РЯБУШКО Л.И., БОНДАРЕНКО А.В., ШИРОЯН А.Г.

Федеральный исследовательский центр РАН,
просп. Ленинский, 38, корп. 3, Москва 119991, Россия
larisa.ryabushko@yandex.ru

ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ ЭПИФИТОНА *BRYOPSIS PLUMOSA* (HUDSON) C.AGARDH (*CHLOROPHYTA*, *BRYOPSIDALES*) ИЗ ЧЁРНОГО И ЭГЕЙСКОГО МОРЕЙ

Исследовано видовое разнообразие бентосных *Bacillariophyta* эпифитона зелёной водоросли *Bryopsis plumosa* из Чёрного моря (бухты крымского побережья), а также о. Родос и банки Монселл Эгейского моря. Представлен список 54 таксонов, принадлежащих 3 классам, 12 порядкам, 25 семействам, 35 родам. В Карантинной, Казачьей и Коктебельской бухтах обнаружено 36 видов, на о. Родос – 28 с преобладанием бентосных форм (более 90%). Выявлено 7 общих видов: *Achnanthes brevipes*, *Ardissonea crystallina*, *Cocconeis scutellum*, *Grammatophora marina*, *Licmophora abbreviata*, *Striatella unipunctata* и *Tabularia tabulata*. Наиболее разнообразно представлен род *Licmophora* (6 видов). Отмечено 5 новых для Эгейского моря видов: *Actinocyclus curvatus*, *Ardissonea fulgens*, *Diatomella salina* var. *septata*, *Eunotia bilunaris* и *Planothidium hauckianum*. Во флоре преобладают морские (43%) и солоноватоводно-морские виды (37%). Выявлено 25 видов-индикаторов сапробности воды. Из фитогеографических элементов значительную долю составляют аркто-бореально-тропические и бореально-тропические виды (41%), а также космополиты (33%), которые имеют широкий ареал распространения и относятся к массовым видам микрофитобентоса морей. Сравнение видового состава эпифитона *B. plumosa* из разных географических регионов Крыма показало значительное различие их флор. Отмечено всего 4 общих вида: *Hyalodiscus scoticus*, *A. crystallina*, *G. marina* и *T. tabulata*. Впервые получены количественные данные о *Bacillariophyta* в эпифитоне *B. plumosa*. Численность сообщества *Bacillariophyta* $(2,3–14,4) \cdot 10^3$ кл $\cdot$ см⁻² и их биомасса 0,001–0,004 мг $\cdot$ см⁻² зарегистрированы в Коктебельской бухте в мае и $394 \cdot 10^3$ кл $\cdot$ см⁻² с биомассой 0,254 мг $\cdot$ см⁻² – в Карантинной бухте в марте.

Ключевые слова: *Bacillariophyta*, *Chlorophyta*, *Bryopsis plumosa*, эпифитон, *Bacillariophyta*, Чёрное море, Эгейское море

Введение

Bacillariophyta являются основным компонентом микрофитобентоса морей. Они доминируют по количеству видов, численности и распространённости во всех экотопах моря. Бентосные диатомовые водоросли составляют 75–90% общего количества видов микрофитобентоса (Рябушко, 2013). Водоросли-макрофиты отдела *Chlorophyta*, как

© Рябушко Л.И., Бондаренко А.В., Широян А.Г., 2019

субстраты для поселения *Bacillariophyta*, ещё недостаточно изучены (Прошкина-Лавренко, 1963; Кучерова, 1969; Рябушко, 2013; Рябушко и др., 2013). Исследования видового состава *Bacillariophyta* эпифитона некоторых *Chlorophyta* в Чёрном море показали, что зелёные, как и другие виды водорослей-макрофитов, могут заселяться диатомовыми (Рябушко, 1994, 2013; Рябушко и др., 2013). Исследование *Bacillariophyta* эпифитона разных видов макрофитов, играющих важную синергическую, экологическую и практическую роль в море, весьма актуально. Данные о диатомовых эпифитона одного и того же вида макрофита из Чёрного и Эгейского морей отсутствуют, но они представляют научный интерес для сравнения флор из разных географических регионов.

Цель работы — изучить видовое разнообразие *Bacillariophyta* эпифитона зелёной водоросли *Bryopsis plumosa* (Huds.) Agardh из Чёрного и Эгейского морей, обобщить и сравнить полученные данные.

Материалы и методы

Материалом для исследования обрастаний диатомовыми водорослями послужили образцы талломов зелёной водоросли-макрофита *B. plumosa* (рис. 1).

Рис. 1. Слоевища *Bryopsis plumosa* из Коктебельской бухты Чёрного моря

Водоросль имеет перисто-разветвлённые слоевища осевого типа, похожие на перо птицы, и является привлекательным субстратом для заселения талломов бентосными *Bacillariophyta*. Образцы талломов *B. plumosa* отбирали в трех районах крымского побережья Чёрного моря (I–III) и двух районах Эгейского моря (IV–V) (рис. 2).

Районы I и II юго-западного Крыма: **Казачья бухта** (рис. 2, I), 27 января 1989 г., глубина 5–7 м, солёность 17–18‰ и температура воды 7 °С; **Карантинная бухта** (район II), 4 марта 2019 г., глубина 6 м, солёность 18‰ и температура воды 10 °С в районе марихозяйства по выращиванию моллюсков (Севастополь); район III, восточный Крым: **Коктебельская бухта**, 2 мая 2018 г., глубина 0,5–1,0 м, солёность 17,9‰ и температура воды 17,5 °С. Районы исследования IV, V в Эгейском

море: район IV – банка Монселл ($39^{\circ}13'1''$ с.ш. и $25^{\circ}17'7''$ в.д.), 14 июля 1989 г., глубина 97 м, солёность 39,72‰, прозрачность воды по диску Секки 28 м и температура воды 14,2 °С; район V – о. Родос, 1 октября 1988 г., глубина 0,5 м.

