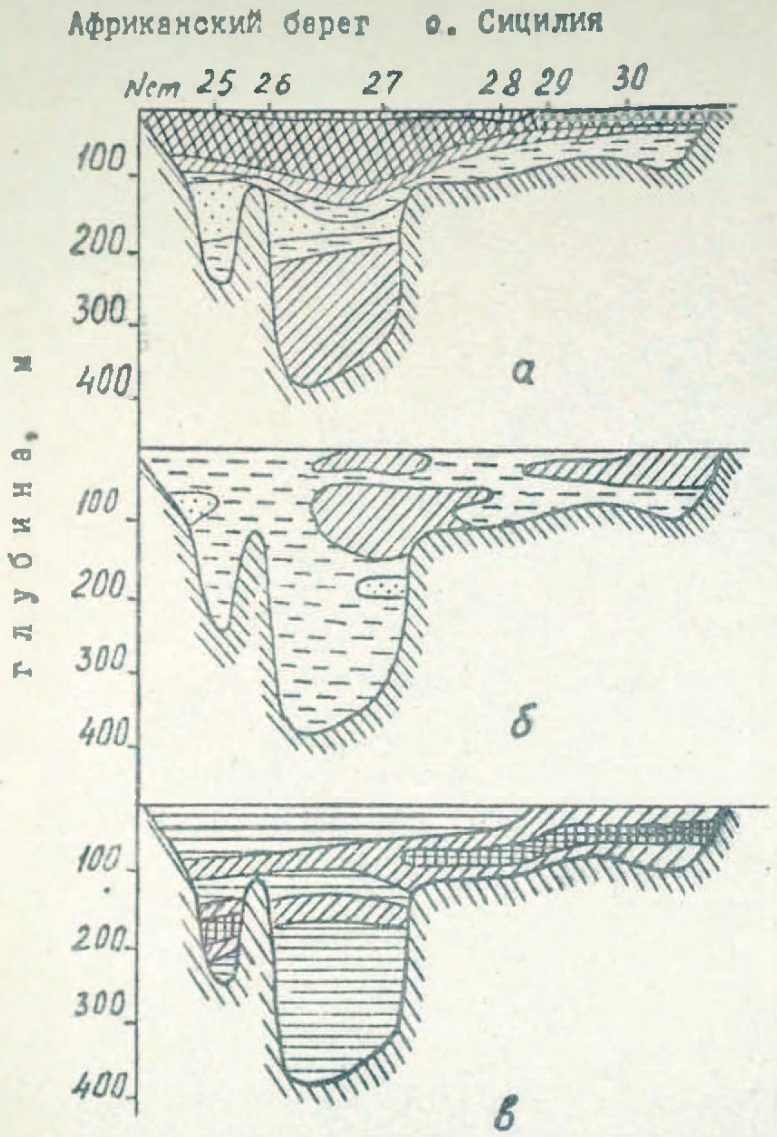


Рис.IV.12. Распределение численности (а), биомассы (б) фитопланктона и вертикальной устойчивости вод (в) на разрезе III. Обозначения, как на рис.IV.10.

центрировался в верхней части водной толщи (0-75 м) до слоя максимальной вертикальной устойчивости. В мелководной части пролива у сицилийского побережья максимум вертикальной устойчивости отмечен особенно близко к поверхности, и основная масса растительного планктона находилась в слое 0-50м, т.е. толщина трофогенного слоя была значительно меньше эвфотического. На этом разрезе хорошо выражены зоны подъема и опускания водных масс по повышению или понижению температуры и солености. У африканского побережья, где сосредоточено основное количество растительного планктона, заглубление поверхностных атлантических вод было несколько большим, чем у сицилийского побережья. В средней части пролива наблюдался подъем глубинных вод (Богданова, 1971) и небольшое повышение содержания фосфатов - до 3 мкг Р/л (Добржинская, 1971).

На четвертом разрезе глубины увеличивались от африканского побережья к о.Сардиния, достигая максимума (более 1100 м) на ст.38. Основное количество фитопланктона было сосредоточено в верхнем 50-100-метровом слое (рис.IУ.13), хотя в отдельных случаях скопление оливково-зеленых клеток (до 50 тыс.кл./м^3) на больших глубинах вызвало незначительное увеличение численности по сравнению с вышележащими слоями (ст.ст.38,40). В этой части пролива, также как и на предыдущем разрезе, хорошо выделялись зоны подъема и опускания водных масс. Заглубление поверхностных атлантических вод, наблюдаемое у африканского побережья, способствовало довольно равномерному распределению фитопланктона в этом мелководном районе. Некоторое увеличение численности и биомассы фитопланктона в центральной части, вероятно, можно объяснить подъемом здесь глубинных вод. Величины вертикальной устойчивости были незначительными почти по всей толще разреза, только

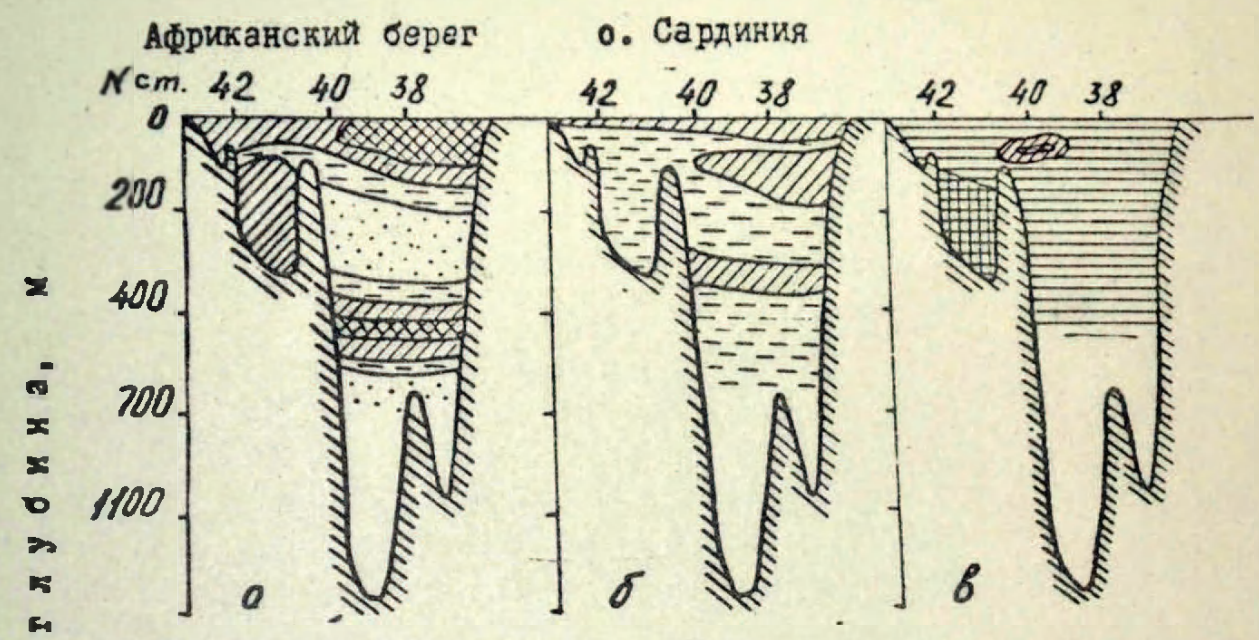


Рис.IУ.I3. Распределение численности (а), биомассы (б) фитопланктона и вертикальной устойчивости вод (в) на разрезе IУ. Обозначения, как на рис.IУ.I0.

на ст.40 имелось ядро её максимума. Оно ограничивало проникновение фитопланктона в глубокележащие слои. Таким образом, в Тунисском проливе во все исследованные сезоны основное количество фитопланктона было сосредоточено в верхнем слое, занятом атлантическими водами и ограниченном слоем максимальной вертикальной устойчивости (табл.IУ.6).

Таблица IУ.6.

Численность (Ч-млн.кл./м^3) и биомасса (Б-мг/м^3) фитопланктона в различных гидрологических слоях в Тунисском проливе

Водные массы	Зима 1970 г.		Лето-осень 1972 г.	
	Ч	Б	Ч	Б
Атлантические	23,2	70,0	8,5	7,I
Переходные	I4,9	30,0	5,3	7,3
Левантийские	5,7	II,2	2,7	3,5

Здесь преобладали синезеленые, а зимой и золотистые водоросли, которые иногда составляли до 90% всей численности растительного планктона. Некоторое увеличение биомассы в атлантических поверхностных водах связано с развитием диатомовых водорослей, несколько отличающихся по своему систематическому составу в разные сезоны. На глубинах, занятых, как правило, левантийскими водами, преобладали мелкие диатомовые и золотистые водоросли, а также оливково-зеленые клетки, создававшие здесь дополнительный максимум численности фитопланктона. Проведенный анализ фактического материала по Тунисскому проливу позволяет сделать следующие выводы.

В результате настоящих исследований в составе фитопланктона Тунисского пролива обнаружено 230 видов и разновидностей планктонных водорослей, относящихся к 6 отделам, 84 родам. По числу видов доминировали всегда пирофитовые и диатомовые водоросли. Наибольшее количество видов планктонных водорослей было обнаружено в слое атлантических вод, что несомненно связано с достаточной освещенностью этого слоя. В глубинном левантийском слое количество видов и разновидностей снижалось примерно в два раза. Водообмен, осуществляемый через пролив, играл существенную роль в распределении фитопланктона.

По мере трансформации атлантических вод в пределах пролива, начиная с 200-мильной зоны, отмечено изменение в составе и структуре фитоценоза: уменьшение количества золотистых водорослей, развивающихся в значительном количестве в Атлантическом океане, что приводило к снижению суммарной численности фитопланктона к востоку; уменьшению степени доминирования отдельных видов; увеличению индексов удельного биотического разнообразия фитопланктона от 1,2 до 2,6.

Растительные планктонные стеноиндикаторы отдельных водных масс не были выявлены, однако, по распределению золотистых водорослей в атлантических водах, можно предположить, что они могли бы использоваться в качестве эврииндикаторов последних.

Основу фитопланктона Тунисского пролива составляли водоросли с условным диаметром 5-50 мкм.

В отдельных районах пролива обнаружена зависимость размеров клеток от концентрации фосфатов. Корреляция была отрицательной ($r = -0,39$), что может быть объяснено быстрым потреблением фосфатов в зоне фотосинтеза (до 100 м - аналитический нуль).

Максимальные показатели развития фитопланктона были отмечены

для зимнего сезона, а минимальные - летне-осеннего. Видимо, на сезонное развитие фитопланктона откладывала отпечаток интенсивность расхода атлантических вод, а, следовательно, приток биогенных элементов. В зимний период расходы атлантических течений были в 2,5-3,7 раза больше, чем в летний.

Наибольшие величины численности фитопланктона были приурочены к центральной и западной частям пролива, т.е. к основным местам влияния атлантических вод.

Левантийские воды, находящиеся в основном в нижней части фотической зоны, играли менее значительную роль в распределении фитопланктона. Однако в местах выхода этих вод на поверхность суммарные показатели развития фитопланктона снижались в несколько раз по сравнению с величинами численности и биомассы на соседних станциях, занятых в данный момент атлантическими водами.

Стратификация вод Тунисского пролива оказывала существенное влияние на вертикальное распределение растительного планктона. Наряду с другими абиотическими факторами (освещенностью, концентрацией биогенных элементов и др.) наличие разнородных по происхождению водных масс, изменение уровней залегания скачка плотности имели первостепенное значение. В верхнем 50-метровом слое, который, как правило, был занят атлантическими водами, концентрировалось до 3/4 всей численности фитопланктона. Основное количество фитопланктона было приурочено к верхней толще воды, находящейся над слоем с максимальной вертикальной устойчивостью водных масс. В случае, когда фотическая зона была занята глубинными левантийскими водами, подобной слоистости в распределении фитопланктона не наблюдалось. Его количество равномерно уменьшалось в зависимости от освещенности.

ГЛАВА У. ИССЛЕДОВАНИЯ ФИТОПЛАНКТОНА НЕКОТОРЫХ РАЙОНОВ СРЕДИЗЕМНОМОРСКОГО БАССЕЙНА, НАХОДЯЩИХСЯ ПОД ВЛИЯНИЕМ ВОДООБМЕНА ЧЕРЕЗ БОСФОР И ТУНИССКИЙ ПРОЛИВ

I. Характеристика фитопланктона районов, находящихся под влиянием водообмена через Босфор

Для более полного представления об особенностях гидробиологической структуры Средиземного и Черного морей важным является изучение характера водообмена через пролив Босфор. В связи с этим значительный интерес представляют биоокеанографические особенности Мраморного и Эгейского морей, которые играют большую роль в формировании растительного планктона Черного моря.

Мраморное море представляет собой водоем с четкой стратификацией водных масс. Поверхностный слой мощностью 10-20 м формируется, в основном, за счет притока воды из Черного моря. Глубже находятся воды высокой солености средиземноморского происхождения. Генезис водных масс и особенности гидрологической структуры Мраморного моря обуславливают состав и распределение в нем планктона.

Водообмен через Босфор оказывает большое влияние и на Эгейское море. Причем, наибольшее влияние черноморских вод прослеживается в его северной части, где проводились основные наши исследования. Черноморские воды постоянно выносятся сюда верхнедарданельским течением. Наиболее интенсивное поступление их отмечалось в летнее время. Наибольшая толщина опресненных вод (20-30 м) наблюдалась в северной части водоема (Богданова, 1973). Воды верхнего 50-метрового слоя характеризуются значительным разнообразием солености, что связано с распределением

черноморских вод, и довольно однородны по температуре. Промежуточный слой от 50 до 100 м, наоборот, более однороден по солености, но имеет довольно большой температурный диапазон. Глубинная часть бассейна заполнена более холодной и соленой водой (13,25° и 38,30 °/оо). Плотностная стратификация в верхнем слое, связанная с растеканием черноморских вод, определяет и толщину верхнего продуктивного слоя. Нарастание плотности при переходе из опресненных вод к средиземноморским создает благоприятные условия для скопления планктонных организмов.

Планктон Мраморного моря изучен довольно слабо (Рейнгард, 1910; Lindemann , 1924; Politis , 1949). Несколько лучше изучен он в Эгейском море (Михайлов, 1964; Михайлов, Денисенко, 1963; Денисенко, 1964; Lecal , 1967 и др.). В связи с этим полученные нами фактические материалы представляли определенную новизну, как в отношении состава, так и распределения растительного планктона этих водоемов. Исследования планктона Мраморного моря и Босфора, проведенные А.А.Остроумовым (1896), показали, что в Мраморном море в поверхностном, опресненном слое существенная роль принадлежит организмам черноморского планктона. В глубинном по мере повышения солености возрастает количество форм, обычных для Средиземного моря.

По нашим наблюдениям в Мраморном море зимой 1970 года число видов и разновидностей (в частности Bacillariophyta, Pyrrhophyta, Chrysophyta) было выше, чем в прибосфорском районе Черного моря и в Эгейском море. В Мраморном море, водная толща которого состоит из двух разных по происхождению, а следовательно, по солености и температуре, водных масс, находят благоприятные условия обитания как черноморские, так и средиземноморские виды водорослей.

