

Л.М. ТЕРЕНЬКО†, Д.А. НЕСТЕРОВА

Институт морской биологии НАН Украины,
ул. Пушкинская, 37, Одесса 65011, Украина
e-mail: dina_nesterova@ukr.net

СЬАНОПРОКАРЬОТА ПЛАНКТОНА СЕВЕРО-ЗАПАДНОЇ ЧАСТИ ЧЕРНОГО МОРЯ (УКРАЇНА)

Приведены результаты исследования видового состава, численности и биомассы представителей *Cyanoprokaryota* северо-западной части Черного моря. Обнаружено 63 вида синезеленых водорослей. Некоторые из них (*Aphanocapsa salina* Woron., *Aphanotheca salina* Elenk. et Danilov, *Dolichospermum affine* (Lemmerm.) Wacklin, L. Hoffmann et Komárek, *Anabaenopsis elenkinii* V. Mill., *A. seriata* Prescott, *Pseudanabaena limnetica* (Lemmerm.) Kom., *Oscillatoria limosa* Agardh ex Gomont, *Microcystis wesenbergii* (Komárek) Komárek, *Planktothrix* sp.) впервые найдены в Черном море. Установлено, что в последние годы интенсивное развитие *Cyanoprokaryota* вызывает «цветение» воды в летний и раннеосенний периоды, в результате чего ухудшается ее качество. Выявлены массовые виды: *D. affine*, *Aphanizomenon flosaquae* Ralfs ex Bornet et Flahault, *Nodularia spumigena* Mert. ex Bornet et Flahault, *Oscillatoria kisselevii* Anissimova, *Spirulina laxissima* G.S. West и *Microcystis aeruginosa* (Kütz.) Kütz. Дан анализ динамики их численности, биомассы и вклада в общую биомассу фитопланктона. Обсуждаются возможные причины, вызывающие «цветение» воды.

Ключевые слова: *Cyanoprokaryota*, планктон, видовой состав, «цветение», эвтрофирование, северо-западная часть, Черное море.

Введение

Планктонные синезеленые водоросли (*Cyanoprokaryota*) наряду с диатомовыми и динофитовыми водорослями — один из важных компонентов экосистемы северо-западной части Черного моря, обуславливающий разнообразие и уровень развития фитопланктона в целом. Обладая высокой адаптационной способностью и интенсивно развиваясь, они способны вызывать «цветение» в водоемах разного типа, в т.ч. в прибрежных опресненных участках моря. Исследованию «цветений» *Cyanoprokaryota* в морских экосистемах в последние десятилетия посвящено множество публикаций (Matishov, Fusshtein, 2003; Pliński et al., 2007; Józwiak et al., 2008; Ramezanpour et al., 2011). Массовое развитие большинства синезеленых водорослей сопровождается выделением в водную среду альготоксинов и метаболитов, представляющих угрозу для гидробионтов, теплокровных животных и человека (Сиренко, Гавриленко, 1978; Кармайл, Чернаенко, 1992; Carmichael, 1994; Sivonen, Jones, 1999; Paerl, Fulton, 2006).

Первые сведения о видовом разнообразии *Cyanoprokaryota* мелководной и опресненной северо-западной части Черного моря в 50–60 гг.

© Л.М. Теренько, Д.А. Нестерова, 2015

прошлого столетия приводит А.И. Иванов (1965, 1967). Он отмечал, что почти ежегодно в Приднепровско-Бугском районе летом и осенью наблюдается интенсивное «цветение» *Microcystis aeruginosa*, *Aphanizomenon flosaquae* и *Merismopedia* sp. Исследования видового разнообразия цианопрокарйот, а также их доминирующих видов были продолжены Д.А. Нестеровой (Black ..., 1998, 2001). Однако на сегодняшний день отсутствуют обобщающие работы, посвященные детальному исследованию видового состава, распределения и динамики развития *Суанопрокарйота* этой части Черного моря.

Цель данной работы – обобщить многолетние данные о видовом разнообразии цианопрокарйот, выделить доминирующие виды, выявить основные закономерности их сезонной и многолетней динамики, а также причины массового развития.

Материалы и методы

Для анализа видового разнообразия *Суанопрокарйота* в северо-западной части Черного моря использовали результаты, полученные при изучении фитопланктона в устьевой области Дуная (2004–2011 гг.) и в Одесском морском регионе (2005–2010 гг.) (рис. 1), а также в прибрежной зоне Одесского залива (2009–2011 гг.). Всего за период исследований в устьевой области Дуная с поверхностного и придонного горизонтов собрано и обработано 517 батометрических проб фитопланктона, в Одесском регионе – 344 пробы с двух горизонтов соответственно.

В прибрежной зоне моря количественные пробы фитопланктона собирали еженедельно, а в период «цветения» воды почти ежедневно. Всего с поверхностного слоя (0,5 м) моря с 2009 по 2011 гг. было отобрано 153 пробы. В зависимости от обилия микроводорослей учет их численности вели как в нефиксированных пробах, так и в предварительно зафиксированных, а затем сгущенных. Для сгущения нефиксированных проб применяли метод обратной фильтрации с использованием нуклеопоровых фильтров с диаметром пор 2 мкм. Фиксированные пробы сгущали осадочным методом. Подсчет микроводорослей проводили под световым микроскопом при увеличении $\times 200$ в счетной камере Ножотта объемом 0,05 мл.

Виды идентифицировали по общепринятым определителям, учитывая современные представления о классификации таксонов (Кондратьева, 1968; Кондратьева та ін., 1984; Коваленко, 2009; Cronberg, Annadotter, 2006). Биомассу рассчитывали исходя из формы клеток и их средних линейных размеров.

Вариабельность длины нитей синезеленой водоросли *Nodularia spumigena* составляла от сотен до нескольких тысяч микрон, поэтому при расчете биомассы была использована методика HELCOM (Report, 2003). Для расчета биомассы форму нитей приравнивали к цилиндру, измеряя ширину нитей длиной 100 мкм, а затем определяли их объем. Численность остальных синезеленых водорослей трихомного строения

(родов *Anabaena* Bory ex Bornet et Flahault, *Aphanizomenon* E. Morren ex Bornet et Flahault, *Oscillatoria* Vaucher и *Spirulina* Turpin ex Gomont) также определяли по числу нитей. При расчете численности одноклеточных колониальных форм (*Microcystis*) подсчитывали число клеток в 1/4 колонии, а затем пересчитывали число клеток в 1 л (Moncheva, Parr, 2010).