Рис. 2. Карта-схема районов исследования в Чёрном (I–III) и Эгейском морях (IV, V)

Пробы *Bacillariophyta* изучали в световых микроскопах (СМ) «БИОЛАМ Л-212» и С. Zeiss «Axioskop 40» с программным обеспечением AxioVision Rel. 4.6, X400–2500 и объективом масляной иммерсии (10x100), а также в электронном сканирующем микроскопе (СЭМ) марки PL (Рябушко, 2013).

В работе использованы собственные постоянные препараты *Bacillariophyta*, которые хранятся в диатомотеке ФИЦ ИнБЮМ им. А.О. Ковалевского РАН (Севастополь). Приведены микрофотографии видов *Bacillariophyta*, выполненные в СМ и СЭМ. Для определения видов использовали следующие литературные источники: Диатомовый ..., 1950; Прошкина-Лавренко, 1963; Макарова, 1968; Гусяков и др., 1992; Рябушко, 2013; Рябушко, Бегун, 2016; Smith, 1853; Tremarin et al., 2008; Eskinazi-Leza et al., 2010; Guiry, Guiry, 2019. Сапробность видов указана по: Рябушко, Бегун (2015) и Барина и др. (Barinova et al., 2019).

Результаты

В процессе исследования *Bacillariophyta* эпифитона *B. plumosa* в Черном и Эгейском морях обнаружено 54 вида и внутривидовых таксона водорослей, принадлежащих 3 классам, 12 порядкам, 25 семействам, 35 родам (в Чёрном море – 36 видов, в Эгейском – 28). Отмечено 7 общих видов: *Achnanthes brevipes*, *Ardissonea crystallina*, *Cocconeis scutellum*, *Grammatophora marina*, *Licmophora abbreviata*, *Striatella unipunctata*, *Tabularia tabulata* и 5 видов, новых для Эгейского моря: *Actinocyclus curvatulus*, *Ardissonea fulgen*, *Diatomella salina* var. *septata*, *Eunotia. bilunaris*, *Planothidium hauckianum* (см. таблицу). Наиболее разнообразно был представлен род *Licmophora* С.А. Agardh (5 видов), остальные роды имели по 1–2 вида. Более 90% найденных таксонов составляли бентосные формы. Во флоре преобладали морские (43%) и солоноватоводно-

морские виды (37%). Отмечено 25 видов-индикаторов сапробности воды (см. таблицу). Из фитогеографических элементов значительную часть составляли аркто-бореально-тропические и бореально-тропические виды (41%), а также космополиты (33%), имеющие широкий ареал распространения и относящиеся к массовым видам микрофитобентоса морей.

Сравнение видового состава эпифитона бриопсис из разных географических регионов Крыма — Карантинной (20 видов) и Коктебельской (19 видов) бухт — показало при одинаковом количестве обнаруженных видов значительные различия флор. Отмечено только 4 общих вида: *Hyalodiscus scoticus*, *A. crystallina*, *G. marina* и *T. tabulata*.

В Казачьей бухте на талломах бриопсис и красной водоросли *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf., у мыса Песчаный в районе Севастополя на талломах красной водоросли *Laurencia papillosa* (C.Agardh) Greville ($N = 500$ кл. · см⁻²) и зелёной водоросли *Ulva rigida* C.Agardh ($N = 30$ кл. · см⁻²), а также в микрофитобентосе Филлофорного поля Зернова в северо-западной части Чёрного моря (Рябушко, 1991а, б, 1994, 2013) впервые зарегистрировано массовое развитие довольно редкого бентосного крупноклеточного вида диатомовой водоросли *Toxarium undulatum* (= *Synedra undulata* J.W.Bailey) (рис. 3).

Рис. 3. Фрагменты панцирей *Toxarium undulatum* с о. Родос, Эгейское море

В эпифитоне *B. plumosa* в Казачьей бухте в сообществе диатомовых отмечено множество колоний *Toxarium undulatum*, в состав которых входило по 3–4 и даже 9 клеток. Нами изучена размерная структура естественных популяций диатомей в количестве 20 клеток и более: длина створок составляла 516,6–680,4 мкм, ширина 5,6–8,7 мкм, ширина панциря была стабильной — 11,2 мкм. Впервые вид указан в 1903 г. в списке бентосных *Bacillariophyta* Чёрного моря К.С. Мережковским (1903). Водоросль встречалась на рыхлых и каменистых грунтах, в эпифитоне макрофитов, эпизооне моллюсков на глубине 10–22 м в Одесском, Тендровском, Джарылгачском заливах, у берегов Крыма и Кавказа (Кучерова, 1969; Рябушко, 1991а, б, 2013; Гусяков и др., 1992).