Значительное влияние на распределение видового состава фитопланктона оказывала стратификация водных масс. Верхний слой черноморских вод во всех исследованных районах был представлен организмами широко распространенными в Черном море: Exuviaella cordata, Ex. marina, Chaetoceros socialis, Nitzschia seriata, Licmophora flabellata, Pleurosigma elongatum, Coscinodiscus janischii, Nitzschia seriata и многие другие. Придонный слой воды средиземноморского происхождения отличался большим обилием видов, часто встречаемых в планктоне Средиземного моря, в частности, Rhizosolenia cylindrus, Thalassiothrix mediterranea, Ceratium carriense, C. compressum, C. fusus var. seta, C. gravidum, C. karsteinii, C. longissimum, C. platycorne, C. pulchellum, C. symmetricum, C.tripos var.atlanticus, Rhizosolenia cylindrus, Thalassiothrix mediterranea. Такие виды, как Chaetoceros curvisetus, Ch. simplex, Cyclotella caspia, Ditylum brightwellii, Melosira moniliformis, Nitzschia seriata, Rhizosolenia alata, Rh. calcar-avis, Thalassiosira parva, Ceratium furca, C. fusus, Exuviaella cordata, Ex. marina, Glenodinium paululum, Coccolithus huxleyi, Geniaulax polyedra, Gen. spinifera, Dictyocha fibula, Distephanus speculum, Dist.speculum var.polyactis найдены в поверхностном и глубинном слоях.

По мере трансформации черноморских вод наблюдалось уменьшение общности видов. В Мраморном море в черноморском слое обнаружено 60 % видов и разновидностей диатомовых водорослей, характерных для прибосфорского района Черного моря, а в Эгейском - 40%. Общность перидинитовых водорослей несколько повышалась - 72% - в Мраморном море и 50 % - в Эгейском. Состав водорослей других групп в этом слое практически не различался.

В слое средиземноморского происхождения растительный комплекс менялся более заметно. В Мраморном море обнаружено 46% видов и

разновидностей диатомовых водорослей и 42 % - пирофитовых, общих с прибосфорским районом, в Эгейском - 40 % и 33 %, соответственно. Это главным образом виды, широко распространенные как в Черном, так и в Средиземном морях. Средиземноморские представители фитопланктона в прибосфорском районе Черного моря встречались довольно редко и главным образом в тонком придонном слое. Здесь, как указывалось выше, обнаружено 33 новых для Черного моря вида и разновидности. Примерно половина видового состава фитопланктона Мраморного и Эгейского морей приходилась на представителей средиземноморского растительного комплекса. Так например, в Мраморном море было обнаружено 20 видов и разновидностей рода Ceratium , широко распространенных в Средиземном море. В Эгейском море в большом количестве были встречены мелкие пирофитовые (Oxytoxum variabile, Ox. viride и другие) и золотистые (Coccolithus pelagicus, Deutschlandia anthos и другие) водоросли. Несмотря на большое разнообразие фитопланктона, соотношение различных систематических групп по сезонам и годам изменялось мало. Всегда преобладали диатомовые и пирофитовые водоросли (41-45 % и 40-50 %, соответственно).

В различных водоемах в водах одного и того же происхождения структура фитопланктонного сообщества характеризовалась довольно близкими индексами УБР. Так, в прибосфорском районе Черного моря, а также Мраморном море и северной части Эгейского, подверженных влиянию водообмена через Босфор, структура фитопланктонного сообщества была близка к первой фазе сукцессии фитопланктона, характерной для эвтрофных вод. В остальной части Эгейского моря, особенно в Ионическом, развитие фитопланктона находилось на заключительной стадии сукцессии. В черноморской воде низкие величины индексов, отмеченные в зимнее время, в результате явного доминирования отдельных видов наблюдались как в прибос-

форском районе Черного моря, так и в Мраморном и Эгейском морях. Несколько повышались они в зоне смешения вод, где присутствовали организмы как черноморского, так и средиземноморского происхождения.

Во всех исследованных водоемах в фитоцене преобладали клетки с условным диаметром 5-50 мкм. В верхнем слое черноморского происхождения фитопланктон на 50-60 % был представлен клетками с условным диаметром 10-50 мкм, а в средиземноморском - на 70-80% - мелкими клетками (5-10 мкм).

Анализ показателей развития фитопланктона позволяет отметить уменьшение его количества с севера на юг, по мере трансформации черноморских вод. Это связано прежде всего с обеднением черноморских вод биогенными веществами и сменой солености при их движении от прибосфорского района к Эгейскому морю.

Содержание фосфатов в слое 0-50 м в средней части Мраморного моря было, примерно в 1,5 раза и нитритов в 4-5 раз меньше, чем в прибосфорском районе Черного моря. Биомасса фитопланктона соответственно уменьшалась в 2 раза.

Величины численности фитопланктона, отмеченные для зимы в прибосфорском районе Черного моря, составляли 134 млн.кл. и 165 мг/м^3 (табл.У.1). В Мраморном море получены более низкие показатели его развития: численность составляла 30 млн.кл., а биомасса - 74 мг/м^3. Ещё ниже они оказались для Эгейского моря: 3 млн.кл. и 4 мг/м^3. Высокая численность фитопланктона наблюдалась также весной: для прибосфорского района Черного моря - 28,2 млн.кл./м^3, в Мраморном море - 21 млн.кл. и в Эгейском - 19 млн.кл./м^3. Во всех исследованных районах численность и биомассу почти целиком создавали диатомовые водоросли; в Мраморном море несколько увеличивалась роль перидиниевых.

В конце августа в Эгейском море и прибосфорском районе Чер-

Таблица У.I.

Численность (Ч-млн.кл./м^2), биомасса (Б-мг/м^2) и индексы УБР (Н'- по численности; Н"- по биомассе) в отдельных районах Средиземного и Черного морей (0-100 м).

Район исследований	Зима 1969-1970 гг.					Весна 1970 г.					Осень 1970 г.				
	N x)	H'	Ч	H"	Б	N	H'	Ч	H"	Б	N	H'	Ч	H"	Б
Прибосфорский район	20	I,3	I33,9	I,9	I64,7	I4	2,8	28,2	2,3	45,4	I3	2,8	8,4	I,7	47,4
Мраморное море	I9	2,5	30,5	2,4	74,8	23	2,9	2I,3	2,6	80,3	-	-	-	-	-
Эгейское море	9	2,8	3,5	2,4	3,9	22	2,I	I9,6	2,9	25,9	II	2,3	6,9	2,I	II,9
Ионическое море	I5	I,9	I7,3	2,7	9,8	II	I,6	I7,3	I,9	9,8	9	2,0	2,7	I,7	5,3

x) N - среднее количество видов в пробе

ного моря численность была близка (7 и 8,5 млн.кл./м^3, соответственно), тогда как биомасса существенно различалась (11,88 и 47,47 мг/м^3, соответственно), что объясняется появлением в Черном море в это время довольно крупных диатомовых водорослей. Данные о развитии фитопланктона в Мраморном море в летний и осенний периоды отсутствуют.

Приведенные результаты исследований показывают, что количество фитопланктона уменьшалось с севера на юг, т.е. от прибосфорского района Черного моря к Эгейскому. В самом Мраморном море его значения уменьшались в направлении с востока на запад по мере ослабевания влияния черноморских вод.

Характерно, что численность и биомасса зоопланктона в Мраморном море также уменьшались в направлении с востока на запад (Ковалев, Георгиева, Балдина, 1976).

Особенно четко прослеживается уменьшение количества фитопланктона по мере трансформации черноморских вод в слое 0-10 м , общим для всех исследованных районов. Если в прибосфорском районе Черного моря численность растительного планктона составляла 95 млн.кл., то в Мраморном она снижалась до 10-20, а в Эгейском - до 3-5 млн.кл. (рис.У.1). При движении от прибосфорского района к Эгейскому морю изменялись и индексы УБР. В прибосфорском районе показатели были примерно около 1, в Мраморном море увеличивались до 2,9 , а в Эгейском море, где практически отсутствовали доминирующие виды - индексы УБР достигали 3,3.

Показателем трансформации черноморских вод, видимо, можно считать распределение диатомовой водоросли Nitzschia seriata. Так, например, зимой в период "цветения" численность её в прибосфорском районе составляла 150 млн.кл., в северной части Мраморного моря - 27 млн., а в южной - менее 1 млн.кл./м^3. Ещё меньше (0,5 млн.кл./м^3) её количество отмечено в Эгейском море.

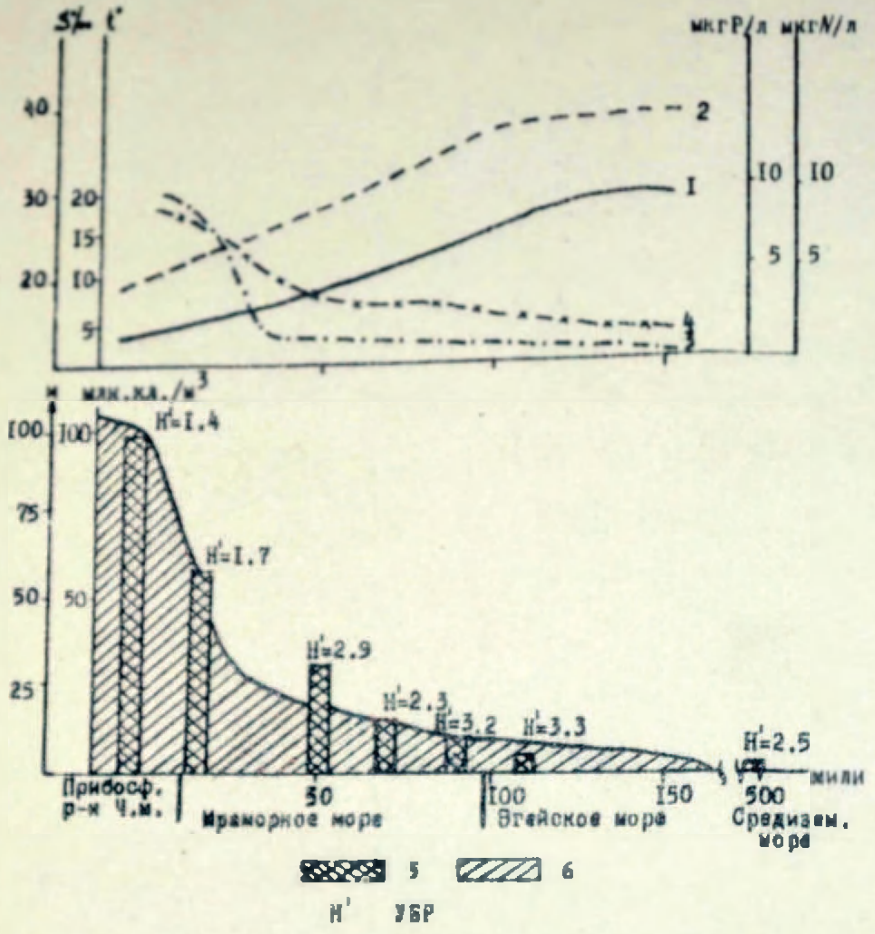


Рис.У.I. Фитопланктон и некоторые показатели среды районов пролива Босфор зимой 1970 г.:I-температура, 2-соленость, 3-нитраты, 4-фосфаты, 5-суммарная численность фитопланктона в черноморском слое, 6-толщина черноморского слоя, H' - удельное биотическое разнообразие фитопланктона.

Таким образом, по мере увеличения трансформации черноморских вод численность вышеуказанной водоросли уменьшалась.

Адвекция черноморских вод оказывала существенное влияние на изменение количественных характеристик фитопланктона во всей водной толще, так как эти воды занимали верхнюю часть фотической зоны. По мере трансформации черноморских вод трофогенный слой сужался. В прибосфорском районе толщина его достигала 50-75 м, в Мраморном - 10-20 м. В Эгейское море черноморские воды приходят сильно трансформированными и их гидрологические и гидрохимические характеристики близки к средиземноморским. Фитопланктон здесь распределялся весьма равномерно во всей фотической зоне, и небольшое скопление его в верхней части водной толщи менялось в зависимости от сезонного термоклина.

Во всех исследованных водоемах наибольшее количество фитопланктона отмечалось, как правило, в верхней части фотосинтетического слоя. В Мраморном море различия между поверхностным и глубинным слоями четко выявлены в весенний период (табл.У.2).

Таблица У.2.

Численность (числитель, млн.кл./м^3) и биомасса (знаменатель, мг/м^3) фитопланктона в Мраморном море

Слои	Зима		Весна	
	районы			
	восточный	западный	восточный	западный
поверхностный черноморского происхождения	34,3 / 112,10	15,2 / 99,75	46,5 / 136,76	45,8 / 160,74
глубинный средиземноморского происхождения	62,8 / 48,27	10,8 / 101,91	17,4 / 41,45	6,3 / 18,97

Однако зимой численность фитопланктона в глубинном слое восточной части Мраморного моря была почти в 2 раза выше, чем в поверхностном, в основном за счет мелких форм оливково-зеленых клеток, синезеленых и золотистых водорослей, биомасса которых незначительна. В Эгейском море наибольшее количество фитопланктона было приурочено к верхнему 50-60 - метровому слою, подверженному влиянию черноморских вод. Здесь величины численности и биомассы составляли 5 млн.кл. и 3,41 мг/м^3 в зимнее время и 25 млн.кл. и 22,36 мг/м^3 - осенью. Нижний средиземноморский слой характеризовался более низкими величинами. Численность фитопланктона здесь составляла 3 млн.кл. зимой и 2 млн.кл./м^3 - осенью, а биомасса - 5,21 и 13,00 мг/м^3, соответственно.

Резкое снижение общей численности планктонных животных в слое средиземноморских вод в Мраморном море отмечали также другие исследователи (Остроумов, 1896; Demir, Acara , 1955; Aasen, Artüz , 1956).

Во всех исследованных водоемах на границе двух водных масс, над скачком плотности величины численности и биомассы значительно увеличивались, и образовывался второй после поверхностного максимум скопления водорослей.

В прибосфорском районе такое увеличение количественных показателей растительного планктона отмечалось на глубине 80-90 м, где градиент солености достигал нередко 10 промилли/м, в Мраморном море - на глубине 25-30 м (при градиенте солености 2 промилли/м), а в Эгейском - на глубине 50 м (при градиенте солености менее 1 промилли/м). На границе раздела происходило также скопление органической и неорганической взвеси (Битюк, 1973) и максимальное развитие бактериальной жизни (Лебедева, и соавт. 1973).

В слое средиземноморских вод фитопланктон распределялся пра-

мерно одинаково во всех исследованных водоемах. Влияние трансформации средиземноморских вод на величины численности и биомассы планктонных водорослей выявлены только в прибосфорском районе Черного моря для придонного слоя, наиболее подверженного влиянию водообмена.

Таким образом, исследования фитопланктона районов, связанных проливом Босфор, показало, что перенос черноморских вод в Мраморное и Эгейское моря оказывает существенное влияние на распределение фитопланктона этих водоемов. Благодаря водообмену через Босфор и Дарданеллы из Эгейского и Мраморного морей в Черное проникает значительное количество средиземноморских видов. Верхние опресненные слои черноморского происхождения во всех морях почти идентичны по видовому составу фитопланктона, тогда как в нижележащих слоях наблюдается заметное различие .

По мере трансформации этих вод их роль уменьшается. Поступление средиземноморских вод в Черное море оказывает меньшее влияние на изменение структуры фитоценоза этого водоема.

Структура вод районов, находящихся в тесной зависимости от водообмена через Босфор, связана с особенностями плотностной стратификации, определяющей области скопления фитопланктона над слоями с резким увеличением вертикальных градиентов плотности.

2. Первичная продукция исследованных проливов и прилежащих вод Средиземноморского бассейна

В настоящее время имеется довольно полная сводка работ по измерению первичной продукции в Средиземном море (Sournia,1973). Автор подробно рассматривает изученность каждого района Средиземного моря. Отмечено, что исследователями в основном были охвачены прибрежные участки. При этом особое внимание уделялось

изучению Адриатического моря (Cvitic, 1964; Pucher- Petkovic, 1969,1971 и другие) и западной части Средиземного (Brouardel, Rinck ,1956; Jacques, 1970,1971; Minas, 1970). Значительно слабее изучены открытые районы Эгейского моря, моря Леванта, Ионическое и т.д. Совсем мало исследований выполнено в Тунисском проливе, хотя роль его в формировании гидрологического и биологического режимов всего Средиземного моря велика. Первые сведения о первичной продукции Тунисского пролива получены Ю.И.Сорокиным и Л.Б.Клиторяным (1961), которые проводили исследования на 7 станциях от Ионического моря до Гибралтара. Несколько позднее Т.М.Кондратьева измеряла величины первичной продукции на поверхности Эгейского, Лигурийского, Сардинского морей и Тунисского пролива. В последнем было выполнено 4 станции между островами Сардиния и Сицилия (Кондратьева, 1970; Кондратьева и Финенко, 1975).

