

Часова динаміка морфометричних характеристик фітопланктону в прибережній акваторії Криму (Чорне море, Україна)

Брянцева Ю.В.

<https://orcid.org/0000-0002-1790-5944>

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України,

вул. Терещенківська, 2, Київ 01601, Україна

brekall5@gmail.com

Надійшла до редакції 05.07.2022. Після доопрацювання 22.08.2022. Підписана до друку 10.09.2022.

Опублікована 28.12.2022

Реферат. За результатами моніторингу, проведеного біля берегів Севастополя (Чорне море) у різні періоди років (2004–2006 та 2009–2014 рр.), за допомогою індексу сферичності форми клітин (ІСФ) проаналізовано морфометричні характеристики водоростей на різних рівнях ієрархічної організації – клітини, види, функціональні комплекси видів, таксони (діатомові водорості, динофлагеляти) та фітопланктону в цілому. Показано, що для кожного з них існує певний діапазон коливань середніх значень як у сезонній, так і в міжрічній динаміці. Порівняння двох досліджених періодів за середніми ІСФ показало статистично значуще зниження в діатомових та незначне збільшення в динофлагелят, що може бути пов'язано зі зсувом видового складу діатомових водоростей у бік більш витягнутих форм та більш округлих у динофлагелят. На прикладі двох видів з витягнутими формами клітин – діатомової водорості *Proboscia alata* (Brightwell) Sundström і динофлагеляти *Tripes furca* (Ehrenberg) F.Gómez, а також 3-го комплексу в цілому, встановлено значний позитивний зв'язок зі щільністю води на поверхні з рівнем достовірності 99%, що кількісно підтверджує їхній сезонний поліморфізм. Аналіз сезонної динаміки ІСФ діатомових в цілому показав статистично значущі відмінності та широкий діапазон коливань по місяцях. У сезонній динаміці виявлено три хвилі з інтервалом у 4 місяці, які відповідали сезонному ходу чисельності, за винятком березневого «спалаху» представників 2-го комплексу роду *Pseudo-nitzschia* H.Peragallo, внаслідок чого ІСФ був мінімальним. Травневий та вересневий максимуми чисельності відповідали максимумам ІСФ за рахунок «спалахів» розвитку

Citation. Bryantseva Yu.V. 2022. Temporary dynamics of morphometric characteristics of phytoplankton in the coastal waters of the Crimea (Black Sea, Ukraine). *Algologia*. 32(4): 284–308. <https://doi.org/10.15407/alg32.04.284>

© Брянцева Ю.В., 2022

представників 1-го комплексу, переважно роду *Chaetoceros* Ehrenberg. Для динофлагелят сезонні відмінності виявилися незначущими й коливались у вузькому діапазоні, з високими середніми значеннями (понад 0,94) більшу частину року. Мінімуми ІСФ збігалися з максимумами чисельності у травні та жовтні. Розмах коливань ІСФ у сезонній динаміці діатомових водоростей (34,7%) на порядок перевищував такий у динофлагелят (3,7%), що свідчить про більш стабільну структуру угруповання останніх. Отже, середня «форма» залежить значною мірою від видового різноманіття. У той же час діатомові характеризуються більшою пластичністю в адаптаціях до умов середовища. Для всього фітопланктону характерні високі значення ІСФ більшу частину року за рахунок переважання за чисельністю дрібних джгутикових і примезієвих водоростей, з епізодичним зниженням у період спалахів розвитку діатомових навесні та восени. Округлення форм клітин угруповання як діатомових, так і динофлагелят у 2010 р. може бути реакцією на аномально високу температуру, що призвело до інтенсифікації трофічних процесів у морському середовищі. Отримані результати можуть бути використані як базові для зіставлення в разі відновлення моніторингу в даному районі в майбутньому. Запропонована методика може бути взята за основу для здійснення подібного моніторингу в будь-якій іншій акваторії водойм різного типу.

Ключові слова: індекс сферичності форми клітин, динофлагеляти та діатомові водорості, сезонна динаміка, прибережжя Криму, Чорне море

Вступ

Одним із найважливіших компонентів морських екосистем є угруповання мікрowodоростей, регулярні спостереження за якими є складовою моніторингу за станом водних об'єктів, регульованого директивами ЄС (Water..., 2000; Marine..., 2008). Для оцінки стану фітопланктону та ступеня реакції на природні та антропогенні фактори важливо визначити «норму» та відхилення від неї за допомогою різних критеріїв. Для цього використовують кількісні характеристики, серед яких найпоширенішими є: чисельність, біомаса, вміст хлорофілу a , первинна продукція тощо. Існуючі індекси, наприклад видове різноманіття, питома поверхня клітин тощо, порівняно зручніші, тому що описують інтегральні характеристики угруповання. Відношення площі клітини до її об'єму (питома поверхня) характеризує ступінь обміну речовиною та енергією між мікрowodорістю та навколишнім середовищем, визначає швидкість біохімічних процесів усередині клітини та впливає на величину первинної продукції (Khailov et al., 1992; Aronassenko et al., 2000), широко використовується для структурно-функціональної оцінки фітобентосу та фітопланктону (Minicheva, 1998, 2013; Minicheva et al., 2015; та ін.).

Запропонований нами індекс сферичності форми клітин (ІСФ) (Bryantseva, 2005, 2008b; Lyakh, Bryantseva, 2008) дозволяє кількісно

виражати ту чи іншу форму клітин фітопланктону для кожного ієрархічного рівня й зіставляти їх у різних просторових та тимчасових масштабах.

У процесі сезонної сукцесії фітопланктону відбувається перебудова розмірної та видової структури угруповання мікроводоростей, характерна для морських екосистем Світового океану. Основною рисою чорноморського фітопланктону є заміщення діатомових, чутливих до постачання біогенними елементами, перидинієвими, більшість з яких здатна до гетеротрофії (Vedernikov et al., 1983). На додаток до положення про стадії сукцесії, розробленого Маргалефом (Margalef, 1958), Л.А. Виноградовою виділено комплекси видів, що закономірно змінюють один одного (Vinogradova, 1979). В останнє десятиліття все більший інтерес викликають дослідження реакції угруповань водоростей Чорного моря на кліматичні зміни (Serikova et al., 2016; Kubryakova et al., 2018; Mikaelyan et al., 2018; Minicheva et al., 2018). Особливості сезонної динаміки кількісних характеристик різних еколого-функціональних комплексів видів в умовах глобальних кліматичних змін досліджені нами на прикладі Чорноморського узбережжя Криму (Bryantseva, 2021). Дані, отримані нами біля берегів Севастополя під час моніторингу, який виконували співробітники ІнБПМ НАН України в різні періоди років (2004–2006 та 2009–2014 рр.), дозволив оцінити морфометричні характеристики кожного виду, комплексу видів, основних для Чорного моря таксонів (діатомових і динофлагелат), а також всього фітопланктону за допомогою зазначеного критерію.

Таким чином, метою дослідження було виявлення особливості часової динаміки значень ІСФ на різних ієрархічних рівнях організації фітопланктону в прибережній акваторії Криму в різні періоди років.

Матеріали та методи

Проаналізовано дані шестирічного моніторингу (січень 2009 р. – грудень 2014 р.) на станції у шельфовій зоні (44°38' північної широти, 33°27' східної довготи) за дві милі від бухти Кругла (м. Севастополь). У даний період проводили щомісячний відбір проб фітопланктону у верхньому шарі моря (приблизно 0,2 м) за допомогою 5-літрового батометра Ніскіна. Використовували методику зворотної фільтрації (Radchenko et al., 2010) через мембранні фільтри з діаметром пор 2 мкм, але залежно від розмірів клітин підраховували їхню кількість у камерах об'ємом 0,1 мл (дрібні) та 0,37–2 мл (великі). Ідентифікацію видів проводили під світловим мікроскопом (зі збільшенням 10×20 та 10×40). Для кожної клітини

розраховували об'єм і площу поверхні та на їхній основі визначали ІСФ за формулою:

$$\omega = \frac{4,836 \cdot V^{0,667}}{S}$$

де V – об'єм клітини (мкм^3), S – площа поверхні (мкм^2), згідно з методикою, описаною в літературі (Bryantseva, 2005, 2008b; Lyakh, Bryantseva, 2008). Чисельність кожного виду, визначеного в пробі, перераховували в 10^6 кл/м³.

Середні значення ІСФ з довірчими інтервалами (і рівнем достовірності 95%) розраховували для кожного виду, комплексу видів, основних відділів водоростей і всього фітопланктону загалом. Для аналізу сезонної динаміки ІСФ використовували середньобагаторічні (2009–2014 рр.) значення для кожного місяця. Для статистичних оцінок вибіркового середнього та його дисперсій застосовували критерій Стюдента (Gmurman, 2006).

Ці дані зіставляли з попередніми аналогічними дослідженнями, що проводилися в Севастопольській бухті, використовуючи результати, отримані за тією ж методикою (Bryantseva, 2008b; Lyakh, Bryantseva, 2008; Bryantseva et al., 2009).