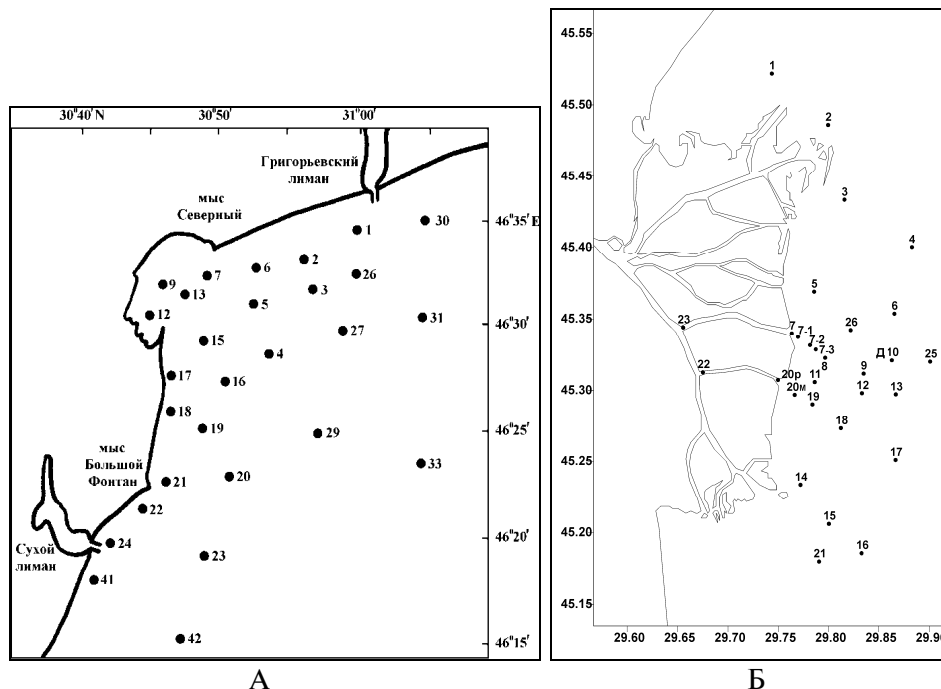


Рис. 1. Схема станций в Одесском морском регионе Черного моря в 2005–2010 гг. (А) и в устьевой области Дуная в 2004–2011 гг. (Б)

Анализ количественного развития *Cyanophyta* осуществляли на базе мониторинговых исследований, проводимых в Одесском заливе (мыс Ланжерон) с 2009 г. по 2011 г. включительно. Развитие синезеленых рассматривали в течение вегетационного сезона с мая по сентябрь. Для изучения сезонной динамики *Cyanophyta* использовали в основном биомассу, так как ее численность недостаточно показательна из-за большого колебания размеров клеток. Для количественного анализа развития синезеленых в Придунайском районе использовали батометрические пробы фитопланктона, собранные в поверхностном горизонте (0,5 м) во время комплексных 5-ти съемок, выполненных в разные сезоны 2010 и 2011 гг.

Список видов составлен согласно системе, принятой О.В. Коваленко (2009) и И. Комáреком, Хауер (Комáрек, Науер, 2012). Для выделения индикаторов органического загрязнения синезеленых водорослей применяли шкалу по системе Пантле–Бука в модификации Сладечека (Барина и др., 2006).

Результаты

Таксономический состав. В результате обобщения собственных и ранее полученных данных в северо-западной части Черного моря зарегистрировано 63 вида (67 внутривидовых таксонов, ввт.) синезеленых водорослей (табл. 1).

Таблица 1

Видовой состав *Суанопхита* в северо-западной части Черного моря в разные годы исследований

Таксон	1954– 1965	1973– 1997	2000–2010			Экол. группа
			4	5	6	
1	2	3	4	5	6	7
<i>Anabaena abnormis</i> Proschk.-Lavr.				+		Пс
<i>A. aphanizomenoides</i> Forti		+	+	+	+	П
<i>A. kisseleviana</i> Elenkin		+	+	+	+	Пс
<i>A. kisselevii</i> Proschk.-Lavr.		+	+	+		Пс
<i>A. knipowitschii</i> Ussazcev						Пс
<i>Anabaena</i> sp.	+	+	+	+	+	П
<i>Anabaenopsis elenkinii</i> V. Mill.	+	+	+	+	+	М
<i>A. nadsonii</i> Woron.	+	+	+	+	+	П
<i>A. seriata</i> Prescott	+	+	+	+		Пс
<i>A. planctonica</i> (G.M. Sm.) Komárek et Anagn.	+		+	+		Пс
<i>Aphanocapsa holsatica</i> (Lemmerm.) Cronb. et Komárek		+		+		Пс
<i>A. incerta</i> (Lemmerm.) Cronb. et Komárek	+	+		+	+	Пс
<i>A. planctonica</i> (G.M. Sm.) Komárek			+	+		Пс
<i>A. pulvereae</i> (Wood) Koval. comb. nov.	+	+	+	+	+	Пс
<i>A. salina</i> Woron.			+	+	+	С
<i>Aphanothece elabens</i> (Bréb.) Elenkin				+		Пс
<i>A. salina</i> Elenkin et Danilov					+	М
<i>A. stagnina</i> (Spreng.) A. Braun		+				Пс
<i>Aphanizomenon flosaquae</i> Ralfs ex Bornet et Flahault	+	+	+	+	+	Пс
<i>Chroococcus dispersus</i> (Keissl.) Lemmerm.			+	+		П
<i>C. turgidus</i> (Kütz.) Nägeli		+	+	+		П

Продолжение табл. 1

1	2	3	4	5	6	7
<i>Chryso sporum bergii</i> (Ostenf.) Zapomelová, O. Skácelová		+	+	+	+	П
<i>Coelosphaerium kuetzingianum</i> Nägeli	+					Пс
<i>Dolichospermum affine</i> (Lemmerm.) Wacklin, L. Hoffm. et Komárek	+		+			Пс
<i>D. flosaquae</i> (Bréb. ex Bornet et Flahault) Wacklin, L. Hoffm. et Komárek		+	+	+		П
<i>D. scheremetievii</i> (Elenkin) Wacklin, L. Hoffm. et Komárek		+	+	+		М
<i>Gloeocapsa limnetica</i> (Lemmerm.) Hollerb.		+	+	+	+	П
<i>G. minima</i> (Keissl.) Hollerb.		+	+	+	+	П
<i>G. minor</i> (Kütz.) Hollerb. – f. <i>minor</i>		+	+	+		П П
<i>G. minuta</i> (Kütz.) Hollerb.		+	+	+	+	Пс
<i>Gomphosphaeria virieuxii</i> Komárek et Hindák		+	+	+		Пс
<i>Gomphosphaeria</i> sp.				+	+	Пс
<i>Lyngbya confervoides</i> Agardh	+			+		М
<i>L. limnetica</i> Lemmerm.				+		Пс
<i>Merismopedia elegans</i> A. Braun		+	+	+		М
<i>M. glauca</i> (Ehrenb.) Nägeli – f. <i>glauca</i>	+	+	+	+	+	П П
<i>M. mediterranea</i> Nägeli	+	+	+	+		М
<i>M. minima</i> G. Beck	+	+	+	+	+	М
<i>M. punctata</i> Meyen in Wiegmann	+	+	+	+	+	П
<i>M. tenuissima</i> Lemmerm.	+	+	+	+		Пс
<i>Microcystis aeruginosa</i> (Kütz.) Kütz.	+	+	+	+	+	Пс
<i>M. wesenbergii</i> (Komárek) Komárek			+			Пс
<i>Nodularia spumigena</i> Mert. ex Bornet et Flahaut		+	+	+	+	С
<i>Oscillatoria brevis</i> (Kütz.) Gomont			+	+		Пс
<i>O. chalybea</i> (Mert.) Gomont				+		Пс