Таблица

Эколого-географические характеристики *Bacillariophyta* эпифитона *Bryopsis plumosa* из Чёрного и Эгейского морей

Таксон	Море		Эколого-географическая характеристика			
	Чёрное	Эгейское	МО	С	ЭФ	ФГ
<i>Achnanthes brevipes</i> C.A.Agardh 1824	K ₂	P	Б	β	СМ	К
<i>A. longipes</i> C.A.Agardh 1824	—	P	Б	β	М	АБТ
<i>Actinocyclus curvatus</i> Janisch 1878 *	—	P	БП	—	М	АБнот
<i>Amphora angusta</i> Gregory 1857	—	P	Б	β	СМ	К
<i>A. proteus</i> var. <i>oculata</i> f. <i>ambigua</i> Proschkina-Lavrenko 1963 *	—	P	Б	—	СМ	Б
<i>Ardissonea crystallina</i> (C.A.Agardh) Grunow 1880	K ₂ , K ₃	P	Б	β	СМ	БТ
<i>A. fulgens</i> (Greville) Grunow 1880 *	—	P	Б	—	М	БТ
<i>A. formosa</i> Hassall 1850	—	P	Б	—	М	БТ
<i>Bacillaria paxillifera</i> (O.F.Müller) T. Marsson 1901	K ₃	—	БП	β-о	СМ	К
<i>Berkeleya rutilans</i> (Trent. ex Roth) Grunow 1880	K ₃	—	Б	—	СМ	АБнот
<i>Caloneis liber</i> (W.Smith) Cleve 1894	K ₂	—	Б	—	М	К
<i>Cocconeis placentula</i> var. <i>intermedia</i> (Heiberg et M.Peragallo) Cleve 1895	K ₃	—	Б	—	ПС	АБ
<i>C. scutellum</i> Ehrenberg 1838	K ₃	БМ, P	Б	β	СМ	К
<i>Cocconeis</i> sp.	K ₃	—	Б	—	—	—
<i>Cylindrotheca closterium</i> (Ehrenberg) Reimer et Lewin 1964	K ₂	—	БП	β	М	К
<i>Diatoma tenuis</i> C.A.Agardh 1812	K ₂	—	БП	β-α	ПС	К
<i>Diatomella salina</i> var. <i>septata</i> (Nikolaev) I.V.Makarova 1968 *	—	P	Б	—	СМ	Б
<i>Diploneis coffeiformis</i> (A.W.F.Schmidt) P.Cleve 1894	—	P	Б	—	М	БТнот
<i>Eunotia bilunaris</i> (Ehrenberg) Schaarschmidt 1880 *	—	P	Б	—	ПС	БТнот
<i>Falcula media</i> var. <i>subsalina</i> Proschkina-Lavrenko 1963	K ₂	—	Б	—	М	В
<i>Grammatophora angulosa</i> Ehrenberg 1841	—	P	Б	—	М	К
<i>G. marina</i> (Lyngbye) Kützing 1844	K ₂ , K ₃	P	Б	β	М	К
<i>Halamphora coffeiformis</i> (C.A.Agardh) Levkov 2009	K ₂	—	Б	α	СМ	АБТ
<i>H. hyalina</i> (Kützing) Rimet et R.Jahn 2018	K ₂	—	Б	β	М	АБТнот

<i>Haslea ostrearia</i> (Gaillon) Simonsen 1974	K ₂	—	Б	—	М	Б
<i>Hyalodiscus scoticus</i> (Kützing) Grunow 1880	K ₂ , K ₃	—	БП	β	CM	К
<i>Licmophora abbreviata</i> C.A.Agardh 1831	K ₂	БМ, P	Б	β	М	К
<i>L. dalmatica</i> (Kützing) Grunow 1867	K ₃	—	Б	—	—	Б
<i>L. flabellata</i> (Greville) C.A.Agardh 1830	K ₂	—	Б	β	М	БТ _{НОТ}
<i>L. gracilis</i> (Ehrenberg) Grunow 1880	K ₃	—	Б	—	М	АБТ
<i>L. hastata</i> Mereschkowsky 1901	K ₂	—	Б	—	М	Б
<i>L. paradoxa</i> (Lyngbye) C.A.Agardh 1828	—	P	Б	—	М	К
<i>Melosira moniliformis</i> (O.F.Müller) C.A.Agardh 1824 var. <i>moniliformis</i>	—	P	БП	β	CM	К
<i>M. moniliformis</i> var. <i>subglobosa</i> (Grunow) Hustedt 1927	K ₂	—	БП	β	CM	Б
<i>N. ramosissima</i> (C.A.Agardh) Cleve 1895	K ₂	—	Б	—	CM	АБТ
<i>Navicula</i> sp.	K ₃	—	Б	—	—	—
<i>Nitzschia lanceolata</i> W.Smith 1853	K ₃	—	Б	β	—	БТ _{НОТ}
<i>N. sigma</i> (Kützing) W.Smith 1853	K ₂	—	Б	о	С	АБТ
<i>N. tenuirostris</i> Mereschkowsky 1901	K ₃	—	Б	—	—	Б
<i>Parlibellus delognei</i> (Van Heurck) E.J.Cox 1988	K ₃	—	Б	—	—	АБТ
<i>Planothidium hauckianum</i> (Grunow) Round et Bukhtiyarova 1996 *	—	P	Б	—	ПС	БТ _{НОТ}
<i>Pleurosigma elongatum</i> W.Smith 1852	—	P	Б	β	CM	К
<i>Podosira hormoides</i> (Montagne) Kützing 1844	—	P	Б	—	М	К
<i>Psammodictyon panduriforme</i> var. <i>minor</i> (Grunow) L.I.Ryabushko 2006	—	P	Б	—	М	БТ
<i>Rhabdonema arcuatum</i> (Lyngbye) Kützing 1844	—	P	Б	—	М	К
<i>Striatella delicatula</i> (Kützing) Grunow 1885	K ₃	—	Б	—	CM	АБТ
<i>S. unipunctata</i> (Lyngbye) C.A.Agardh 1832	K ₂	P	Б	—	М	БТ
<i>Surirella fastuosa</i> Ehrenberg 1840	—	P	Б	—	М	АБТ _{НОТ}
<i>Tabularia fasciculata</i> (C.Agardh) D.M.Williams et Round 1986	—	P	Б	β-α	CM	К
<i>T. parva</i> (Kützing) D.M.Williams et Round 1990	K ₃	—	Б	α	CM	АБТ
<i>T. tabulata</i> (C.A.Agardh) Snoeijs 1992	K ₂ , K ₃	БМ, P	Б	β-α	CM	К
<i>Toxarium undulatum</i> J.W.Bailey 1854	K ₁	P	Б	—	М	АБТ