Класифікацію видів за комплексами та стадіями сукцесії виконували за методикою Л.А. Виноградової, в основу якої покладено принцип фізіологічної подібності певних груп водоростей залежно від таксономічної приналежності, форми та об'єму клітин (Vinogradova et al., 1979). Відповідно до цієї класифікації, до перших 8 комплексів включали: діатомові комплекси (1–4): 1-й – низькоциліндричні дрібні (з об'ємом < 1000 мкм^3); 2-й – витягнуті дрібні; 3-й – витягнуті великі (з об'ємом > 1000 мкм^3); 4-й – низькоциліндричні великі. Динофлагеляти (5–8): 5-й – голі дрібні (< 2000 мкм^3); 6-й – панцирні великі (> 2000 мкм^3); 7-й – панцирні дрібні; 8 – голі великі.

Результати та обговорення

У пробах, зібраних за досліджуваний період, ідентифіковано 66 таксонів діатомових (43 види), 106 таксонів динофлагелят (64 види) і 45 (з них 16 видів), що належать до 10 інших класів, включаючи збірну групу дрібних джгутикових водоростей. Для кожного виду розраховано середні ІСФ з довірчими інтервалами за всіма фактично виміряними клітинами протягом усього досліджуваного періоду.

Для кожного виду характерний свій діапазон коливань ІСФ, в залежності від того, які процеси в популяції переважають (зростання або

поділ). Якщо розташувати всі види на шкалі в міру зростання значень ІСФ, то на початку кривої (0,323) буде велика паличкоподібна діатомова водорість *Proboscia alata*, а в кінці – 44 представники інших класів, що мають форму кулі, більша частина яких – дрібноклітинні, що розвиваються в масі більшу частину року. Така крива матиме подібний вигляд для будь-якої морської екосистеми.

Для двох основних відділів діатомових водоростей та динофлагелят враховували тільки види, у яких виміряно не менше 6 клітин (див. таблицю), а крива розподілу ІСФ представлена на рис. 1, з максимальними значеннями індексу (0,997) у динофлагеляти *Protoceratium reticulatum*, у діатомових максимум (0,868) – у виду *Chaetoceros compressus*.

Таблиця. Морфометричні показники деяких видів діатомових водоростей (В) та динофлагелят (Д) у порядку збільшення значення середнього ІСФ за 2009–2014 рр.

№	Таксон	Відділ	ІСФ	±	min	max	Розмах, %
1	<i>Proboscia alata</i> (Brightwell) Sundström	В	0,323	0,005	0,213	0,460	24,7
2	<i>Ceratoneis closterium</i> Ehrenb.	В	0,365	0,011	0,310	0,410	10,0
3	<i>Pseudosolenia calcar-avis</i> (Schultze) Sundström	В	0,382	0,010	0,231	0,662	43,1
4	<i>Tripos fusus</i> (Ehrenb.) Gómez	Д	0,382	0,004	0,303	0,480	17,7
5	<i>Hemiaulus hauckii</i> Grunow ex Van Heurck	В	0,397	0,040	0,340	0,500	16,0
6	<i>Pseudo-nitzschia</i> <i>delicatissima</i> (Cleve) Heiden	В	0,415	0,007	0,363	0,484	12,1
7	<i>Pseudo-nitzschia seriata</i> (Cleve) Peragallo	В	0,479	0,007	0,410	0,547	13,7
8	<i>Diatoma elongata</i> (Lingbye) C.Agardh	В	0,514	0,023	0,446	0,585	13,9
9	<i>Leptocylindrus danicus</i> Cleve	В	0,555	0,064	0,486	0,734	24,8
10	<i>Tripos muelleri</i> Bory	Д	0,563	0,006	0,491	0,660	16,9
11	<i>Thalassionema nitzschioides</i> (Grunow) Mereschk.	В	0,580	0,009	0,440	0,827	38,7
12	<i>Tripos furca</i> (Ehrenb.) Gómez	Д	0,599	0,008	0,457	0,740	28,3
13	<i>Nitzschia tenuirostris</i> Mer.	В	0,607	0,034	0,570	0,692	12,2
14	<i>Licmophora ehrenbergii</i> (Kützing) Grunow	В	0,647	0,019	0,607	0,660	5,3

15	<i>Dactyliosolen fragilissimus</i> (Bergon) Hasle	B	0,677	0,017	0,430	0,831	40,1
16	<i>Cerataulina pelagica</i> (Cleve) Hendey	B	0,765	0,017	0,610	0,870	26,0
17	<i>Chaetoceros affinis</i> Lauder	B	0,793	0,015	0,693	0,845	15,2
18	<i>Chaetoceros similis</i> Cleve	B	0,803	0,023	0,740	0,842	10,2
19	<i>Lessardia elongata</i> Saldarriaga & F.J.Taylor	B	0,808	0,011	0,720	0,913	19,3
20	<i>Chaetoceros simplex</i> Ostenfeld	B	0,817	0,027	0,780	0,834	5,4
21	<i>Protoperidinium oblongum</i> (Aurivillius) Parke & Dodge	Д	0,826	0,052	0,816	0,902	8,6
22	<i>Dinophysis caudata</i> W.S.Kent	Д	0,827	0,014	0,773	0,894	12,1
23	<i>Chaetoceros curvisetus</i> Cleve	B	0,841	0,008	0,704	0,870	16,6
24	<i>Cyclotella caspia</i> Grunow	B	0,843	0,022	0,825	0,880	5,5
25	<i>Chaetoceros socialis</i> Lauder	B	0,844	0,008	0,808	0,867	5,9
26	<i>Protoperidinium divergens</i> (Ehrenb.) Balech	Д	0,847	0,010	0,797	0,984	18,7
27	<i>Chaetoceros tortissimus</i> Gran	B	0,848	0,018	0,839	0,854	1,5
28	<i>Coscinodiscus janischii</i> A.Schmidt	B	0,852	0,019	0,810	0,860	5,0
29	<i>Skeletonema costatum</i> (Greville) Cleve	B	0,865	0,029	0,732	0,986	25,4
30	<i>Chaetoceros peruvianus</i> Brightwell	B	0,866	0,008	0,845	0,871	2,6
31	<i>Chaetoceros compressus</i> Lauder	B	0,868	0,011	0,841	0,890	4,9
32	<i>Protoperidinium depressum</i> (Bailey) Balech	Д	0,874	0,008	0,850	0,897	4,7
33	<i>Protoperidinium crassipes</i> (Kofoid) Balech	Д	0,885	0,007	0,857	0,887	3,0
34	<i>Dinophysis acuminata</i> Clap. & Lachmann	Д	0,888	0,058	0,858	0,927	6,9
35	<i>Protoperidinium granii</i> (Ostenf.) Balech	Д	0,892	0,022	0,852	0,958	10,6
36	<i>Protoperidinium pallidum</i> (Ostenf.) Balech	Д	0,893	0,009	0,871	0,924	5,3
37	<i>Protoperidinium subinermis</i> (Paulsen) A.R.Loeb. III	Д	0,893	0,024	0,873	0,906	3,3
38	<i>Dinophysis fortii</i> Pavill.	Д	0,894	0,015	0,859	0,928	6,9

39	<i>Protoperidinium brevipes</i> (Paulsen) Balech	Д	0,925	0,011	0,901	0,958	5,7
40	<i>Polykrikos schwartzii</i> Bütschli	Д	0,931	0,010	0,911	0,959	4,8
41	<i>Prorocentrum micans</i> Ehrenb.	Д	0,940	0,003	0,802	0,970	16,8
42	<i>Protoperidinium steinii</i> (Jøorg.) Balech	Д	0,941	0,004	0,917	0,969	5,2
43	<i>Protoperidinium bipes</i> (Paulsen) Balech	Д	0,943	0,027	0,910	0,980	7,0
44	<i>Dinophysis acuta</i> W.S.Kent	Д	0,943	0,047	0,920	0,952	3,2
45	<i>Glenodinium paululum</i> Lindemann	Д	0,947	0,005	0,905	0,966	6,1
46	<i>Protoperidinium pellucidum</i> Bergh	Д	0,957	0,039	0,856	0,968	11,2
47	<i>Prorocentrum bidens</i> J.Schiller	Д	0,959	0,003	0,930	0,996	6,6
48	<i>Prorocentrum cordatum</i> (Ostenf.) Dodge	Д	0,961	0,002	0,901	0,977	7,6
49	<i>Scrippsiella acuminata</i> (Ehrenb.) Kretschmann, Elbrachter, Zinssmeister, S.Soehner, Kirsch, Kusber & Gottschling	Д	0,962	0,002	0,933	0,972	3,9
50	<i>Glenodinium pilula</i> (Ostenf.) Schiller	Д	0,964	0,015	0,932	0,998	6,6
51	<i>Gymnodinium wulfii</i> J.Schiller	Д	0,965	0,005	0,946	0,985	3,9
52	<i>Gonyaulax digitale</i> (Pouchet) Kof.	Д	0,965	0,004	0,950	0,969	1,9
53	<i>Gymnodinium najadeum</i> J.Schiller	Д	0,967	0,010	0,944	0,985	4,1
54	<i>Prorocentrum aporum</i> (Schiller) Dodge	Д	0,968	0,004	0,933	0,975	4,2
55	<i>Lingulodinium polyedrum</i> (F.Stein) Dodge	Д	0,969	0,015	0,902	0,999	9,7
56	<i>Gymnodinium simplex</i> (Lohmann) Kof. & Swezy	Д	0,976	0,006	0,929	1,000	7,1
57	<i>Prorocentrum balticum</i> (Lochmann) Loeb. III	Д	0,989	0,005	0,976	0,994	1,8
58	<i>Phalacroma rotundata</i> (Clap. ex Lachmann) Kof. ex Michener	Д	0,989	0,002	0,957	0,998	4,1

59	<i>Oblea rotunda</i> (Lebour) Balech ex Sournia	Д	0,994	0,006	0,981	1,000	1,9
60	<i>Diplopsalis lenticula</i> Bergh	Д	0,995	0,005	0,959	1,000	4,1
61	<i>Protoceratium reticulatum</i> (Clap. & Lachm.) Bütschli	Д	0,997	0,002	0,980	1,000	2,0

Примітка. В таблиці представлені види, в яких виміряно не менше 6 клітин.