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6	7
<i>Oscillatoria geminata</i> Schwabe ex Gomont			+			Пс
<i>O. kisselevii</i> Anisimova	+	+	+	+	+	Пс
<i>O. limosa</i> Agardh ex Gomont					+	Пс
<i>O. margaritifera</i> (Kütz.) Gomont				+		С
<i>O. planctonica</i> Wołosz.	+	+	+	+	+	Пс
<i>O. tenuis</i> Agardh – f. <i>tenuis</i>	+	+	+	+	+	П П
<i>Oscillatoria</i> sp.			+	+		Пс
<i>Planktolingbya limnetica</i> (Lemmerm.) Komárk.- Legn. et Cronberg				+		Пс
<i>Planktothix</i> sp.			+			П
<i>Prormidium nigroviridis</i> (Thw. ex Gomont) Anagn. & Komárek	+		+	+		М
<i>Pseudanabaena limnetica</i> (Lemmerm.) Kom.			+			П
<i>Snowella lacustris</i> (Chodat) Komárek et Hindák						Пс
<i>Spirulina laxissima</i> G.S. West		+	+	+	+	П
<i>S. meneghiniana</i> Zanard.	+	+		+		С
<i>S. tenuissima</i> Kütz.	+	+	+	+	+	С
<i>Synechococcus elongatus</i> Nägeli	+					Пс
<i>Synechocystis salina</i> Wislouch		+		+	+	М
<i>Woronichinia compacta</i> (Lemmerm.) Komárek & Hindák			+	+		Пс
Всего	24	37	45 (48 ввт)	52(55)	28(29)	

Примечание. Жирным шрифтом обозначены новые для Черного моря виды. 2 – по данным А.И. Иванова, 1965, 1967; 3 – по данным Д.А. Нестеровой, 1998, 2001; Биология ..., 2006; 4 – Дунайский регион; 5 – Одесский регион; 6 – прибрежная зона Одесского залива; 7 – экологическая группа: М – морские, С – солоноватоводные, Пс – пресноводно-солоноватоводные, П – пресноводные виды.

Наибольшее число видов принадлежало родам *Oscillatoria* (9 видов и ввт.), *Merismopedia* (7 видов и ввт.), *Anabaena* (6 видов и ввт.) и *Gloeocapsa* (5 видов и ввт). На их долю приходится 40,2 % общего числа видов *Cyanophyta* северо-западной части Черного моря. Остальные роды включали в себя небольшое число видов, из них 10 родов имели по

одному виду. Индекс отношения *Nostocales* : *Oscillatoriales* составлял менее единицы (0,9). Это свидетельствует о незначительном преобладании водорослей порядка *Oscillatoriales*, что характерно для южных широт.

Анализ многолетних изменений видового разнообразия синезеленых показал, что в разные периоды исследований их видовой состав существенно отличался (см. табл. 1). В 1954–1960 гг. в северо-западной части было обнаружено 24 вида и разновидности *Cyanophyta* (Иванов, 1965, 1967, 1982). Позднее для этой части моря было указано 37 видов (Нестерова, 1998), среди которых доминировали мелкоклеточные виды родов *Merismopedia* и *Gloeocapsa*.

Данные, полученные в последние годы, показали, что видовое разнообразие *Cyanophyta* в этой части моря значительно возросло, чему, вероятно, способствовала обработка нефиксированных проб фитопланктона и увеличившаяся частота их отбора. Впервые для Черного моря приводится 9 видов: *Aphanocapsa salina*, *Aphanothece salina*, *Dolichospermum affine*, *Anabaenopsis elenkinii*, *A. seriata*, *Pseudanabaena limnetica*, *Oscillatoria limosa*, *Microcystis wesenbergii* и *Planktothrix* sp.

Мелкоклеточные колониальные виды *A. salina*, *Aphanothece elabens*, *A. salina*, а также виды рода *Gloeocapsa* не были найдены в планктоне северо-западной части Черного моря в предыдущий период исследований, а часто встречающиеся в планктоне в настоящее время виды родов *Oscillatoria* и *Anabaena* ранее были представлены 3–4 и 2–6 видами соответственно. В числе постоянно встречающихся видов стали появляться редкие в 50–60-е годы прошлого века *Spirulina laxissima* и *Nodularia spumigena*, развитие которых в массе формировало «цветение» воды.

Большинство *Cyanophyta* (62,3 %), зарегистрированных в северо-западной части Черного моря, относятся к истинно планктонным видам. Меньшая их часть (*Aphanothece elabens*, *A. salina*, *A. stagnina*, *Oscillatoria limosa*, *O. tenuis*) – это представители микрофитобентоса и обрастаний камней, а также высшей водной растительности. Однако многие представители микрофитобентоса, развившись в большом количестве, отрываются от субстрата и попадают в виде метафитона в водную толщу, где способны длительное время вегетировать вторично.

По отношению к солености воды в альгофлоре северо-западной части Черного моря доминируют пресноводные и пресноводно-солонатоводные виды (77,6 %), солонатоводных и морских найдено меньше (22,4 %) (рис. 2).

Большинство найденных видов (48,6 %) – широко распространенные мультizonальные виды, обитающие в различных континентальных водоемах, а также в опресненных районах морей (Tsarenko et al., 2006). Часто встречающийся в северо-западной части Черного моря средиземноморский вид *S. laxissima* характерен для субтропических и тропических пресноводных водоемов. К числу редких видов относится *Aphanothece salina*, колонии которого отмечались только в прибрежной

зоне Григорьевского лимана, а также *Anabaenopsis elenkinii* и *Dolichospermum affine*, найденные в единичных количествах в прибрежной зоне Одесского залива в мае 2009 г. при солености воды 10,2 ‰ и в июне того же года при солености 9,9 ‰ соответственно.

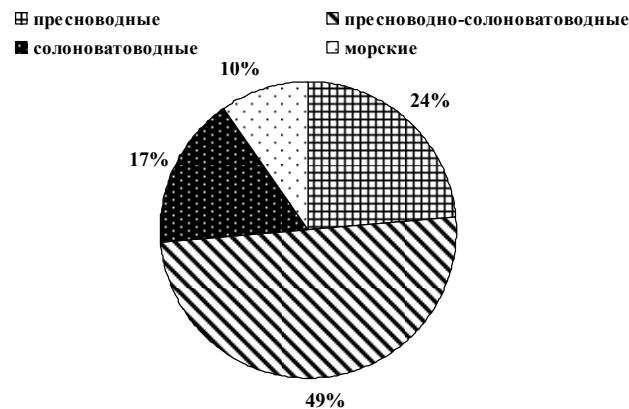


Рис. 2. Экологическая характеристика *Cyanophyta* северо-западной части Черного моря

Среди найденных синезеленых водорослей – 29 видов-индикаторов сапробности. Большинство видов относится к олигосапробам (16 видов), присутствуют также показатели вод средней загрязненности – мезосапробы (11 видов). Отмеченный в устьевой области Дуная и Одесском регионе полисапробный вид *Oscillatoria brevis* – индикатор сильно загрязненных вод, который ранее исследователями не обнаруживался. Ранее найденный в северо-западной части Черного моря ксеносапробный вид *Synechococcus elongatus* – индикатор очень чистых вод (Иванов, 1965), в наших исследованиях не обнаружен.

Доминирующие виды. Анализ структуры комплекса массовых видов синезеленых, в т.ч. возбудителей «цветения» воды, показал существенные изменения их состава в многолетнем аспекте (табл. 2). В настоящее время впервые отмечено массовое развитие *N. spumigena*, *S. laxissima*, *Anabaena flosaquae* и *Anabaenopsis* sp.

Видовое разнообразие *Cyanophyta*, обнаруженных в последнее десятилетие в наиболее исследованных Придунайском и Одесском районах, было неодинаковым. В формировании флоры *Cyanophyta* этих двух районов доминирует аллохтонный путь развития. Так, основу их видового разнообразия в Одесском районе формируют водоросли, выносимые водами Днепровско-Бугского лимана, а в Придунайском районе преобладает пресноводный комплекс синезеленых, приносимый водами р. Дунай. Наиболее благоприятные условия для проникновения в Одесский регион трансформированных речных вод создаются в весенний и в позднее-летний периоды, а также при преобладании ветров юго-восточного и южного направлений. Известно, что основное

различие в составе фитопланктона Придунайского и Приднепровско-Бугского районов состоит в том, что из-за высокой мутности дунайских вод здесь доминируют пресноводные *Chlorophyta*, а комплекс *Cyanophyta* представлен значительно беднее (Иванов, 1967).

