

Особливості сезонної сукцесії фітопланктону в прибережній зоні Криму (Чорне море) у різні за кліматичними умовами роки (2009–2014)

Брянцева Ю.В.

*Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України,
вул. Терещенківська, 2, Київ 01601, Україна
brekall5@gmail.com*

Надійшла до редакції 25.09.2021. Після доопрацювання 18.10.2021. Підписана до друку 20.10.2021.
Опублікована 22.12.2021

Реферат. Досліджена динаміка фітопланктону різних функціональних комплексів видів за умов кліматичних змін. Відомо про довгостроковий вплив попередніх холодних зим на сезонну сукцесію фітопланктону та інтенсивність «цвітіння» у відкритих водах Чорного моря. У прибережній зоні цей зв'язок ще недостатньо вивчений. На основі регулярних моніторингових досліджень у прибережній зоні Севастополя (2009–2014) встановлено особливості протікання сезонної сукцесії в різні за кліматичними особливостями роки, на основі місячної температури поверхні моря. Роки з холодними осінньо-зимовими періодами, що їм передували (2012, 2014) відрізнялися від таких з теплими (2010, 2013) більш тривалим домінуванням за чисельністю діатомових комплексів, особливо дрібноклітинних видів, які характеризують початкову стадію сезонної сукцесії фітопланктону. Рівень розвитку діатомей і дінофлагеллят був мінімальним порівняно з іншими роками, з запізненням періодів максимумів. Теплі ж роки характеризувалися більш раннім розвитком. Як діатомові, так і дінофлагелляти досягали максимального розвитку в теплі роки навесні й восени. У роки помірних температурних умов (2009, 2011) їхній розвиток відбувався за аналогією з «холодними» або «теплыми» роками. Описана вище сукцесія типова для північно-західної частини Чорного моря, зокрема прибережної зони Севастополя, і відрізняється для північно-західної частини, описаної нами раніше (1992–1993). Відмінності полягали у збільшенні частки I і III стадій сукцесії за рахунок зниження II порівняно з 1992–1993 рр.

К л ю ч о в і с л о в а: фітопланктон, сукцесія, екологічні комплекси, прибережжя Криму, Чорне море

© Брянцева Ю.В., 2021

Вступ

Сукцесія – це закономірний розвиток екосистеми у бік стійкого стану, тобто стану з низькою ентропією (Odum, 1986), що є одним із фундаментальних положень екології. Сукцесія відбувається внаслідок змін фізичного середовища і взаємодії конкуренція–співіснування на популяційному рівні. Однак фізичне середовище визначає характер і швидкість змін, часто обмежуючи розвиток популяцій.

Одним із основних біологічних регуляторних процесів у водному середовищі є вичерпання біогенних елементів у фотичній зоні фітопланктоном, який розвивається. Це призводить до кількісних і якісних змін – розмірної і видової (групової) структури (Vinogradov, Shushkina, 1987). Заміщення діатомових, чутливих до постачання біогенними елементами, динофлагеллятами, більшість з яких здатна до міксотрофії, характерне для весняно-літньої сукцесії фітопланктону, коли основну роль у надходженні біогенних елементів відіграє біотична регенерація. Саме за рахунок останньої створюється більше половини первинної продукції. При цьому найбільшого розвитку досягають дрібні джгутикові водорості (Vedernikov et al., 1983).

Велика кількість біотопів у Чорному морі визначає різноманіття в розвитку фітопланктону і сезонному перебігу сукцесійних процесів у кожному районі. Дослідження багатовидових систем – дуже складне завдання. Тому «необхідно розділити систему на деякі функціональні екологічні групи-елементи, узагальнені характеристики яких (перш за все, трофічні та розмірні) можна вважати подібними» (Vinogradov, Shushkina, 1987). На додаток до положення про стадії сукцесії, розроблений Д.Р. Маргалєфом (Margalef, 1958), Л.А. Виноградовою були виділені комплекси видів, які закономірно змінюють один одного (Vinogradova et al., 1979). Як правило, у фітопланктоні присутні представники всіх комплексів, але їхні співвідношення і склад домінуючих видів значно варіюють від сезону до сезону також по районах (Bryantseva, 2000).

Великий інтерес представляє дослідження динаміки фітопланктону різних таксономічних груп (від видів та їхніх комплексів до угруповань мікроводоростей у цілому) в умовах зміни клімату. Так, у результаті аналізу температурних умов попереднього осінньо-зимового періоду кожного року виявлені значні відмінності між, умовно, «холодними» й «теплыми» роками. Було показано довгостроковий вплив попередніх холодних зим на хід сезонної сукцесії фітопланктону у відкритих водах Чорного моря (Mikaelyan et al., 2018) та інтенсивність «цвітіння» водоростей, що пов'язано з відомим ефектом інтенсифікації надходження біогенних елементів у верхні шари моря (Kubryakova et al., 2018). У прибережній зоні, де більша роль надходження зі стоками річок і регенерації біогенних елементів, цей механізм ще недостатньо вивчений.

Під час моніторингових досліджень, проведених співробітниками Інституту біології південних морів НАН України (2009–2014) у прибережній зоні Севастополя, були отримані дані, які дозволили визначити особливості розвитку комплексів видів у сезонній сукцесії та співставити їх у багаторічній динаміці з урахуванням температурних умов у певні роки.

Таким чином, метою досліджень було виявлення особливостей сезонної та багаторічної динаміки комплексів видів у їхній сукцесії в різні за температурних умов роки.