<i>Trachyneis aspera</i> (Ehrenberg) Cleve 1894	K ₃	—	Б	β	М	АБТнот
<i>Tryblionella coarctata</i> (Grunow) D.G.Mann 1990	—	Р	Б	α	СМ	Б
<i>Undatella lineolata</i> (Ehrenberg) L.I.Ryabushko 2006	K ₂	—	Б	β	—	АБТ
Всего	36	28		25		

Условные обозначения. (—) — Данные отсутствуют; (*) — новый вид. МО — местообитание: Б — бентосный, БП — бентопланктонный.

Районы исследования в Чёрном море: бухты K₁ — Казачья, K₂ — Карантинная, K₃ — Коктебельская; в Эгейском море: БМ — банка Монселл, Р — о. Родос.

ЭФ — экологические формы: М — морской вид, СМ — солоноватоводно-морской, С — солоно-ватоводный, ПС — пресноводно-солоноватоводный. S — индексы сапробности: α — альфамезосапробионт, β — бетамезосапробионт, β-α — бета-альфамезосапробионт, о — олигосапробионт.

ФГ — фитогеографические элементы флоры: Б — бореальный, АБ — аркто-бореальный, БТ — бореально-тропический, АБТ — аркто-бореально-тропический, К — космополит, нот — нотальный вид, указанный в южном полушарии.

Были отмечены клетки 500–1050 мкм дл., 5–8 мкм шир. Клетки черноморских экземпляров составляли 422–1146 мкм дл., 6,0–9,5 мкм шир. и были значительно длиннее, чем указано в диагнозе этого вида в справочниках (400–500 мкм дл.) (Прошкина-Лавренко, 1963). В августе 2019 г. вид обнаружен также в зал. Донузлав Чёрного моря с наименьшей длиной клетки 414 мкм и наибольшей — 921 мкм (Давидович и др., 2019). На о. Родос вид найден в эпизооне бриопсис (см. рис. 3, таблицу).

В Карантинной бухте в районе марихозияства по выращиванию мидий и устриц в марте 2019 г. на глубине 6 м при солёности воды 18‰ и *t* 10 °С в эпифитоне бриопсис обнаружено 20 видов *Bacillariophyta*, принадлежащих 17 родам (см. таблицу). Наибольшая численность диатомовых в эпифитоне бриопсиса перистого составляла $394 \cdot 10^3$ кл. · см⁻², биомасса — 0,254 мг · см⁻².

Флора диатомовых *B. plumosa* Коктебельской бухты в мае 2018 г., на глубине 0,5–1,0 м, при солёности воды 17,9‰ и *t* 17,5 °С была представлена 19 видами из 13 родов (см. таблицу). Значения численности сообщества *Bacillariophyta* составляли $(2,3–14,4) \cdot 10^3$ кл. · см⁻², биомассы — 0,001–0,004 мг · см⁻².

Летом 1989 г. в Эгейском море на банке Монселл на глубине 97 м обнаружен *B. plumosa*. В эпифитоне водоросли в прижизненном состоянии отмечено массовое развитие колоний *L. abbreviata* и *T. tabulata*, а также одношовного вида *Cocconeis scutellum* (Ryabushko, 1999).

В октябре 1988 г. исследованы *Bacillariophyta* гербария *B. plumosa* с о. Родос, обнаруженные на глубине 0,5 м. Изначально эти образцы макрофита не были предназначены для изучения их обростания

диатомовыми водорослями, поэтому, возможно, часть сухой эпифитной массы была утрачена. В результате исследования структуры створок *Bacillariophyta* с помощью СМ и СЭМ нам удалось идентифицировать 28 видов диатомовых, принадлежащих 21 роду (см. таблицу).

Ниже представлены микрофотографии некоторых массовых, редких и новых видов бентосных *Bacillariophyta* Эгейского моря, выполненные с использованием СМ и СЭМ. На них отмечены сообщества (рис. 4–6) и одиночные створки (рис. 8–22) диатомовых. Это массовые виды *A. longipes* (рис. 4, а; 10), *T. coarctata* (рис. 4, б; 9), *G. marina* (рис. 5, а; 6, б; 12), *G. angulosa* (рис. 6, а; 7, в; 11), *L. abbreviata* (рис. 5, в; 7, б), *S. unipunctata* (рис. 5, г; 6, в), *T. tabulata* (рис. 14), *A. fulgens* (рис. 13, а–в; см. фото 1, 5).