Таблица 2

Многолетняя динамика видового состава *Cyanophyta*, вызывающих «цветение» в северо-западной части Черного моря

Таксон	1954–1965 (Иванов, 1959, 1967, 1982)	1973–1997 (Нестерова, 2001)	2000– 2010
<i>Anabaena flosaquae</i>	–	–	1,0
<i>Anabaenopsis</i> sp.	–	–	1,3
<i>Aphanocapsa pulverea</i> (Wood) Koval.	–	94,8	3,0
<i>Aphanizomenon flosaquae</i>	0,9	34,0	1,2
<i>Dolichospermum spiroides</i>	2,5	6,3	55,0
<i>Gleocapsa minima</i> + <i>G. minor</i>	–	7,0	3,6
<i>Merismopedia glauca</i>	–	1,0	0,9
<i>M. minima</i>	–	22,0	1,3
<i>M. punctata</i>	–	8,1	4,7
<i>M. tenuissima</i>	44,8	8,2	–
<i>Microcystis aeruginosa</i>	3,3	15,0	108,0
<i>Nodularia spumigena</i>	–	–	585,6
<i>Oscillatoria kisselevi</i>	–	147,0	147,0
<i>Spirulina laxissima</i>	–	–	10,6
<i>Synechocystis salina</i>	2,5	–	2,0
Всего	5	11	13

Примечание. Жирным шрифтом обозначены виды, «цветение» которых отмечено лишь в последнее десятилетие.

В Одесском морском регионе на основе мониторинговых исследований в прибрежной зоне обнаружено 45 (48 ввт) видов, среди которых самыми многочисленными были представители родов *Gleocapsa* и *Anabaena* (по 7 видов). В работах А.И. Иванова (1959, 1967) приводятся данные о ежегодном интенсивном развитии в Приднепровско-Бугском районе летом и осенью *Anabaena spiroides*, *Aphanizomenon flosaquae*, *Microcystis aeruginosa* и *Merismopedia tenuissima*. Наиболее интенсивное развитие синезеленых водорослей в этом районе отмечено в летний и осенний периоды 1954 г. Особенно частые и сильные «цветения» воды, вызванные *Cyanophyta* в зоне влияния вод Днепровско-Бугского лимана, наблюдались в 70–80-е гг. прошлого столетия в период интенсивного эвтрофирования северо-западной части Черного моря (Нестерова, 2001). В число возбудителей «цветения» воды

входило 10 видов водорослей, среди которых максимальная численность ($147,0 \cdot 10^6$ нитей·л⁻¹) регистрировалась для *Oscillatoria kisselevii*, а минимальная ($2,6-4,4 \cdot 10^6$ кл.·л⁻¹) — для *Gleocapsa* spp.

Многолетний анализ доминирующего комплекса видов синезеленых в последнем десятилетии показал увеличение числа видов-возбудителей «цветения» воды (12 видов). Так, в августе 2005 г. у побережья Одессы впервые наблюдалось «цветение», вызванное вспышками развития *Spirulina laxissima*, а «цветением» *N. spumigena* в 2010 г. была охвачена вся северо-западная часть моря (Александров и др., 2012).

В фитопланктоне устьевого района Дуная в 2004–2011 гг. определено 33 вида (36 ввт.) *Cyanophyta*. Наиболее богаты видами были роды *Gleocapsa* (9 видов и ввт), *Merismopedia* и *Oscillatoria* (по 7 видов и ввт). В этом районе в летне-осенний период 2010 г. впервые отмечены в заметном количестве *Nodularia spumigena*, *Mocrocystis wesenbergii* и *Planktothrix* sp. Известно, что в составе фитопланктона этого района преобладают пресноводные *Bacillariophyta* и *Chlorophyta*, а комплекс *Cyanophyta* из-за большей мутности дунайских вод, препятствующей их развитию, представлен значительно беднее (Иванов, 1967). «Цветений» синезеленых в Придунайском районе автором не отмечено. Вместе с тем в последние годы в зоне влияния вод Дуная участились вспышки развития отдельных видов синезеленых. Так, согласно данным 1988–1996 гг., это явление наблюдалось дважды и было вызвано интенсивным развитием *Merismopedia minima* ($2 \cdot 10^6$ кл.·л⁻¹) и *M. glauca* ($1 \cdot 10^6$ кл.·л⁻¹) (Нестерова, 1998). В июне 2008 г. «цветение» воды формировал *Synechocystis salina* ($2 \cdot 10^6$ кл.·л⁻¹), в октябре того же года — *M. minima* ($1,3 \cdot 10^6$ кл.·л⁻¹), а в августе 2010 г. — *Spirulina laxissima* ($2,5 \cdot 10^6$ кл.·л⁻¹).

Количественные показатели. Анализ сезонной динамики *Cyanophyta* в прибрежной зоне Одесского залива показал, что в 2009 г. максимум их биомассы ($6,6$ г·м⁻³), обусловленный интенсивной вегетацией *Oscillatoria kisselevii* и *Aphanizomenon flosaquae*, наблюдался в конце мая и совпадал по времени с весенним половодьем. В 2010 и 2011 гг. наиболее значительный и четко дифференцируемый по биомассе был (июль) летний максимум (рис. 3). В зимний период при незначительном влиянии речного стока синезеленые встречались в небольших количествах. В июле 2010 г. впервые в северо-западной части Черного моря наблюдалось «цветение» воды, вызванное вспышкой развития потенциально токсичной синезеленой водоросли *Nodularia spumigena* при температуре морской воды $24,9-27,0$ °С и солености $12,9-14,5$ ‰. В этот период в фитопланктоне было отмечено абсолютное доминирование *N. spumigena* (средняя биомасса $572,3$ г·м⁻³).

Максимальная биомасса *Nodularia* в пятне «цветения» составляла $6,2$ кг·м⁻³, на разных этапах «цветения» — от $58,2$ до $99,7$ %. Высокие концентрации водоросли привели к повышению трофности воды до экстремальных значений. Максимально высокая температура поверхностного слоя морской воды в июле и августе 2010 г. способствовала интенсивному развитию *Cyanophyta* до конца сентября. Доминирование

различных видов синезеленых в 2010 г. продолжалось в теч-
 месяцев (июль–сентябрь), сменяя друг друга (рис. 3, Б).