Наиболее полное представление о распределении величин первичной продукции получено между островом Сардиния и Тунисом в 1968г. (Conte, Minas, 1968; Conte, Minas, Nival, 1969, 1971).

Данные о распределении первичной продукции Эгейского и Мраморного морей по существу отсутствуют. Имеется лишь небольшое число наблюдений, выполненных на поверхности (Кондратьева, 1970; Сущеня, 1961). В настоящей работе приводятся данные, полученные зимой и осенью 1970г., а также осенью 1972 г., когда исследованиями были охвачены Тунисский пролив, Мраморное море, Эгейское и прибосфорская часть Черного моря, проливы Босфор и Дарданеллы (Георгиева, 1971 в, 1973 б).

В Тунисском проливе измерения первичной продукции проводились в январе - феврале 1970г. и в августе - октябре 1972г. Во время этих экспедиций отдельные измерения были выполнены и в северо-восточной части Средиземноморского бассейна. Более подробно

исследования были проведены в Эгейском, Мраморном морях и прибосфорском районе Черного моря осенью 1970 г. Кроме этих исследований были сделаны измерения продукции на поверхности Средиземного моря по ходу экспедиционного судна от Гибралтарского пролива до Черного моря в апреле и августе 1976 года.

В Тунисском проливе величины первичной продукции на поверхности в зимний период колебались в пределах: от 2,2 до 21,5 мгС $м^{-3}$ $день^{-1}$. Средняя величина фотосинтеза на материковой отмели составляла 14,5 мгС , а в открытой части - 9,7 мгС $день^{-1}$. Получены близкие величины (20-29 мгС $м^{-3}$ $день^{-1}$) для западной части Средиземного моря у алжирского побережья (Сорокин, Кляшторин , 1961), а также французскими исследователями между островом Сардинией и Тунисом (Coste, Minas, 1968; Coste, Minas, Nival, 1969, 1971). Последними максимальные показатели первичной продукции отмечены в струе атлантического течения вдоль побережья Сардинии и Корсики - 10 мгС $м^{-3}$ $день^{-1}$.

В Ионическом и Эгейском морях в это же время величины оказались несколько ниже - 1,3 и 0,9 мгС $м^{-3}$ $день^{-1}$ (табл.У.3). Близкие уровни продукции получены в весенне-летний период Т.М.Кондратьевой (1970): в Ионическом море (1) и в Эгейском (2 мгС $м^{-3}$ $день^{-1}$).

Во время наших исследований наибольшие величины первичной продукции в Тунисском проливе получены в районе, расположенном между побережьем Африки и Сицилией, что может быть связано с отмеченным в этой части пролива подъемом глубинных вод (Богданова, 1971), а также более интенсивным, чем в других участках пролива, вертикальным перемешиванием. Кроме того, в обогащении этого района питательными веществами существенную роль играет близость берегов. Наименее продуктивными оказались глубоководные

участки близ о.Сардиния и на юго-востоке пролива.

Осенью 1972 г. продукция на поверхности пролива колебалась в пределах I,3-I7,I мгС $м^{-3}$ $день^{-I}$. Максимальные величины приурочены к мелководной части, минимальные - к глубоководному желобу, вытянутому с юга на север. Средняя величина продукции исследованной акватории составляла I0,9 мгС $м^{-3}$ $день^{-I}$. Эти значения оказались несколько выше отмеченных нами в зимний период для открытой части пролива.

Таблица У.3.

Величины первичной продукции в морях Средиземного бассейна

Район исследований	Сезон		мгС·$м^{-3}$·$день^{-I}$	мгС·$м^{-2}$·$день^{-I}$
Черное море	весна	1976г.	29,3	-
Прибосфорский район	осень	1970г.	4,3	-
Черного моря	осень	1972г.	544,6	-
	весна	1976г.	I32,9	-
	лето	1976г.	I36,9	-
пролив Босфор	осень	1970г.	I6,I	-
	осень	1972г.	363,0	-
	весна	1976г.	303,5	-
Мраморное море	осень	1970г.	2,3	-
	осень	1972г.	52,4	-
	весна	1976г.	I55,8	-
Пролив Дарданеллы	осень	1970г.	6,4	-
	осень	1972г.	22,3	-
	весна	1976г.	I8,9	-
	лето	1976г.	3,4	-

продолжение таблицы У.3.

Район исследований	Сезон	мгС.м$^{-3}$день$^{-1}$	мгС.м$^{-2}$день$^{-1}$
Эгейское море	зима 1970г.	0,9	-
	осень 1970г.	6,3	0,39
	осень 1972г.	11,2	-
	весна 1976г.	21,4	-
	лето 1976г.	1,5	-
Ионическое море	зима 1970г.	1,3	-
	осень 1972г.	6,7	-
	весна 1976г.	1,5	0,13
	лето 1976г.	1,9	0,13
Мессинский пролив	весна 1976г.	7,7	-
Тунисский пролив	зима 1970г.	8,1	0,37
	осень 1972г.	10,9	0,43
Средиземное море	осень 1970г.	6,9	0,29
	зима 1972г.	10,1	-
	весна 1976г.	4,8	-
	лето 1976г.	0,4	-
Сардинское море	весна 1976г.	10,9	-
	лето 1976г.	1,3	0,21
Гибралтарский	весна 1976г.	39,6	-
пролив	лето 1976г.	9,2	-

В северо-восточной части Средиземноморского бассейна, находящейся в сфере влияния пролива Босфор (Эгейское, Мраморное моря и прибосфорский район Черного моря), измерения первичной продукции были проведены в октябре 1970 г., а также в апреле и ав-

густе 1976 г. В результате наблюдений выявлена некоторая неоднородность в распределении величин продукции. Осенью 1970 г. по мере продвижения от Мраморного к Ионическому они колебались в пределах от 0,33 до 22 мгС $м^{-3}$ $день^{-1}$.

В Эгейском море наибольшие величины продукции были отмечены у выхода из Мраморного моря и около острова Эвбея, т.е. в зоне наибольшего влияния черноморских вод, а также в южной части моря (более 20 мгС $м^{-3}$ $день^{-1}$). Менее продуктивными оказались прибосфорская и центральная части Мраморного моря (4,3 и 2,3 мгС $м^{-3}$ $день^{-1}$, соответственно). Минимальные величины получены для северного и юго-западного районов Эгейского моря (0,3 и 0,9 мгС $м^{-3}$ $день^{-1}$, соответственно). Довольно высокий уровень первичной продукции в Эгейском море тесно связан с близостью берегов и постоянным притоком трансформированных черноморских вод. Наибольшие величины продукции обнаружены в местах соприкосновения вод, различных по своим гидрохимическим характеристикам.

В апреле и августе 1976 г. величины первичной продукции, рассчитанные для поверхности всего Средиземноморского бассейна (от прибосфорского района Черного моря до Гибралтара), колебались в широких пределах: 0,4 - 345,7 мгС $м^{-3}$ $день^{-1}$. Наибольшие (345,7 мгС $м^{-3}$ $день^{-1}$) поглощения углерода фитопланктоном в процессе фотосинтеза отмечались в проливе Босфор, а также в прибосфорской части Черного моря и Мраморном (132,9 и 260,4 мгС $м^{-3}$ $день^{-1}$, соответственно), где было отмечено "цветение" воды диатомовыми и перидиниевыми водорослями. В Черном море прослеживается тенденция постепенного увеличения значений первичной продукции от халистатической его области (15,2 мгС $м^{-3}$ $день^{-1}$) к Босфору. В Мраморном море высокие уровни первичной продукции - 260,5 мгС $м^{-3}$ $день^{-1}$ наблюдались у входа в Мраморное море со стороны проли-

за Босфор и несколько снижались около пролива Дарданеллы - 51,1 весной и 3,4 мгС·м$^{-3}$·день$^{-1}$ - летом. Значительно уменьшались её значения в Эгейском море (21,4 мг - весной и 1,5 мгС·м$^{-3}$·день$^{-1}$ - летом).

Как известно, скорость развития фитопланктона, а следовательно и продуктивность, определяется в первую очередь обеспеченностью биогенными веществами. В северо-восточную часть Средиземного моря эти вещества приносятся главным образом черноморскими трансформированными водами, поступающими через проливы Босфор и Дарданеллы. Тем самым устанавливается зависимость величин первичной продукции от степени трансформации и интенсивности проникновения сюда черноморских вод.

Подобное влияние на продуктивность Средиземного моря оказывает также водообмен через Гибралтарский пролив. Так, например, летом наименьшие её значения (0,4 мгС·м$^{-3}$·день$^{-1}$) наблюдались в центральной части Средиземного моря. Значительно увеличивались они в западной половине Сардинского моря (10,9-12,5 мгС·м$^{-3}$·день$^{-1}$) и особенно в Гибралтарском проливе (39,6 мгС·м$^{-3}$·день$^{-1}$) Содержание планктона падало по мере продвижения к востоку, при удалении от зон влияния атлантических вод, с которыми поступает основная масса питательных элементов в этот водоем. Подобная тенденция наблюдалась в северо-восточной части Средиземноморского бассейна: количество растительного планктона и его продукция уменьшались по мере трансформации черноморских вод при продвижении их на юг. Величины первичной продукции также снижались по мере ослабевания влияния атлантических и черноморских вод. Например, для весеннего сезона 1976 г. в зависимости от степени удаления от проливов можно составить ряд соотношений скорости фотосинтеза фитопланктона на локальных участках Средиземноморо-

ного бассейна. Принимая уровень первичной продукции центральной части Средиземного моря за единицу, получаем: предгибралтарский район - 1:9, Сардинское море - 1:2, Эгейское море - 1:3, Мраморное море - 1:18, прибосфорский район Черного моря - 1:22. Сравнение показывает, что наиболее продуктивными являются районы проливов Босфор (303 мгС·м$^{-3}$· день$^{-1}$) и Гибралтар (40 мгС·м$^{-3}$· день$^{-1}$). По мере удаления от них и уменьшения влияния водообмена уровни первичной продукции снижаются (менее 10 мгС·м$^{-3}$·день$^{-1}$). Ю.И.Сорокин и Л.Б.Клиторин (1961) также отмечали увеличение первичной продукции в западной части Средиземного моря от острова Мальта и до Гибралтарского пролива.

Следовательно, наибольшие уровни первичной продукции в открытых районах Средиземноморского бассейна наблюдались на участках, непосредственно подверженных влиянию водообмена через проливы. По мере удаления от зон таких влияний величины первичной продукции, как правило, снижались. Так, западнее Босфора фотосинтез уменьшался по мере ослабевания проникновения трансформированных черноморских вод.

Вертикальное распределение величин фотосинтеза зависит от ряда факторов и в первую очередь от количества и состава фитопланктона, освещенности, содержания биогенных элементов и уровня залегания верхней границы скачка плотности.

Величины первичной продукции для всего фотического слоя Тунисского пролива колебались в пределах от 0,06 до 0,73 гС·м$^{-2}$· день$^{-1}$ зимой 1970г. и от 0,05 до 0,68 гС·м$^{-2}$· день$^{-1}$осенью 1972г. В среднем для пролива первичная продукция характеризовалась величинами 0,43 гС·м$^{-2}$· день$^{-1}$ осенью и 0,37 гС·м$^{-2}$· день$^{-1}$зимой. Как правило, самые высокие уровни продукции фитопланктона здесь отмечались в мелководной части пролива, особенно вблизи эфрикан-

ного побережья (в среднем 0,61 гС·м$^{-2}$день$^{-1}$). Максимум (0,73 гС м$^{-2}$день$^{-1}$) отмечен на ближайшей к африканскому побережью станции. Особенно высокая первичная продукция здесь наблюдалась в верхнем 50 - метровом слое. На этой станции количество фосфатов в верхнем 50 - метровом слое было в два раза ниже, чем на поверхности близлежащих станций (Добрянская, 1971). Менее продуктивными оказались глубоководные участки Тунисского пролива, где нередко отмечалось нулевое содержание фосфатов в эвфотической зоне. Значения первичной продукции снижались до 0,13 и 0,25 гС·м$^{-2}$ день$^{-1}$.

В Тунисском проливе к одному из наиболее важнейших факторов, определяющих изменение величин фотосинтеза фитопланктона по вертикали, следует отнести соотношение в эвфотической зоне атлантических и средиземноморских вод. В зависимости от глубины распространения атлантических вод в разные сезоны менялась верхняя граница скачка плотности. Так, если в осеннее время в Тунисском проливе верхняя граница скачка плотности (главным образом за счет термоклина) находилась на глубине 25-30 м, то и основная масса растительного планктона концентрировалась над этим слоем. Здесь распределялось около 50% суммарного фитопланктона эвфотической зоны, продукция которого составляла 70 - 80 % от всего слоя фотосинтеза (Георгиева, 1977). Отмеченное на отдельных станциях на глубине 50 м некоторое увеличение фотосинтетической активности фитопланктона, совпадало с довольно высокой для этих районов концентрацией фосфатов (2-3 мкг Р/л). Зимой также наиболее высокие показатели продукции наблюдались в верхнем 0-25 - метровом слое, а верхняя граница скачка плотности залегала на глубине 50-75 метров. В зимнее время в результате менее заметной, чем осенью стратификации вод в пределах эвфотической зоны, вер-

тикальное распределение первичной продукции было более равномерным и в большей степени зависело от подводной освещенности.

Влияние стратификации водных масс на вертикальное распределение величин первичной продукции особенно четко прослежено было также в Эгейском море. Продукция фитопланктона в слое фотосинтеза в Эгейском море осенью 1970 г. колебалась в пределах 0,01-0,41 гС·м$^{-2}$день$^{-1}$. Средняя продукция в Эгейском море составляла 0,39 гС·м$^{-2}$день$^{-1}$. Максимальные её значения отмечены в местах наибольшего влияния вод, поступающих из Мраморного моря, минимальные - в той части Эгейского, которая в момент наблюдений не находилась в сфере влияния Босфора. В иной части этого водоема первичная продукция распределялась довольно равномерно (0,20-0,40 гС·м$^{-2}$день$^{-1}$). Наибольшая её величина (1,41 гС·м$^{-2}$) зарегистрирована на станции, где фотосинтез особенно интенсивно происходил в слое 20-50 м. На вертикальное распределение первичной продукции в верхнем 50 - метровом слое в какой-то степени оказывало влияние плотностная стратификация, связанная с растеканием опресненных вод, поступающих из Мраморного моря. Эти воды довольно однородны по температуре, но заметно отличаются по солености (Богданова, 1973). Продуцирование первичного органического вещества происходило почти исключительно в слое 0-50 м, где была распределена основная масса фитопланктона.

Сравнивая значения первичной продукции в Тунисском проливе с данными, полученными в это же время для других районов Средиземного моря, необходимо отметить, что они такого же порядка, как в Эгейском море, несколько выше по сравнению с Ионическим и значительно ниже, чем в Мраморном море. Анализ имеющихся данных по распределению первичной продукции позволяет отнести районы, находящиеся под влиянием водообмена через Тунисский пролив и

Босфор и довольно продуктивным на фоне всего Средиземноморского бассейна (табл.У.4.). В целом величины оказались выше, отмечаемых для центральной части Средиземноморского бассейна и приближались к отдельным прибрежным его участкам (районы Марсаля, Пантелона и др.).