Матеріали та методи

Проаналізовані дані шестирічного моніторингу (січень 2009 р. – грудень 2014 р.) на станції в шельфовій зоні (44°38'N, 33°27'E) в 2-х мілях навпроти бухти Кругла (м. Севастополь) У цей період проводили щомісячний відбір проб фітопланктону для оцінки видового складу мікроводоростей у верхньому шарі.

Згідно з літературними даними, на основі дистанційного зондування температури поверхні моря кожного місяця визначені роки з теплими та холодними осінньо-зимовими періодами що передували. 2012 і 2010 рр. віднесені, відповідно, до «холодного» і «теплого» (Serikova et al., 2015). Аналогічно 2014 р. віднесено до «холодного», 2013 р. – до «теплого», а 2009 і 2011 рр. – до «помірних» (Євстігнєєв та ін., неопубл. дані).

Проби води для визначення характеристик фітопланктону відбирали 5-літровим батометром Ніскина з приповерхневого горизонту (приблизно 0,2 м). Використовували методику зворотної фільтрації (Radchenko et al., 2010) через мембранні фільтри з діаметром пор 2 мкм, але в залежності від розмірів клітин підраховували їхню кількість у камерах об'ємом 0,1 мл (нано) і 2,0 мл (мікро). Ідентифікували види під світловим мікроскопом (200x та 400x). Розраховували основні параметри фітопланктону – об'єм клітин, чисельність, біомасу та видове багатство за відомими методиками яки використовувались нами раніше (Bryantseva et al., 2005, 2009). Таксономічні назви представлені відповідно до бази даних (Guiry, Guiry, 2021).

Класифікація всіх видів за комплексами та стадіями сукцесії здійснена із застосуванням методики (Vinogradova et al., 1979). В її основу покладено принцип фізіологічної подібності певних груп водоростей залежно від таксономічної приналежності, форми та розміру клітин. Нижче наведено характеристики кожного комплексу в порядку домінування в сезонній сукцесії фітопланктону за чисельністю в приповерхневому горизонті води (табл. 1).

Таблиця 1. Характеристика комплексів водоростей та їхня відповідність стадіям сукцесії

Таксон	Ознаки	Об'єм клітини, мкм ³	Комплекс	Стадія сукцесії
<i>Bacillariophyta</i>	Низькоциліндричні	< 1000	1	I
<i>Bacillariophyta</i>	Витягнуті	< 1000	2	
<i>Bacillariophyta</i>	Витягнуті	> 1000	3	II
<i>Bacillariophyta</i>	Низькоциліндричні	> 1000	4	
<i>Dinoflagellata</i>	Безпанцирні	< 2000	5	III
<i>Dinoflagellata</i>	Панцирні	> 2000	6	
<i>Dinoflagellata</i>	Панцирні	< 2000	7	
<i>Dinoflagellata</i>	Безпанцирні	> 2000	8	
<i>Chrysophyta</i>	–	–	9	IV
<i>Flagellata</i>	–	–	10	
<i>Cyanophyta</i>	–	–	11	
<i>Chlorophyta</i>	–	–	12	
<i>Euglenophyta</i>	–	–	13	
<i>Xanthophyta</i>	–	–	14	

Примітка. Представники класу *Cryptophyceae* віднесені до 5-го комплексу; «–» – без ознак.

Результати та обговорення

За період досліджень у пробах, зібраних у приповерхневому шарі моря, ідентифіковано 118 видів, з них 48 діатомових (Bryantseva, Sergeeva, 2017), 75 видів динофлагеллят (Bryantseva et al., 2016) і 12 інших видів, у т.ч. дрібних джгутикових. Унікальним виявився 31 вид (26%) для кожного року, а 18 видів (22%) траплялися в усі досліджувані роки. Найбільша кількість унікальних видів (14) виявлена в 2010 р., з них 8 видів діатомей, 6 динофлагеллят і 1 вид золотистих – міксотрофна водорість *Dinobryon sertularia* Ehrenb., відома для північно-західної частини Чорного моря, яка рідко трапляється в районі Севастополя (табл. 2).

Таблиця 2. Унікальні види водоростей у досліджувані роки

Вид	Відділ	Рік					
		2009	2010	2011	2012	2013	2014
<i>Striatella unipunctata</i>	Вас	+					
<i>Tabularia fasciculata</i>	Вас	+					
<i>Gonyaulax minima</i>	Din	+					

<i>Protoperidinium subinermis</i>	Din	+					
<i>Pontosphaera nigra</i>	Coc	+					
<i>Trieres mobiliensis</i>	Bac		+				
<i>Achnanthes brevipes</i>	Bac		+				
<i>Bacteriastrum hyalinum</i>	Bac		+				
<i>Chaetoceros tortissimus</i>	Bac		+				
<i>Cocconeis distans</i>	Bac		+				
<i>Coscinodiscus granii</i>	Bac		+				
<i>Entomoneis paludosa</i>	Bac		+				
<i>Pleurosigma angulatum</i>	Bac		+				
<i>Akashiwo sanguinea</i>	Din		+				
<i>Dinophysis sacculus</i>	Din		+				
<i>Gonyaulax clevei</i>	Din		+				
<i>Gymnodinium variabile</i>	Din		+				
<i>Protoperidinium pentagonum</i>	Din		+				
<i>Dinobryon sertularia</i>	Chr		+				
<i>Nitzschia paxillifera</i>	Bac			+			
<i>Coscinodiscopsis jonesiana</i>	Bac			+			
<i>Gymnodinium lacustre</i>	Din			+			
<i>Chaetoceros diversicurvatus</i>	Bac				+		
<i>Kapelodinium vestifici</i>	Din				+		
<i>Lebouridinium glaucum</i>	Din				+		
<i>Micracanthodinium bacilliferum</i>	Din				+		
<i>Prorocentrum lima</i>	Din				+		
<i>Acanthoica quattropsina</i>	Coc				+		
<i>Rhabdosphaera longistylis</i>	Coc				+		
<i>Monaster rete</i>	Din					+	
<i>Protoceratium areolatum</i>	Din					+	

