
БИОРАЗНООБРАЗИЕ ЭКОСИСТЕМ
И ЕГО СОХРАНЕНИЕ

УДК [582.261.1:57.045](262.5)

DOI: [10.21072/eco.2024.09.4.01](https://doi.org/10.21072/eco.2024.09.4.01)

КРУПНОКЛЕТОЧНЫЕ ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРΟΣЛИ *PSEUDOSOLENIA CALCAR-AVIS* (SCHULTZE) B.G. SUNDSTRÖM, 1986 И *PROBOSCIA ALATA* (BRIGHTWELL) SUNDSTRÖM, 1986 В ПРИБРЕЖНЫХ ВОДАХ КРЫМА *

Поспелова Н. В., Приймак А. С.

ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,

г. Севастополь, Российская Федерация,

e-mail: 123klimova321@gmail.com

Аннотация: В работе представлены исследования размерной структуры и количественных характеристик крупноклеточных диатомовых водорослей — *Pseudosolenia calcar-avis* и *Proboscia alata*, обитающих в прибрежных акваториях западного и юго-западного районов Крыма. Была выявлена встречаемость данных видов в вышеуказанных акваториях, проанализирована вариабельность линейных размеров в пространственно-временном аспекте. Описана пространственно-временная изменчивость численности и биомассы исследуемых видов с определением силы связи между данными показателями, а также с линейными размерами клеток и температурой воды. Показано отношение *P. calcar-avis* и *P. alata* к видовой экологической стратегии на основе адаптивных механизмов, позволяющих конкурировать друг с другом и иными видами фитопланктона в условиях изменения температуры и концентрации биогенных элементов.

Ключевые слова: диатомовые водоросли, численность, биомасса, линейные размеры, экологическая стратегия

Введение

Одной из глобальных угроз 21-го века является проблема изменения климата, основной чертой которой является повышение средней глобальной температуры, включая повышение температуры океана. Не стало исключением Чёрное море. В период 1982–2020 гг. отмечено повышение среднесуточной температуры воды в Чёрном море (+0,052 °C в год), также повысились максимальные среднемесячные летние и минимальные среднемесячные зимние температуры, увеличилось количество мягких зим [Ginzburg et al., 2021]. Это может изменять стратификацию водоёмов, влиять на содержание кислорода и обмен биогенных веществ в воде [Rajak, 2021]. Также это влияет на видовой состав водных организмов и требует от них адаптации к изменяющейся среде, что может менять структуру пищевых сетей. Основу планктонной морской пищевой сети составляет фитопланктон, который играет фундаментальную роль в формировании продуктивности морских экосистем. Одна из адаптаций фитопланктона к изменяющимся условиям — изменение размерной структуры микроводорослей, особенно в прибрежных водах.

*Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Биоразнообразие как основа устойчивого функционирования морских экосистем, критерии и научные принципы его сохранения» (№ гос. регистрации 124022400148-4), «Комплексное исследование механизмов функционирования морских биотехнологических комплексов с целью получения биологически активных веществ из гидробионтов» (№ гос. регистрации 124022400152-1).

Исследования, проведённые в Чёрном море за последние десятилетия, показали, что в сезонных максимумах развития фитопланктона, особенно в тёплое время года, на смену мелкоклеточным видам диатомовых водорослей, доминировавшим ранее, пришли крупноклеточные виды диатомовых (*P. calcar-avis*, *P. alata*) [Stelmakh, Kovrigina, Gorbunova, 2023; Stelmakh, Alartartseva, 2024; Silkin et al., 2021; Yunev et al., 2022].

Диатомовые водоросли — *P. calcar-avis* и *P. alata* широко распространены в Мировом океане. Эти виды способны занимать доминантное или субдоминантное положение в структуре фитопланктонного сообщества или достигать уровней «цветения» при определённых условиях. География распространения данных видов достаточно обширна. В высоких широтах *P. calcar-avis* и *P. alata* массово вегетируют в Чукотском [Tsukazaki et al., 2018] и Беринговом морях [Sukhanova et al., 2006]. В субарктической части Тихого океана также были идентифицированы виды рода *Proboscia* [Uezato, Hoshina, Jordan, 2021]. В умеренной зоне *P. calcar-avis* и *P. alata* встречаются в Мраморном [Deniz, Taş, 2009; Balkis, 2003; Tas, 2017] и Адриатическом морях [Godrijan et al., 2013], в субтропической — в Красном море [Devassy et al., 2019]. В Адриатическом море *P. alata* является типично летним видом, предпочитающим тёплую воду с низким содержанием азота и кремния, *P. calcar-avis* — зимним, холодолюбивым, обитающим в хорошо перемешиваемых водах [Godrijan et al., 2013]. В Мраморном море *P. calcar-avis* развивается летом (июль), достигая уровня «цветения» воды [Balkis, 2003]. В Индийском океане, по данным [Cicily et al., 2013], на юго-западном побережье Индии, возникают «цветения» *P. alata*, а в Атлантическом, на побережье Буэнос-Айреса, вегетируют оба этих вида [Sunesen, Sar, 2007].