Рис. 4, 5. СМ. Сообщества *Bacillariophyta* в эпифитоне *Bryopsis plumosa*: *Achnanthes longipes* (4, а), *Tryblionella coarctata* (4, б), *Grammatophora marina* (5, а), *Actinocyclus curvatulus* (5, б), *Licmophora abbreviata* (5, в), *Striatella unipunctata* (5, г)

Рис. 6–9. СМ. Сообщества диатомовых водорослей в эпифитоне *Bryopsis plumosa*: *Grammatophora angulosa* (6, а; 7, в); *G. marina* (6, б); створка *Striatella unipunctata* и её фрагмент (6, в); *Eunotia bilunaris* (7, а; 8); *Licmophora abbreviata* (7, б); *Tryblionella coarctata* (9)

На о. Родос впервые обнаружены виды *Toxarium undulatum* (рис. 3), *Eunotia bilunaris* (рис. 7, а; 8), *Seminavis ventricosa* (рис. 16) и *Planothidium hauckianum* (рис. 17), клетки 25,6 мкм дл., 10,1 мкм шир., 10–11 штрихов в 10 мкм, *Diploneis coffeiformis* (рис. 18), клетки 19,4 мкм дл.,

10 мкм шир., 12–13 штрихов в 10 мкм, *Diatomella salina* var. *septata* (рис. 20), *Rhabdonemta arcuatum* (рис. 21). Отмечена также aberrantная форма верхней створки *Cocconeis scutellum* (рис. 19, а, б). Такие формы панцирей довольно часто встречаются у видов рода *Cocconeis* Ehrenb. в микрофитобентосе Чёрного и Японского морей (Николаев, 1970; Гусяков и др., 1992; Рябушко, Бегун, 2016), а также в водах Антарктики (Рябушко, 2016).

Изучены некоторые виды *Bacillariophyta* в СЭМ, впервые обнаруженные в Эгейском море. Ниже представлены их микрофотографии, на которых видна ультраструктура панцирей (см. фото).

Рис. 10–13. СМ. Фрагмент панциря (виден двойной ряд ареол) *Achnanthes longipes* (10); панцирь *Grammatophora angulosa* (11); колония *G. marina* (12); *Ardissonaea fulgens* — фрагменты вершины (13, а, б) и центральной части створок (13, в)

Фото. СЭМ. Общий вид сообществ *Bacillariophyta* в эпифитоне *Bryopsis plumosa* (1): *Licmophora abbreviata*, *Achnanthes longipes*, створка *Ardissonaea fulgens*; вид створки *Pleurosigma elongatum* (2); вид панцирей *Achnanthes longipes* (3) и *Amphora proteus* var. *oculata* f. *ambigua* (4); фрагменты центральной внутренней части панциря *Ardissonaea fulgens* (5) и вершины внешней его части (6)

Рис. 14–22. СМ. *Tabularia tabulata* (14); *Striatella unipunctata* (15); *Seminavis ventricosa* (16); *Planothidium hauckianum* (17); *Diploneis coffeiformis* (18); aberrантная форма верхней створки *Cocconeis scutellum* (19, а, б); *Diatomella salina* var. *septata* (20); колония *Rhabdonemta arcuatum* (21); панцирь *Achnanthes brevipes* (22)

Обсуждение

Анализ собственных и литературных данных эколого-географического распространения зелёной водоросли *B. plumosa* показал, что вид

является солоноватоводно-морским, аркто-бореально-тропическим и нотальным, широко распространённым в различных морях Мирового океана. Он обнаружен в Атлантическом, Тихом и Индийском океанах, Средиземном, Эгейском, Красном и Азовском морях, у западного побережья Гренландии и о. Исландии, на Британских, Азорских, Канарских и Фарерских островах, от Британской Колумбии до Калифорнии, у берегов Ямайки, Португалии, Испании, Франции, Норвегии, Сенегала, Ганы, Мавритании, Африки, Японии и Австралии (Калугина-Гутник, 1975). В Чёрном море водоросль отмечена в северо-западной части, включая Одесский залив, вдоль крымского побережья в Каркинитском заливе, Севастопольской и Казачьей бухтах, Прикерченском районе, а также в Новороссийской бухте, у берегов Болгарии, Румынии и Турции (Калугина-Гутник, 1975). Обнаружена в марте 1988 г. в Карантинной бухте и подробно описана морфологическая структура слоевища бриопсиса перистого, которому свойственна осевая структура (Празукин, 2007).

Систематический состав *Bacillariophyta* эпифитона зелёных водорослей-макрофитов Чёрного моря впервые начали изучать в 60-х гг. XX ст. (Прошкина-Лавренко, 1963; Кучерова, 1969), их количество определяли по степени обрастания макрофитов. Однако А.И. Прошкина-Лавренко (1963) считала, что *B. plumosa* в Чёрном море не обрастает диатомовыми водорослями; З.С. Кучерова (1969) отнесла вид к сильно обрастающим. О.С. Короткевич (1960) отмечала, что чем сильнее ветвящиеся слоевища водорослей, тем они лучше заселяются диатомовыми по сравнению с гладким и плотным талломом макрофита, что впоследствии подтвердили другие авторы (Рябушко, 1994, 2013; Рябушко и др., 2013).