В основном, воды Средиземного моря относятся ко 2 классу, за исключением трех районов: севера центрального бассейна, севера и центра Адриатики и прибрежных зон. Последние относятся к 4 классу (Кобленц-Шмике, Волковинский, Кабанова, 1970). По нашим представлениям к четвертому классу могут быть отнесены также районы Тунисского пролива и северо-восточная часть Средиземноморского бассейна, находящаяся в сфере влияния пролива Босфор. Исключение составляет Мраморное море и прибосфорский район Черного моря, отличающиеся более высокими уровнями первичной продукции. Эти последние можно отнести к пятому классу (более 500 мгС·м$^{-2}$ день$^{-1}$).

3. Соотношение между некоторыми показателями фитопланктона и первичной продукцией

Сложность взаимосвязи между величинами первичной продукции, количественными и качественными характеристиками фитопланктона обусловливается множественностью показателей развития фитопланктона. Видимо, здесь нельзя ожидать однозначного ответа.

Величины первичной продукции могут зависеть от видового состава фитопланктона, от количества клеток, их растительной массы, размера и физиологического состояния клеток, а также от целого ряда абиотических факторов. В процессе исследований мы попытались выяснить зависимость скорости фотосинтеза фитопланктона от его видового состава, численности, биомассы и общей площади по-

Таблица У.4.

Величины первичной продукции в слое фотосинтеза в разных районах Средиземноморского бассейна

Район исследований	Продукция (мгС·м$^{-2}$день$^{-1}$)	Автор
I	2	3
З и м а		
Тунисский пролив	370	Георгиева Л.В. (1971в)
Море Леванта	344	Кондратьева Т.М., Финенко З.З. (1975)
Между Грецией и Сицилией	20 - 80	Сорокин Ю.И., Кляшторин Л.Б. (1961)
Залив Сароник	178 - 197	Becacos-Kontos T. (1968, 1970, 1973).
Западнее Корсики	188	Coste B., Minas H.-J. (1968)
Лионский залив	189	Jacques G. (1970)
Район Банюльса	493 - 1134	Jacques G. (1971)
Район Марселя	222	Minas H.-J. (1970)
Открытое море, около Тура	10 - 349	Oren O. H. (1969)

продолжение таблицы У.4.

I	2	3
Открытое море, около Кастелона	20 - 94	Munoz P., Jose M. San Felen (1969)
Адриатическое море (центральная часть)	153	Pucher - Petkovic T. (1969)
О с е н ь		
Тунисский пролив	428	Георгиева Л.В. (1976 б)
Эгейское море	338	Георгиева Л.В. (1973 б)
Эгейское море	443	Сущеня Л.М. (1961)
Ионическое море	273	-"- -"-
Адриатическое море	323	-"- -"-
Залив Саронак	18-340	Becacos-Kontos T. (1967,1968,1969)
Адриатическое море(центральная часть)	44	Cvitic V. (1964)
Адриатическое море(центральная часть)	106	Pucher-Petkovic T. (1971)
Лигурийское море	111	Minas H. - J. (1969)
Марсельский залив	50-800	-"- -"-

верхности клеток.

Анализируя величины первичной продукции и видовое разнообразие фитопланктона удалось заметить, что наибольшие уровни продукции оказались в тех районах, где фитопланктон был более гомогенным. В ряде случаев обнаружена четкая обратная коррелятивная зависимость интенсивности фотосинтеза от видового разнообразия. Величины первичной продукции уменьшались с увеличением индексов УБР. Особенно четкая зависимость обнаружена в Эгейском море осенью, когда коэффициент корреляции составлял - 0,36. В это время здесь не наблюдалось массового развития отдельных видов фитопланктона и индексы УБР в среднем были более 2.

Взаимосвязь показателей первичной продукции и численности фитопланктона всегда была положительной. Особенно она ярко проявилась зимой в Тунисском проливе, когда фитопланктон был представлен главным образом мелкими золотистыми водорослями ($r = +0,32$, табл.У.5). Эта связь ослабевала в осеннее время, когда фитопланктон был более разнообразен по своему видовому составу ($r = +0,13$). Между биомассой фитопланктона и скоростью его фотосинтеза во всех исследованных районах наблюдалась слабая отрицательная корреляция ($r = -0,10$; $r = -0,20$; $r = -0,06$). Это связано прежде всего с тем, что большую часть биомассы, как правило, создавали отдельные представители крупноклеточного планктона, фотосинтетическая активность которых была, видимо, незначительной.

О фотосинтетической активности фитопланктона можно судить по отношению величин первичной продукции к биомассе фитопланктона - коэффициент П/Б. Показано, что содержание углерода в клетках значительно меняется в зависимости от их объема (Mullin, Sloan, Eppley, 1966). Для диатомовых это уравнение имеет вид: $\lg C = 0,76 \cdot \lg (V) - 0,29$, а для других отделов -

Таблица У.5.

Зависимость между величинами первичной продукции и некоторыми характеристиками фитопланктона

Показатели фитопланктона	r	r_1(min)	r_2(max)	a	b
	Тунисский пролив - зима				
Индексы УБР	-0,19	-0,50	+0,17	2,264	-0,0002
Численность	+0,32	+0,05	+0,55	29,926	0,0237
Биомасса	-0,06	-0,33	+0,22	54,671	-0,0120
	Тунисский пролив - осень				
Индексы УБР	-0,01	-0,46	+0,45	2,327	-0,0090
Численность	+0,13	-0,26	+0,48	9,201	0,2430
Биомасса	-0,10	-0,46	+0,28	5,567	-0,0800
	Эгейское море - осень				
Индексы УБР	-0,36	-0,72	+0,17	2,436	-0,1030
Численность	+0,04	-0,45	+0,51	6,740	0,0760
Биомасса	-0,20	-0,62	+0,31	9,929	-0,7680

$\lg C = 0,89 \cdot \lg (V) - 0,29$, где V - объем клеток в мкм^3 и C - углерод в пкг. Используя эти уравнения нами рассчитано процентное содержание органического углерода различных таксономических и размерных групп водорослей. Оказалось, что в крупных диатомовых водорослях (Cerataulina bergonii, Guinardia flaccida, Rhizosolenia calcar-avis, Rh. fragilissima, Rh. stolterfothii, Rh. styliformis и других) углерода содержалось 6%, а в мелких (род Nitzschia, Cyclotella campia, Melosira moniliformis и других) - 15%. У перидиниевых и кокколитофорид углерод составлял около 21% сырого веса.

Исходя из полученных результатов, нами были вычислены коэффициенты П/Б для Тунисского пролива. Оказалось, что средние их значения в слое фотосинтеза для двух сезонов были примерно одинаковы, но, видимо, находятся в некоторой зависимости от комплекса доминирующих видов. В осеннее время, когда в планктоне преобладали мелкие перидиниевые и золотистые водоросли, коэффициент П/Б составил 2,2. Зимой, при доминировании диатомей, коэффициент оказался несколько ниже - 1,7. Близкая величина коэффициента П/Б, равная 2, получена ранее для Тирренского моря в летнее время. Для Лигурийского моря она составила 5,3; для Ионического моря -8,9 (Кондратьева, Финенко, 1975). Многими исследователями показано, что скорость фотосинтеза находится в определенной зависимости от размерной структуры фитопланктонного сообщества (Виноградова, Семина, 1971; Watt, 1971 и другие). Экспериментально установлено, что скорость фотосинтеза и роста у видов с мелкими клетками гораздо выше, чем у крупных. Мелкие клетки адсорбируют питательные вещества быстрее, чем крупные, а концентрации питательных элементов, при которых сохраняется высокая скорость роста, у них ниже, чем у крупных (Финенко, 1976).

Малые размеры организмов обеспечивают увеличение относительной поверхности, в связи с тем повышается эффективность обмена веществ с окружающей средой. Если это так, то общая площадь поверхности клеток может служить показателям фотосинтетической деятельности фитопланктона. Для сопоставления был проведен расчет поверхности клеток планктонных водорослей. Величины поверхности вычислены для 138 таксонов водорослей и сделано около 400 вычислений для различных их размеров. Поверхность водорослей приравнивалась к основным геометрическим фигурам: шар, цилиндр, эллипсоид вращения, сегмент, круглый конус, параллелограмм и т.д. Наибольшие величины поверхности были рассчитаны для следующих видов: Rhizosolenia styliformis - 79 509, Guinardia flaccida - 16 176-31299, а наименьшие - для синезеленых водорослей (3-5 мкм в диаметре) - около 1000 мкм^2.

При сопоставлении величин первичной продукции и поверхности клеток получены следующие результаты. Величины первичной продукции, как правило, возрастали по мере увеличения суммарной поверхности клеток (r = + 0,52, рис.У.2). В случаях, если большие суммарные поверхности клеток получались за счет крупных форм, величины первичной продукции оказались наименьшими (r = -0,01). Наибольшие уровни продукции были связаны с развитием в планктоне водорослей с небольшими размерами клеток (5-20 мкм). В наших наблюдениях это были преимущественно мелкие пирофитовые и золотистые водоросли.

Приведенные выше данные свидетельствуют о довольно высокой продуктивности фитопланктона районов Средиземноморского бассейна, находящихся в сфере влияния проливов Босфор и Тунисский.

Существующее представление о "бедности" Средиземного моря, видимо, справедливо, если рассматривать центральную часть бас-

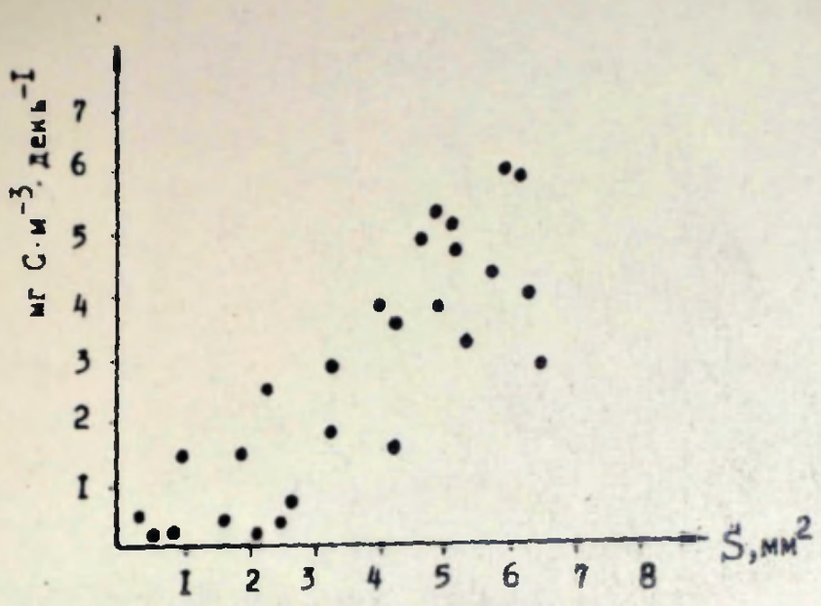


Рис.У.2. Зависимость первичной продукции от суммарной поверхности клеток фитопланктона.

сейна в целом. Однако более детальные исследования показывают, что здесь, как и в Черном море или других более крупных бассейнах, имеются акватории с высокой продуктивностью фитопланктона. Последние обеспечиваются, как было показано выше, благоприятными гидрологическими и экологическими факторами.

Исследования фитопланктона и первичной продукции районов, прилежащих к проливу Босфор, показали, что существенную роль в их распределении играет водообмен, осуществляемый между Черным и Средиземным морями. Перенос черноморских вод в Мраморное и Эгейское моря, а также поступление средиземноморских вод в Черное море влияют на изменение структуры фитоцена северо-восточной части Средиземноморского бассейна.

В Тунисском проливе огромную роль в распределении фитопланктона и его продукции играет адвекция атлантических вод и несколько меньшее значение имеет перенос левантийских вод.

По мере ослабевания влияния атлантических и черноморских вод количество фитопланктона и его продукция заметно уменьшались.

ВЫВОДЫ

1. Изучен состав, размерная структура, количественное распределение фитопланктона северо-восточной части Средиземноморского бассейна (прибосфорский район Черного моря, Мраморное и Эгейское моря), а также Тунисского пролива, соединяющего западную и восточную части Средиземного моря.

В прибосфорском районе Черного моря выявлено 33 новых вида и разновидностей планктонных водорослей, из которых 28 - постоянно обитают в Средиземном море, и, вероятно, могут служить индикаторами средиземноморских вод.

В Тунисском проливе обнаружено 230 таксонов водорослей, новых для этого района. Такое обилие новых для пролива видов связано прежде всего с недостаточной изученностью его растительного планктона. Выявлено, что изменение количества золотистых водорослей может быть показателем адвекции атлантических вод в Средиземном море.

2. Установлено, что на изменение структуры фитоцена оказывает существенное влияние адвекция черноморских и средиземноморских вод, возникающая в результате водообмена через пролив Босфор. В западной части Средиземного моря аналогичное влияние оказывает адвекция атлантических вод на восток и средиземноморских на запад, благодаря существующему водообмену через Гибралтарский и Тунисский проливы.

Показано, что влияние адвекции черноморских вод в северо-восточном районе Средиземноморского бассейна на изменение структуры фитоцена выражено сильнее по сравнению с влиянием в Тунисском проливе атлантических уже сильно трансформированных вод. Однако, в обоих случаях по мере трансформации вод величины чис-

ленности и биомассы фитопланктона, а также его продукция снижалась , а видовое разнообразие увеличивалось за счет уменьшения степени доминирования отдельных видов.

3. Основное влияние на вертикальное распределение фитоцена оказывала стратификация водных масс, возникающая в результате наличия различных по своему происхождению, а следовательно гидрологическим и гидрохимическим характеристикам вод. Большую роль при этом играла плотностная граница, делящая столб воды на две водные массы, существенно различающиеся по своим характеристикам. Наибольшее количество планктонных водорослей находилось над скачком плотности в верхнем более опресненном слое. Обнаружена обратная зависимость между количественным развитием фитопланктона и глубиной залегания скачка плотности.

4. Установлена слабая обратная зависимость скорости фотосинтеза от показателей удельного биотического разнообразия фитопланктона и прямая - от численности фитопланктона. Наибольшие величины первичной продукции отмечены при доминировании в планктоне мелких пирофитовых, диатомовых и золотистых водорослей. Выявлена прямая зависимость величин первичной продукции от суммарной поверхности клеток фитопланктона.

5. В результате исследований установлено, что существующее ранее представление о низкой продуктивности Средиземного моря лишь справедливо для центральной его части. В Средиземном море, как и в других бассейнах, имеются участки с довольно высокими показателями развития фитопланктона и его продукции. Скорость фотосинтеза в таких акваториях увеличивается в 2-10 раз по сравнению с открытыми районами. Наиболее продуктивными в морях Средиземноморского бассейна являются не только прибрежные районы и зоны апвеллингов, но и районы интенсивной циркуляции водных масс, возникающей при водообмене через проливы.

ЛИТЕРАТУРА

БЕЛОГОРСКАЯ Е.В., КОНДРАТЬЕВА Т.М. Распределение фитопланктона в Черном море. - В сб.:Исслед.планктона Черн. и Азовск. морей. К., "Наукова думка", 1965: 35-68.

БОГДАНОВА А.К. Гидрология Босфора и прибосфорского района Черного моря.-В кн.: Водообмен через Босфор и его влияние на гидрол. и биол. Черн. моря. К.,"Наукова думка", 1969: 5-122.

БОГДАНОВА А.К. Особенности гидрологической структуры района Тунисского пролива. - В кн.: Океанограф. исслед. в Тунис. прол. К.,"Наукова думка", 1971: 9-25.

БОГДАНОВА А.К. Гидрологические условия в Эгейском море осенью 1970г.- В сб.:Экспедиц. исслед. в Средиземн.море в сентябре-октябре 1970г. 67 рейс нис "Ак. А.Ковалевский". К.,"Наукова думка", 1973: 12-27.

БОГДАНОВА А.К. Некоторые данные по гидрологии Тунисского пролива.- В кн.: Исслед.водообм.через Тунис.прол. и Босфор. К.,"Наукова думка", 1976: 6-44.