В Чёрном море данные виды встречаются как в глубоководной части, так и на шельфе. Согласно многолетнему анализу результатов исследований (1948–2022 гг.), крупноклеточные диатомовые — *P. calcar-avis* и *P. alata* преобладают в биомассе глубоководного черноморского фитопланктона наряду с гаптофитовой *Emiliania huxleyi* (Lohmann) W.W.Hay & H.Mohler, 1967 [Mikaelyan et al., 2024].

На побережье Болгарии «цветение» воды, вызванное *P. alata*, отмечено весной 2009 г. [Teneva et al., 2015], а у мыса Галата оба вида достигали уровня «цветения» в период 2014–2017 гг. [Klisarova et al., 2019; Klisarova, Gerdzhikov, 2020]. В южной части Чёрного моря *P. alata* была одним из наиболее многочисленных видов в мае 2003 г. [Baytut, Gonulol, Koray, 2010].

Впервые в северо-западной части Чёрного моря (Придунайский район) массовое развитие *P. alata* было отмечено в апреле 1955 года [Иванов, 1965].

Согласно результатам многолетних исследований (2004–2020), в северо-восточной части Чёрного моря «цветения» *P. calcar-avis* и *P. alata* происходят в летнее и осеннее время [Silkin et al., 2021]. По данным [Mikaelyan et al., 2015], в прибрежной северо-восточной части Чёрного моря *P. calcar-avis* и *P. alata* составляли основу фитопланктонного сообщества в мае — июне на протяжении десятилетнего периода исследований (2002–2012). Похожие результаты были получены [Yasakova, Makarevich, Okolodkov, 2020] в 2005–2011 гг.: *P. calcar-avis* и *P. alata*, наряду с динофлагеллятами и гаптофитовыми, составляли основу фитопланктонного сообщества в этой части Чёрного моря. По данным [Churilova et al., 2017], в декабре 2014 г. в фитопланктоне по биомассе преобладала *P. alata*, а зимой 2015 г. фитопланктон был в основном представлен *P. calcar-avis*.

Что касается сезонной динамики развития, то для данных видов характерно преобладание летом и осенью. В южной части Чёрного моря *P. calcar-avis* развивается в летнее время как в прибрежной акватории [Türkoglu, 1998], так и в открытом море [Mikaelyan et al., 2018]. У побережья Болгарии биомасса *P. calcar-avis* составляла 86,59 %, а *P. alata* — 91,73 % от суммарных значений в июле и августе 2008–2017 гг. [Klisarova, Gerdzhikov, 2020]. Осенью 2017 г. *P. calcar-avis* преобладала по биомассе в центральной холодноводной части Чёрного моря, подверженной воздействию сильных ветров [Mikaelyan et al., 2020]. В июле — августе 2020 и 2021 гг. значительный вклад в биомассу фитопланктона в северо-восточной части Чёрного моря вносила *P. alata* [Silkin et al., 2023].

Полагают, что при дальнейшем повышении температуры воды и по мере усиления стратификации водной толщи в фитопланктоне будет возрастать роль крупных диатомовых водорослей, которые могут успешно функционировать в обеднённых биогенными веществами водах [Kemp, Villareal, 2018]. Это приведёт к снижению пищевой ценности фитопланктона, будет влиять на структуру пищевой цепи и, соответственно, на функционирование экосистемы океана [Laws et al., 2000].

В связи с этим целью данной работы было исследовать сезонную динамику и пространственное распределение крупноклеточных диатомовых водорослей — *P. calcar-avis* и *P. alata* в прибрежных водах западного и юго-западного Крыма.

Материал и методы исследования

Характеристика районов отбора проб. Исследования проведены в прибрежных акваториях Крыма: в заливе Донузлав (45°20'43" с. ш., 33°03'38" в. д.), в Кацивели (44°23'33" с. ш., 33°58'27" в. д.), ноябрь 2018 — ноябрь 2019 гг.; на западном побережье Крыма (Кача) (44°46'54" с. ш., 33°32'08" в. д.), июль 2018 — июнь 2019 гг.; на внешнем рейде г. Севастополя (44°37'03" с. ш., 33°31'05" в. д.), ноябрь 2018 — ноябрь 2022 гг.; в Артиллерийской бухте (44°36'54" с. ш., 33°31'12" в. д.), ноябрь 2018 — декабрь 2021 гг.; в Ласпинской бухте (44°25'13" с. ш., 33°42'21" в. д.), январь — декабрь 2021 г. (рис. 1).