Так, при изучении структуры сообществ *Bacillariophyta* у мыса Песчаный (Севастополь) в открытой части Чёрного моря на глубине до 20 м в летний период соотношение численности диатомей в эпифитоне 15 видов *Phaeophyta*, *Rhodophyta* и *Chlorophyta*, соответственно, составляло 20 : 8 : 1 (Рябушко, 1994). В период спороношения и активного выхода продуктов размножения, например у зелёной водоросли *Ulva rigida*, слоевища не обрастают микрофитами (Рябушко, 2013). Поэтому при изучении *Bacillariophyta* эпифитона макрофитов, вероятно, следует учитывать физиологическое состояние макрофита-базифита и сроки его вегетации. Сравнительный анализ видового состава диатомовых эпифитона *B. plumosa* в разных экологических условиях обитания и в разное время года показал, что, несмотря на определённое сходство флор двух морей, имеются различия в наличии или отсутствии тех или иных видов водорослей. Отметим некоторые виды, которые не обнаружены на талломах бриопсиса в изучаемых регионах, но зарегистрированы только на о. Родос: *A. fulgens*, *A. formosa*, *E. bilunaris* и *D. salina* var. *septata*. Вид *E. bilunaris* впервые обнаружен нами в Эгейском море, не указан в Чёрном море, но известен в Кандаляшском заливе Белого моря (Бондарчук, 1970). Мелкоклеточный

вид *D. salina* var. *septata* впервые найден и описан для эпифитона цистозир из Японского моря (Николаев, 1966, 1970; Макарова, 1968; Рябушко, 1986), а также впервые указан в Казачьей бухте Чёрного моря в эпифитоне *Gracilaria verrucosa* круглогодично (Рябушко, 1991а).

Заключение

Изучение диатомовой флоры эпифитона зелёной водоросли *Bryopsis plumosa* в разных условиях обитания в бентосе Чёрного и Эгейского морей показало их высокую встречаемость. Всего обнаружено 54 вида и внутривидовых таксонов с преобладанием 6 видов рода *Licmophora*, которые являются облигатными видами-обрастателями разнообразных субстратов в море. В бухтах крымского побережья Чёрного моря найдено 36 видов, на о. Родос — 28 с преобладанием бентосных форм (более 90%), выявлено 7 общих видов. Для Эгейского моря отмечено 5 новых видов: *Actinocyclus curvatulus*, *Ardissonea fulgens*, *Diatomella salina* var. *septata*, *Eunotia bilunaris* и *Planothidium hauckianum*. Видовой спектр флоры *Bacillariophyta* из двух морей имеет общие черты сходства и различия, которые заключаются в отсутствии или наличии тех или иных видов водорослей. Во флоре преобладают морские и солоноватоводно-морские виды. Зарегистрировано 25 видов-индикаторов сапробности воды. Значительную долю в сообществе составляют аркто-бореально-тропические и бореально-тропические виды (41%), а также космополиты (33%). Наибольшие значения их численности и биомассы отмечены в Карантинной бухте в марте, наименьшие — в Коктебельской бухте в мае.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ РАН № АААА-А18-118021350003-6. Образцы гербария *Bryopsis plumosa* для диатомового анализа предоставлены сотрудницей Л.Д. Кулибакиной.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Диатомовый анализ. 1950. В кн.: *Определитель ископаемых и современных диатомовых водорослей*. Кн. 3 / Под ред. А.И. Прошкиной-Лавренко. Л.: Госиздат. 398 с.
- Бондарчук Л.Л. 1970. *Бентосные диатомеи Кандашского залива Белого моря*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва. 21 с.
- Гусляков Н.Е., Закордонец О.А., Герасимюк В.П. 1992. *Атлас диатомовых водорослей бентоса северо-западной части Чёрного моря и прилегающих водоёмов*. Киев: Наук. думка. 112 с.
- Давидович Н.А., Давидович О.И., Подунай Ю.А., Полякова С.Л., Балычева Д.С., Воробьева И.А. 2019. Размерные характеристики крупнейшей черноморской диатомеи *Toxarium undulatum* Bailey в природной популяции озера Донузлав.

- В кн.: *Материалы II Национальной научно-практической конференции* (Керчь, 15–17 мая 2019 г.). Симферополь. С. 43–47.
- Калугина-Гутник А.А. 1975. *Фитобентос Черного моря*. Киев: Наук. думка. 247 с.
- Короткевич О.С. 1960. Диатомовая флора литорали Баренцева моря. *Труды ММБИ*. 1: 68–338.
- Кучерова З.С. 1969. Динамика диатомовых обрастаний на черноморских макрофитах. *Биол. моря*. 18: 114–122.
- Макарова И.В. 1968. О систематическом положении водорослей родов *Naviculopsis* Nik. и *Diatomella* Grev. *Новости систем. низш. раст.* 3: 21–25.
- Мережковский К.С. 1903. Список диатомовых Чёрного моря. *Бот. записки*. 19: 50–88.
- Николаев В.А. 1966. Новый род и вид *Naviculopsis septata* Nik. (*Bacillariophyta*). *Новости систем. низш. раст.* (3): 21–23.
- Николаев В.А. 1970. *Диатомовые водоросли бентоса залива Посет Японского моря*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ленинград. 227 с.
- Празукин А.В. 2007. Различные приёмы описания фитосистем разного уровня организации на примере зелёной водоросли бриопсис (*Bryopsis* Lamouroux) Чёрного моря. *Мор. экол. журн.* 6(1): 66–87.
- Прошкина-Лавренко А.И. 1963. *Диатомовые водоросли бентоса Чёрного моря*. М., Л.: Наука. 243 с.
- Рябушко Л.И. 1986. *Диатомовые водоросли верхней сублиторали северо-западной части Японского моря*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Севастополь. 24 с.
- Рябушко Л.И. 1991а. Диатомовые водоросли — эпифиты *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Parnf. из Чёрного моря. *Альгология*. 1(3): 53–60.
- Рябушко Л.И. 1991б. *Микрофитобентос Филлофорного поля Зернова*. АН Украины. ИнБЮМ им. А.О. Ковалевского. Деп. в ВИНТИ 02.07.91, № 2981-В91. Севастополь. 28 с.
- Рябушко Л.И. 1994. Диатомовые водоросли обрастаний донной растительности у мыса Омега. *Альгология*. 4(1): 62–71.
- Рябушко Л.И. 2013. *Микрофитобентос Чёрного моря*. Ред. А.В. Гаевская. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. 416 с.
- Рябушко Л.И. 2016. Состояние изученности микрофитобентоса Аргентинских островов Антарктики. *Труды Беларус. гос. ун-та*. 11(1): 337–350.
- Рябушко Л.И., Балычева Д.С., Стрижак А.В. 2013. Диатомовые эпифитона некоторых видов зелёных водорослей-макрофитов и перифитона антропогенных субстратов крымского побережья Чёрного моря. *Альгология*. 23(4): 419–437. <https://doi.org/10.15407/alg23.04.419>
- Рябушко Л.И., Бегун А.А. 2015. *Диатомовые водоросли микрофитобентоса Японского моря*. Т. 1. Симферополь: Н. Оріанда. 288 с.
- Рябушко Л.И., Бегун А.А. 2016. *Диатомовые водоросли микрофитобентоса Японского моря (Синопис и Атлас)*. Т. 2. Севастополь: ПК КИА. 324 с.