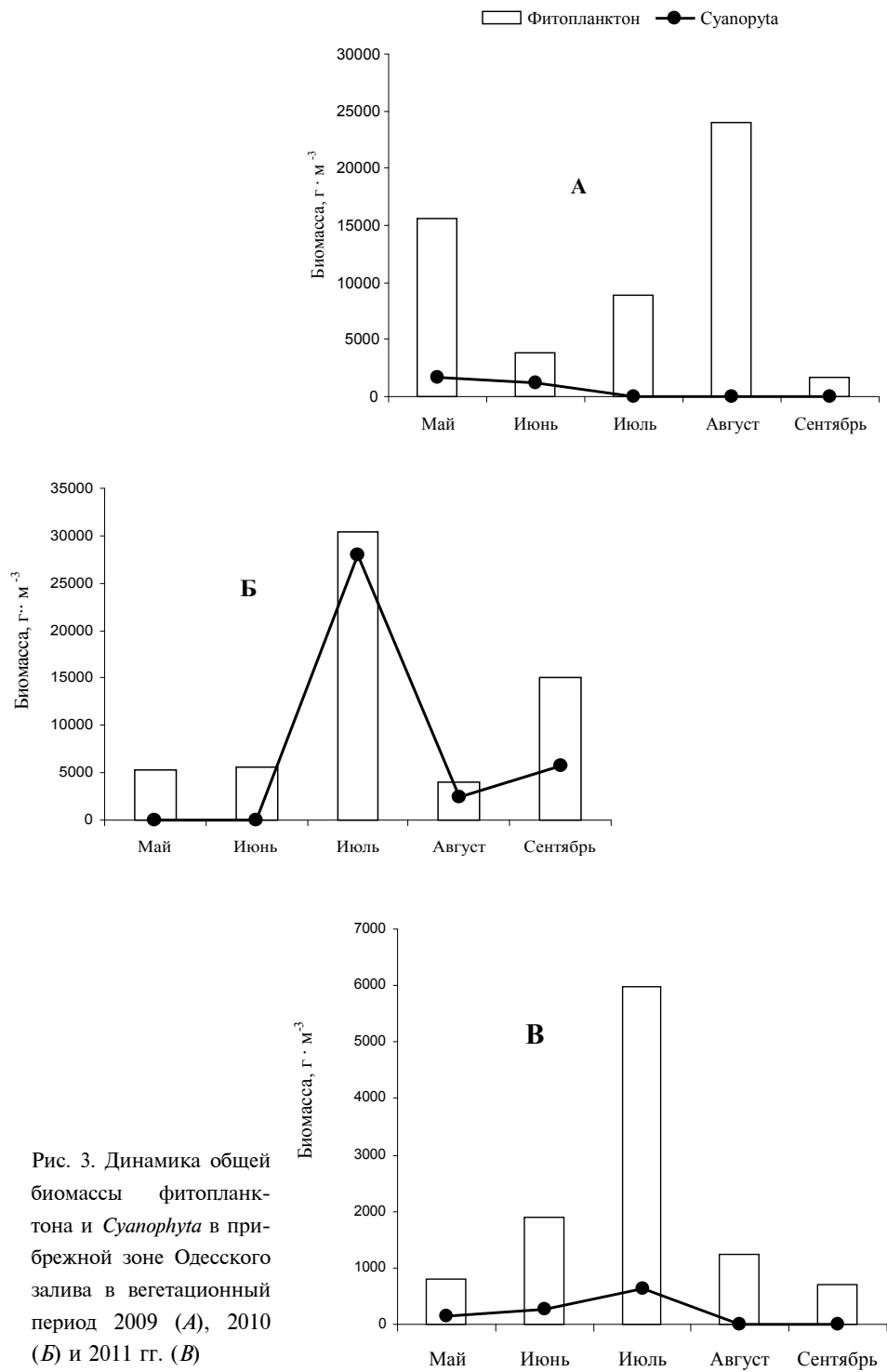


Рис. 3. Динамика общей биомассы фитопланктона и *Суанорута* в прибрежной зоне Одесского залива в вегетационный период 2009 (А), 2010 (Б) и 2011 гг. (В)

В августе при температуре воды 30 °С и солености 10,7 ‰ доминировал комплекс синезеленых *Aphanizomenon flosaquae* (7,8 г·м⁻³), *Oscillatoria kisselevii* (3,4 г·м⁻³), *Spirulina laxissima* (1,5 г·м⁻³) и *Anabaena flosaquae* (0,7 г·м⁻³), вклад которых в биомассу составил 94 %. В сентябре при повышении солености до 14,3 ‰ наблюдалось «цветение» типичного для эвтрофных вод вида *Microcystis aeruginosa*, максимальная биомасса которого в прибрежной зоне Одесского залива была 17,7 г·м⁻³ (67 %).

Развитие *Cyanophyta* в 2011 г. наблюдали в течение всего периода исследований (рис. 3, В), однако интенсивность их развития была вдвое ниже, чем в 2009 г. и значительно ниже, чем в 2010 г. Так, биомасса колебалась от 7,3 мг·м⁻³ в августе до 633,1 мг·м⁻³ в июле, составляя в среднем 214,2 мг·м⁻³. Основной вклад в биомассу вносили *S. laxissima*, *O. kisselevii*, *Aphanizomenon flosaquae* и *Anabaena flosaquae*. Часто в небольших количествах встречались нити *Nodularia*. В конце июля в прибрежной зоне Одесского залива при температуре морской воды 25 °С, резком снижении солености от 15,62 ‰ до 12,8 ‰ и юго-восточном направлении ветра произошло внезапное изменение фитопланктонного комплекса видов, представленного морскими *Bacillariophyta* и *Dinophyta*, на солоноватоводные и пресноводно-солоноватоводные *Cyanophyta*. «Цветение» воды было вызвано массовым развитием *S. laxissima* (3,1·10⁶ кл·л⁻¹) и *O. kisselevii* (0,7·10⁶ нитей·л⁻¹). Появление в массе синезеленых водорослей было связано с поступлением в акваторию залива трансформированных вод Днепровско-Бугского лимана.

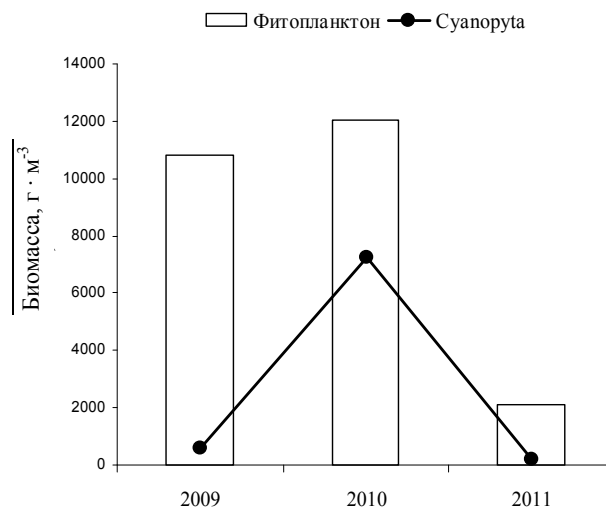


Рис. 4. Общая биомасса фитопланктона и *Cyanophyta* в прибрежной зоне Одесского залива в летне-осенний период (май–сентябрь) 2009–2011 гг.

Сравнительный анализ развития фитопланктона в вегетационный период 2009–2011 гг. показал максимально высокие значения биомассы в 2010 гг. ($12 \text{ г}\cdot\text{м}^{-3}$) и несколько меньшее в 2009 ($10,8 \text{ г}\cdot\text{м}^{-3}$), а в 2011 г. биомасса была на порядок ниже ($2,1 \text{ г}\cdot\text{м}^{-3}$). На долю синезеленых водорослей в 2009 и 2011 гг. приходилось, соответственно, 5,5 % и 10,1 % общей биомассы фитопланктона (рис. 4). Высокую биомассу фитопланктона в мае и августе 2009 г. формировали крупноклеточные диатомовые *Cerataulina pelagica*, *Chaetoceros curvisetus* и *Proboscia alata*, развитие которых достигало уровня «цветения». Вклад *Cyanophyta* в общую биомассу был максимальным в 2010 г. (60,2 %), что было вызвано массовым развитием летом и осенью различных синезеленых, как нитчатых колониальных гетероцистных (*N. spumigena*, *Aphanizomenon flosaquae* и *Anabaena flosaquae*) и безгетероцистных (*O. kisselevii* и *S. laxissima*), так и колониальных одноклеточных форм (*M. aeruginosa*).