Озеро Донузлав является уникальным полузакрытым морским заливом, расположенным у западного побережья Крыма, однако и в настоящее время сохраняется традиционное определение гидронима — «озеро». Кутовая часть озера узкая, с глубинами 3–4 м, примыкает к пресноводному участку, отгороженному дамбой. Широкая южная часть озера и прибрежные районы являются наиболее мелководными и имеют глубины 1–3 м. В средней части озера типичные глубины составляют 7–15 м, в районе центральной котловины — 20–26 м, максимальная глубина — 29 м. Здесь расположены три марихозяйства по выращиванию мидий и устриц. На западном побережье (Кача) глубины в точках отбора проб изменялись от 13 до 45 м. Сезонная изменчивость температуры воды определялась двумя основными физическими процессами: прогревом в весенне-летний сезон и охлаждением в осенне-зимние месяцы. Этот район является перспективным для развития марикультуры [Рябушко и др., 2020]. Внешний рейд г. Севастополя имеет глубину 10–16 м, здесь размещена мидийно-устричная ферма площадью около 1,5 га. Исследуемая акватория расположена в непосредственной близости от двух аварийных, эпизодически действующих выпусков сточных вод. По данным гидрологических наблюдений, в районе фермы существует слабый западный и юго-западный перенос водных масс, что способствует более быстрому очищению акватории от сбрасываемых вод [Иванов и др., 2003]. Глубина акватории Артиллерийской бухты составляет около 15 м, её экологическое состояние характеризуется как неудовлетворительное, с высоким содержанием растворённого органического вещества, нефтяных углеводородов, фенолов [Миронов и др., 2012], а также активным развитием денитрифицирующих, тионовых и сульфатредуцирующих бактерий в перифитоне причальной стенки [Бурдиян, 2014]. Артиллерийская бухта подвергается интенсивной антропогенной нагрузке: в её пределах осуществляется паромное и катерное сообщение между берегами. Непосредственно в месте отбора проб на причале происходит швартовка вышеуказанных судов, на вертикальной стенке причала формируют перифитонное сообщество двустворчатые моллюски.



Рис. 1. Станции отбора проб: 1 — о. Донузлав, 2 — Кача, 3 — внешний рейд г. Севастополя, 4 — Артиллерийская бухта, 5 — Ласпинская бухта, 6 — Качивели

Бухта Ласпинская расположена в западной части Южного берега Крыма и ограничена двумя мысами — Сарыч и Айя. У входа в бухту глубины составляют 60 м, в центральной части — 40 м, к берегам глубины убывают. Изучаемый участок моря является открытым, характеризуется отсутствием постоянно действующих источников поверхностного стока. Гидрологическая структура вод в районе п. Качивели в основном определяется прибрежными течениями и их изменчивостью. Длительный нагрев вод в течение лета и преобладание нагонов над сгонами приводит к тому, что к середине августа от поверхности до дна возникает прогретый квазиоднородный слой. Глубины в данном районе колеблются от 10 до 25 м [Троценко, Поспелова, Субботин, 2017]. В бухте Ласпинской и у п. Качивели длительное время функционируют мидийно-устричные хозяйства.

Обработка проб фитопланктона. Пробы морской воды ($V = 1,5\text{--}2$ л) отбирали с поверхности (0–1 м) и концентрировали методом обратной фильтрации через ядернотрековые мембраны с диаметром пор 1 мкм (ОИЯИ, Дубна) до объёма 20–40 мл. Температуру воды определяли в момент отбора проб с помощью автономного мини-зонда SD204 SAIV A/S Norway. Концентрированные образцы помещали в бутылки из тёмного стекла ёмкостью 100 мл, фиксировали консервантом согласно [Utermöhl, 1958] и хранили при комнатной температуре до момента проведения микроскопического анализа. Подсчёт клеток микроводорослей проводили методом прямого счёта микроводорослей в живой и концентрированной

капле ($V = 0,01$ мл) и в камере ($V = 0,5$ мл) с использованием оптического фазово-контрастного микроскопа Olympus BX43 при увеличениях 100 $\times$, 200 $\times$ и 400 $\times$. Биомассу определяли с помощью компьютерной программы «Глория» [Лях, Брянцева, 2001]. Программа основана на методе геометрических моделей, при котором клетки одноклеточных водорослей аппроксимируются определёнными геометрическими формами, а затем рассчитываются их объёмы и переводятся в единицы веса. На основе полученных результатов определяли, происходило ли «цветение» диатомей (превышение численности микроводорослей в 1 млн клеток и биомассы в 1 мг/л). Идентификацию видов фитопланктона проводили с помощью определителя [Прошкина-Лавренко, 1955]. Названия таксонов даны согласно AlgaeBase [Guiry, Guiry] и Всемирному реестру морских видов [World Register ...].