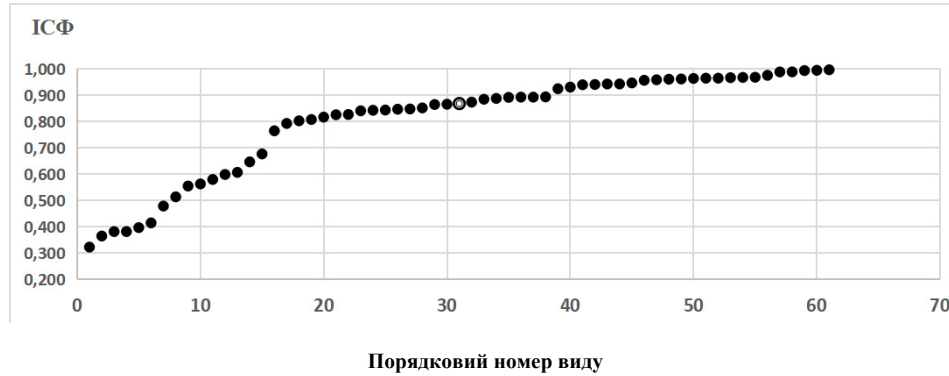


Рис. 1. Розподіл ІСФ видів діатомових водоростей та динофлагелят у прибережній зоні Криму. Цифри на шкалі абсцис відповідають порядковому номеру виду в таблиці та розташовані в міру зростання значення їхнього середнього ІСФ; умовна середина кривої (ІСФ 31-го виду) позначена білим кружечком (пояснення див. у тексті)

Це значення – умовна межа між основними таксонами, оскільки всі види з ІСФ вище належали до динофлагелят, а серед першої половини (30 видів) з ІСФ нижче цього значення – діатомові, за винятком 7 видів динофлагелят. Це три види роду *Tripos* (*T. furca*, *T. fusus*, *T. muelleri*), *Lessardia elongata*, *Protoperidinium oblongum*, *P. divergens* та *Dinophysis caudata*, що мають пристосування у вигляді виростів (рогів) і широко розповсюджені в усіх районах Чорного моря.

Дані види характеризуються також високим розмахом коливань ІСФ (вище 10%), що свідчить про їхню високу морфологічну пластичність та пристосовність. Ще більшим інтервалом коливань індексу (понад 20%) відрізняються представники *Bacillariophyta* з низькими значеннями ІСФ, за винятком *Skeletonema costatum*. Це також широко розповсюджені та масові види, що викликають іноді «цвітіння» води у чорноморському фітопланктоні: *Pseudosolenia calcar-avis*, *Dactyliosolen fragilissima*, *Thalassionema nitzschioides*, *Cerataulina pelagica*, *Leptocylindrus danicus* та *P. alata*.

Для всіх досліджених видів роду *Triplos* Bory (раніше *Ceratium* Schrank) було встановлено чіткий сезонний поліморфізм, особливо виражений у виду *T. furca* (Lyakh, Bryantseva, 2014). Розглянемо сезонний поліморфізм діатомових водоростей (2009–2014) на прикладі виду *P. alata*.

Комплекси видів. Сезонна сукцесія обумовлена зміною комплексів видів у порядку їхнього домінування – від 1-го до 8-го (комплекси 9–14 в даній роботі не розглядаються), що мають морфофункціональну подібність. Розташували їх по мірі зростання середніх за весь досліджений період значень ІСФ, ми отримали наступну послідовність комплексів, які згрупували попарно для зручності викладу (рис. 2).

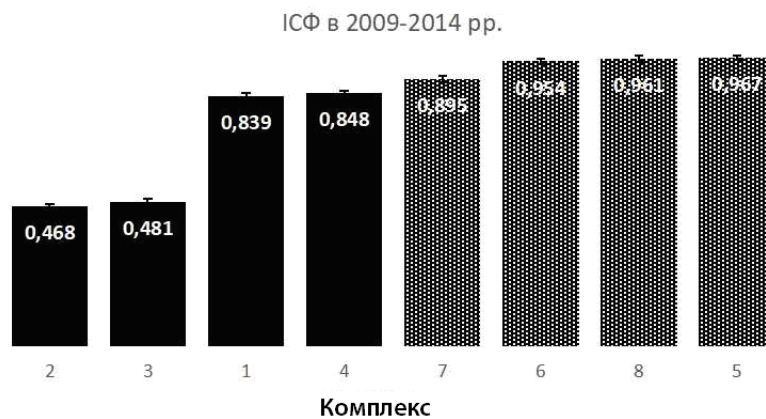


Рис. 2. Морфофункціональний ряд комплексів видів у порядку зростання ІСФ. Чорним кольором позначені діатомові комплекси, сірим – комплекси динофлагелат

Мінімальними ІСФ серед усіх комплексів характеризувалися 2-й і 3-й (витягнуті дрібні та великі діатомові відповідно). До складу 2-го комплексу входили 11 таксонів, які належали до родів: *Ceratoneis* Ehrenb., *Diatoma* Bory, *Leptocylindrus* Cleve, *Navicula* Bory, *Nitzschia* Hassall та *Pseudonitzschia* H.Peragallo. ІСФ був мінімальним серед усіх діатомових водоростей, змінюючись від 0,310 (*Ceratoneis closterium*) до 0,732 (*Nitzschia tenuirostris*). 3-й комплекс, більш різноманітний, включав 17 таксонів із 13 родів, серед яких два види мали мінімальні значення ІСФ серед досліджених видів (*P. alata* – $0,323 \pm 0,005$ та *P. calcar-avis* – $0,382 \pm 0$). Максимальне значення ІСФ ($0,765 \pm 0,017$) мав вид *C. pelagica*.

Середні за період досліджень ІСФ у 2-го та 3-го комплексів статистично не відрізнялися (див. рис. 1), змінюючись у широкому діапазоні за роками: від $0,441 \pm 0,014$ (2014) до $0,591 \pm 0,018$ (2011), та від $0,384 \pm 0,023$ (2009) до $0,622 \pm 0,035$ (2010), з розмахом коливань 15 та 24% відповідно.

У дрібних і великих діатомових низькоциліндричної форми (1-й і 4-й комплекси) ІСФ був удвічі вищим. До складу 1-го комплексу входили 12 таксонів, що належали до родів: *Bacteriastrum* Schadbolt, *Chaetoceros* Lauder, *Cyclotella* (Kützing) Brébisson та *Skeletonema* Greville. З них найбагатший видами (8 видів) був рід *Chaetoceros*. Одинично траплялися види: *Bacteriastrum hyalinum* Cleve, *Chaetoceros danicus* Cleve та *C. diversicurvatus* Goog. Середній ІСФ для кожного з видів коливався від $0,793 \pm 0,015$ (*Chaetoceros affinis*) до $0,865 \pm 0,029$ (*S. costatum*), а для комплексу загалом мало змінювався за роками: від 0,787 до $0,861 \pm 0,028$ (2012), тобто розмах коливань становив 7,45%. 4-й комплекс виявився найбільш різноманітним за видовим складом (28 таксонів), однак серед його представників було багато бентосних і рідкісних видів, що потрапляли у верхні шари випадково. Це *Achnanthes* Bory sp., *Brevipes* C.Agardh, *Amphora* Ehrenb. ex Kützing sp., *Entomoneis paludosa* (W.Smith) Reimer, *Cocconeis distans* W.Gregory, *Grammatophora marina* (Lyngbye) Kützing, а також планктонні *Coscinodiscopsis jonesiana* (Greville) E.A.Sar & Sunesen, *Coscinodiscus granii* L.F.Gough і *Chaetoceros tortissimus* Gran. ІСФ видів коливався в діапазоні від $0,816 \pm 0,062$ (*E. paludosa*) до $0,868 \pm 0,011$ (*C. compressus*). Міжрічна варіабельність середніх показників ІСФ змінювалася в діапазоні від $0,826 \pm 0,07$ у 2013 р. до $0,855 \pm 0,011$ у 2011 р. (розмах коливань 2,9%), що в 2,5 рази нижче, ніж у 1-го комплексу. При цьому середні для всього дослідженого періоду значення ІСФ у 1-го та 4-го комплексів статистично не відрізнялися (див. рис. 2).