БОГОРОВ В.Г. Роль биологических индикаторов в познания гидрологического режима моря. - Докл.юбилейной сессии Аркт. и Антарк.научно-исслед.ин-та Главсевморпути (1920-1945). Л.,1945: 4-15.

БОГОГРАДОВА Л.А., ШЕМИНЬ Э.И. О зависимости величин первичной продукции от состава и среднего объема клетки в экваториальной Атлантике. - Тр.АтлантНИРО. Калининград, 1971, 38.

БУТЮК Д.М. Содержание и распределение взвеси в Эгейском море. - В сб.:Экспедиц.исслед.в Средиземн.море в сентябре - октябре 1970г. К.,"Наукова думка", 1973:60-70.

ВОДЯНИЦКИЙ В.А. Динамика вод и вопросы гидрохимии Черного моря. К.,"Наукова думка", 1967:1-175.

ГЕОРГИЕВА Л.В.,ГЕОРГИЕВ Ю.С. GEORGIEVA L.V.,GEORGIEV I.S. Répartition du phytoplancton dans la mer Noire en rapport avec les condition hydrologiques et hydrochimiques.Rapp. Comm.Explor.Int.Sci.Mer Méditerr.,1968,19,3:407-408.

ГЕОРГИЕВА Л.В. Фитопланктон прибосфорского района Черного моря. Качественный состав и количественное распределение фитопланктона. - В кн.:Водообм.через Босфор и его влияние на гидрол. и биол.Черн.моря.К.,"Наукова думка",1969: 184-196.

ГЕОРГИЕВА Л.В.,ГЕОРГИЕВ Ю.С. GEORGIEVA L.V.,GEORGIEV I.S.Les Algues planctoniennes-indicateures des processus d'advection dans la région de la mer Noire près du Bosphore. Journ.Etud.Planct.,Comm. Int. Explor. Sci. Mer Méditerr., 1970; 69-73.

ГЕОРГИЕВА Л.В. Зависимость суточных изменений фитопланктона от динамики вод прибосфорского района Черного моря.- В кн.: Экол.морск.организмов. М.,Моск.ун-т, 1971а: 24-25.

ГЕОРГИЕВА Л.В. О распределении фитопланктона в Тунисском проливе и некоторых районах Средиземноморского бассейна. -В кн.: Океанограф.исслед. в Тунис.прол.К.,"Наукова думка", 1971б: 89-91.

ГЕОРГИЕВА Л.В. Первичная продукция в Тунисском проливе зимой 1970г. - В кн.:Океанограф.исслед. в Тунис.прол.К.,"Наукова думка", 1971в: 84-88.

ГЕОРГИЕВА Л.В.,ГЕОРГИЕВ Ю.С. Планктонные водоросли-индикаторы адвективных процессов в прибосфорском районе Черного моря. - Мат.научн.конф."50-летие Новорос.Биост." 1971г. 15-16.ДСП

ГЕОРГИЕВА Л.В. Влияние водообмена через Тунисский пролив на распределение фитопланктона.-Мат.Всес.симпоз. по изучен. Черн. и Средиземн.морей,использован.и охране их ресурсов,Ш.К.,"Наукова думка",1973а: 19-24.

ГЕОРГИЕВА Л.В. Первичная продукция некоторых районов Средиземноморского бассейна осенью 1970г.- В сб.:Экспедиц.исслед. в Средиземн.море в сентябре-октябре 1970г.К.,"Наукова думка", 1973б: 106-115.

ГЕОРГИЕВА Л.В. Видовое разнообразие фитопланктона Тунисского пролива.- В сб.:Вопр.гидробиол.пелагиали и прибрежн.вод южн.морей.Биол.моря.К., "Наукова думка", 1976а,39:60-64.

ГЕОРГИЕВА Л.В. Распределение первичной продукции в Тунисском проливе осенью 1972г.-В сб.:Биол.моря.К.,"Наукова думка", 1976б,37:9-12.

ГЕОРГИЕВА Л.В. Фитопланктон Тунисского пролива. - В кн.:Исслед. водообмена через Тунис.прол. и Босфор.К.,"Наукова думка", 1976в: 160-177.

ГЕОРГИЕВА Л.В. Фитопланктон и первичная продукция проливных районов Средиземноморского бассейна.-I съезд советск.океанол.,тезисы докл.М.,"Наука",1977,2: 97-98.

ГИЛЯРОВ А.М. Соотношение биомассы и видового разнообразия в планктонном сообществе. - Зоол.ж.,1969,48,4:485-493.

ГЛЕЗЕР З.И. Кремневые жгутиковые водоросли (силикофлагеллаты). - Флора спорових раст.СССР.М.-Л.,"Наука",1966,7:1-331.

ДЕНИСЕНКО В.В. О фитопланктоне Адриатического, Ионического, Эгейского и Черного морей в августе 1958г.-Тр.Севастоп. биол.ст.М.,"Наука",1964,17: 13-21.

ДИАТОМОВЫЙ АНАЛИЗ.Л.,Гостеолиздат,1949,2:1-238; 1950,3:1-398.

ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ СССР ископаемые и современные.Л.,"Наука", 1974.1: 1-403.

ДОБРЯНСКАЯ М.А. Распределение кислорода и фосфатов в прибосфорском районе Черного моря.-В кн.:Водообм.через Босфор и его влияние на гидрол. и биол.Черн.моря. К. "Наукова думка",1969: 122-159.

ДОБРЯНСКАЯ М.А. Некоторые данные по распределению кислорода и фосфатов и их суточному ходу в Тунисском проливе. -В кн.: Океанограф.исслед.в Тунис.прол. К.,"Наукова думка", 1971: 57-83.

ЕГОРОВА В.А. Фосфаты в водах Средиземного моря.- В сб.:Химич. процессы в морях и океанах.М.,1966: 102-110.

ЗАИКА В.Е.,АНДРЮЩЕНКО А.А. Таксономическое разнообразие фитопланктона и зоопланктона Черного моря.-Гидробиол.ж. К.,"Наукова думка", 1969,5,3: 12-19.

ЗУБОВ Н.Н. Динамическая океанология. Гидрометиздат.М.,1947: 1-422.

ИВАНОВ А.И. Характеристика качественного состава фитопланктона Черного моря.-В кн.:Исслед.планктона Черн. и Азов. морей. К.,"Наукова думка",1965: 17-35.

КАШКИН Н.И. Перемешивание водных масс как один из факторов,ограничивающих биологическую продукцию пелагиали морей умеренных широт. -Усп.совр.биол.,53,3,1962:375-390.

КИСЕЛЕВ И.А. Панцырные жгутиконосцы (Dinoflagellata) морей и пресных вод СССР. - Определители по фауне СССР,изд. Зоол.ин-та АН СССР. М.-Л.,1950,33: 1-280.

КИСЕЛЕВ И.А. Методы исследования планктона.-В кн.:Жизнь пресных вод СССР. М.-Л.,АН СССР, 1956,4,1: 183-265.

КОБЛЕНЦ-МИШКЕ О.И.,ВОЛКОВИНСКИЙ В.В.,КАБАНОВА Ю.Г. Первичная продукция планктона Мирового океана.-В сб.:Программа и методика изуч.биоценозов водной среды.М.,"Наука", 1970: 66-83.

МОВАЛЕВ А.В., ГЕОРГИЕВА Л.В., БАЛДЕНА Э.П. Влияние водообмена через Босфор на состав и распределение планктона в смежных морях.- В сб.:Исслед.водообм.через Тунис.прол. и Босфор. К.,"Наукова думка", 1976: 181-190.

КОНДРАТЬЕВА Т.М. Распределение первичной продукции в поверхностном слое Средиземного моря.- В сб.:Экспедиц.исслед. в Средиземн.море в мае-июне 1968г. К.,"Наукова думка", 1970: 63-72.

КОНДРАТЬЕВА Т.М., ФИЩЕНКО З.З. Первичная продукция в Средиземном море.- В сб.:Биологич.структура и продуктивн.планктон.сообществ Средиземн.моря.К.,"Наукова думка",1975: 145-162.

КОСИНСКАЯ Е.К. Определитель морских синезеленых водорослей. М.-Л., АН СССР, 1948: 1-278.

КУЗЬМЕНКО Л.В. Два вида динофлагеллат, новых для Черного моря.- В кн.:Новости систем.низш.раст. М.-Л.,1966: 51-54.

ЛАНСКАЯ Л.А. Культуры водорослей прибосфорского района. - В кн.: Водообм.через Босфор и его влияние на гидрол. и биол. Черного моря. К.,"Наукова думка", 1969: 196-206.

ЛЕБЕДЕВА М.Н., ЧЕПУРНОВА Э.А., ВИТЮК Д.М. Количественное развитие бактериальной жизни и его связь с распределением взвешенного органического вещества в морях Средиземноморского бассейна.- В сб.:Экспедиц.исслед. в Средиземн.море в сентябре-октябре 1970г. К.,"Наукова думка", 1973: 77-98.

МАКАРОВА И.В. Формирование и родственные связи фитопланктона Черного, Азовского и Каспийского морей.-Ботан.ж.,1969, 54,3: 389-398.

МАКФЕДЬЕН Э. Экология животных. М.,"Мир",1965: 5-375.

МЕТОДИЧЕСКОЕ ПОСОБИЕ по определению первичной продукции органического вещества в водоемах радиоуглеродным методом. Минск, изд.Белгос.ун-та им.В.И.Ленина, 1960: 1-27.

МИХАЙЛОВ А.А. О фитопланктоне Критского моря. - Тр.Севастоп. биол.ст.,М.,"Наука",1964,17: 3-12.

МИХАЙЛОВ О.В. Рельеф дна Средиземного моря.- В сб.:Основн.черты геологич. строения и гидрологич.режима и биол.Средиземного моря.М.,1965: 10-19.

МИХАЙЛОВ А.А.,ДЕНИСЕНКО В.В. О фитопланктоне Эгейского моря. - Тр. Севастоп.биол.ст. М.,"Наука",1963,16: 90-106.

МИХАЙЛОВА Н.Ф. Состав и распределение фитопланктона в восточной части Средиземного моря.- Ботан.ж.,1968,53,8: 1120-1128.

МОРОЗОВА-ВОДЯНИЦКАЯ Н.В. Фитопланктон Черного моря.Ч.I. Фитопланктон района Севастополя и общий обзор фитопланктона Черного моря. - Тр.Севастоп.биол.ст.М.,1948,6: 39-172.

МОРОЗОВА-ВОДЯНИЦКАЯ Н.В. Численность и биомасса фитопланктона в Черном море. - Докл.АН СССР, 1950,73,4: 821-824.

МОРОЗОВА-ВОДЯНИЦКАЯ Н.В. Фитопланктон Черного моря.Ч.II. - Тр. Севастоп.биол.ст.,М.,1954,8: 11-99.

МОРОЗОВА-ВОДЯНИЦКАЯ Н.В. Фитопланктон в Черном море и его количественное развитие. - Тр.Севастоп.биол.ст. М.,1957,9: 3-13.

МОСКАЛЕНКО Л.В.,ОВЧИННИКОВ И.М. Водные массы Средиземного моря. - В сб.:Основ.черты геологич.строения и гидрологич.режима и биол.Средиземн.моря.М.,1965: 119-130.

ОВЧИННИКОВ И.М.,ПАХИН Е.А. Исторический обзор гидрологических исследований в Средиземном море.- В сб.:Основн.черты геологич. строения, гидрологич.режима и биол.Средиземн. моря.М.,1965: 34-107.

ОВЧИННИКОВ И.М., ШАХИН Е.А., МОСКАЛЕНКО Л.В., НЕЙЛИД К.В., ОСАДЧИЙ А.С., ФЕДОСЕЕВ А.Ф., КРИВОШЕЯ В.Г., ВОЙТОВА К.В. Гидрология Средиземного моря.- Гидрометеоиздат.Л., 1976: 1-375.

ОВЧИННИКОВ И.М., ФЕДОСЕЕВ А.Ф. Горизонтальная циркуляция вод Средиземного моря в летний и зимний сезоны. - В сб.:Основн. черты геологич.строения, гидрологич.режима и биол.Средиземн.моря.М., 1965: 107-118.

ОСТРОУМОВ А.А. Предварительный отчет о биологической части исследования Мраморного моря.- Зап.Имп.Рос.Геогр.о-ва. 1896, 33,2: 172-180.

ПАРЧЕВСКИЙ Д.С. Статистика для радиоэкологов. К.,"Наукова думка", 1969: 1-114.

ПЕТРОВА В.И. Състояние на фитопланктоволожните изследования в Черно море.- Рибно стопанство. Варна, 1958,10 :6-7.

ПЕТРОВА В.И. Състав и количествено разпределение на фитопланктона във Варненския залив. - Изв.на Ботанич.ин-т. София, 1960,7.

ПЕТРОВА В.И. Фитопланктон Черного моря у болгарского берега за период 1956-1960гг.- Изв.на ин-та по рибовъдство и риболов.Варна, 1964,5 : 5-33.

ПИЦЫК Г.К. Размерная структура фитопланктона в тропической части Атлантического океана. -В кн.:Биологич.проц.в морск. и континент.водоемах.-II съезд ВГБО, тезисы докл.Кишинев, 1970: 300-301.

ПИЦЫК Г.К. Фитопланктон некоторых южных районов Мирового океана.- В кн.:Проблемы морск.биол.К.,"Наукова думка", 1971: 48-54.

ПИЦЫК Г.К., ГЕОРГИЕВА Л.В. Фитопланктон тропической Атлантики как основа её биологической продуктивности. - В кн.:Планктон и биологич.продуктивн.тропич.Атлант.К.,"Наукова дум-

ка", 1971: 66-122.

ПЕХИНСКИЙ Н.А. Биометрия.Новосибирск,Сиб.отд. АН СССР,1961: 1-319.

ПРОШКИНА-ЛАВРЕНКО А.И. Диатомовые водоросли планктона Черного моря.М.-Л.,АН СССР, 1955:1-222.

ПРОШКИНА-ЛАВРЕНКО А.И.Диатомовые водоросли бентоса Черного моря. М.-Л.,АН СССР, 1963а: 215-227.

ПРОШКИНА-ЛАВРЕНКО А.И. Диатомовые водоросли планктона Азовского моря.М.-Л., АН СССР, 1963б: 1-190.

ПРОШКИНА-ЛАВРЕНКО А.И.,МАКАРОВА И.В. Водоросли планктона Каспийского моря.Л.,"Наука",1968: 3-295.

ПУЗАНОВ И.И. Последовательные стадии медитерранизации фауны Черного моря. Новые данные. Гидробиол.ж.К.,"Наукова думка", 1,2, 1965: 1-54.

РЕЙНГАРД Л.В. Фитопланктон Черного моря, Керченского пролива, Босфора и Мраморного моря.- Предв.сообщение. - Тр.об-ва исп.природы.Харьков,1910,43: 3-31.

РОЙЦКИЙ П.Ф. Основы вариационной статистики для биологов.Минск. Бел.госуниверсит.,1961: 1-222.

РОУКЕЛЛЕН М.И.,СЕНИЧКИНА Л.Г.,ГЕОРГИЕВА Л.В. Состав,количественное развитие и распределение фитопланктона в Центрально-Американских морях.-В сб.:Исслед.Центр.-Америк. морей. К.,"Наукова думка", 2,1968: 14-40.

РУДНИК Ю.А. Применение индексов разнообразия в гидробиологических исследованиях. - Тр.Ин-та океанолог.АН СССР, 1964, 65: 3-16.

РЯБОВ Ф.П.,ДЫГА А.К.,КАРПУШИН Н.М.,КИРИЛЛЕНКО А.С. Новые аспекты в изучении естественного самоочищения природных вод и биологической очистки сточных вод.- В кн.: Самоочищен.