<i>Chaetoceros danicus</i>	Bac							+
<i>Hemiaulus hauckii</i>	Bac							+
<i>Leptocylindrus minimus</i>	Bac							+
<i>Margalefidinium citron</i>	Din							+
<i>Diplopsalopsis orbicularis</i>	Din							+
<i>Pyrocystis lunula</i>	Din							+
<i>Dinobryon balticum</i>	Chr							+
<i>Rhabdosphaera tubulosa</i>	Coc							+

П о з н а ч е н н я : «+» – наявність виду; пусті клітини – відсутність виду; Bac – діатомові; Din – дінофлагелляти; Coc – кокколитини; Chr – хрізофити.

Серед видів, виявлених у 2010 р., були теплолюбні: *Bacteriastrum hyalinum* Lauder, *Akashiwo sanguinea* (K.Hirasaka) G.Hansen & Moestrup), а також види з району Босфору: *Dinophysis sacculus* Stein, *Gymnodinium variable* E.C.Herdman та *Protoperdinium pentagonum* (Gran) Balech). Серед унікальних діатомових у різні роки траплялися бентосні види. Інколи у планктонні проби потрапляли *Striatella unipunctata* (Lingbye) C.Agardh, *Tabularia fasciculata* (C.Agardh) D.M.Williams, *Achnanthes adnate* Bory, *Cocconeis distans* Gregory і т.д. Їх можна не вважати унікальними для будь-якого року.

Міжрічні особливості сезонної динаміки чисельності комплексів видів (2009–2014) у порядку їхнього домінування в сезонній сукцесії розглянуті нижче.

1-й комплекс. Максимального розвитку представники комплексу досягли у вересні 2010 р. за рахунок надзвичайно потужного розвитку діатомових, коли їхні сумарні значення становили $866,9 \cdot 10^6$ кл./м³, переважно видів: *Chaetoceros socialis* Lauder – $442,4 \cdot 10^6$ кл./м³, *Chaetoceros* Ehrenb. sp. – $358,4 \cdot 10^6$ кл./м³ і *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve – $38,08 \cdot 10^6$ кл./м³ (рис. 1). В інші роки чисельність комплексу була на 1–2 порядки нижчою. Без урахування спалаху, найбільшого розвитку комплекс досяг у 2014 р., з максимальними показниками в лютому ($52,35 \cdot 10^6$ кл./м³), травні та листопаді.

Мінімальний розвиток комплексу зафіксовано в 2012 та 2013 рр. У середньому за весь досліджений період максимальним він був у лютому–травні та вересні (завдяки «спалаху» 2010 р.). Восени, в листопаді, 2014 р. відзначалося невелике, порівняно з весною, збільшення чисельності комплексу.

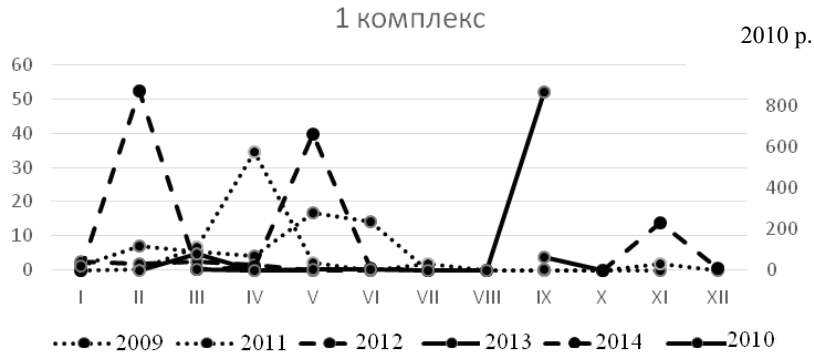


Рис. 1. Сезонна динаміка чисельності видів 1-го комплексу

2-й комплекс найбільшого розвитку досяг у 2014 р., мінімальна чисельність комплексу, або взагалі його відсутність у пробах спостерігалися в 2010 р. Тільки в 2014 р. максимуми розвитку припадали на березень і квітень. У березні домінуючий вид *Pseudo-nitzschia* cf. *delicatissima* (Cleve) Heiden досягав $104,2 \cdot 10^6$ кл./м³, в квітні – $133,3 \cdot 10^6$ (рис. 2). Чисельність інших видів не перевищувала $30 \cdot 10^6$ кл./м³. Впродовж липня – лютого розвиток комплексу був мінімальним. У 2014 р. чітко простежувалася заміна 1-го комплексу видами 2-го, коли піки розвитку одного збігалися з мінімумами іншого. Як і в 1-го комплексу, в листопаді 2014 р. спостерігалася невелике збільшення чисельності видів.