У ході сезонної сукцесії, при вичерпанні біогенних елементів у верхньому шарі води, важливим моментом є заміна діатомових водоростей дінофітовими, більшість з яких здатна до міксотрофії. Спершу переважають дрібні голі (безпанцирні) форми (5-й комплекс), потім великі (6-й) і дрібні (7-й) панцирні, і завершує стадію розвиток безпанцирних великих (8-й комплекс) видів. Розглянемо групи комплексів дінофлагелят, об'єднаних за наявністю чи відсутністю панцира у порядку зростання їхнього середнього ІСФ.

Сьомий комплекс, найбільш багатий за видовим складом та мінімальним середнім ІСФ серед усіх комплексів дінофлагелят, включав 8 таксонів з родів: *Glenodinium* Ehrenb. (3), *Lessardia* Saldariaga & Taylor та дрібних представників *Prorocentrum* (2). Індекс сферичності форми коливався від $0,808 \pm 0,011$ (*L. elongata*) до $0,989 \pm 0,004$ (*Prorocentrum balticum*). 6-й комплекс – найбагатший видами, включав 60 таксонів з 15 родів, з яких найбільш різноманітними були: *Protoperidinium* Bergh (17 таксонів), *Dinophysis* Ehrenb., *Gonyaulax* Diesing (по 8 таксонів кожен) та *Prorocentrum* Ehrenb. (7 таксонів). Одинично траплялися 6 видів:

Dinophysis sacculus F.Stein, *Diplopsalopsis orbicularis* (Paulsen) Meunier, *Gonyaulax apiculata* Entz, *Prorocentrum lima* (Ehrenb.) F.Stein, *Protoceratium areolatum* Kof. та *Protoperdinium pentagonum* (Gran) Balech. Форма клітин представників 6-го комплексу варіювала в широкому діапазоні: від $0,382 \pm 0,004$ (*T. fusus*) до 1 (*D. orbicularis* та *P. areolatum*). Середній за весь період досліджень ІСФ 7-го комплексу статистично був нижчим, ніж у 6-го (див. рис. 1), змінюючись за роками в діапазоні від $0,863 \pm 0,044$ (2013) до $0,938 \pm 0,034$ (2009), з розмахом 7,55%. При цьому в 6-го комплексу розмах коливань за роками був мінімальним (1,99%), від $0,942 \pm 0,019$ (2011) до $0,960 \pm 0,018$ (2010). Восьмий комплекс включав 12 таксонів, з яких половина зустрічалася одинично. Це *Akashiwo sanguinea* (Hirasaka) Gert Hansen & Moestrup, *Amphidinium extensum* Wulff, *Cochlodinium citron* Kof. & Swezy, *Gymnodinium agiliforme* Schill., *Katodinium glaucum* (Lebour) A.R.Loebli., *Pyrocystis lunula* (Schütt) F.Schütt. ІСФ коливався у вузькому діапазоні, від 0,72 (*P. lunula*) до 0,989 (*G. agiliforme*). Замикав шкалу 5-й комплекс, що включав 9 таксонів. Крім представників родів *Amphidinium* Clap. & Lachm. та *Gyrodinium* Kof. & Swezy 5 таксонів належали до роду *Gymnodinium* Stein, у т. ч. одинично траплялися види *G. lacustre* Schill. та *G. variable* Herdman. Найчастіше траплявся вид *G. simplex*. З усіх динофлагелят форма клітин представника 5-го комплексу найбільш наближена до форми кулі, ІСФ коливався від $0,850 \pm 0,059$ (*Gyrodinium fusus* (Meunier) Akselman) до 0,994 (одинична знахідка *Gymnodinium lacustre*). Середні за період значення ІСФ у цих двох комплексів статистично не розрізнялися й мало змінювалися за роками (розмах 3,66 і 2,97% відповідно). Діапазон коливань 8-го комплексу від $0,938 \pm 0,033$ (2012 р.) до $0,975 \pm 0,054$ (2013 р.), а у 5-го від $0,953 \pm 0,024$ (2010 р.) до 0,983.

Порівняння ІСФ по кожному комплексу видів у 2004–2006 та 2009–2014 рр. показало статистично значущі (крім 2-го та 8-го комплексів) відмінності для кожного з них. Так, для діатомових комплексів ІСФ виявився значно нижчим, а у динофлагелят (за винятком 7-го) – вищим порівняно з попереднім періодом (рис. 3). Незначне зниження значень ІСФ 7-го комплексу пов'язане, ймовірно, з включенням до його складу виду *L. elongata*, який раніше помилково визначали як *Gymnodinium fusus* F.Schütt і відносили до 5-го комплексу (Bryantseva et al., 2016).

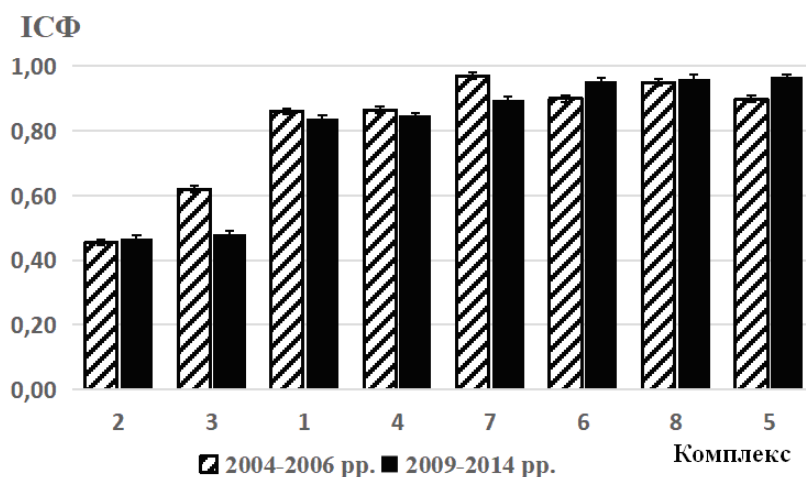


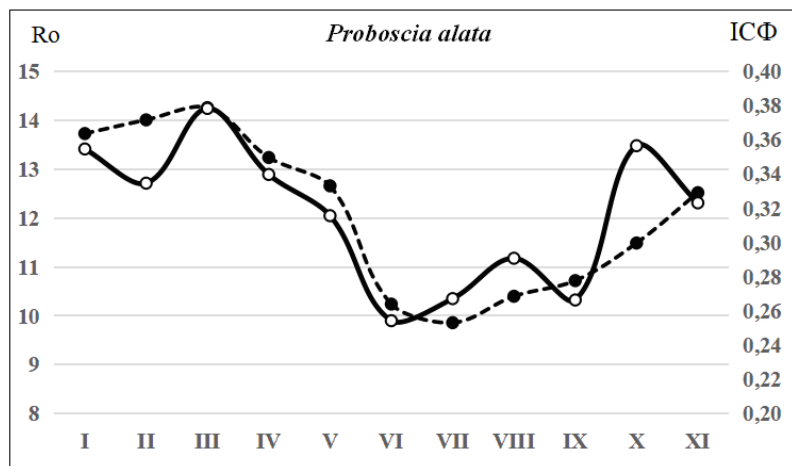
Рис. 3. Порівняння середніх показників ІСФ комплексів видів мікродоростей

Підсумувавши значення ІСФ комплексів за основними двома таксонами і зіставивши аналогічні результати за попередній період років, ми отримали статистично значущі зміни: зниження ІСФ у діатомових (тобто витягування форми клітин) з $0,79 \pm 0,001$ до $0,667 \pm 0,010$ та збільшення (округлення) у динофлагелят з $0,920 \pm 0,001$ до $0,967 \pm 0,007$.

Можна припустити, що однією з причин таких змін є кліматична – збільшення середньої температури води в поверхневому шарі Чорного моря на 1–2 °С за останнє десятиліття підтверджено у ряді робіт (Gynzburg et al., 2001; Artamonov et al., 2005; Lovenkova, Polonskiy, 2005). В умовах, несприятливих для плавучості (вища температура і, відповідно, низька щільність води), у верхніх шарах моря переважають клітини з більш витягнутою формою. У той же час підвищення температури води призводить до переваги округлих форм клітин видів динофлагелят. Оскільки джгутикові, здатні до активного пересування, менш залежні від умов для плавучості, ніж діатомові, для них більш значуща функціональна (трофічна) активність, яка підвищується при потеплінні.

Сезонна динаміка в 2009–2014 рр. Визначивши видовий склад та середні значення ІСФ для кожного виду, комплексу видів, таксону та фітопланктону в цілому, розглянемо особливості їхньої сезонної динаміки в цей період. Для деяких видів, що мають витягнуту форму клітин, підтвержені значущі міжсезонні відмінності в ІСФ як для діатомових (рис. 4, а), так і для динофлагелят (рис. 4, б).