В устьевой области Дуная в последние годы усилилось развитие *Cyanophyta*. Так, в августе 2010 г. были обильно представлены колониальные *Cyanophyta*: *O. kisselevii*, *Aphanizomenon flosaquae*, *M. aeruginosa*, а численность *S. laxissima* в зоне влияния речных вод достигала уровня «цветения». Вклад диатомовых (66,5 %) в образование биомассы фитопланктона ($1,6 \text{ г}\cdot\text{м}^{-3}$) уменьшился, а синезеленых водорослей колебался от 5,6 до 66,7 %, составляя в среднем 7,7 %. В ноябре–декабре 2010 г. в устьевой области Дуная *S. laxissima*, *O. kisselevii*, *Aphanizomenon flosaquae* и *Planktothrix* sp. часто встречались в поверхностном горизонте, а их вклад в биомассу ($0,4 \text{ г}\cdot\text{м}^{-3}$) возрос в 2,5 раза по сравнению с летним периодом и составлял в среднем 18,9 %. В летне-осенний период 2011 г. массовое развитие синезеленых в этом районе не наблюдалось, речной сток Дуная был минимально низким ($9,1\text{--}13,0 \text{ км}^3/\text{мес}$), а на всей акватории отмечено развитие морских *Bacillariophyta* и *Dinophyta*.

Обсуждение

В северо-западной части Черного моря зарегистрировано 72 таксона *Cyanophyta* рангом ниже рода из 2 классов, 3 порядков, 7 семейств и 19 родов, среди которых 9 видов впервые найдены в Черном море. Сравнение списков водорослей с литературными данными (Иванов, 1965; Нестерова, 1998) показало, что за последние годы увеличилось видовое разнообразие синезеленых. Известно, что таксономическое разнообразие водорослей определяется разнообразием экологических условий и зависит от уровня трофности. Некоторые исследователи отмечают увеличение видового разнообразия фитопланктона в целом в слабозвтрофных водоемах и его снижение в гиперэвтрофных. Установлено, что сукцессия фитопланктона при увеличении трофности водоемов идет от чрезвычайно бедного планктона через переходную фазу с преобладанием *Bacillariophyta* к высокопродуктивному, где доминируют *Cyanophyta* (Михеева, 2006).

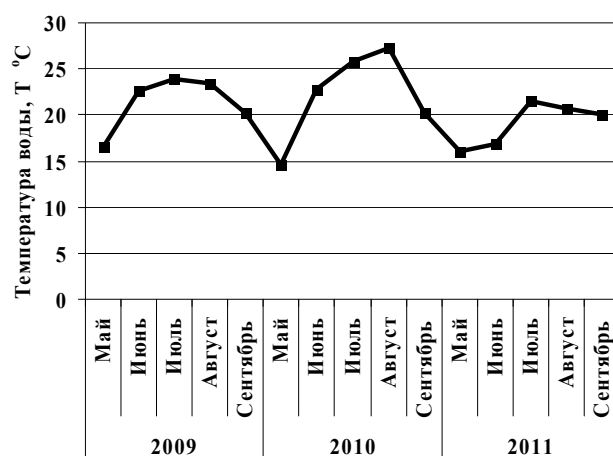
Увеличение разнообразия синезеленых и их количественного развития в современный период, очевидно, связано с аномальными изменениями климата, произошедшими в северо-западном Причерноморье в первом десятилетии текущего столетия. Наблюдается существенное повышение среднегодовой температуры воды поверхностного слоя моря от 11,3 до 12,5 °С и, напротив, в многолетних показателях среднегодовой солености воды отмечается значительное ее снижение от 14,6 до 13,7 ‰. Такая гидрологическая ситуация стала следствием общего климатического потепления и повышения годового стока рек, впадающих в северо-западную часть Черного моря (данные Морского отделения Украинского НИ гидрометеорологического ин-та (УкрНИГМИ), Гидрометеорологического центра Черного и Азовского морей).

Видовое разнообразие *Cyanophyta* Одесского района выше. Здесь также представлены пресноводные водоросли других систематических групп, попадающие из Днепровско-Бугского лимана в море. В Придунайском районе преобладает пресноводный комплекс зеленых водорослей, приносимых дунайскими водами. Большинство синезеленых северо-западной части Черного моря аллохтонного происхождения, но, обладая широкой экологической пластичностью, они продолжают здесь вторично развиваться и при определенном комплексе складывающихся факторов образовывать во время «цветения» огромные массы водорослей. Не исключается их автохтонное развитие и образование значительной биомассы в северо-западной части Черного моря.

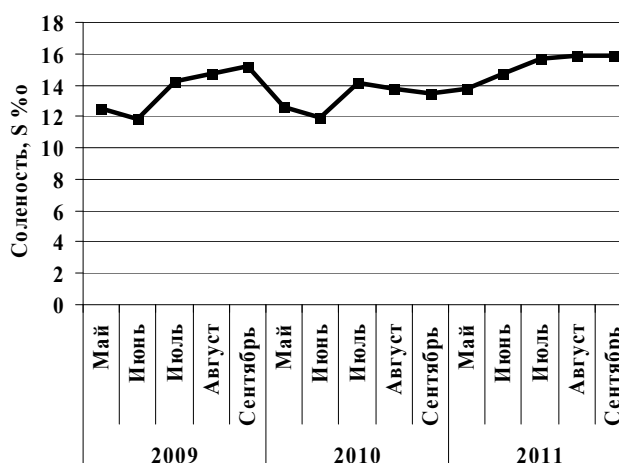
В июле-сентябре 2010 г. выявлены существенные изменения экосистемы северо-западной части Черного моря по ряду альгологических и абиотических показателей. Согласно распространенным представлениям (Elsler, 1999), «цветение» воды, вызванное определенными видами нитчатых и колониальных *Cyanophyta*, возникает при благоприятных физических, химических и биотических условиях их развития. Объясняя возможные причины «цветения» воды, вызванного *N. spumigena*, прежде всего следует отметить специфические гидрологические условия в летнее время в исследуемом районе моря. Поскольку *Nodularia* способна расти и развиваться в широком диапазоне солености (от 0 и более 30 ‰), возникновение ее «цветения» связывают с повышением температуры поверхностной воды (> 20 °С) и сильной вертикальной стратификацией (Александров и др., 2012).

Одним из основных факторов среды, влияющих на интенсивное развитие *Cyanophyta*, является высокая температура. Отмечено увеличение концентрации синезеленых не только от сезонного прогрева воды, но и от сброса теплых вод ГРЭС (Бондаренко, Щур, 2007). На фоне отмеченных изменений 2010 г. выделялся наиболее аномальными гидрометеорологическими характеристиками. Средняя годовая температура поверхностного слоя воды 13,6 °С превысила среднее значение за предыдущие 10 лет на 1,3 °С (данные Морской геофизической лаборатории Одесского гос. экологического ун-та). Абсолютный максимум температуры воды в августе 2010 г. (30 °С) превосходил абсолютные

максимумы 2009 и 2011 гг. на 3,9 °С и 5 °С соответственно. В исследуемый период 2010 г. соленость поверхностного слоя воды составила 13,21 ‰, что, соответственно, на 0,53 и 2,0 ‰ ниже, чем в 2009 и 2011 гг. (рис. 5).



А



Б

Рис. 5. Температура (А) и соленость (Б) поверхностного слоя морской воды Одесского залива в мае–сентябре 2009–2011 гг.