Рис. 2. Сезонна динаміка чисельності видів 2-го комплексу

3-й комплекс досяг найвищих значень серед усіх комплексів діатомових, за винятком 1-го комплексу у вересні 2010 р. (рис. 3). Максимальний розвиток 3-го комплексу припадав на березень 2013 р. завдяки *Pseudonitzschia* cf. *seriata* (Cleve) H.Peragallo ($444 \cdot 10^6$ кл./м³) і на вересень 2010 р., коли чисельність найдрібнішого представника комплексу *Thalassionema nitzschioides* (Grunow) Mereschk. досягла показника

$117,6 \cdot 10^6$ кл./м³. У «холодні» роки також спостерігалися значні (більші за $100 \cdot 10^6$ кл./м³), але менші ніж у «теплі» роки максимуми, зумовлені розвитком *P. cf. seriata* в березні 2014 р. – ($103,6 \cdot 10^6$ кл./м³ і в квітні 2012 р. – ($132,5 \cdot 10^6$ кл./м³). Серед видів малочисельними були види з великим розміром клітин, що зумовлювало високу біомасу: *Dactyliosolen fragillissima* (Bergon) Hasle (163 мг/м³, при чисельності $33,6 \cdot 10^6$ кл./м³ у вересні 2010 р.), *Proboscia alata* (Brightwell) Sundsröm (383 мг/м³, при чисельності $16,4 \cdot 10^6$ кл./м³ в червні 2009 р.) і *Pseudosolenia calcar-avis* (Schültze) Sundsröm з максимальною біомасою (483 і $989,4$ мг/м³ у серпні 2011 р. та липні 2014 р., відповідно). Чисельність комплексу була максимальною в «теплі» роки, але і в «холодні» також спостерігався їхній розвиток у квітні 2012 р., березні і листопаді 2014 р. У роки помірних температур ці види були представлені в мінімальній кількості.

4-й комплекс. Максимум цього комплексу, аналогічно першому, припадав на вересень 2010 р. ($190,4 \cdot 10^6$ кл./м³) за рахунок розвитку *Chaetoceros curvisetus* Cleve ($100,8 \cdot 10^6$ кл./м³) і *C. tortissimus* Gran ($72,8 \cdot 10^6$ кл./м³). У всі інші роки чисельність видів цього комплексу не досягала $35 \cdot 10^6$ кл./м³ (рис. 4). Як і в усіх попередніх комплексів, у листопаді 2014 р. відбувалося незначне збільшення чисельності видів. Без урахування «спалаху» у вересні 2010 р. максимуми припадали на квітень помірних 2009 і 2011 рр. і травень 2009 і 2014 рр.



Рис. 3. Сезонна динаміка чисельності 3-го комплексу видів

Як і в усі інші роки максимуми розвитку 4-го комплексу в квітні–травні були обумовлені розвитком *C. curvisetus*.

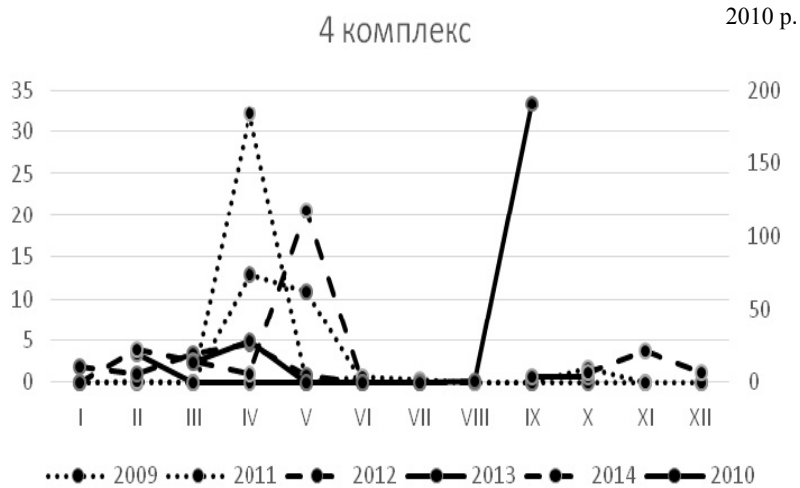


Рис. 4. Сезона динаміка чисельності 4-го комплексу видів

Отже, розвиток діатомових 1–4-го комплексів у 2009–2014 рр. відповідав класичній схемі з двома фазами сукцесії, яскраво вираженій у зимово-весняній, з максимумами в лютому–травні, і слабо вираженій в осінній (в листопаді). Винятком був вересень 2010 р., коли спостерігали надзвичайний «спалах» розвитку всіх комплексів, крім 2-го. Особливо високою була чисельність 1-го комплексу за рахунок розвитку дрібних представників роду *Chaetoceros* ($866,9 \cdot 10^6$ кл./м³). Чисельність 3-го і 4-го комплексів також сягала високих значень у цей період.

Комплекси дінофітових і кріптофітових водоростей

5-й комплекс включає дрібні безпанцирні дінофлагелляти та кріптофітові водорості. У порівнянні з діатомовими, чисельність 5-го комплексу була незначною, з максимумом у квітні 2010 р. за рахунок дрібної кріптофітової *Hillea fusiformis* (J.Schiller) J.Schiller і не виявлених до виду кріптофітових (по $10,88 \cdot 10^6$ кл./м³ кожна відповідно). У травні 2013 р. склад комплексу змінився, домінуючим тут став дрібний представник дінофлагеллят *Protodinium simplex* Lohmann, чисельність якого становила $14,82 \cdot 10^6$ кл./м³. У середньому за досліджуваний період максимальна чисельність видів зафіксована у травні, значно менша – у серпні, проте в окремі роки максимумами припадали на березень–червень з двома періодами підйому, з яких перший, як правило, був довшим. У

«холодні» роки максимуми чисельності видів були в протифазі з іншими роками: в березні 2012 р., в лютому, червні та листопаді 2014 р.