а



б

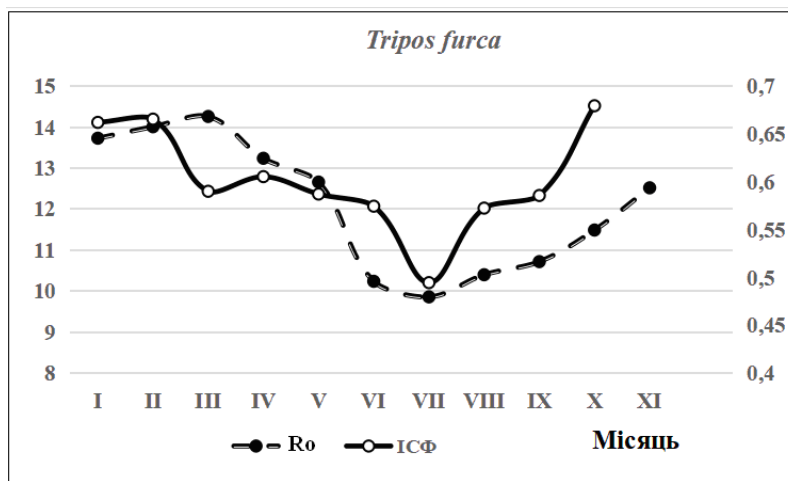


Рис. 4. Сезонна динаміка щільності води біля поверхні (R_o) та ІСФ у *Proboscia alata* (а) та *Tripos furca* (б) у прибережній зоні Севастополя (2009 р.)

Результат кореляційного аналізу підтвердив значний (з достовірністю вище 99%) прямий зв'язок ІСФ *P. alata* у 2009 р. з умовною щільністю води (R_o) у поверхневому шарі моря з коефіцієнтом 0,850 (при $n = 11$). Зв'язок між ІСФ дінофлагеляти *T. furca* та щільністю води слабший, ніж у діатомової водорості, $k = 0,60$ (при $n = 10$), з достовірністю 95%. Це кількісно підтверджує наявність сезонного поліморфізму у видів, коли в умовах, несприятливих для плавучості, переважають клітини з більш

витагнутою формою, тобто з низькими значеннями ІСФ, у т. ч. показує менший ступінь залежності динофлагелат від умов плавучості.

Комплекси діатомових видів у порядку зростання їхніх середньобіагаторічних значень ІСФ. Оскільки в процесі сезонної сукцесії різні комплекси видів домінували в різний час, послідовно змінюючи один одного, групи комплексів зі схожою формою клітин мали асинхронність у сезонній динаміці (рис. 5). ІСФ 2-го комплексу мало змінювався за сезонами і, на відміну від інших, досягав максимуму в теплу пору року – у липні ($0,618 \pm 0,029$) за рахунок домінування *Thalassionema nitzschioides* (з чисельністю $26,73 \cdot 10^6$ кл/м³) і, натомість, уповільнення розвитку інших видів. Статистично значущий період з березня по червень відрізнявся від липня та вересня за рахунок «спалахів» розвитку видів *Pseudo-nitzschia delicatissima* і *P. seriata*, чисельність яких досягала $133 \cdot 10^6$ кл/м³, внаслідок чого середньорічний ІСФ комплексу у травні був у два рази нижчим, ніж у липні ($0,361 \pm 0,12$).

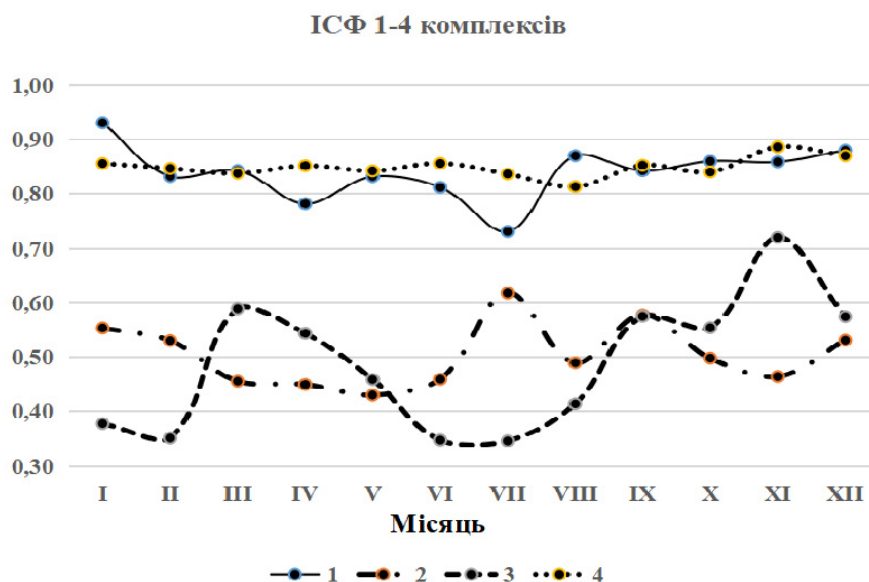


Рис. 5. Сезонна динаміка середньорічних значень ІСФ для 1–4-го комплексів

Сезонна динаміка 3-го комплексу, за винятком січня та лютого (за рахунок домінування у 2009 р. виду *P. alata*), відповідала сезонним показникам щільності води біля поверхні (див. рис. 4, а), з максимальними показниками в холодну та мінімальними в теплу пору року (див. рис. 5). У березні ІСФ досягав першого максимуму за рахунок розвитку *S. pelagica* ($5,13 \cdot 10^6$ кл/м³). З початком прогріву води та формуванням сезонного

термоклину відбувалося різке зниження ІСФ за рахунок переважання виду *P. alata* з мінімальним ІСФ, але невисокими значеннями чисельності ($4,59 \cdot 10^6$ кл/м³). Низькі показники ІСФ трималися весь теплий період (до серпня ІСФ не перевищував 0,45). З початком осіннього вихолодження (у вересні) знову спостерігалася зміна в складі домінуючих видів і ІСФ підвищувався за рахунок інтенсивного розвитку *D. fragilissimus* ($33,6 \cdot 10^6$ кл/м³), який у листопаді зумовив другий пік ІСФ – 0,738, з чисельністю $15,81 \cdot 10^6$ кл/м³. У 2009 р. нетипові «спалахи» розвитку *P. alata* у найхолоднішу пору року (січень–лютий) призвели до зниження середнього ІСФ, не типового для 3-го комплексу. У 2011–2014 рр. сезонні показники ІСФ 3-го комплексу також відповідали сезонним показникам щільності води (рис. 6), а високі значення коефіцієнтів кореляції підтвердили наявність прямого зв'язку між ними з рівнем достовірності вище 99% як для кожного року (від 0,813 до 0,968), так і для періоду років ($k = 0,786$).

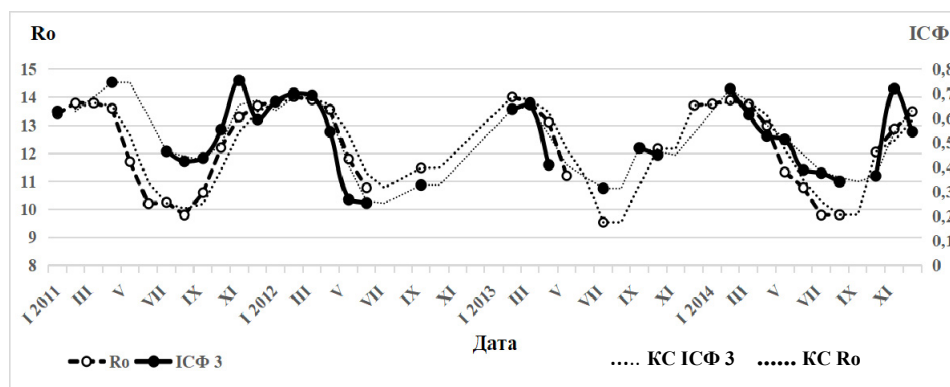


Рис. 6. Сезонна динаміка умовної щільності води біля поверхні (Ro) та ІСФ 3-го комплексу видів у 2011–2014 рр. (KC – ковзне середнє)

На відміну від 2-го та 3-го комплексів, середньобаторічні ІСФ 1-го та 4-го комплексів змінювалися в меншому діапазоні величин протягом року, проте також змінювалися асинхронно між собою. ІСФ 1-го комплексу знижувалися від січня до липня, а до кінця року знову зростали. Зміна видового складу, а також рівень розвитку видів залежно від сезону року визначали більш високі значення ІСФ у холодний та мінімальні у теплий період. Однак розрахунок довірчих інтервалів для середніх значень ІСФ показав, що статистично достовірно ($< 0,05\%$) вони відрізняються лише у січні та липні. Якщо ІСФ у січні досягав максимуму $0,910 \pm 0,049$ з домінантом *S. costatum* (чисельність $18,6 \cdot 10^6$ кл/м³), то в липні мінімум середнього багаторічного ІСФ $0,731 \pm 0,047$ був обумовлений розвитком виду *C. affinis* ($1,89 \cdot 10^6$ кл/м³). Оскільки види 4-го комплексу не досягали

високих значень чисельності, а також серед них багато видів, що епізодично зустрічалися в пробах (випадкові), то для статистично достовірних розрахунків середніх значень у нас недостатньо даних. Мінімальне значення ІСФ спостерігалось у вересні, однак довірчі інтервали його перекривалися з інтервалами для решти місяців, тому ми не можемо судити про достовірність цих відмінностей. У травні домінував вид *C. curvisetus* з максимальною чисельністю $19,52 \cdot 10^6$ кл/м³, в листопаді – *C. compressus*, з невисокою чисельністю ($3,07 \cdot 10^6$ кл/м³), але високим ІСФ.