- Barinova S., Bondarenko A., Ryabushko L., Kapranov S. 2019. Microphytobenthos as an indicator of water quality and organic pollution in the western coastal zone of the Sea of Azov. *Oceanol. and Hydrobiol. Stud.* 48(2): 125–139.
- Eskinazi-Leça E., Gonçalves da Silva Cunha M. da G., Santiago M.F., Palmeira Borges G.C., Cabral de Lima J.M., Da Silva M.H., De Paula Lima J., Menezes M. 2010. *Bacillariophyceae*. In: *Catálogo de plantas e fungos do Brasil*. Vol. 1. Ed. R.C. Forzza. Rio de Janeiro: Andrea Jakobsson Estúdio; Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Pp. 262–309.
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2019. *AlgaeBase*. World-wide electron. publ., Nat. Univ. Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; searched on 10 July 2019.
- Ryabushko L.I. 1999. Comparative analysis of composition and spatial distribution of the bottom microalgae of the Aegean Sea and Black Sea. In: *Oceanography of the Eastern Mediterranean and Black Sea. Similarities and differences of two interconnected basins*: Abstr. Int. Conf. Athens. Pp. 33–34.
- Smith W.F. 1853. *A Synopsis of the British Diatomaceae*. Vol. 1. London. 89 p.
- Tremarin P.I., Ludwig T.A.V., Filhodwig H.M. 2008. *Eunotia* Ehrenberg (*Bacillariophyceae*) do rio Guaraguaçu, littoral do Paraná, Brasil. *Acta Bot. Bras.* 22(3): 845–862.

Поступила 04.09.2019

Подписал в печать М.С. Куликовский

REFERENCES

- Bondarchuk L.L. 1970. *Benthic diatoms of Kandalash Bight of the White Sea*: PhD (Biol.) Abstract. Moscow. 21 p. [Rus.]
- Davidovich N.A., Davidovich O.I., Podani Y.A., Polyakov S.L., Balycheva D.S., Vorobyeva I.A. 2019. In: *II National scientific-practical conference* (Kerch, 15–17 May 2019). Simferopol. Pp. 43–47. [Rus.]
- Diatom analysis. Determinant of fossil and modern diatoms*. 1950. Ed. A.I. Proshkina-Lavrenko. Leningrad: State Publ. House. Book 3. 398 p. [Rus.]
- Eskinazi-Leça E., Gonçalves da Silva Cunha M. da G., Santiago M.F., Palmeira Borges G.C., Cabral de Lima J.M., Da Silva M.H., De Paula Lima J., Menezes M. 2010. *Bacillariophyceae*. In: *Catálogo de plantas e fungos do Brasil*. Vol. 1. Ed. R.C. Forzza. Rio de Janeiro: Andrea Jakobsson Estúdio; Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Pp. 262–309.
- Guiry M.D., Guiry G.M. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; searched on 10 July 2019.
- Guslyakov N.E., Zakordonets O.A., Gerasimuk V.P. 1992. *Atlas of benthos diatoms of the North-Western part of the Black Sea and adjacent reservoirs*. Kiev: Naukova Dumka Press. 112 p. [Rus.]
- Kalugina-Gutnik A.A. 1975. *Phytobenthos of the Black Sea*. Kiev: Naukova Dumka Press. 247 p. [Rus.]