Обработка данных и статистический анализ. Всего в исследовании было обработано 92 пробы фитопланктона. Статистический анализ данных проводился с помощью программного пакета PAST 4.03 (Paleontological Statistics) и Microsoft Excel. Оценивали среднее арифметическое ($\bar{x}$), стандартное отклонение (SD). Для проверки нормальности данных по размерам клеток водорослей применяли тест Шапиро — Уилка, для сравнительного анализа использовали параметрический тест Манна — Уитни (U). Взаимосвязь биологических параметров (численности, биомассы, длины клеток) с температурой воды исследовали с помощью корреляционной матрицы Пирсона. Для описания силы корреляции использовали шкалу [Overholser, Sowinski, 2008] для абсолютного значения r : $0,90 \leq r \leq 1,00$ — очень сильная, $0,70 \leq r \leq 0,89$ — сильная, $0,40 \leq r \leq 0,69$ — умеренная, $0,10 \leq r \leq 0,39$ — слабая, $0,00 \leq r \leq 0,10$ — незначительная. Все статистические эффекты считались значимыми при $p < 0,05$.

Результаты

Встречаемость *P. calcar-avis* и *P. alata*. Оба вида диатомовых встречались круглогодично у берегов Крыма (табл. 1). *P. calcar-avis* на всех станциях чаще вегетировала летом и ранней осенью, а также в зимний период — в заливе Донузлав и в Качивели; весной — в Каче, на внешнем рейде Севастополя и в Артиллерийской бухте. *P. alata* в основном встречалась с июля по декабрь. В Артиллерийской бухте она также была отмечена в феврале, апреле, мае; в Ласпинской бухте — в апреле.

В большинстве случаев развитие двух видов не совпадало по времени. Одновременное вегетирование обоих видов отмечено: в июне — августе на станциях в Каче, на внешнем рейде, в Артиллерийской и Ласпинской бухтах; в сентябре и октябре — на станциях в Каче, в Артиллерийской бухте, Качивели; в декабре — на станции в заливе Донузлав.

Размерные характеристики клеток *P. calcar-avis* и *P. alata*. В период исследования во всех районах отбора проб диапазон колебания длины клеток *P. calcar-avis* составил 116–621 мкм, *P. alata* — 180–520 мкм. При этом суммарно для всех станций средне-многолетние значения длины клеток видов незначительно отличались друг от друга: 348 мкм для *P. calcar-avis*, 325 мкм для *P. alata* ($U_{\text{эпм}} > U_{\text{кр}}$, $p \leq 0,05$). Линейные размеры клеток *P. calcar-avis* отличались в разных акваториях. Клетки водорослей в Артиллерийской бухте были значимо крупнее, чем в Каче, Донузлаве и Ласпинской бухте ($U_{\text{эпм}} < U_{\text{кр}}$, $p \leq 0,05$). Самые короткие клетки отмечены в Каче (рис. 2). Статистически значимых отличий линейных размеров клеток *P. alata* для разных акваторий также не отмечено, за исключением Ласпинской бухты, где длина клеток была достоверно ниже ($U_{\text{эпм}} < U_{\text{кр}}$, $p \leq 0,01$) (рис. 2). Сезонных различий линейных размеров клеток *P. calcar-avis* и *P. alata* не обнаружено.

Таблица 1

Встречаемость *Pseudosolenia calcar-avis* и *Proboscia alata* у берегов Крыма в 2018–2022 гг.

Вид	Месяц / Район	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
<i>P. calcar-avis</i>	Донузлав	-	-	-	-	-	-	2019	-	-	-	-	2018
	Кача	-	-	2019	-	-	2019	2018	-	-	2018	-	-
	Внешний рейд	-	-	2022	-	-	-	2019 2022	2018 2019	-	-	-	-
	Артиллерийская бухта	-	-	-	2019	-	-	2019 2021	-	2019 2021	-	-	-
	Ласпинская бухта	-	-	-	-	-	2021	2021	2021	2021	-	-	-
	Кацивели	2019	-	-	-	-	2019	-	-	2019	2019	-	2018 2019
<i>P. alata</i>	Донузлав	2019	-	-	-	-	-	-	-	2019	-	2018	2018
	Кача	-	-	-	-	-	-	2018	-	-	2018	-	-
	Внешний рейд	-	-	-	-	-	-	2022	-	2019	-	-	2018
	Артиллерийская бухта	-	2021	-	2021	2021	-	-	2021	2019	2021	2018	2018 2019
	Ласпинская бухта	-	-	-	2021	-	2021	2021	-	-	-	-	-
	Кацивели	-	-	-	-	-	-	-	-	2019	-	2018	-