Рис. 5. Сезона динаміка чисельності видів 5-го комплексу

6-й комплекс включав найбільш різноманітну групу великих панцирних динофлагеллят, чисельність яких була трохи вищою, ніж у 5-го комплексу (рис. 6), але вони значно поповнили сумарну біомасу завдяки великим розмірам клітин: у квітні 2010 р. – *Prorocentrum aporum* (Schiller) Dodge ($159,4 \text{ мг/м}^3$); *P. micans* Ehrenb. ($136,4 \text{ мг/м}^3$) і *P. bidens* J.Schiller ($128,6 \text{ мг/м}^3$).

Максимального розвитку представники 6-го комплексу досягли у квітні 2010 р. за рахунок домінуючого біолюмінесцентного виду *Scrippsiella acuminata* (Ehrenberg) Kretschmann, Elbrächter, Zinssmeister, S.Soehner, Kirsch, Kusber & Gottschling ($12,21 \cdot 10^6 \text{ кл./м}^3$), більш відомого під назвою *S. trochoidea* (Stein) Loeblich III, і представників роду *Prorocentrum*: *P. aporum*, *P. cordatum* (Ostenfeld) Dodge і *P. bidens*. Період високих значень чисельності видів тривав впродовж березня–червня. У травні і жовтні 2013 р. 6-й комплекс досяг показників $23,77 \cdot 10^6 \text{ кл./м}^3$ в основному за рахунок *S. acuminata* ($20,07 \cdot 10^6 \text{ кл./м}^3$) та інших видів. У жовтні того ж року його змінив *P. cordatum*, який досяг $13,5 \cdot 10^6 \text{ кл./м}^3$. У середньому за період досліджень максимумами чисельності видів цього комплексу припадали на травень і жовтень. У «холодні» 2012 і 2014 рр. спостерігався мінімальний розвиток комплексу.

7-й комплекс включав дрібні панцирні динофлагелляти з невисокими показниками чисельності. Максимальною ($18,2 \cdot 10^6 \text{ кл./м}^3$) вона була у динофлагелляти *Lessardia elongata* Saldarriaga & F.J.R.Taylor в травні 2013 р. (рис. 7). Як і в 6-го комплексу, середня за 6 років максимальна чисельність видів 7-го комплексу спостерігалася в травні та жовтні.



Рис. 6. Сезонна динаміка чисельності видів 6-го комплексу

У 2010 р. піки максимумів припадали на більш ранні місяці – березень і червень, але не досягли значень 2013 р. У червні 2010 р. максимальна чисельність видів була обумовлена розвитком дінофлагелляти *Glenodinium paululum* Lindemann ($7,15 \cdot 10^6$ кл./м³). У «холодному» 2014 р. 7-й комплекс мав мінімальні показники чисельності видів.



Рис. 7. Сезонна динаміка чисельності видів 7-го комплексу

8-й комплекс складався з крупноклітинних безпанцирних дінофлагеллят, які завершують III стадію сезонної сукцесії. Чисельність їх була мінімальною порівняно з іншими комплексами дінофлагеллят. Це може бути пов'язано з труднощами підрахунку безпанцирних форм у фіксованому вигляді. Найкраще їх спостерігати у «живій» краплі, оскільки їхні клітини легко руйнуються.



Рис. 8. Сезонна динаміка чисельності 8-го комплексу видів

Жоден вид комплексу не досяг високих значень чисельності, а максимальна біомаса *Gymnodinium* F.Stein sp. і *Gymnodinium najadeum* J.Schiller у травні та червні 2010 р. не перевищувала 3,2 і 2,6 мг/м³ відповідно.

Загалом чисельність дінофлагеллят була істотно нижчою, ніж діатомових; найчастіше серед перших домінував 6-й комплекс, а серед других – 3-й (табл. 3).

Таблиця 3. Сезонна динаміка домінування комплексів видів фітопланктону (без IV стадії)

Рік	Місяць											
	*	Перша фаза							Друга фаза			
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
2009	3	3	3	3	2	3	3	3	3	6	6	–
2010	1	–	6	6	6	6	6	3	1	–	–	–
2011	6	3	1	1	6	6	3	6	6	6	6	6
2012	1	1	5	3	3	6	–	–	6	–	–	–
2013	–	4	3	6	–	–	3	–	1	6	–	6
2014	6	1	2	2	1	5	3	6	–	6	3	6

Примітка. Римськими цифрами позначені місяці; арабськими – номери домінуючих за чисельністю комплексів. На світлому фоні – домінуючі стадії: I і II (діатомові); на темному – III (дінофлагелляти); «–» – дослідження не проводились; * – закінчення другої фази.

Тривале домінування діатомових комплексів спостерігалось в 2009 і 2014 рр., особливо відзначався 2009 р. з максимальним переважанням 3-го комплексу (табл. 3). Лише восени (жовтень і листопад) домінуючими були великі панцирні дінофлагелляти (6-й комплекс). На відміну від попередніх років, у 2014 р. відмічався триваліший період домінування дрібних діатомових (1-й і 2-й комплекси).