Комплекси (5–8) динофлагелят

Для динофлагелят, здатних до активного руху, завдяки джгутикам залежність від щільності не така значуща, як у діатомових водоростей, тому визначальним у сезонній динаміці їхнього ІСФ є фізіологічні адаптації тих чи інших видів, які більш інтенсивно розвиваються в теплий період року. З усіх динофлагелят середньобагаторічні ІСФ дрібних панцирних видів 7-го комплексу були мінімальними і характеризувалися максимальним діапазоном коливань відносно інших комплексів (від $0,896 \pm 0,036$ до $0,989 \pm 0,091$) у сезонній динаміці, змінюючись у протифазі з ІСФ великих панцирних видів 6-го комплексу (рис. 7).

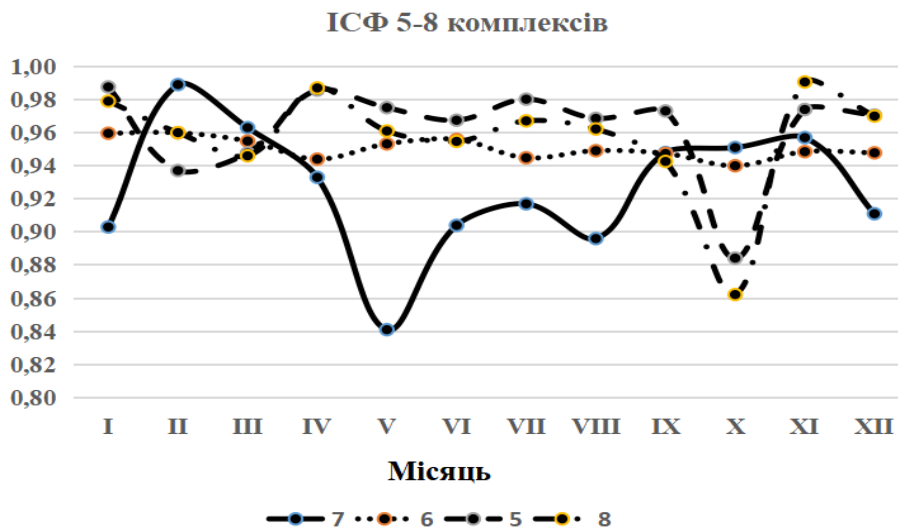


Рис. 7. Сезонна динаміка середньобагаторічних ІСФ комплексів (5–8) видів динофлагелят

Максимум у лютому був обумовлений розвитком виду *Prorocentrum balticum* ($0,35 \cdot 10^6$ кл/м³), тоді як у травні – розвитком виду *L. elongata*,

єдиним видом з витягнутою формою клітин (з максимальною чисельністю $18,2 \cdot 10^6$ кл/м³). Мінімальний розмах коливань по місяцях середньо-багатолітніх ІСФ був у 6-го комплексу, змінюючись від $0,940 \pm 0,024$ до $0,960 \pm 0,047$, тобто не мали статистично значущих відмінностей по сезонах року, що свідчить про стабільність видового складу даного комплексу форм клітин, діапазон коливань ІСФ за видами, як було сказано раніше, становив 0,382–1,0.

Як було показано на прикладі виду *T. furca* (див. рис. 4, б), у витягнутих форм комплексу існує виражений сезонний поліморфізм, однак їхній внесок у сумарну чисельність комплексу не досягає таких високих значень, як у видів з округлою формою клітин. Тому в середньому форма комплексу стабільна протягом року і мало змінюється за роками.

Для всіх видів діатомових водоростей у сумі ІСФ змінювався в широкому діапазоні (від $0,459 \pm 0,037$ до $0,806 \pm 0,039$) і мав статистично значущі відмінності. В сезонній динаміці виявлено три хвилі з рівним часовим інтервалом у 4 місяці, які відповідали сезонній динаміці чисельності, за винятком березневого «спалаху» представників 2-го комплексу *P. seriata* та *P. delicatissima* (з чисельністю 444,6 та $104 \cdot 10^6$ кл/м³ відповідно), внаслідок чого ІСФ досягав першого мінімуму на рік (рис. 8, а).

Травневі та вересневі піки чисельності відповідали максимумам ІСФ за рахунок «спалахів» розвитку представників 1-го комплексу, переважно роду *Chaetoceros*. У період літньої стагнації, в умовах низької щільності води (несприятливих для плавучості) угруповання мало мінімальні ІСФ за рахунок витягнутих клітин 3-го комплексу, *P. calcar-avis*, *P. alata* та *P. seriata*. І в період зимової стагнації угруповання діатомових знову досягало максимуму ІСФ завдяки 1-му комплексу з домінантом *S. costatum*, характерним збудником «цвітіння» води на початковій стадії сукцесії. Однак у досліджений період цей вид не досягав значної кількості, максимум у січні 2010 р. становив $19,6 \cdot 10^6$ кл/м³, у вересні $38,08 \cdot 10^6$ кл/м³.

Для всіх динофлагелят у сумі середньобагаторічні значення ІСФ коливалися в дуже вузькому діапазоні (від $0,884 \pm 0,12$ до $0,988 \pm 0,083$), але статистично сезонні відмінності незначущі. Максимуми чисельності водоростей збігалися з мінімальними значеннями ІСФ. Перший мінімум ІСФ у травні був зумовлений інтенсивним розвитком виду *L. elongata* (7-й комплекс), у жовтні – видів роду *Triplos* (6-й).

Діапазон коливань ІСФ у діатомових водоростей у сезонній динаміці перевищував такий у динофлагелят на порядок. Довірчі інтервали середньобагаторічних значень ІСФ у двох основних таксонів не перетиналися й більшу частину року змінювалися синхронно, крім травня.

У період формування сезонного термоклину спостерігалася різка асинхронна зміна параметра цих двох таксонів. З квітня до травня у динофлагелят відбувалася заміна абсолютного максимуму ІСФ (за рік) на абсолютний мінімум.

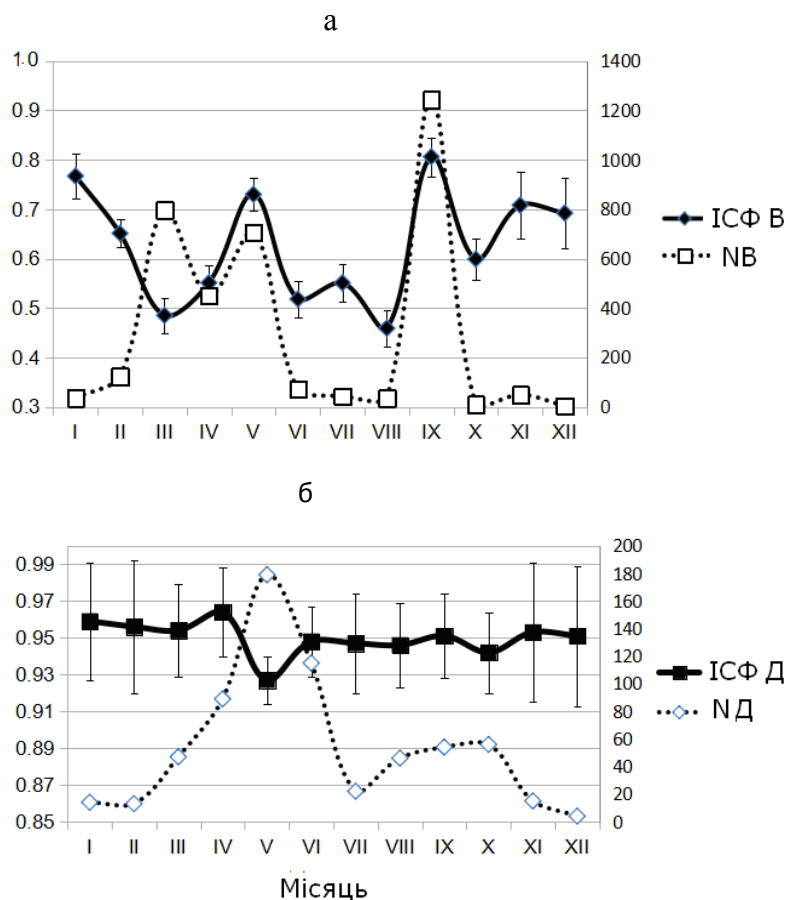


Рис. 8. Порівняння сезонної динаміки ІСФ динофлагелят Д (а) і діатомових В (б) водоростей та їхньої чисельності (N), середні показники для 2009–2014 рр.

Для всього угруповання мікрободоростей загалом середні значення ІСФ мало змінювалися за сезонами та роками (рис. 9), що свідчить про стабільність стану угруповання фітопланктону в прибережній зоні Севастополя, де існує баланс між основними таксонами та зниження частки одних компенсується зростанням інших. Угруповання мало високі значення ІСФ ($> 0,9$) більшу частину року за рахунок переважання за чисельністю дрібних джгутикових та примнезієвих водоростей. «Спалахи» розвитку діатомових на тлі зменшення ролі примнезієвих водоростей знижували показники ІСФ у періоди двох сукцесійних хвиль: навесні

(березень–квітень) та восени (вересень) (рис. 10). У березні–квітні зниження значень ІСФ обумовлено інтенсивним розвитком водоростей 2-го комплексу (роду *Pseudo-nitzschia*), а у вересні – 1-го (роду *Chaetoceros*) та 2-го (*T. nitzchioides*) комплексів. Ці періоди статистично значно відрізнялися від решти місяців року. Розмах міжсезонних коливань (22,67%) був вищим, ніж міжрічних (19,64%).