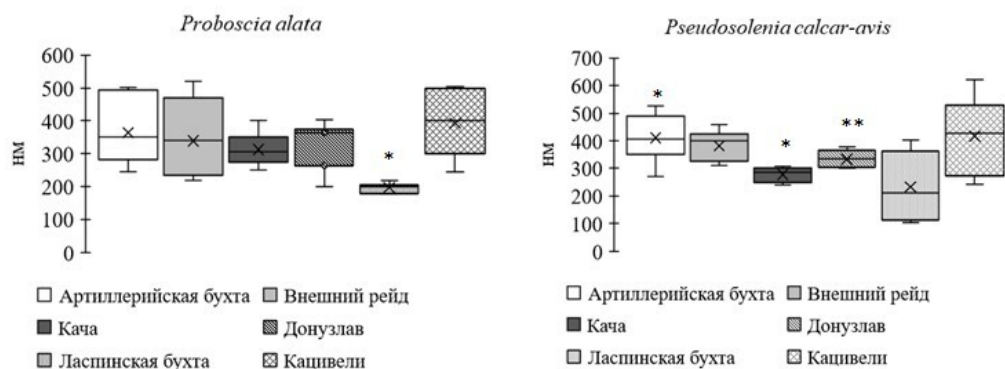


Рис. 2. Среднегодовые линейные размеры клеток *Proboscia alata* и *Pseudosolenia calcar-avis* в разных акваториях прибрежной зоны Крыма (2018–2022 гг.); * — различия достоверны при $p \leq 0,01$, ** — различия достоверны при $p \leq 0,05$

Средний диаметр клеток *P. calcar-avis* составил 13,8 мкм, что в два раза больше, чем диаметр *P. alata* — 6,8 мкм ($U_{\text{эпм}} \ll U_{\text{кр}}$, $p \leq 0,01$). Различий между районами отбора проб по диаметру клеток не выявлено, так же, как и изменений диаметра клеток в зависимости от сезона.

Пространственно-временная изменчивость численности и биомассы *P. calcar-avis* и *P. alata*. Максимальные значения численности и биомассы *P. calcar-avis* и *P. alata* отмечены в летний период. *P. alata* достигала максимума численности (65 тыс. кл/л) в Ласпинской бухте, биомассы (почти 300 мкг/л) — в Ласпинской и Артиллерийской бухтах. *P. calcar-avis* формировала сообщества с высокими значениями численности (3,5–6,4 тыс. кл/л) и биомассы (220–320 мкг/л) в Севастопольском регионе (Кача, внешний рейд, Артиллерийская бухта) (рис. 3).

В полузакрытой акватории залива Донузлав *P. calcar-avis* отмечена только в декабре 2018 и июле 2019 гг. с минимальными количественными показателями (менее 0,1 тыс. кл/л, 21 мкг/л) (рис. 3). *P. alata* развивалась с ноября 2018 по январь 2019 г. и в сентябре 2018 г. с максимальными количественными показателями (0,6 тыс. кл/л, 30 мкг/л) в ноябре. В районе Качи *P. calcar-avis* встречалась в течение года, достигая максимальной биомассы (328 мкг/л) летом, тогда как *P. alata* развивалась только летом и осенью (рис. 3).

На внешнем рейде *P. calcar-avis* массово развивалась в летний период: максимальные значения численности (3,6 тыс. кл/л) и биомассы (275 мкг/л) отмечены в августе 2018, июле 2019 и июле 2022 гг. Преобладание *P. alata* было отмечено в летне-осенний период (рис. 3). Оба вида диатомовых одновременно вегетировали в планктоне только в июле 2022 г., при этом численность *P. alata* в этот год была максимальной (2,3 тыс. кл/л) за весь период исследования. В Артиллерийской бухте клетки *P. calcar-avis* встречались в основном в летний период 2019 и 2021 гг., а также в сентябре 2021 г. Максимальные значения численности (4 тыс. кл/л) и биомассы (150–200 мкг/л) этого вида отмечены в июле 2019 и сентябре 2021 гг. *P. alata* развивалась практически круглый год, количественные показатели были максимальными (почти 10 тыс. кл/л) в августе 2021 г. В планктоне Ласпинской бухты *P. calcar-avis* встречалась с апреля по сентябрь, *P. alata* — в весенне-летний период. Максимальными значения численности и биомассы *P. calcar-avis* были в августе (около 2 тыс. кл/л и 63 мкг/л соответственно), *P. alata* — в июне (69 тыс. кл/л и 283 мкг/л соответственно).

В Голубом заливе (пос. Кацевели) клетки *P. calcar-avis* встречались в основном в осенне-зимний период, *P. alata* — только в ноябре 2018 г. и сентябре 2019 г. *P. calcar-avis* достигала максимальных количественных показателей (1,2 тыс. кл/л, 27 мкг/л) в январе 2019 г., *P. alata* — в сентябре 2019 г. (0,2 тыс. кл/л, 3 мкг/л).

Таким образом, максимального развития *P. calcar-avis* достигает в летний период и ранней осенью (в сентябре) во всех районах исследования, *P. alata* размножается круглогодично без приуроченности к тёплому или холодному сезону.