Навпаки, в 2010 і 2011 рр. переважну частину дослідженого періоду становили дінофлагелляти: в 2010 р. спостерігали тривале домінування в першій половині року (з жовтня по грудень дані відсутні), а в 2011 р. – у другій половині (вересень–грудень). В інші роки через відсутність даних в окремі місяці важко судити про характер протікання сукцесії.

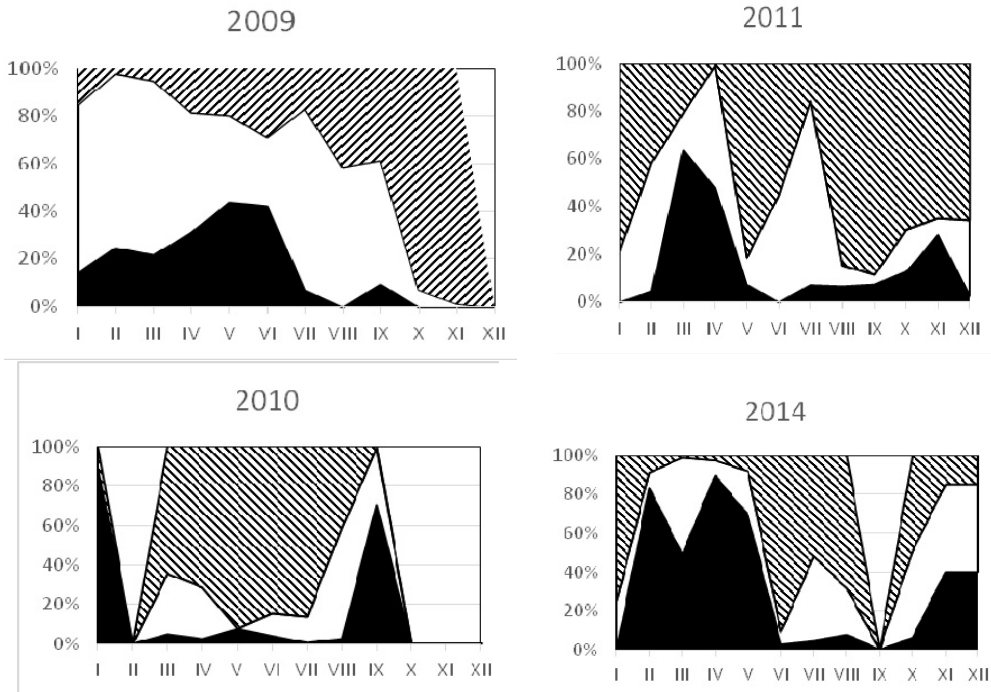


Рис. 9. Сезонна сукцесія фітопланктону ■ – I; □ – II; ▨ – III стадії

Серед місяців виділяються найпоказові, коли в усі роки стадії розвитку угруповань збігалися. Так, у травні–червні завжди відзначається завершальна III стадія, за винятком 2009 і 2014 рр., коли відбувалося переривання сукцесії і повернення угруповання на ранні стадії розвитку. У липні завжди домінувала II стадія внаслідок розвитку «шкідливих» видів – *P. alata* і *P. calcaravis*, які не досягали високої чисельності, але мали максимальну біомасу. Так було і в 2014 р., проте висока різноманітність дінофлагеллят зумовила більшу сумарну чисельність і домінуючою була 3-я стадія. При цьому біомаса *P. calcaravis* досягла максимальних значень для всього періоду дослідження. В усі роки спостережень у жовтні завжди домінувала III стадія.

Якщо підсумувати чисельність комплексів видів по стадіях сукцесії (без IV стадії, яка домінує більшу частину року), можна побачити, що кожен рік (2012 і 2013 рр. не включені, зважаючи на велику кількість

пропусків при відборі проб) мав свої особливості в динаміці сезонної сукцесії (рис. 9).

Помірний за кліматичними умовами 2009 р. (рис. 9) відрізнявся порушенням типового перебігу сезонної сукцесії, тобто з послідовним чергуванням стадій. Уже в січні домінуючою була II стадія, внесок якої був більш тривалим, ніж інших стадій (січень–квітень і липень–вересень). Частка першої стадії розвитку водоростей не перевищувала 40% у травні–червні, з мінімальним показником у другій фазі (осінньо-зимовій). Угрупування перейшло до III стадії тільки в другій фазі з максимальною часткою в жовтні–листопаді (у грудні спостереження не проводилися).

Найбільш повні дослідження були проведені в 2011 р. (рис. 9), тоді сезонна сукцесія протікала з яскраво вираженою першою весняно-літньою фазою з початком у березні, проміжним домінуванням II стадії в період літньої стагнації (червень–липень) і тривалим домінуванням III стадії розвитку в другу осінньо-зимову фазу, до лютого. Діатомові комплекси не розвивалися в другій фазі, їхній сумарний внесок не перевищував 30%, і тільки в лютому угруповання знаходилося на II стадії, його внесок понад 60%.

У «теплому» 2010 р. більшу частину дослідженого періоду угруповання перебувало на III стадії розвитку, в січні та вересні характеризувалося початковою стадією і тільки влітку (в серпні) домінуючою була II стадія (рис. 9). На противагу 2010 р., у «холодному» 2014 р. спостерігалось явне переважання ранніх стадій навесні (лютий–травень) і восени (жовтень–грудень), в літній період (червень–серпень) угруповання перебувало на III стадії розвитку.