биопродуктивн. и охрана водоемов и водотоков Украины. К.,"Наукова думка",1975: 80-81.

РЯБОВ Ф.П.,ДИГА А.К.,КИРИЛЕНКО А.С. Математико-экологические показатели качества воды как среды обитания гидробионтов.- III съезд Всес.Гидробиол. о-ва, тезисы докл.,Рига, "Зинатне ", 1976,2: 44-46.

СЕМИНА Г.И. Факторы, влияющие на вертикальное распределение фитопланктона в море. - Тр.Всес.гидробиол.об-ва, М., 1957,8: 119-129.

СЕМИНА Г.И. Размеры клеток фитопланктона на разрезе по 174°з.д. в Тихом океане.- Океанология.М.,1969,9,3: 479-487.

СЕМИНА Г.И. Фитопланктон Тихого океана.М., "Наука", 1974: 5-239.

СКОЛКА Х., БОДЕНУ Н. Исследования фитопланктона Прибосфорской части Черного моря. Бухарест,1963,8,1: 89-104.

СЕНИЧКИНА Л.Г. Фитопланктон чистых и загрязненных хозяйственно-бытовыми стоками вод в районе Ялты.-Биол.моря, К., "Наукова думка", 1973,28: 135-150.

СОРОКИН Ю.И. О применении C^{14} для определения первичной продукции. -Тр.Всес.гидробиол.об-ва.М., 1956,7: 271-286.

СОРОКИН Ю.И. Определение продуктивности фотосинтеза фитопланктона в водной толще с помощью C^{14}. - Физиология растений.М.,1959,6,1: 118-125.

СОРОКИН Ю.И. О методике определения первичной продукции моря при помощи C^{14}.- Тр.Всес.гидробиол.о-ва,1960,10:235-254.

СОРОКИН Ю.И.,КИНЛТОРИН Л.Б. Первичная продукция в Атлантическом океане. - Тр.Всес.гидробиол.о-ва,1961,11: 265-284.

СТРОЙКИНА В.Г. Некоторые данные о составе фитопланктона района Черного моря.- Тр.Карадагск.биол.ст.,1940;6: 141-145.

СУЩЕНЯ Л.М. Содержание хлорофилла в планктоне Эгейского,Ионического и Адриатического морей.- Океанология. М.,1961,6: 1039-1045.

УСАЧЕВ В.П. К методике планктонных исследований. - Дневн.Всес. съезда ботан.в Москве.Изд.МГУ,1926: 174-175.

УРБАХ В.Ю. Биометрические методы. М.,"Наука", 1964: 1-415.

ФИЛИППОВ Д.М. Циркуляция и структура вод Черного моря.М.,"Наука", 1968: 1-132.

ФИЛЕНКО З.В. Эколого-физиологические основы первичной продукции в море (Диссерт. на соиск.уч.ст.доктора биол.наук, 1976): 1-411.

ШУЛЬГИНА Е.Ф.,КУФТАРКОВА Е.А. Изменение форм углекисло-карбонатной системы в Тунисском проливе и прибосфорском районе Черного моря.- В кн.:Исслед.водообм.через Тунис.прол. и Босфор.К., "Наукова думка", 1976: 190-203.

AASEN O.,ARTUZ F. A contribution to the fishery investigations in the Sea Marmara. Fishery Research Center (Meat and Fish Office.)Series marine research, Istanbul, 1956,1 (2) : 1-28.

BECACOS-KONTOS T. Etèsios kuklos tès prôtogenous paragôges tou Sarônikou kolpou dia tès methodou tou ^{14}C kai epèreazontes paragontes tou perilallontos.Dioiz,Didacy.,Athènai, 1967: 1-57.

BECACOS-KONTOS T. The annual cycle of primary production in the Saronicos Gulf (Aegean Sea) for the period November 1963 -Oktober 1964. Limnol.Oceanogr.,1968,13:485-489.

BECACOS-KONTOS T. Final report on the NATO mediterranean productivity project, Saronicos gulf.Res.Techn.Rep.,1969,47: 64-78.

BECACOS-KONTOS T.,IGNATIADES L. Preliminary biological chemical and physical observations in the Corinth canal area. Cah.ORST OM,Sér.Océanogr.,1970,22(3): 259-267.

BECACOS-KONTOS T. Environmental factors affecting production in Saronicos Gulf,Aegean Sea.Bull.Inst.Océanogr.,I973,7I (I423): I-I6.

BERNARD F. Données récentes sur la fertilité élémentaire en Méditerranée. Rapp.P-V, Réun.,Conseil.Int.Explor. Mer, I958,I44: I03-I08.

BERNARD F. Distribution verticale des sels nutritifs et du phytoplancton en Méditerranée.Essai sur l'épaisseur de la couche à photosynthèse.Rapp. P-V, Réun. Comm.Int.Explor.Sci.Mer Mediterr.,I960,I5 (2) .

BERNARD F. Problémes de fertilité élémentaire en Méditerranée de 0 à 3000 mètres de profondeur. Ann.Inst.Océanogr., I96I,39 (5): 6I-I60.

BERNARD F.,TALEB R. Diatomées et Coccolithophorides indicateurs d'une provenance atlantique en Méditerranée.Journ. Etud.Planct., Comm.Int.Explor.Sci.Mer Méditerr., I970: 35-37.

BROUARDEL J.,RINCK E. Détermination de la production de matiére organique en Méditerranée à l'aide du ^{I4}C.Compl.Reud. Acad.Sci.Paris, I956,243 (22): I797-I800.

BRUNELLI G. La pauvreté de la vis dans la mer Méditerranée. Le stock biologique et l'étude des nitrates et des phosphates. Rapp. P.-V., Comm. Int. Explor.Sci.Mer Méditerr., I937, I0 :73-78.

BUCALOSSI J. Etude quantitative des variations du phytoplancton dans la baie d'Alger en fonction du milieu (Novembre I959 à Mai I960).Bull.Océanogr., Monaco, I960,II89: I-40.

COSTE B. Echanges de sels nutritifs dissous entre la mer Médi-

terranée et l'ocean Atlantique. Cah.Océanogr.,1969, 21 (10) : 943-963.

COSTE B. Les sels nutritifs entre la Sicile la Sardaigne et la Tunisie. Cah.Océanogr.,1971, 23 (1) : 49-83.

COSTE B.,MINAS H. Production organique primaire et sels nutritifs au large des côtes occidentales corso-sardes en février 1966. Recl. Trav. Stat. Mar, Endoume, 1968, 44 (60): 49-61.

COSTE B.,MINAS H., NIVAL P. Distribution superficielle des taux de production organique primaire et des Silicoflagellés entre la Sardaigne et la Tunisie (février 1968), Téthys, 1969, 1: 573-579.

COSTE B.,MINAS H., NIVAL P. Distribution superficielle de la production organique primaire et des Silicoflagellés entre la Sardaigne et la Tunisie (février -mars 1968).Rapp. P.-V.,Réun. Comm.Int.Explor.Sci.Mer Méditerr.,1971,20 (3) 1-335.

CUPP E. Marine plankton diatoms of the West Coast of North America. Bull.Scripps.Inst.Oceanogr.Univ.Calif.,1943,5(1): 1-238.

CVITIC V. Primary organic production distribution, and reproduction of bacteria in the middle Adriatic euphotic zone. Acta adriat.,1964,10 (9) : 1-22.

DEMIR N.,ACARA A. Baliklarimizdan Uskumrunum gocleri ve biolojisi Üzerinde arastirmalar. Hidrobiologi Mecmuaci, Istanbul, 1955, Seri A, Cilt. 3, Sayi 4 : 1-165.

EHRHARDT J. Contribution à l'étude du plancton superficiel et sub-

superficiel du canal de Sardaigne et de la Sub-Tyrrhenienne. Cah.Océanogr.,I967,I9 (8-9-I0): 657-92I.

EHRHARDT J.,BAUDIN-LAURENCIN F.,SEGUIN G. Note préliminaire à l'étude du plancton du canal de Corçe-Provence(Campagne de l'"Origny" juin-juillet,I963).Cah.Océanogr., I964,I6 (8):623-636.

ERCEGOVIC A. Etudes qualitative et quantitative du phytoplancton moyenne au cours de l'année I934.Adria, I936,9: 22-45.

FLOCH J. Caracteristiques hydrologiques et transport des masses d'eaux dans le canal de Sicile en mars et juin I950. Bull. du C.O.E.C.,I95I,3 (7).

FRASSETTO R. A study of the turbulent flow and character of the water masses over the Sicilian ridge in summer and winter. Rapp. P.-V. Réun.Comm.Int.Explor.Sci.Mer Méditerr., I965,I8(3): 8I2-8I5.

GEITLER L. Cyanophyceae.Rabenhorst's Kryptogamen-Flora Deutschland,Osterreich u. der Schweizw.I932,I4 :I-II96.

GEMEINHARDT K.,SCHILLER J. Silicoflagellatae.Coccolithineae.Rabehorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland,Osterreich u. der Schweiz, I930,I0 (I,2):I-273.

GILLE M. A preliminary study of the oxygen and phosphate distribution in the Mediterranean Sea.-Woods Hole Oceanogr. Inst.,Contrib.,I962, I098.

GORGY S. Les pêcheries et le milieu marin dans le secteur Méditerranéen de la Républiques Arabe Unie.Revue des Travaux de l'Institut des pêches maritime,I966,30(I).

GUYOT M. L'hydrologie de canal Sicile. Bull. de C.O.E.C.,I95I, 3(7).

HENTSCHEL E. Algemeine Biologie des Südatlantischen Ozeans.Erste Lief.-Das Pelagial der ober sten Wasserschicht mit 67

Teilweise, zwei farbigen Abbildungen im Text und 8 Mehrfarbigen Beilagen.Berlin und Leipzig, 1933,II(1): 1-168.

HUSTEDT F. Die Kieselalgen Deutschlands,Osterreich und der Schweiz mit Berücksichtigung Hrigen Launder Europas sowie der angrenzenden Meregebiete. Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Osterreich u.der Schweiz,1930, 1932,Leipzig,7,1 : 1-920, 2: 1-736.

JACQUES G. Aspects quantitatites du phytoplancton du Banyuls-sur-Mer (Golfe du Lion) IV -Biomasse et production, 1965-1969. Vie Milieu, Sér.B.-Océanogr., 1970, 21(1):37-102.

JACQUES G. Floraison printanière du phytoplancton à Banyuls (Golfe du Lion) en 1968. Rapp. P.-V.Réun.Comm.Int. Sci.Mer Méditerr.,1971,20(3): 311-313.

JORGENSEN E. Die Ceratien. Eine kurse Monographie der Gattung Ceratium Schrank. Leipzig,1911,2 :1-114.

KAMPTNER E. Coccolithineen der Südwestküste von Istrien.Ann. Naturh.Mus.Wien,1941,51 : 53-149.

LACOMBE H. Le détroit de Gibraltar.Océanographie physique.Notes et mém. Serv.géol.Maroc.,1971,222:11-146.

LACOMBE H.,TCHERNIA P. Quelques traites généraux de l'hydrologie méditerranéenne.Cah.Océanogr.,1960,12(8):527-547.

LEBOUR M. The dinoflagellates of northern seas.Plymouth,Mar. Biol.Ass. U.K.,1925:1-250.

LECAL J. Aperçu sur le Nannoplancton printanier d'une portion cotière de la Mer Egée.Biol.gallo-hellen.,1967,1(1).

LINDEMANN E. Peridineen aus dem Goldenen Horn und dem Bosphorus. Botan.Arch.,1924,5(7): 1-168.

LOEBLICH A.R.,TAPPAN H. Annotated index and bibliography of the calcareous nannoplankton -Phycologia,1966,5:1-216.

MINAS H.J.Rapport sur les résultats de recherches portant sur les mesures de la production organique primaire en certains secteurs du bassin méditerranéen nord-occidental (golfe de Marseille et mer de Ligurée en particulier).Oceanogr.Res.,Techn.Rep.,1969,47:24-34.

MINAS H.J.La distribution de l'oxygène en relation avec la production primaire en Méditerranée Nord-Occidentale.Mar.Biol.,1970,7(3):181-204.

MINAS H.J.Résultats préliminaires de la compagne MeDIPOD I du "Jean Charcot".Inv.Pesq.,1971,35(1):137-146.

MULLIN M.,SLOAN P.,EPPLEY R. Relationship between carbon content, cell volume, and area in phytoplankton.Limnol. Oceanogr.,1966,11(2): 307-311.

MUNOZ P., SAN FELEN J.M. Hidrografia y fitoplancton de las costes de Castellon de febrero a junio de 1967.Inv. Pesq.,1969,33 (1) : 313-334.

NIELSEN I.N. Hydrodraphy of the Mediterranean Sea and adjacent waters.-Rep.Danisch.Oceanogr.Exped.Medit.1908-1910. 1912,1 : 77-191.

OREN O.H. Primary production experiments off the Israeli coast the Mediterranean, 1969.

PINCEMIN J.M. Note préliminaire à l'étude écologique des Dinoflagellées de la baie d'Alger et comparaison avec les Diatomées.Pelagos, 1966,6 :5-47.

POLITIS J.Diatomées marines de Bosphore et des îles de la mer de Marmara.Athens,1949: 1-31.

PUCHER-PETKOVIC T. Note préliminaire à l'étude de la production préliminaire à l'étude de la production primaire dans

l'Adriatique central.Stud.Rev.gen.Fish.Coun.Mediterr.,1969,41 :1-11.

PUCHER-PETKOVIC T. Recherches sur la production primaire et la densité des populations du phytoplancton en Adriatique moyenne (1962 -1967).Rapp. P.-V.Réun.,Comm.Int.Explor. Sci.Mer Méditerr.,1971,20 (3) :339-343.

SCHILLER J. Die planctonischen Vegetationen des adriatischen Meeres.B.Chrysomonadinea, Heterocontae,Cryptomonadinea,Euglenineae, Volvocales. I.Systematischer Teil. Arch. Protistenkunde, Jena,1926,53:1-476.

SCHILLER J. Dinoflagellata (Peridineae).Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Osterreich u. der Schweiz,1933, 10,3 (1):1-617.

SCHILLER J. Dinoflagellata (Peridineae). Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Osterreich u. der Schweiz, 1937,10,3 (2): 1-588.

SEGUIN G. Le plancton de la Côte Nord de la Tunisie,Pelagos. Bull. Inst.Océanogr. d'Alger, 1968 ,9.

SKOLKA H. Cîteva considaratii asupra compositiei si cantitatii fitoplanctomului marin din Dreptul litoraluhei Romînesc al marii Negre din anii 1955-1956. Comunicarile Acad. Republ. Romîne, 1958,8 (11) :61-74.

SKOLKA V.H. Espèces phytoplanctoniques des eaux Roumaines de la mer Noire. Extrait des Rapports P.-V. Comm.Int.Explor. Sci. Mer Méditerr.,1960, 15 (2) .

SKOLKA V.H. Donnée sur la phytoplancton des parages prebosphoriques de la Mer Noire.Rapports P.-V. Réun.Comm.Int. Explor.Sci.Mer Méditerr.,1961, 16 (2) :129-132.

SKOLKA V.H. La dynamique du phytoplancton près du littoral rou-

main de la Mer Noire pendant l'année I96I. Rapp. P.-V. Réun. Comm. Int.Explor.Sci. Mer Méditerr.,I963, I7 (2) : 467-477.

SOURNIA A. Le genre Ceratium (Péridinien planctonique) dans le Canal de Mozambique contribution à une révision mondiale. Vie et milieu. Série A.Biol.Mar.,I967,I8(2,3): 375-499.

SOURNIA A. La production primaire planctonique en Méditerranée. Essai de mise à jour."Newslett.Cooper.Invest.Mediterr.", I973,5 : I-I28.

STEEMANN NILSEN E.S. The use of radio-active carbon C^{I4} for measuring organic production in the sea. J.Cons.Int.Explor.Mer, I952, I8 : II7-I40.