- Korotkevich O.S. 1960. Diatom flora of the littoral of the Barents Sea. *Trudy MMBI*. 1: 68–338.
- Kucheroва Z.S. 1969. Dynamics of fouling diatoms on macrophytes of the Black Sea. *Biol. morya*. 18: 114–122.
- Makarova I.V. 1968. On the systematic position of algae genera *Naviculopsis* Nik. and *Diatomella* Grev. *Novosti sistemat. nizshikh rast.* 3: 21–25.
- Merezhkovskiy K.S. 1903. List of *Bacillariophyta* of Black Sea. *Bot. zapiski*. 19: 50–88.
- Nikolaev V.A. 1966. New genus and species of *Naviculopsis septata* Nik. (*Bacillariophyta*). *Novosti sistemat. nizshikh rast.* 3: 21–23.
- Nikolaev V.A. 1970. *Diatoms of the Gulf of Posyet benthos of the Sea of Japan*: PhD (Biol.) Diss. Leningrad. 227 p. [Rus.]
- Prazukin A.V. 2007. Different methods of describing phytosystems of different levels of organization on the example of green algae bryopsis (*Bryopsis* Lamouroux) of the Black Sea. *Mar. Ecol. J.* 6(1): 66–87.
- Proshkina-Lavrenko A.I. 1963. *Diatoms of the benthos of the Black Sea*. Moscow, Leningrad: Izd-vo AN SSSR. 243 p. [Rus.]
- Ryabushko L.I. 1986. *Diatoms of the upper sublittoral of the North-Western part of the Sea of Japan*: PhD (Biol.). Abstract. Sevastopol. 24 p. [Rus.]
- Ryabushko L.I. 1991a. Diatoms – epiphytes of *Gracilaria verrucosa* (Huds.) Papenf. from the Black Sea. *Algologia*. 1(3): 53–60.
- Ryabushko L.I. 1991b. *Microphytobenthos of the Zernov Phyllophore field*. Sevastopol. 28 p. DEP. in VINITI 02.07.91, No 2981-B91. [Rus.]
- Ryabushko L.I. 1994. Fouling diatoms of the benthic plants of the Black Sea by Omega Cape. *Algologia*. 4(1): 62–71.
- Ryabushko L.I. 2013. *Microphytobenthos of the Black Sea*. Ed. A.V. Gaevskay. Sevastopol: EKOCI-Gidrofizika. 416 p. [Rus.]
- Ryabushko L.I. 2016. The state of knowledge of microphytobenthos in the Argentine Islands of Antarctica. *Proceedings of the Belarus. State Univ.* 11(1): 337–350. [Rus.]
- Ryabushko L.I., Balicheva D.S., Strizhak A.V. 2013. Diatom epiphyton of some species of green algae-macrophytes and periphyton of anthropogenic substrates of the Crimean coastal of the Black Sea. *Algologia*. 23(4): 419–437. <https://doi.org/10.15407/alg23.04.419>
- Ryabushko L.I., Begun A.A. 2015. *Diatoms of the microphytobenthos of the Sea of Japan*. Simferopol: H. Orianda. Vol. 1. 288 p. [Rus.]
- Ryabushko L.I., Begun A.A. 2016. *Diatoms of the microphytobenthos of the Sea of Japan (Synopsis and Atlas)*. Sevastopol: PK «KIA». Vol. 2. 324 p. [Rus.]
- Ryabushko L.I. 1999. Comparative analysis of composition and spatial distribution of the bottom microalgae of the Aegean Sea and Black Sea. In: *Oceanography of the Eastern Mediterranean and Black Sea. Similarities and differences of two interconnected basins*: Abstr. Intern. conf. Athens. Pp. 33–34.
- Smith W.F. 1853. *A Synopsis of the British Diatomaceae*. London. Vol. 1. 89 p.
- Tremarin P.I., Ludwig T.A. V., Filhodwig H.M. 2008. *Eunotia* Ehrenberg (*Bacillariophyceae*) do rio Guaraguaçu, littoral do Paraná, Brasil. *Acta Bot. Bras.* 22(3): 845–862.

Ryabushko L.I., Bondarenko A.V., Shiroyan A.G.

¹Federal Research Center of RAS,

38 Lenin Avenue, build. 3, Moscow 119991, Russia

DIATOMS of *BRYOPSIS PLUMOSA* (HUDSON) C.AGARDH (*CHLOROPHYTA*,
BRYOPSIDALES) EPIPHYTON FROM THE BLACK AND AEGEAN SEAS

Species diversity of epiphytic *Bacillariophyta* inhabiting benthic green alga *Bryopsis plumosa* in the Black (the bays of the Crimean coast) and Aegean (coasts of Rhodes and Monsell bank) seas was studied. A list of 54 taxa belonging to 3 classes, 12 orders, 25 families, and 35 genera is presented. Thirty-six species were found in the Quarantine, Cossack, and Koktebel bays of the Black Sea, and 28 species – in the samples from the Aegean Sea. Most of the species (more than 90%) are known as benthic forms. Seven common species were identified: *Ahnanthes brevipes*, *Ardissonea crystallina*, *Cocconeis scutellum*, *Grammatophora marina*, *Licmophora abbreviata*, *Striatella unipunctata*, and *Tabularia tabulata*. The genus *Licmophora* (6 species) is most diverse. Five taxa new to the Aegean were noted: *Actinocyclus curvatulus*, *Ardissonea fulgens*, *Diatomella salina* var. *septata*, *Eunotia bilunaris*, and *Planothidium hauckianum*. The flora is dominated by marine (43%) and brackish-water species (37%). Twenty-five species-indicators of water saprobity were identified. Of the phytogeographic elements, a significant proportion are arctic-boreal-tropical and boreal-tropical species (41%), as well as cosmopolitans (33%) are noted; these species have a wide range of distribution and belong to the mass species of microphytobenthos of the seas. A comparison of the species composition of *B. plumosa* epiphyton from different geographical regions of Crimea showed a significant difference: common species are *Hyalodiscus scoticus*, *A. crystallina*, *G. marina*, and *T. tabulata*. Quantitative data on *Bacillariophyta* in the epiphyton of *B. plumosa* were obtained for the first time. In the Koktebel Bay in May, the number and biomass of epiphytic *Bacillariophyta* ranged $(2.3–14.4) \cdot 10^3$ cells $\cdot$ cm⁻² and 0.001–0.004 mg $\cdot$ cm⁻², respectively. In the Quarantine Bay in March, the number of epiphytic diatoms was $394 \cdot 10^3$ cells $\cdot$ cm⁻², biomass – 0.254 mg $\cdot$ cm⁻².

Key words: *Bacillariophyta*, *Bryopsis plumosa*, *Chlorophyta*, epiphyton, water saprobity, Black Sea, Aegean Sea