Для 6-річного періоду спостережень у середньому всі стадії послідовно змінювали одна одну в ході сезонної сукцесії, що відповідають двом сукцесійним хвилям – тривалій весняно-літній і коротшій осінньо-зимовій (рис. 10). У першій половині року простежується послідовна зміна в розвитку; I стадія домінує вже в лютому, II – в березні, з максимальною чисельністю весь рік; III стадія – в травні–червні і завершується в серпні. У період літньої стагнації в липні найчастіше домінує *P. calcar-avis* з невисокими показниками чисельності, але максимальними об'ємами клітин, внаслідок чого має високу біомасу, іноді максимальну за весь рік. Період зміни стадій збігається з формуванням сезонного термокліну і перебудовою гідроструктури на літній тип. Осінній «спалах» (у вересні) діатомових I і II стадій також пов'язаний з початком руйнування сезонного термокліну і завершується домінуванням динофлагеллят (III стадія) у жовтні.

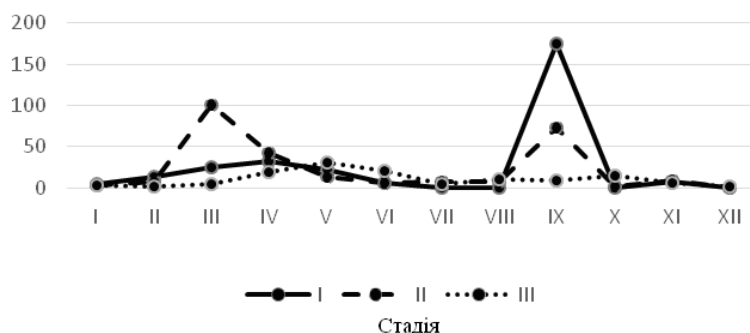


Рис. 10. Сезонна динаміка чисельності фітопланктону (млн кл./м³) за стадіями сукцесії, середня для досліджуваного періоду (2009–2014 рр.)

Висновки

Описана вище сукцесія типова для північно-західної частини Чорного моря, зокрема Севастопольської прибережної смуги, і відрізняється від середньої для північно-західної частини. Відмінності полягають у збільшенні частки I і III стадій сукцесії за рахунок зниження II порівняно з 1992–1993 рр. 1-й (без урахування вересневої «спалаху») і 2-й, що характеризують початкову I стадію сукцесії, інтенсивніше розвивалися в «холодному» 2014 р. Комплекс 3-й досягав максимумів у «теплі» роки, а в «холодні» також мав високі значення на початку весни. Найменша чисельність видів була у 4-го комплексу (без урахування вересневого «спалаху»), невелике збільшення спостерігалось у «помірні» 2009, 2011 рр. (у квітні) та в «холодний» 2014 р. (у травні).

Загалом чисельність дінофлагеллят була істотно нижчою, ніж діатомових, найчастіше серед перших домінував 6-й комплекс, а серед других – 3-й.

Аналіз особливостей сезонної сукцесії фітопланктону в роки з різними кліматичними особливостями показав, що «холодні» роки відрізнялися від «тепліх» тривалішим домінуванням діатомових комплексів, особливо дрібноклітинних видів, які характеризували початкову стадію сезонної сукцесії фітопланктону в 2014 р. Рівень розвитку як діатомей, так і дінофлагеллят був мінімальним порівняно з іншими роками, із зсувом періодів максимумів на більш пізні місяці. Навпаки, «теплі» роки характеризувалися переважанням дінофлагеллят протягом більшої частини дослідженого періоду, зі зрушенням максимумів на більш ранні місяці. При цьому як діатомові, так і дінофлагелляти інтенсивно розвивалися, максимально навесні та восени. Від усіх інших років 2010 р. відрізнявся «спалахами» розвитку дінофлагеллят у квітні та діатомових у вересні. У роки помірних кліматичних умов розвиток фітопланктону відбувався за аналогією з «холодними» або «теплыми» роками.