STEEMANN NILSEN E.S. Measuremant of production of organic matter in the sea by means of carbon -I4. Nature,I95I, I67 (4252) : 684-685.

STEEMANN NILSEN E.S.,AABYE JENSEN. Primary oceanic production of organic matter in the oceans. Galathea Rep.,I957,I: 49-I36.

TELLAI S. Répartition géographique du microplancton dans la baie d'Alger. Pelagos, I964, II (I) : 3-50.

TRAVERS A. et M. Contribution à l'étude du microplancton du canal de Corse. Rapp. et P.-V. Réun.Comm.Int.Explor. Sci.Mer Méditerr.,I963, I7 (2) : 487-495.

WATT W. Measuring the primary production rates of individual phytoplankton species in natural mixed populations. Deep Sea Res.,I97I,I8 (3) : 329-339.

WILHM J.L. Graphic and mathematical analyses of biotic communities in polluted streams. J.Ann.Rev.Entom.,Palo Alto,

Calif., I972, I7.

WUST G. Remarks on the circulation of the intermediate and deep water masses in the Mediterranean sea and the Methods of their further exploration .Inst.Univ.Navale, Napoli, I959,28 : 343 -355.

WUST G. Die Tiefenzirkulation des Mittelandischen Meeres in den Kernschichten des Zwischen - und Tiefenwassers. Deut.Hydrogr.Zeit.,Hamburg, I960, I3(3):I05-I3I.

ZACHARIAS O. Uber Periodizitat variation und Verbreitung verschiedener Planktonwesen in Südlichen "Meeren".Arch. Hydrobiol. Planktonkunde. I906, I(3).

ZAONALI J. Etude de l'écologie du lac de Tunis et de la mer de Bougrara (Tunisie). Leurs peuplements malacologiques. Thèse Doct. 3e Cycle Univ. Caen, I97I : I-I2I.

Приложение I.

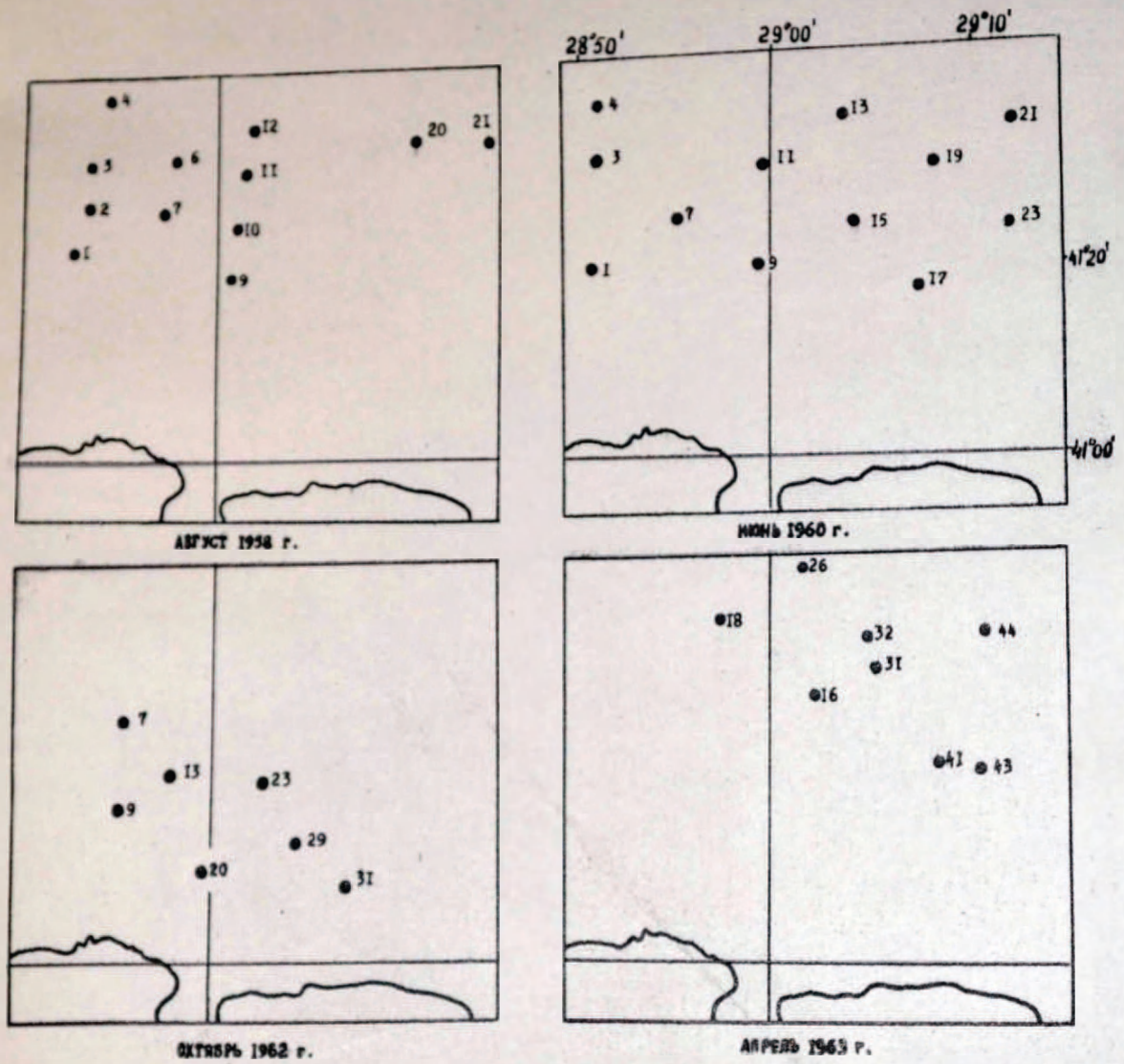


Рис.I. Схема станций прибосфорского района Черного моря с 1958 по 1963 гг.

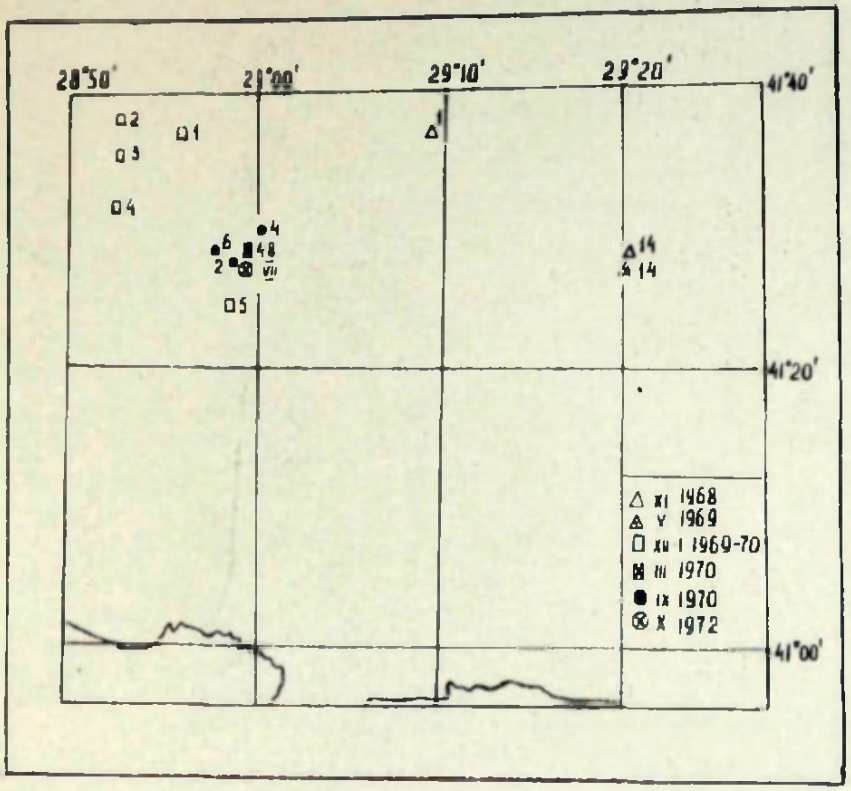


Рис.2. Схема станций прибосфорского района Черного моря с 1968 по 1972 гг.

продолжение приложения I

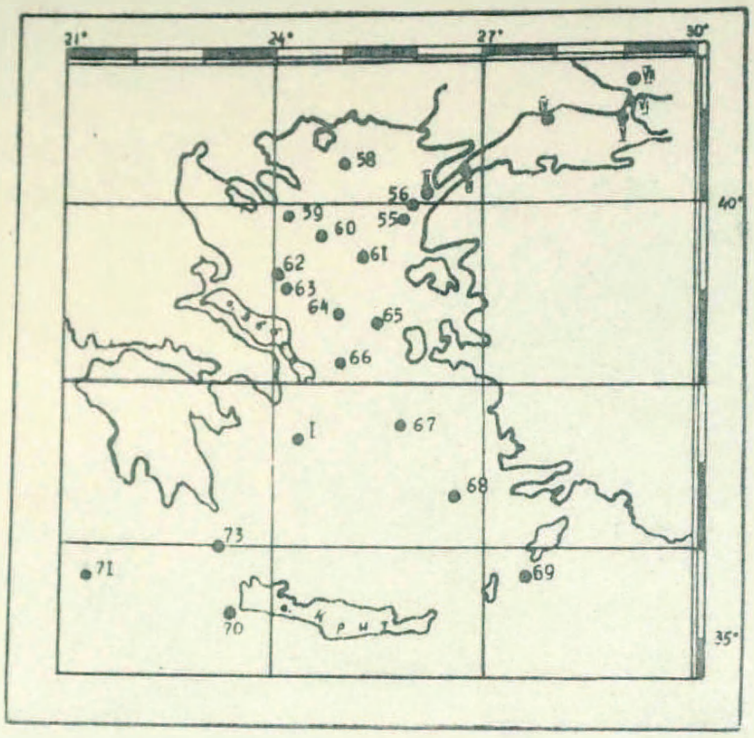


Рис.3. Схема станций в Эгейском море в октябре 1972 г.

продолжение приложения I

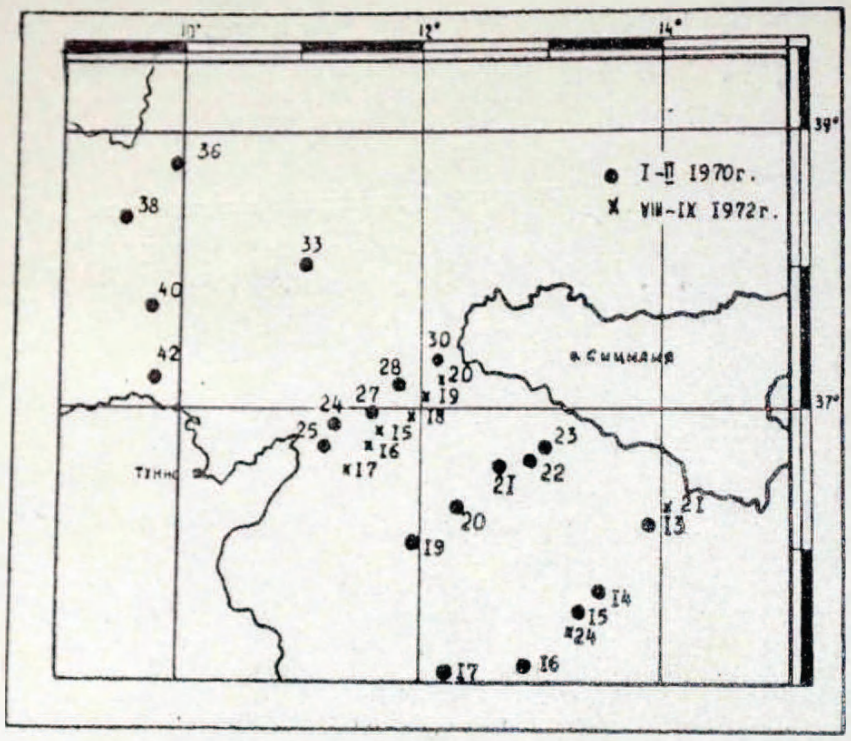


Рис.4. Схема станций в Тунисском проливе.

Приложение II.

Список и встречаемость видов фитопланктона исследуемых водоемов

Таксоны	Моря					
	I	II	III	IV	V	x/
1	2	3	4	5	6	
Отдел Bacillariophyta						
Achnanthes brevipes Ag.	+	+				
Ach. brevipes var.parvula (Kütz.)Cl.	+					
Ach. longipes Ag.	+	+	+		+	
Achnanthes spp.	+				+	
Amphora hyalina Kütz.	+					
Amphora spp.	+	+	+		+	
Amphora ovalis var.affinis Kütz.	+					
Asteromphalus robustus Castr.	+	+			+	
Ast. flabellatus (Bréb.) Grev.	+					
Bacteriastrum hyalinum Laud.	+	+	+		+	
Biddulphia alternans (Bail.)V.H.	+				+	
Biddulphia sp.	+					
Cerataulina bergonii H.Pérag.	+	+	+	+	+	
Chaetoceros affinis Laud.	+	+	+	+	+	
Ch. abnormis Pr.-Lavr.	+					
Ch. atlanticus var.neapolitana (Schröd.)Hust.		+	+			
Ch. brevis Schütt	+	+	+	+	+	
Ch. coarctatus Laud.		+				

x/ I- Приосфорский район Черного моря,
II- Мраморное море, III - Эгейское море, IV- Ионическое море,
V - Тунисский пролив.

продолжение приложения II

I	2	3	4	5	6
Ch. compressus Laud.	+	+	+		+
Ch. convolutus Castr.	+				+
Ch. curvisetus Cl.	+	+	+	+	+
Ch. dadayi Pav.					+
Ch. danicus Cl.	+				
Ch. decipiens Cl.	+	+			+
Ch. densus Cl.	+	+			
Ch. didymus Ehr.var.protuberans (Laud.)Gran et Yende		+			+
Ch. diversus Cl.	+	+			
Ch. dubius Pr.-Lavr.	+				
Ch. eibenii Grun.		+			+
Ch. heterovalvatus Pr.-Lavr.	+				
Ch. insignis Pr.-Lavr.	+				
Ch. laciniosus Schütt	+	+			+
Ch. lauderi Ralfs	+				
Ch. lorenzianus Grun.	+	+			+
Ch. mediterraneus Castr.		+			+
Ch. pendulus Karst.	+		+		
Ch. peruvianus Bright.	+	+	+	+	+
Ch. rigidus Ostf.	+				
Ch. similis Cl.	+				
Ch. simplex Ostf.	+	+	+	+	+
Ch. socialis Laud.	+				
Ch. subtilis Cl.	+				

продолжение приложения II

I	2	3	4	5	6
Ch. teres Cl.	+				
Chaetoceros spp.	+	+	+	+	+
Cocconeis scutellum Ehr.	+				
Cocconeis spp.	+				
Corethron criophyllum(Hens)Hasle et Fryx	+				+
Coscinodiscus janischii Schmidt	+				
Cos. granii Gough	+				
Cos. jonesianus(Grev.) Ostf.	+				
Coscinodiscus spp.	+	+			
Cyclotella caspia Grun.	+	+	+	+	+
Dactyliosolen mediterraneus Pérag.		+	+		+
Detonula confervacea (Cl.) Gran.	+				+
Diatoma elongatum (Lyngb.) Ag.	+				
Diatoma sp.	+				
Diploneis smithii (Bréb.) Cl.	+				
Ditylum brightwellii (West.) Grun.	+	+			
Eucampia cornuta (Cl.) Grun	+	+			
Euc. zoodiacus Ehr.	+	+			
Fragillaria sp.	+				
Grammatophora marina (Lyngb.) Kütz.	+	+	+		+
Gram. serpentina (Ralfs) Ehr.	+				+
Guinardia flaccida (Castr.)Pérag.	+	+			+
Hemiaulus hauckii Grun.	+	+	+	+	+
Hem. membranaceus Cl.					+