Отмечена сильная положительная связь численности и биомассы *P. calcar-avis* ($r = 0,93$). Для *P. alata* связь между численностью и биомассой была умеренной, коэффициент корреляции незначим (табл. 2). Связи количественных показателей обоих видов с линейными размерами клеток отсутствовали, зависимости численности (N), биомассы (B) и размеров клеток (L) от температуры не выявлено ($r \leq 0,70$).

Таблица 2

Матрицы корреляции Пирсона биологических параметров диатомовых водорослей *Proboscia alata* и *Pseudosolenia calcar-avis* (B, N, L) с температурой

	N, тыс. кл/л	B, мкг/л	L, мкм	T, °C		N, тыс. кл/л	B, мкг/л	L, мкм	T, °C
N, тыс. кл/л	1,00				N, тыс. кл/л	1,00			
B, мкг/л	0,93	1,00			B, мкг/л	0,59	1,00		
L, мкм	0,20	0,22	1,00		L, мкм	-0,19	-0,17	1,00	
T, °C	0,40	0,40	-0,01	1,00	T, °C	-0,07	0,23	0,24	1,00

жирным выделены статистически значимые связи $0,70 \leq r \leq 1,00$ ($p \leq 0,05$)

Обсуждение

Показано, что *P. calcar-avis* и *P. alata* встречаются в прибрежных водах Крыма круглый год (табл. 1). Но *P. calcar-avis* наиболее часто встречалась в летне-осенний период, а *P. alata* — с июля по декабрь. Доминирование этих двух видов крупных диатомовых водорослей характерно для пелагической экосистемы Чёрного моря [Silkin et al., 2021]. Многие исследователи отмечали наиболее интенсивное развитие *P. calcar-avis* летом и осенью, а *P. alata* — осенью [Stelmakh, 2022; Silkin et al., 2019; Silkin et al., 2021]. В связи с повышением температуры воды в последние годы в прибрежных районах северной части Чёрного моря стали реже происходить «цветения» мелких видов диатомовых и кокколитофорид, которые ранее наблюдались регулярно [Stelmakh, Kovrigina, Gorbunova, 2023; Stelmakh, Alatartseva, 2024; Yunev et al., 2022]. Их вытесняют крупные диатомовые водоросли, что при сохранении этой тенденции может привести к снижению доли первичной продукции, а количество детрита из отмирающих крупных клеток водорослей, оседающих на дно, увеличится [Stelmakh, Kovrigina, 2021]. Крупные диатомовые являются доминантными видами в тёплый период не только в Чёрном море, но и во всём северном полушарии [Villareal et al., 2012; Silkin et al., 2019].