Список літератури

- Bryantseva Yu.V. 2000. *Variability of the Black Sea phytoplankton structural characteristics*. Ph.D. Thesis. Sevastopol. 17 p. [Брянцева Ю.В. 2000. *Изменчивость структурных характеристик фитопланктона в Черном море*: автореф. дисс. ... канд. биол. наук: 03.00.17. Севастополь. 17 с.].
- Bryantseva Yu.V., Sergeeva O.V. 2017. *Bacillariophyta* in the Sevastopol coastal zone (Black Sea, Crimea). *Int. J. Algae*. 19(1): 25–40. <https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v19.i1.20>
- Bryantseva Yu.V., Sergeeva A.V., Lyakh A.M. 2005. *Calculation of volumes and surface areas of unicellular algae of the Black Sea*. Sevastopol. 25 p. (Prepr./NAS of Ukraine. Institute of Biology of the Southern Seas). [Брянцева Ю.В., Сергеева А.В., Лях А.М. 2005. *Расчет объемов и площадей поверхности одноклеточных водорослей Черного моря*. Севастополь. 25 с. (Препр./НАН Украины. Институт биологии южных морей)].
- Bryantseva Yu.V., Lyakh A.M., Silakov M.I., Georgieva E.Yu. 2009. The use of new methods for processing data on phytoplankton during biophysical monitoring. *Ribne Gospodarstvo Ukrainy*. 4(63): 26–27. [Брянцева Ю.В., Лях А.М., Силаков М.И., Георгиева Е.Ю. 2009. Использование новых методик обработки данных по фитопланктону при проведении биофизического мониторинга. *Рибне господарство України*. 4(63): 26–27].
- Bryantseva Yu.V., Krakhmalnyi A.F., Velikova V.N., Sergeeva A.V. 2016. Checklist of Dinoflagellates in the Sevastopol coastal zone, Black Sea. *Int. J. Algae*. 18(1): 21–32. <https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v18.i1.20>
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2021. *AlgaeBase*. World-wide electron. publ. Nat. Univ. Ireland, Galway.
- Krakhmalnyi A.F., Okolodkov Y.B., Bryantseva Yu.V., Sergeeva A.V., Velikova V.N., Derezyuk N.V., Terenko G.V., Kostenko A.G., Krakhmalnyi M.A. 2018. Revision of the dinoflagellate species composition of the Black Sea. *Algologia*. 28(4): 428–448. <https://doi.org/10.15407/alg28.04.428>
- Kubryakova E.A., Kubryakov A.A., Stanichny S.V. 2018. Impact of winter cooling on water vertical entrainment and intensity of phytoplankton bloom in the Black Sea. *Phys. Oceanogr*. 34(3): 206–222.
- Margalef D.R. 1958. In: *Perspect in Marine Biology*. Berkeley: Univ. California Press. Pp. 323–349.
- Mikaelyan A.S., Kubryakov A.A., Silkin V.A., Pautova L.A., Chasovnikov V.K. 2018. Regional climate and patterns of phytoplankton annual succession in the open waters of the Black Sea. Deep Sea Research. Pt I. *Oceanogr. Res. Papers*. 142: 44–57.
- Odum Y. 1986. *Ecology*. Moscow: Mir. 286 p. [Одум Ю. 1986. *Экология*. М.: Мир. 286 с.].
- Radchenko I.G., Kapkov V.I., Fedorov V.D. 2010. *A Practical Guide to Collecting and Analyzing Samples of Marine Phytoplankton: A Study Guide for Biological University Students*. Moscow: Mordvintsev Press. 60 p. [Радченко И.Г., Капков В.И., Федоров В.Д. 2010. *Практическое руководство по сбору и анализу проб морского фитопланктона: Учебно-методическое пособие для студентов биологических специальностей университетов*. М.: Мордвинцев. 60 с.].
- Vedernikov V.I., Nezhlin N.P., Zernova V.V. 1983. In: *Seasonal changes in the Black Sea plankton*. Moscow: Nauka. Pp. 34–55. [Ведерников В.И., Незлин Н.П., Зернова В.В. 1983. О количественном развитии мелких жгутиковых водорослей в прибрежных водах северо-восточной части Черного моря. В кн.: *Сезонные изменения черноморского планктона*. М.: Наука. С. 34–55].

- Vinogradov M.E., Shushkina E.A. 1987. *Functioning of planktonic communities in the epipelagic zone of the ocean*. Moscow: Nauka. 240 p. [Виноградов М.Е., Шушкина Э.А. 1987. *Функционирование планктонных сообществ эпипелагиали океана*. М.: Наука. 240 с.].
- Vinogradova L.A., Voloshina G.V., Semenova S.N. 1979. Size-functional groups and flow patterns of matter in the plankton of the North Sea. *Trudy AtlantNIRO* (Kaliningrad). 78: 3–16. [Виноградова Л.А., Волошина Г.В., Семенова С.Н. 1979. Размерно-функциональные группы и схемы потока вещества в планктоне Северного моря. *Труды АтлантНИРО* (Калининград). 78: 3–16].

Підписала до друку Г.Г. Мінічева

Bryantseva Yu.V. 2021. **Features of the seasonal succession of phytoplankton in the Crimean coastal area (Black Sea) in years with different climatic conditions (2009–2014)**. *Algologia*. 31(4): 365–381

M.G. Kholodny Institute of the National Academy of Sciences of Ukraine,
2 Tereschenkivska Str., Kyiv 01601, Ukraine

Under conditions of climatic changes, it is of great interest to study the dynamics of various functional complexes of phytoplankton species. The long-term influence of previous cold winters on the course of the seasonal succession of phytoplankton, as well as the intensity of blooms in the open waters of the Black Sea, were shown earlier. In the coastal zone, this relationship has not yet been sufficiently studied. Based on regular monitoring studies in the coastal area of Sevastopol from 2009–2014, features of the course of seasonal succession of phytoplankton in years with different climatic conditions were revealed: the “cold” years differed from the “warm” ones by a longer dominance of diatom complexes in terms of cell abundance, especially of small-celled species, which characterize the initial stage of seasonal succession of phytoplankton. The level of development of both diatoms and dinoflagellates was minimal compared to other years, with a shift in the periods of maxima to later months. In contrast, the “warm” years were characterized by the predominance of dinoflagellates for most of the study period, with a shift in timing of the maxima to earlier months. Both diatoms and dinoflagellates reached their maximal development in “warm” years in spring and autumn. In the “moderate” years, phytoplankton development proceeded either by analogy with the “cold” (2009) or “warm” (2011) years. The seasonal succession described above is typical for the northwestern Black Sea, in particular, the Sevastopol coastal area, and differs from the average pattern for the northwestern part described earlier for 1992–1993. The difference consisted of an increase in the proportion of stages I and III due to a decrease in stage II compared to 1992–1993.

Key words: phytoplankton, succession, ecological complexes, Crimean coast, Black Sea