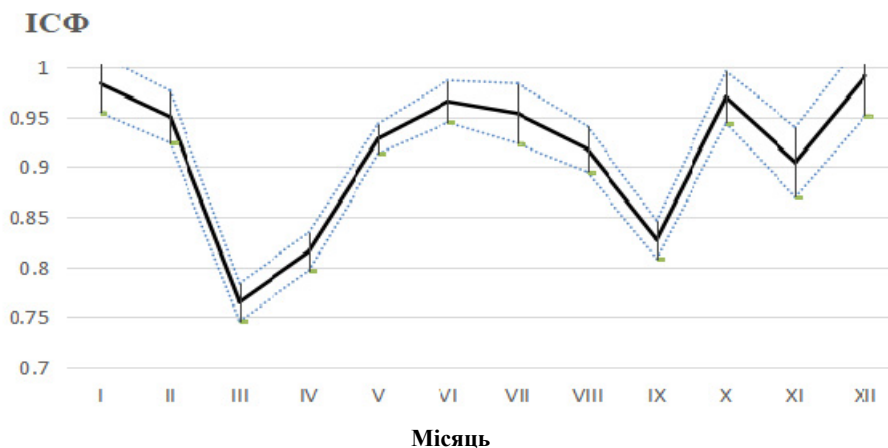


Рис. 9. Сезонна динаміка ІСФ для всього фітопланктону (середні для періоду 2009–2014 рр.). Пунктиром позначено область довірчого інтервалу 95%

Порівняння ІСФ двох основних таксонів та сумарного фітопланктону за роками підтвердило мінімальні коливання у динофлагелят і суттєві – у діатомових водоростей (рис. 10).

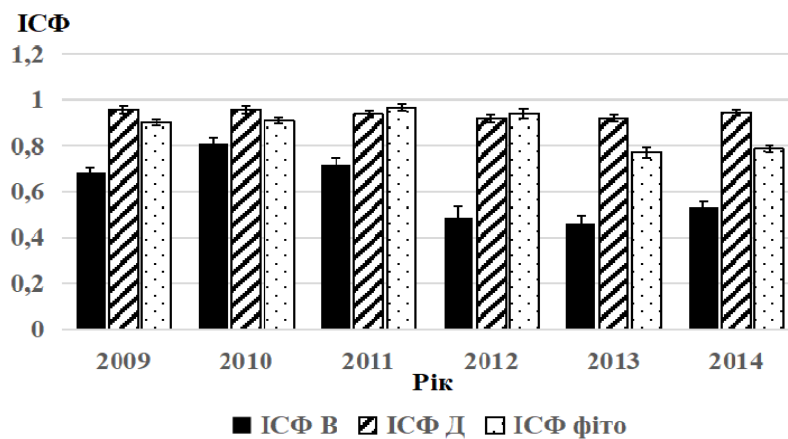


Рис. 10. Міжрічні відмінності ІСФ діатомових водоростей (В), динофлагелят (Д) та сумарного фітопланктону (фіто) у прибережній зоні Севастополя

Максимальні значення ІСФ як у діатомових, так і динофлагелят спостерігалися в 2010 р., який характеризувався аномально високими значеннями температури води, що призвело до ряду негативних наслідків в екосистемі Чорного моря (Aleksandrov et al., 2010; Minicheva et al., 2013). Округлення завдяки переважанню дрібноклітинних форм з високою швидкістю росту і поділу – одна з ознак реакції угруповань мікроводоростей, коли інтенсифікуються трофічні процеси в середовищі.

Висновки

1. Досліджено морфометричні особливості мікроводоростей на різних ієрархічних рівнях організації від клітини до угруповання фітопланктону в цілому. Встановлені середні значення для кожного з них та діапазони їхніх коливань. ІСФ діатомових водоростей у середньому значно менші, ніж у всіх інших таксонів, що зумовлено більшою залежністю від умов для плавучості у зв'язку з особливостями будови їхніх клітин.

2. Для витягнутих клітин, як діатомових водоростей (*Proboscia alata*), так і динофлагелят (*Tripos furca*), а також 3-го комплексу в цілому встановлено значний позитивний зв'язок зі щільністю води біля поверхні (тобто, відносно більші значення у холодну та менші в теплу пору року), що кількісно підтверджує їх сезонний поліморфізм із рівнем достовірності 99%.

3. Співставлення ІСФ по кожному комплексу видів у 2004–2006 та 2009–2014 рр. показало статистично значущі (крім 2-го та 8-го комплексів) відмінності для всіх них. При цьому, для діатомових комплексів ІСФ знизився, а у динофлагелят (за винятком 7-го) – підвищився порівняно з попереднім періодом, що може бути пов'язано зі зміною видового складу в бік більш витягнутих форм у діатомових та більш округлих у динофлагелят.

4. Розмах коливань ІСФ діатомових водоростей у сезонній динаміці (34,7%) на порядок перевищував такий у динофлагелят (3,7%), що свідчить про більш високий рівень адаптаційної пластичності діатомових до змін середовища, а також про те, що угруповання динофлагелят має більш стабільну структуру і рівність у розподілі за чисельністю між видами. Таким чином, середню форму угруповання більшою мірою визначає видовий склад, а не домінуючі види.

5. Для всього фітопланктону в цілому характерні високі значення ІСФ більшу частину року за рахунок переважання за чисельністю дрібних джгутикових та примнезієвих водоростей. Лише у періоди «спалахів» розвитку діатомових (навесні та восени), на тлі зменшення ролі

примнезієвих водоростей, ІСФ знижувався до мінімальних значень: у березні–квітні за рахунок водоростей 2-го комплексу роду *Pseudo-nitzschia*, а у вересні – 1-го (роду *Chaetoceros*) та 2-го (*T. nitzschioides*).

6. Аномально високі значення температури води у 2010 р. призвели до переважання дрібноклітинних форм з високою швидкістю росту та поділу, як наслідок, значення ІСФ у середньому за рік у діатомових і динофлагелят були максимальними за весь досліджений період. Округлення – одна з ознак реакції угруповань мікроводоростей на інтенсифікацію трофічних процесів у середовищі у зв'язку з потеплінням.

8. Отримані результати можуть бути використані як базові для зіставлення в разі відновлення моніторингу в даному районі в майбутньому. Запропонована нами методика може бути взята за основу для здійснення подібного моніторингу в будь-якій іншій акваторії будь-якого типу водойм.

Список літератури

- Alexandrov B.G., Zaitsev Yu.P., Minicheva G.G. 2010. New approaches to determining the biological value of marine ecosystems. *Zhyva Ukraina*. 1(2): 4–8. [Александров Б.Г., Зайцев Ю.П., Мінічева Г.Г. 2010. Нові підходи до визначення біологічної цінності морських екосистем. *Жива Україна*. 1(2): 4–8].
- Aronasenko A.D., Shchur L.A., Lopatin V.N. 2000. The role of specific cell surface in phytoplankton productivity. *Rep. AN*. 375(3): 415–417. [Апонасенко А.Д., Щур Л.А., Лопатин В.Н. 2000. Роль удельной поверхности клеток в продуктивности фитопланктона. *Докл. АН*. 375(3): 415–417].
- Artamonov Yu.V., Babiy M.V., Skripaleva E.A. 2005. In: *Environmental control systems: Collect. Sci. Papers*. Sevastopol. 240–242. [Артамонов Ю.В., Бабий М.В., Скрипалева Е.А. 2005. Региональные особенности межгодовой изменчивости поля температуры на поверхности океана. В кн.: *Системы контроля окружающей среды*: Сб. науч. тр. Севастополь. С. 240–242].
- Bryantseva Yu.V. 2005. The shape index of unicellular algae as a new morphometric criterion. *Ecol. Mor.* 6: 27–31. [Брянцева Ю.В. 2005. Индекс формы одноклеточных водорослей как новый морфометрический критерий. *Экол. моря*. 6: 27–31].
- Bryantseva Yu.V. 2008a. In: *Microalgae of the Black Sea: problems of biodiversity conservation and biotechnological use*. Sevastopol: ECOSY-Hydrophysics. Pp. 18–28. [Брянцева Ю.В. 2008а. Особенности сезонной сукцессии фитоценозов Севастопольской бухты в 2004–2006 гг. В кн.: *Микроводоросли Черного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования*. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. С. 18–28].