Известно, что колониальные синезеленые чувствительны к механическим воздействиям – волновому режиму, взмучиванию и т.д. Они хорошо развиваются при штилевой погоде, а длительный волновой период, наоборот, приводит к снижению численности *Cyanoophyta* (Гусева, 1958).

В Одесском заливе в летний период 2011 г. повторяемость ветров сгонных направлений была в 1,3 раза выше по сравнению с

предыдущим годом. Напротив, средняя по акватории соленость поверхностного слоя моря летом 2011 г. по сравнению с 2009 и 2010 гг. была на 2 ‰ выше, а средняя температура воды на 2 °С ниже, чем в это же время в 2010 г.

Выводы

Вероятной причиной аномального развития синезеленых в планктоне СЗЧМ в последние годы стало сочетание пониженной солености морской воды, ее высокой температуры, длительная штилевой погоды, а также обилия минеральных и растворенных органических веществ, приносимых с речным стоком, и большим объемом атмосферных осадков. Тем не менее, наличие одного из этих факторов в отдельности или в сочетании с другими пока не позволяет точно предсказывать возникновение «цветения» *Суанophyta* в море. Исследования 2000–2010 гг. показали, что в результате аномальных климатических условий (рост среднегодовых температур воздуха и увеличение объемов речного стока) экосистема северо-западной части Черного моря в целом пребывает в нестабильном состоянии, что может отражаться на количественном развитии синезеленых, видовом разнообразии и их сукцессиях.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александров Б.Г., Теренько Л.М., Нестерова Д.А.* Первый случай «цветения» в Черном море *Nodularia sputigena* Mert. ex Born. et Flah. (*Суанопрокaryota*) // Альгология. – 2012. – 22(2). – С. 152–164.
- Барина С.С., Медведева Л.А., Анисимова О.В.* Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. – Тель-Авив: Pil. Stud., 2006. – 498 с.
- Биология северо-западной части Черного моря: биология и экология.* – Киев: Наук. думка, 2006. – 700 с.
- Бондаренко Н.А., Щур Л.А.* *Суанophyta* планктона небольших водоёмов Восточной Сибири // Альгология. – 2007. – 17(1). – С. 26–41.
- Гусева К.А.* Влияние режима уровня Рыбинского водохранилища на развитие фитопланктона // Тр. биол. ст. «Борок». – 1958. – (3). – С. 112–124.
- Иванов А.И.* Фитопланктон // Биология северо-западной части Черного моря. – Киев: Наук. думка, 1967. – С. 59–75.
- Иванов А.И.* Фитопланктон устьевых областей рек северо-западного Причерноморья. – Киев: Наук. думка, 1982. – 211 с.
- Иванов А.И.* Характеристика качественного состава фитопланктона Черного моря // Исследования планктона Черного и Азовского морей. – Киев: Наук. думка, 1965. – С. 17–35.
- Иванов О.І.* Про масовий розвиток організмів фітопланктону в північно-західній частині Чорного моря в 1954–1956 рр. // Наук. зап. Одес. біол. ст. – 1959. – (1). – С. 6–33.
- Кармайкл В.В., Чернаенко В.М.* Токсины синезеленых водорослей (цианобактерий) // Усп. соврем. биол. – 1992. – 112(2). – С. 216–224.

- Коваленко О.В. Флора водоростей України. Синьозелені водорості. Порядок хроококальні. – К., 2009. – Т. 1. – 387 с.
- Кондратьєва Н.В. Синьозелені водорості – *Cyanophyta*. Ч. 2. Клас Гормогонієві – *Hormogoniophyceae* // Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Вип. I. – К.: Вид-во АН УРСР, 1968. – 523 с.
- Кондратьєва Н.В., Коваленко О.В., Приходькова Л.П. Визначник прісноводних водоростей Української РСР. I: Синьозелені водорості – *Cyanophyta*. Ч. 1. Загальна характеристика синьозелених водоростей – *Cyanophyta*. Клас хроококові – *Chroococcophyceae*. Клас хамесифонові – *Chamaesiphonophyceae*. – К., 1984. – 385 с.
- Михеева Т.М., Лукьянова Е.В. Направленность и характер многолетних изменений фитоценотической структуры и показателей количественного развития фитопланктонных сообществ Нарочанских озер в ходе эволюции их трофического статуса // Изв. Самар. НЦ РАН. – 2006. – 8(1). – С. 125–140.
- Нестерова Д.А. «Цветение» воды в северо-западной части Чёрного моря (Обзор) // Альгология. – 2001. – 11(4). – С. 502–513.
- Нестерова Д.А. Пространственно-временная изменчивость фитопланктона Жебриянской бухты // Экосистема взморья украинской дельты Дуная. – Одесса: Астропринт, 1998. – С. 159–180.
- Сиренко Л.А., Гавриленко М.Я. «Цветение» воды и эвтрофирование. – Киев: Наук. думка, 1978. – 232 с.
- Alexandrov B.G., Teren'ko L.M., Nesterova D.A. The First Case of a Bloom of *Nodularia spumigena* Mert. ex Born. et Flah. (*Cyanophyta*) in the Black Sea // Int. J. Algae. – 2012. – 14(1). – P. 31–43.
- Black Sea Environmental Series. – New York: Unit. Nat. Publ., 1998. – Vol. 7. – P. 1–351.
- Carmichael W.W. The toxins of *Cyanobacteria* // Sci. Amer. – 1994. – 270(1). – P. 64–72.
- Cronberg G., Annadotter H. Manual on aquatic cyanobacteria: A photo guide and synopsis of their toxicology. – Denmark Int. Soc. Study Harm. Algae and Unit. Nat. Educat., Sci. and Cult. Organisation (Denmark), 2006. – 105 p.
- Elser J.J. The pathway to noxious cyanobacteria blooms in lakes: the food web as the final turn // Freshwat. Biol. – 1999. – 42. – P. 537–543.
- Jyżwiak T., Mazur-Marzec H., Pliński M. Cyanobacterial blooms in the Gulf of Gdańsk (southern Baltic): the main effect of eutrophication // J. Oceanol. and Hydrobiol. Stud. – 2008. – 37(4). – P. 115–121.
- Komárek J., Hauer T. CyanoDB. Cz – On-line database of cyanobacterial genera. – Worldwide electronic publication, Univ. of South Bohemia & Inst. of Bot. AS CR, <http://www.cyanodb.cz>
- Matishov G.G., Fusshtein T.V. On the problem of harmful «water blooming» in the Azov Sea / <http://zhurnal.ape.relarn.ru/articles/2003/022>. P. 213–225.
- Moncheva S., Parr B. Manual for phytoplankton sampling and analysis in the Black Sea. – UNDP-GEF, 2010. – P. 68.
- Paerl H.W., Fulton R.S. Ecology of harmful cyanobacteria // Ecology of Harmful Marine Algae. – Berlin: Springer, 2006. – P. 95–107.
- Pliński M., Mazur-Marzec H., Jyżwiak T., Kobos J. The potential causes of cyanobacterial blooms in Baltic Sea estuaries // J. Oceanol. and Hydrobiol. Stud. – 2007. – 36(1). – P. 125–137.