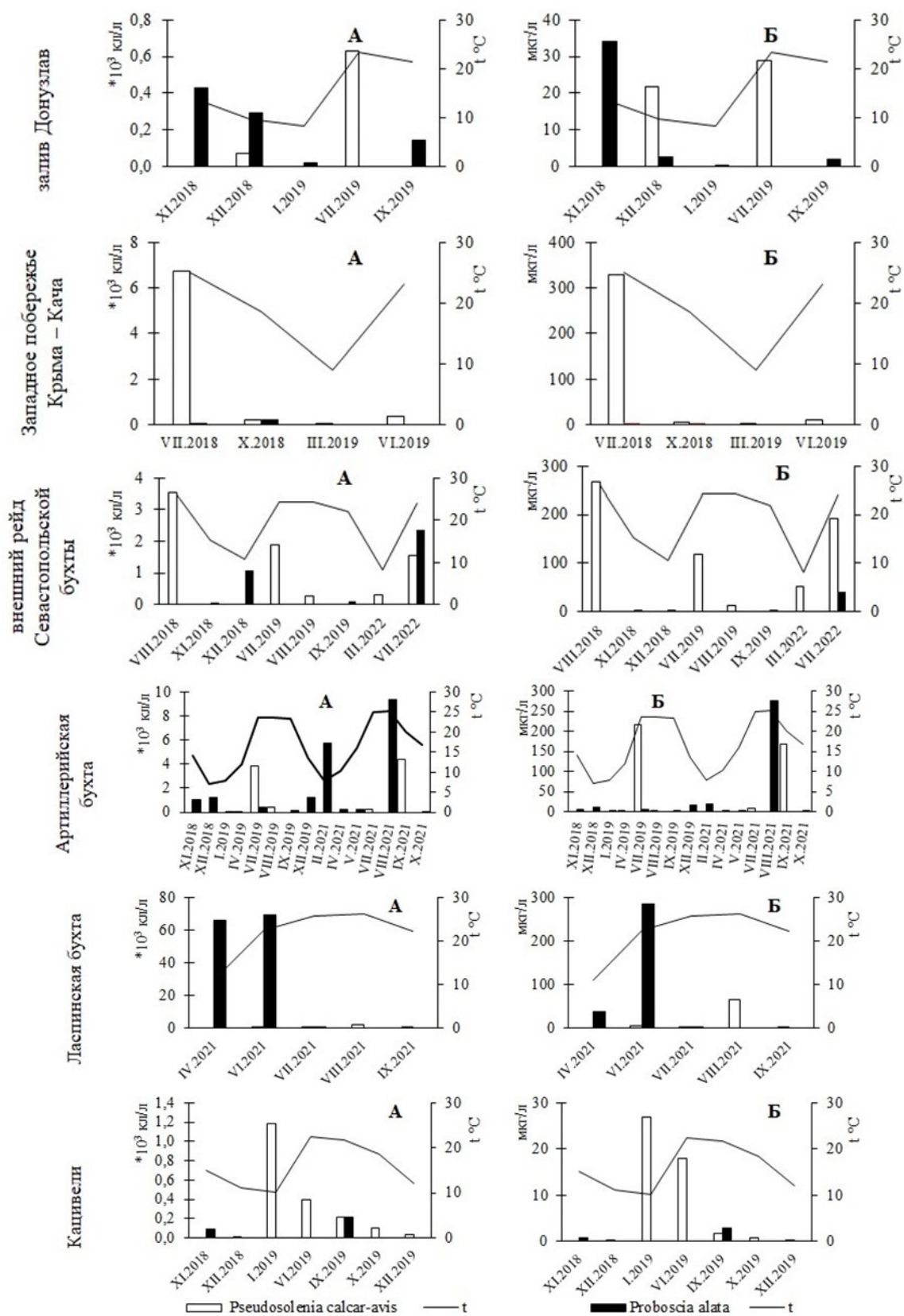


Рис. 3. Численность (А) и биомасса (Б) диатомовых микроводорослей *Pseudosolenia calcar-avis* и *Proboscia alata* в разных акваториях прибрежной зоны Крыма (2018–2022 гг.)

Размер клеток фитопланктона является важным адаптивным признаком и оказывает фундаментальное влияние на структуру и функционирование водной экосистемы [Finkel, 2007; Key et al., 2010]. Мелкоклеточный фитопланктон чаще доминирует в открытых океанических водах, тогда как крупные клетки обычно составляют основную часть биомассы в подвижных прибрежных водах [Key et al., 2010]. Крупные диатомовые используют так называемую стратегию запасающего роста, то есть клетки способны накапливать биогенные вещества при их дефиците в среде [Silkin et al., 2019]. Микаэлян А. С. с соавторами [Mikaelyan et al., 2018] отметили снижение частоты холодных зим в Черноморском регионе с 30 до 15 %, что способствует усилению стратификации вод Чёрного моря и приводит к недостатку биогенов [Yunev et al., 2022].

Оба исследуемых вида имеют крупные размеры, длина клеток варьировала в районах отбора проб от 116 до 621 мкм. Диапазон варьирования длины *P. calcar-avis* шире по сравнению с *P. alata*. Самые короткие клетки *P. alata* были в Ласпинской бухте, *P. calcar-avis* — в Каче, Донузлаве и Ласпинской бухте (рис. 2). В открытых районах Чёрного моря встречались клетки *P. alata* длиной 250–1300, *P. calcar-avis* — 60–1000 мкм [Лифанчук, Федоров, 2018]. Размеры клеток обоих видов не зависели от сезона и температуры воды (табл. 2). Диаметр *P. alata* в наших исследованиях варьировал от 3 до 10 мкм, тогда как в переписании этого вида авторы приводят данные о 2,5–42 мкм [Jordan et al., 1991], в южной части Атлантического океана — 7–11 мкм [Sunesen, Sar, 2007], а для открытых районов Чёрного моря диаметр клеток составлял 4–12 мкм [Лифанчук, Федоров, 2018]. Клетки *P. calcar-avis* имели диаметр 10–20 мкм, для открытых районов Чёрного моря диаметр варьировал от 4 до 30 мкм [Лифанчук, Федоров, 2018], для Атлантического океана — 11–60 мкм [Sunesen, Sar, 2007]. Длина клеток обоих видов не различается между собой ввиду широкого диапазона варьирования, что мы отмечаем и у других авторов. Тогда как средне-многолетние данные по диаметру клеток показали, что *P. calcar-avis* в 2,5 раза толще, чем *P. alata*, что характерно и для водорослей из Атлантического океана [Sunesen, Sar, 2007]. Варьирование размеров клеток обоих видов, вероятно, зависит от концентрации и соотношения биогенных элементов в воде, от стадии развития «цветения», освещения и т. д.