- Bryantseva Yu.V. 2008b. In: *Microalgae of the Black Sea: problems of biodiversity conservation and biotechnological use*. Sevastopol: ECOSY-Hydrophysics. Pp. 291–300. [Брянцева Ю.В. 2008б. Морфологический критерий для оценки состояния микроводорослей. В кн.: *Микроводоросли Черного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования*. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. С. 291–300].
- 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): 365–380. [Брянцева Ю.В. 2021. Особливості сезонної сукцесії фітопланктону в прибережній зоні Криму (Чорне море) у різні за кліматичними умовами роки. *Альгологія*. 31(4): 365–380]. <https://doi.org/10.15407/alg31.04.365>
- 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 Ukr.* 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. *Пуб. госп. 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>
- Marine Strategy Framework Directive* (Directive 2008/56/EC of the European Parliament and of the Council of 17 June 2008). *Offic. J. Eur. Union*. L 164/19.
- Diatom analysis*. Vol. 3. 1950. Moscow: Gosgeolizdat. 398 p. [*Диатомовый анализ*. Т. 3. 1950. М.: Госгеолитиздат. 398 с.].
- Gmurman V.E. 2006. *Guide to solving problems in probability theory and mathematical statistics: Textbook*. Moscow: Vyssh. Obrazov. 476 p. [Гмурман В.Е. 2006. *Руководство к решению задач по теории вероятностей и математической статистике: Учебное пособие*. М.: Высш. образ. 476 с.].
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2022. *AlgaeBase*. World-wide electron. publ. Nat. Univ. Ireland, Galway.
- Gynzburg A.I., Kostyanov A.G., Sheremet N.A. 2001. On the use of satellite data in the study of seasonal and interannual variability of the Black Sea surface temperature. *Earth Exploration from Space*. 1: 51–61. [Гинзбург А.И., Костяной А.Г., Шерemet Н.А. 2001. Об использовании спутниковых данных в исследовании сезонной и межгодовой изменчивости температуры поверхности Черного моря. *Исследования Земли из космоса*. 1: 51–61].
- Khailov K.M., Prazukin A.V., Kovardakov S.A., Rygalov V.E. 1992. *Functional morphology of marine multicellular algae*. Kyiv: Nauk. Dumka. 280 p. [Хайлов К.М., Празукин А.В., Ковардаков С.А., Рыгалов В.Е. 1992. *Функциональная морфология морских многоклеточных водорослей*. Київ: Наук. думка. 280 с.].
- 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.

- Lovenkova E.A., Polonskiy A.B. 2005. Climatic characteristics of upwelling near the Crimean coast and their variability. *Meteorology and Hydrology*. 5: 44–52. [Ловенкова Е.А., Полонский А.Б. 2005. Климатические характеристики апвеллинга у побережья Крыма и их изменчивость. *Метеорология и гидрология*. 5: 44–52].
- Lyakh A.M., Bryantseva Yu.V. 2008. In: *Microalgae of the Black Sea: problems of biodiversity conservation and biotechnological use*. Sevastopol: ECOSY-Hydrophysics. Pp. 281–291. [Лях А.М., Брянцева Ю.В. 2008. Формулы для вычисления объемов и поверхностей микроводорослей, находящихся в коллекции ИнБИОМ. In: *Микроводоросли Черного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования*. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика. С. 281–291].
- Margalef R. 1958. Information Theory in Ecology. *General Systems*. 3: 36–71.
- 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 Res.* Pt I. 142: 44–57.
- Minicheva G.G. 1998. *Morphofunctional bases of marine phytobenthos formation*: Dr. Sci. (Biol.) Abstract. Sevastopol. 32 p. [Миничева Г.Г. 1998. *Морфофункциональные основы формирования морского фитобентоса*: Автореф. дис... д-ра биол. наук. Севастополь. 32 с.].
- Minicheva G. 2013. Use of the Macrophytes Morphofunctional Parameters to Assess Ecological Status Class in Accordance with the EU WFD. *Mar. Ecol. J.* 22(3): 5–21.
- Minicheva G.G., Tuchkovenko Yu.S., Bolshakov V.N., Zotov A.B., Rusnak Ye.M. 2013. Reaction of algae communities of the north-western part of the Black Sea to local, regional and global factors. *Algologia*. 23(1): 19–36. [Миничева Г.Г., Тучковенко, Ю.С., Большаков В.Н., Зотов А.Б., Руснак Е.М. 2013. Реакция альгосообществ северо-западной части Черного моря на локальные, региональные и глобальные факторы. *Альгология*. 23(1): 19–36]. <https://doi.org/10.15407/alg23.01.019>
- Minicheva G.G., Bolshakov V.N., Kalashnik E.S., Zotov A.B., Marinets A.V. 2018. Assessment of the reactions of algal communities to influence of climatic factors in the N-W Black Sea ecosystem. *Algologia*. 28(2): 121–135. [Миничева Г.Г., Большаков В.Н., Калашник Е.С., Зотов А.Б., Маринец А.В. 2018. Оценка реакции альгосообществ черноморских экосистем на воздействие климатических факторов. *Альгология*. 28(2): 121–135]. <https://doi.org/10.15407/alg28.02.121>
- Minicheva G.G., Zotov A.B., Bolshakov V.M., Kalashnik K.C., Marinets G.V., Швець Г.В. 2015. Autotrophic surfaces – a phytoindication tool for monitoring aquatic ecosystems. *Sci. Not. Ternop. Nat. Ped. Univ. Ser. Biol.* 3–4(64): 470–473. [Миничева Г.Г., Зотов А.Б., Большаков В.М., Калашник К.С., Маринець Г.В., Швець Г.В. 2015. Автотрофні поверхні – інструмент фітоіндикації для моніторингу водних екосистем. *Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер. Біол.* 3–4(64): 470–473].
- Murzov S.A. 1994. *Structure and seasonal dynamics of heterotrophic nanoplankton of the Black Sea*. Heterotrophic nanoplankton of the Black Sea: PhD (Biol.) Abstract. Sevastopol. 24 p.

- [Мурзов С.А. 1994. *Структура и сезонная динамика гетеротрофного нанопланктона Черного моря. Гетеротрофный нанопланктон Черного моря*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Севастополь. 24 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. 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.].
- Serikova I.M., Bryantseva Yu.V., Tokarev Yu.N., Stanichniy S.V., Vasilenko V.I. 2016. Response of Phytoplankton of the Sevastopol Coastal zone to Climate Peculiarities of the years 2009–2012. *Hydrobiol. J.* 52(1): 39–48.
<http://www.dl.begellhouse.com/journals/38cb2223012b73f2,78fafd6c2af64970.html>
- Vedernikov V.I., Nezlin 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].
- 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].
- Water Framework Directive* (Directive 2000/60/EC of the European Parliament and of the Council establishing a framework for Community action in the field of water policy). *Official J.* (OJ L 327) on 22 December 2000.

Підписала до друку
О.М. Виноградова

Bryantseva Yu.V. 2022. **Temporary dynamics of morphometric characteristics of phytoplankton in the coastal waters of the Crimea (Black Sea, Ukraine)**. *Algologia*. 32(4): 284–308.

M.G. Kholodny Institute of Botany NAS of Ukraine,
2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01601, Ukraine

The morphometric characteristics of algae at different levels of hierarchical organization – cells, species, functional complexes of species, taxa (diatom algae, dinoflagellates) and phytoplankton as a whole were analyze. Study based on the results of monitoring carried out near the shores of Sevastopol (the Black Sea) in different periods (2004–2006 and 2009–2014), using the cells shape

sphericity index (CSSI). It is shown that for each period there is a certain range of fluctuations of average values, both in seasonal and interannual dynamics. A comparison of the two investigated periods by the average CSSI showed a statistically significant decrease in diatoms and a slight increase in dinoflagellates, which may be associated with a shift in the species composition of diatom algae towards more elongated forms, and more rounded in dinoflagellates. Based on the example of two species with elongated cell forms: the diatom *Proboscia alata* (Brightwell) Sundström and the dinoflagellate *Tripos furca* (Ehrenberg) F.Gómez, as well as on the 3rd complex as a whole, a significant positive correlation with the water density on the surface was found with the 99% confidence level, which quantitatively confirms their seasonal polymorphism. The analysis of the seasonal dynamics of CSSI of diatoms as a whole showed statistically significant differences and a wide range of fluctuations by month. In the seasonal dynamics, three waves with an interval of four months were found, which corresponded to the seasonal course of the population quantity, except for the March bloom of the 2nd complex representatives belonging to the genus *Pseudo-nitzschia* H.Peragallo, as a result of which the CSSI was minimal. The May and September maxima of numbers corresponded to the maxima of the CSSI due to bloom and the development of the 1st complex representatives, mainly of the genus *Chaetoceros* Ehrenberg. For dinoflagellates seasonal differences were not significant and varied within a narrow range, with high mean values (above 0.94) for most of the year. The CSSI minima coincided with the population maxima in May and October. The range of CSSI fluctuations in the seasonal dynamics of diatoms (34.7%) was an order of magnitude higher than that of dinoflagellates (3.7%), which indicates a more stable grouping structure of the latter. Therefore, the average form depends to a large extent on species diversity. At the same time, diatoms are characterized by greater plasticity in adapting to environmental conditions. All phytoplankton are characterized by high CSSI values for most of the year due to the predominance of small flagellates and *Prymnesiophyceae* algae, with an episodic decrease during the period of diatom bloom in spring and autumn. The rounding of the grouping of both diatoms and dinoflagellates in 2010 May be a response to an abnormally high temperature of water, which led to the intensification of trophic processes in the marine environment. The obtained results can be used as a baseline for comparison in case of resumption of monitoring in this area in the future. The proposed method can be used as a basis for carrying out similar monitoring in any other water area of any type of reservoir.

Key words: cell shape sphericity index, dinoflagellates, diatoms, seasonal dynamics, Crimean coast, the Black Sea