- Ramezanpour Z., Imanpour J., Arshad U., Mehdinezhad K. Algal blooms in the Caspian Sea. Harmful Algae News // Intergovern. Oceanogr. Commis. UNESCO. – 2011. – (44). – P. 10–11.
- Report of the ICES/HELCOM Steering Group on Quality Assurance of Biological Measurements in the Baltic Sea ICES Headquarters (Copenhagen, 25–28 Febr., 2003). – P. 69.
- Sivonen K., Jones G. Cyanobacterial toxins // Toxic Cyanobacteria in water: A guide to their public health consequences, monitoring and management. – London: Spon Press, 1999. – P. 41–111.
- Tsarenko P.M., Wasser S.P., Nevo E. Algae of Ukraine: Diversity, Nomenclature, Taxonomy, Ecology and Geography. 1: Cyanoprocaryota, Euglenophyta, Chrysophyta, Xanthophyta, Raphidophyta, Phaeophyta, Dinophyta, Cryptophyta, Glaucocystophyta, and Rhodophyta. – Ruggell: A.R.A. Gantner Verlag K.-G., 2006. – 713 p.

Поступила 4 ноября 2014 г.
Подписал в печать П.М. Царенко

REFERENCES

- Aleksandrov B.G., Terenko L.M., and Nesterova D.A., *Algologia*, 22(2):152–164, 2012.
- Alexandrov B.G., Terenko L.M., and Nesterova D.A., *Int. J. Algae*, 14(1):31–43, 2012.
- Barinova S.S., Medvedeva L.A., and Anisimova O.V., *Bioraznoobrazie vodorosley-indikatorov okruzhayushchey sredy*, Pil. Stud., Tel-Aviv, 2006. [Rus.]
- Biologiya severo-zapadnoy chasti Chornogo morya: biologiya i ekologiya*, Nauk. dumka, Kiev, 2006. [Rus.]
- Black Sea Environmental Series*, Unit. Nat. Publ., New York, Vol. 7, 1998.
- Bondarenko N.A. and Shchur L.A., *Algologia*, 17(1):26–41, 2007.
- Carmichael W.W., *Sci. Amer.*, 270(1):64–72, 1994.
- Cronberg G. and Annadotter H., *Manual on aquatic cyanobacteria: A photo guide and synopsis of their toxicology*, Denmark Int. Soc. Study Harm. Algae and Unit. Nat. Educat., Sci. and Cult. Organisation, Denmark, 2006.
- Elser J.J., *Freshwat. Biol.*, 42:537–543, 1999.
- Guseva K.A., *Trudy biol. st. «Borok»*, (3):112–124, 1958.
- Ivanov A.I., *Biologiya severo-zapadnoy chasti Chornogo morya*, Nauk. dumka, Kiev, pp. 59–75, 1967. [Rus.]
- Ivanov A.I., *Fitoplankton ustevykh oblastey rek severo-zapadnogo Prichernomor'ya*, Nauk. dumka, Kiev, 1982. [Rus.]
- Ivanov A.I., *Issledovaniya planktona Chornogo i Azovskogo morey*, Nauk. dumka, Kiev, pp. 17–35, 1965.
- Ivanov O.I., *Nauk. zap. Odes. biol. st.*, (1):6–33, 1959.
- Jyżwiak T., Mazur-Marzec H., and Pliński M., *J. Oceanol. and Hydrobiol. Stud.*, 37(4):115–121, 2008.
- Karmaykl V.V. and Chernaenko V.M., *Usp. sovrem. biol.*, 112(2):216–224, 1992.
- Komárek J. and Hauer T., *CyanoDB. Cz – On-line database of cyanobacterial genera*, Word-wide electron. publ., Univ. of South Bohemia & Inst. of Bot. AS CR, <http://www.cyanodb.cz>
- Kondratyeva N.V., Kovalenko O.V., and Prikhodkova L.P., *Viznachnik prsnovodnikh vodorostey Ukrayinskoyi RSR*, Vol. 1, Kyiv, 1984. [Ukr.]
- Kondratyeva N.V., *Viznachnik prsnovodnikh vodorostey Ukrayinskoyi RSR*, Vyp. I, Vid-vo AN URSR, Kyiv, 1968. [Ukr.]

- Kovalenko O.V., *Flora vodorostey Ukrayini. Sinozeleni vodorosti. Poryadok khrokokalni*, Kyiv, Vol. 1, 2009. [Ukr.]
- Matishov G.G. and Fushstein T.V., *On the problem of harmful «water blooming» in the Azov Sea* / <http://zhurnal.ape.relarn.ru/articles/2003/022>, pp. 213–225.
- Mikheeva T.M. and Lukyanova E.V., *Izv. Samar. NTs RAN*, 8(1):125–140, 2006.
- Moncheva S. and Parr B., *Manual for phytoplankton sampling and analysis in the Black Sea*, pp. 68, 2010.
- Nesterova D.A., *Algologia*, 11(4):502–513, 2001.
- Nesterova D.A., *Ekosistema vzmorya ukrainskoy delty Dunaya*, Astroprint, Odessa, pp. 159–180, 1998. [Rus.]
- Paerl H.W. and Fulton R.S., *Ecology of Harmful Marine Algae*, Springer, Berlin, pp. 95–107, 2006.
- Pliński M., Mazur-Marzec H., Jyżwiak T., and Kobos J., *J. Oceanol. and Hydrobiol. Stud.*, 36(1):125–137, 2007.
- Ramezanzpour Z., Imanpour J., Arshad U., and Mehdinezhad K., *Intergovern. Oceanogr. Commis. UNESCO*, (44):10–11, 2011.
- Report of the ICES/HELCOM Steering Group on Quality Assurance of Biological Measurements in the Baltic Sea ICES Headquarters* (Copenhagen, 25–28 Febr., 2003), Copenhagen, p. 69, 2003.
- Sirenko L.A. and Gavrilenko M.Ya., *«Tsvetenie» vody i evtrofirovanie*, Nauk. dumka, Kiev, 1978. [Rus.]
- Sivonen K. and Jones G., *Toxic Cyanobacteria in water: A guide to their public health consequences, monitoring and management*, Spon Press, London, pp. 41–111, 1999.
- Tsarenko P.M., Wasser S.P., and Nevo E., *Algae of Ukraine: Diversity, Nomenclature, Taxonomy, Ecology and Geography*, Vol. 1, A.R.A. Gantner Verlag K.-G., Ruggell, 2006.

ISSN 0868–8540. *Algologia*. 2015, 25(3):278–296 <http://dx.doi.org/10.15407/alg25.03.278>

L.M. Terenko, D.A. Nesterova

Institute of Marine Biology, NAS Ukraine,
37 Pushkinskaya St., 65011 Odessa, Ukraine
e-mail: dina_nesterova@ukr.net

CYANOPROKARYOTA OF THE PLANKTON OF THE NORTHWESTERN BLACK SEA (UKRAINE)

The results of the study of species composition, abundance and biomass of planktic *Cyanoprokaryota* of the northwestern part of the Black Sea are presented. Totally 63 species of cyanophytes were recorded. *Aphanocapsa salina*, *Aph. salina*, *Dolichospermum affine*, *Anabaenopsis elenkinii*, *A. seriata*, *Pseudanabaena limnetica*, *Oscillatoria limosa*, *Microcystis wesenbergii* and *Planktothrix* sp. are first cited for the Black Sea. In recent years mass development of *Cyanoprokaryota* causes water blooms in the summer and early autumn worsening water quality. Dominant species are *Anabaena spiroides*, *Aphanizomenon flosaquae*, *Nodularia spumigena*, *Oscillatoria kisselevii*, *Spirulina laxissima* and *Microcystis aeruginosa*. The dynamics of abundance and biomass, a share of *Cyanoprokaryota* in the structure of phytoplankton and possible causes of water bloom are discussed.

Key words: *Cyanoprokaryota*, cyanobacteria, plankton, taxonomic structure, water bloom, eutrophication, northwestern Black Sea.