продолжение приложения II

I	2	3	4	5	6
Hem. sinensis Grèv.	+	+			+
Hemiaulus sp.	+				+
Licmophora flabellata (Grun.) Ag.	+				+
Leptocylindrus danicus Cl.	+	+	+	+	+
Lep. minimus Gran.	+	+			
Melosira sulcata (Ehr.) Kütz.	+				
Mel. moniliformis (O.Müll.) Ag. (M. borreri Grèv.)	+				+
Navicula spp.	+	+	+	+	+
Nitzschia closterium (Ehr.) W.Sm.	+	+	+	+	+
Nitz. holsatica Hust.	+				
Nitz. longissima (Bréb.) Ralfs	+				
Nitz. seriata Cl.	+	+	+	+	+
Nitz. tenuirostris Mer.	+	+	+	+	+
Nitzschia spp.	+	+	+	+	+
Plagiogramma sp.					+
Planktoniella sol. (Wall.) Schütt		+	+		+
Pleurosigma elongatum W.Sm.	+		+		+
Pseudonitzschia delicatissima (Cl.) Heid. (Nitzschia delicatissima Cl.)	+				+
Pleurosigma spp.	+				+
Rhizosolenia alata Brightw. var. alata	+	+	+	+	+
Rh. alata Brightw.f.indica (Pérag.) Ostf.		+	+		+

продолжение приложения II

I	2	3	4	5	6
Rh. acuminata (Pérag.) Gran					+
Rh. calcar-avis Schulze	+	+	+	+	+
Rh. castracanei Pérag.					+
Rh. cylindrus Cl.		+	+		+
Rh. delicatula Cl.		+			+
Rh. fragilissima Berg.	+	+			+
Rh. hebetata (Bail.) Gran					+
Rh. imbricata Brightw.			+		+
Rh. robusta Norman					+
Rh. stolterfothii Pérag.		+	+	+	+
Rh. styliformis Brightw.	+				+
Rh. setigera Brightw.	+				
Rhabdonema adriaticum Kütz.	+				
Skeletonema costatum (Grev.) Cl.	+	+	+		+
Synedra spp.	+	+	+	+	+
Synedra tabullata (Ag.) Kütz.	+				
Syn. tabullata (Ag.) Kütz. var. obtusa Pant.	+				
Striatella delicatula (Kütz.)Grun.	+				
Str. unipunctata (Lyng.)Ag.	+				
Striatella spp.	+	+			
Surirella gemma Ehr.	+				+
Thalassionema nitzschioides Grun.	+	+	+	+	+
Thalassiosira antiqua (Grun.) Cl.	+				
Th. coronata Pr.-Lavr.	+				
Th. decipiens (Grun.) Jörg.	+				

продолжение приложения II

I	2	3	4	5	6
Th. excentrica (Ehr.) Cl.	+	+		+	
Th. parva Pr.-Lavr.	+	+	+	+	+
Thalassiosira spp.	+	+	+	+	+
Thalassiothrix frauenfeldii Grun.	+	+	+	+	+
Th. mediterranea Pav.	+	+	+	+	+
Отдел Pyrrhophyta					
Amphidinium acutissimum Schill.					+
Amph. conradi (Conrad.) Schill.	+				
Amph. lanceolatum Schröd.	+				
Amph. mannanini Herd.	+				
Amph. vigrense Wolosz.	+				
Amphidinium spp.	+	+	+		+
Amphisolenia elongata Kof. et Skogsb.					+
Amph. bidentata Schröd.					+
Ceratium arietinum Cl. var.detortum (Stürve) Jörg.					+
Cer. belone Cl.					+
Cer. breve (Ostf. et Schmidt.) Schröd. f. breve					+
Cer. breve var. paralellum (Schmidt) Jörg.					+
Cer. candelabrum (Ehr.)Stein f.candelabrum	+				+
Cer. candelabrum f. depressum Pouch.					+
Cer. carriense Gour.		+			+
Cer. contortum (Gour.) Cl.					+
Cer. declinatum Karst.					+
Cer. compressum Gran	+	+			

продолжение приложения II

I	2	3	4	5	6
Cer. extensum(Gour.)Cl.f.extensum	+	+	+		+
Cer. extensum f.strictum(Okamura et Nish.)St.Niel.(C.strictum Kof.)					+
Cer. furca (Ehr.)Clap.et Lach var. furca	+	+	+		+
Cer. furca var. eugrammum(Ehr.)Jörg.	+				+
Cer. fusus(Ehr.)Dujor.var. fusus	+	+	+	+	+
Cer. fusus var. seta(Ehr.) Jörg.	+	+			+
Cer. gracile (Gourr.)Jörg.var. gracile					+
Cer. gracile (Gourr.) Jörg. var. symmetricum Forti		+			+
Cer. gravidum Gour.		+			+
Cer. gibberum Gour.					+
Cer. hexacanthum (Lemm.) Jörg.f. hexacanthum	+				
Cer. hexacanthum f. aestuarium (Schröd.) Schill.	+	+			
Cer. hexacanthum f. contortum (Lemm.) Jörg.	+				
Cer. inflatum (Kof.) Jörg.	+				+
Cer. karsteinii Pav.		+			+
Cer. lineatum (Ehr.) Cl.	+				+
Cer. longirostrum Gour.					+
Cer. longissimum (Schröd.) Kof.					+
Cer. lunula Schim.					+

продолжение приложения II

I	2	3	4	5	6
Cer. macroceros (Ehr.) Cl.					+
Cer. massiliense (Gourr.) Jörg. f. massiliense	+	+			+
Cer. massiliense f. armatum (Karst.) Jörg.					+
Cer. massiliense f. macroceroides (Karst.) Jörg.					+
Cer. massiliense f. protuberans (Karst.) Jörg.					+
Cer. pavillardii Jörg.					+
Cer. pentagonum Gourr.	+				+
Cer. platycorne Daday		+			+
Cer. praelongum (Lemm.) Kof.					+
Cer. pulchellum Schröd. f. pulchellum		+	+		+
Cer. pulchellum f. semipulchellum Jörg.					+
Cer. ranipes Cl. f. ranipes					+
Cer. ranipes Cl. f. palmatum (Schröd.) Jörg.					+
Cer. reticulatum (Pouchet) Cl.					+
Cer. symmetricum Pav.					+
Cer. teres Kof.	+				
Cer. trichoceros (Ehr.) Kof.	+	+	+		+
Cer. tripos (Müll.) Nitzsch. var. tripos	+	+			+
Cer. tripos f. atlanticum Ostf.	+	+			+

продолжение приложения II

I	2	3	4	5	6
Ceratocorys horrida Stein					+
Cochlodinium citron Kof. et Swezy	+				
Cochlodinium spp.	+	+	+	+	+
Cystodinium sp.	+				
Dinophysis acuminata Clap. et Lach.	+				+
Din. caudata Sav. Kent var.caudata	+	+			+
Din. caudata f. acutiformis Kof. et Skogsb.		+			
Din. fortii Pav.	+				
Din. ovum Schütt.	+	+			
Din. sacculus Stein	+	+			
Din. sphaerica Stein	+				
Diplopsalis lenticula Bergh.(Glenodinium lenticula(Bergh.) Schill.	+	+			+
Exuviaella compressa Ostf.	+	+		+	+
Ex. cordata Ostf.	+	+	+		+
Ex. marina Cienk.	+	+	+	+	+
Ex. perforata Gran.	+				
Glenodinium paululum Lind.	+	+	+	+	+
Glenodinium spp.	+	+	+	+	+
Goniaulax minima Matz.	+				
Gon. polyedra Stein	+	+			+
Gon. polygramma Stein	+				
Gon. spinifera(Clap.et Lach.)Diesing	+	+	+		+
Gymnodinium fuscum (Ehr.) Stein	+				
Gym. kowalevskii Pitz.	+		+		
Gym. paradoxum Schill.	+				
Gym. pygmaeum Leb.	+				

продолжение приложения II

I	2	3	4	5	6
Gym. simplex (Lohm.)Kof. et Swezy	+	+			
Gymnodinium spp.	+	+	+	+	+
Gyrodinium adriaticum Schill.	+				
Gyr. fissum (Levander)Kof.et Swezy	+	+			
Gyr. fusiforme Kof. et Swezy	+	+	+		+
Gyr. pingue(Schütt)Kof.et Swezy	+	+		+	+
Gyr. wulfii Schill.	+	+	+	+	+
Gyrodinium spp.	+	+	+	+	+
Gyrodigma sp.	+				
Hillea fusiformis Schill.	+	+	+	+	+
Massartia sp. Conrad	+		+		+
Ornithocercus quadratus Schütt					+
Ornithocercus sp.					+
Oxytoxum adriaticum Schill.		+			+
Ox. caudatum Schill.				+	
Ox. constrictum (Stein.) Bütsch.				+	+
Ox. crassum Schill.					+
Ox. globosum Schill.					+
Ox. laticeps Schill.	+				+
Ox. mediterraneum Schill.					+
Ox. parvum Schill.	+				
Ox. scolopax Stein				+	
Ox. variabile Schill.	+	+	+	+	+
Ox. viride Schill.	+		+	+	+
Oxytoxum spp.	+	+			+
Peridinium breve Pauls.	+		+		
Per. brevipes Pauls.	+				

продолжение приложения II

I	2	3	4	5	6
Per. cinctum (O.F.M.) Ehr.	+				+
Per. crassipes Kof.	+				
Per. decipiens Jörg.	+				
Per. depressum Bail.	+				+
Per. divergens Ehr.	+	+			+
Per. globulus Stein	+		+		+
Per. granii Ostf.	+				
Per. minusculum Pav.	+	+	+		+
Per. oceanicum Vanh.	+	+			+
Per. pentagonum Gran.	+				
Per. sinaicum Matz.	+				
Per. steinii Jörg.	+	+	+	+	+
Per. triquetrum (Ehr.) Leb.	+	+			+
Per. trochoideum (Stein.) Lemm.	+	+	+		+
Peridinium spp.	+	+	+		+
Phalacroma rotundatum(Clap. et Lach.) Kof. et Mich.	+	+	+		+
Ph. sphaeroideum Schill.	+				+
Phalacroma spp.	+		+		+
Podolampas palmipes Stein			+		+
Pronoctiluca acuta (Lohm.)Schill	+		+		+
Pron. pelagica Pav.	+	+			
Pronoctiluca sp.	+				
Prorocentrum dentatum Stein					+
Pror. micans Ehr.	+	+	+		+
Pror. obtusum Ostf.	+	+			+
Pror. sphaeroideum Schill.				+	

продолжение приложения II

1	2	3	4	5	6
Prar. scutellum Schröd.	+				
Perella perforata Gran.(Schill.)	+				
Pyrocystis elegans Pav.					+
Pyr. hamulus Cl.	+				
Pyr. pseudonoctiluca(W.Thom.)Mur.	+	+			
Pyrocystis sp.					+
Отдел Chrysophyta					
Кокколитаны					
Acanthoica acantifera Lohm.					+
Ac. quattrospina Lohm.	+				+
Acanthoica sp.	+	+			+
Anacanthoica acanthos(Schill.)Defl.	+				+
Anthosphaera quadricorna Lec.-Schlaud.					+
Caciosolenia granii Schill.		+	+		+
Calc. granii Schill. var.clostorium Schill.				+	+
Calc. granii Schill. var. cylindrophecaeformis Schill.				+	+
Calc. murrayi Gran					+
Calc. sinuosa Schlaud.		+			+
Calciosolenia spp.	+				+
Calyptrosphaera globosa Lohm.	+			+	
Cal. oblonga Lohm.	+				+
Cal. sphaeroidea Schill.				+	+
Calyptrosphaera spp.		+			+
Coccolithophora meteori(Schill.)					+

x) Pyr. fusiformis (W.Thom.)Mur. +

продолжение приложения II

I	2	3	4	5	6
Hents.(Coccolithus meteori Schill.)					
Coccolithus huxleyi(Lohm.)Kampt.(Pontosphaera huxleyi Lohm.)	+	+	+	+	+
Cec. leptoporus (Murr. et Blanck.) Schill.					+
Coc. pelagicus (Wall.) Schill.	+	+	+	+	+
Coccolithus spp.		+		+	+
Cribrosphaerella errenbergii (Arkh.) Defl.					+
Cyclococcolithus fragilis (Lohm.) Defl.(Coccolithus fragilis Lohm.)	+				+
Deutschlandia anthos Lohm.		+	+		+
Discosphaera thomsoni Ostf.				+	+
Dis. tubifera (Murr. et Blanck.) Ostf.(Rhabdosphaera tubifera Murr. et Blanck.)				+	+
Heyneckia barkowi Lohm.					+
Hymenomonas stagnicola (Cnodat et Rosillo)Kampt.(Pontosphaera stagnicola Cnodat et Rosillo)					+
Hym. syracusana (Lohm.) Kampt.(Pontosphaera syracusana) Lohm.					+
Lohmannosphaera adriatica Schill.					+
Michaelsarsia elegans Gran.					+
Mich. splendens Lohm.					+

продолжение приложения II

I	2	3	4	5	6
Ophiaster hydroideus(Lohm.)Gran.					+
Pontosphaera stagnicola Chodat et Resillo				+	+
Rhabdolithus claviger(Murr.et Black.)Noel.(Rhabdosphaera claviger Murr. et Black.)					+
Rhabdosphaera hispida Lohm.	+				+
Rhab. nigra Schill.	+				+
Rhab. stylifera Lohm.	+				+
Rhab. tubulosa Lohm.	+			+	+
Rhabdosphaera spp.	+				+
Syracorhabdus pulcher(Lohm.)Lec. et Bernh.(Syracosphaera pulchra Lohm.)	+	+	+	+	+
Syr. molischii (Schill.)Lec. et Bernh.(Syracosphaera molischii Schill.)					+
Syracolithus corii (Schill.)Lecal et Bernh.(Syracosphaera corii Schill.)					+
Syracosphaera binodata (Kampt.)Kampt.					+
Syr. coronata Schill.	+				+
Syr. cornifera Schill.	+				
Syr. excentrica(Lohm.)Lohm. (Heimiella excentrica Lohm.)					+
Syr. quadricornu (Anthosphaera)Schill.	+				
Syr. mediterranea Lohm.	+		+	+	+

I	2	3	4	5	6
Syr. prolongata Gran.					+
Syr. spinosa Lohm.	+				+
Syracosphaera spp.		+	+	+	+
Scyphosphaera apsteini Lohm.					+
Tharacosphaera heimi(Lohm.)Kampt. (Syracosphaera heimi Lohm.)					+
Кремнежгутиковые					
Ebria tripartita (Schill.)Lemm.	+				+
Dictyocha fibula Ehr.		+		+	+
Dict. fibula f.stapedia Ehr.		+			
Distephanus crux Ehr.	+				
Dist. octonarius (Ehr.) Defl.	+	+			+
Dist. speculum (Ehr.) Haek.	+	+			+
Dist. speculum var. polyactis (Jörg.) Gleser	+	+			+
Dist. octonarius var. polyactis (Jörg.) Gleser	+				+
Hermisinum adriaticum Zach.	+	+	+		
Отдел Xanthophyta					
Halosphaera viridis Schmitz	+				+
Meringosphaera mediterranea Lohm.	+				
Отдел Cyanophyta					
Spirulina sp.	+				
Nostoc sp.	+	+	+	+	+
Отдел Chlorophyta					
Anabaena sp.	+				

I	2	3	4	5	6
Chlamydomonas euglenifomis Schill.	+				+
Crucigenia sp.	+				
Pediastrum sp.	+				
Perepila dubia Schill.	+	+			+
Pterosperma cristatum Schill.	+			+	+
Rhedomonas sp.	+				
Scenedesmus quadriqauda (Turp.) Bréb.	+				
Отдел Euglenophyta					
Euglena sp.	+				