Как было указано выше, клетки *P. calcar-avis* способны накапливать биогенные вещества в вакуоли, которая составляет ≥ 70 % от общего объёма клетки, при этом значительная часть хлоропластов сосредоточена в узком слое цитоплазмы, прилежащем к клеточной мембране [Silkin et al., 2021]. Такие особенности строения повышают эффективность использования энергии света при фотосинтезе и эффективность транспортировки питательных веществ из внешней среды в клетку. Это позволяет водорослям обеспечивать выживание в условиях дефицита питательных веществ [Silkin et al., 2021]. Полагают также, что крупные диатомовые водоросли могут пополнять запасы биогенных веществ и за счёт вертикальных миграций, регулируя свою плавучесть и погружаясь в придонные слои для накопления питательных веществ [Kemp, Villareal, 2018]. Также известно, что микрзоопланктон Чёрного моря не потребляет этот вид, крупными клетками фитопланктона, как правило, питается макрозоопланктон, то есть пищевые цепи в таком случае короткие, что приводит к более эффективной передаче вещества и энергии [Silkin et al., 2021]. Всё это обеспечивает доминирование *P. calcar-avis* в планктоне при дефиците биогенных веществ, который наблюдается в Чёрном море при стратификации вод, особенно в тёплое время года. Данных о внутреннем строении *P. alata* не обнаружено, но, вероятно, этот вид также имеет крупную вакуоль, запасующую питательные вещества.

По нашим данным, и *P. calcar-avis*, и *P. alata* встречались в планктоне круглогодично, однако численность более 1000 кл/л отмечена: *P. calcar-avis* — с июня по август на большинстве станций и в январе в Качивели, *P. alata* — в зимний период и в августе в Артиллерийской бухте, в декабре и июле на внешнем рейде, в апреле и июне в Ласпинской бухте. Максимальной биомассы (более 100 мкг/л) *P. calcar-avis* достигала с июля по сентябрь, *P. alata* — в июне и августе (рис. 2).

За период исследования (2018–2022 гг.) в исследуемых районах ни один из видов не достигал уровня «цветения» воды (численность ≥ 1 млн кл/л и/или биомасса ≥ 1 мг/л). Ранее эти виды часто вызывали «цветение» воды у берегов Крыма.

В период 1994–2010 гг. массовое развитие *P. calcar-avis* в районе внешнего рейда Севастополя начиналось в летне-осенний период после сгонных процессов и продолжалось в течение одной-двух недель. При этом максимум биомассы (от 2 до 22 мг/л) приходился на октябрь 2005 г. при температуре воды $+16$ °С [Сеничева, 2014]. «Цветение» воды, вызванное *P. alata* (биомасса до 6 мг/л), в акватории Севастопольского региона отмечали в течение 1,5–2 месяцев весной 2003 и 2005 гг. после глубокого вертикального перемешивания вод при температуре воды $+9...+15$ °С. В 2007–2010 гг. «цветение» этого вида сместилось на осень ($t_{\text{воды}} = +16...+19$ °С), а в аномально тёплом 2009 г. эта диатомея вегетировала на взморье Севастополя круглый год, вызывая ранневесеннее (февраль) и летне-осеннее (июнь — ноябрь) «цветение» воды [Сеничева, 2008; Сеничева, 2014]. В сентябре 2016 г. «цветение» *P. alata* вновь было отмечено в районе внешнего рейда [Рябушко и др., 2017].

Высокие показатели биомассы *P. calcar-avis* (1–5 мг/л) отмечены в августе — сентябре 1991, 1993, 1994, 2001 гг. в Ласпинской бухте. Авторы связывают это с влиянием сгонных ветров и обогащением поверхностного слоя моря биогенными веществами [Сеничева, 2008]. Вспышку численности *P. alata* наблюдали в этом районе в конце сентября — октябре 2007 г. [Сеничева, 2008]. Наблюдения 2010–2011 гг. не зафиксировали «цветения» исследуемых видов в Ласпинской бухте, но оба вида доминировали по биомассе в июле — августе [Щуров, Ковригина, Ладыгина, 2019]. В Кацивели в июле — августе 2010 г. на фоне низких концентраций кремния и при температуре воды $+26$ °С отмечали абсолютное доминирование в планктоне *P. calcar-avis* (1 мг/л), в сентябре ей на смену пришла *P. alata* [Трошенко и др., 2019].

На черноморском побережье Турции *P. alata* наиболее распространена весной, а *P. calcar-avis* встречалась круглогодично [Sahin, 2024], что, вероятно, связано с более высокой среднегодовой температурой воды в южной части Чёрного моря.

Таким образом, оба вида могут встречаться в Чёрном море круглогодично, но максимальные значения численности и биомассы приурочены к тёплым сезонам (лето — начало осени). В последние 5 лет показатели численности и биомассы *P. calcar-avis* и *P. alata* в акватории западного и юго-западного побережья Крыма значительно снизились и не достигали уровня «цветения» воды. При этом чаще всего эти диатомовые не развивались одновременно: рост популяций двух видов был разделён или в пространстве, или во времени (рис. 3). Это же отмечали и ранее. Показано, что *P. alata* имеет более высокую биомассу в прибрежных водах, а *P. calcar-avis* — в открытом море [Silkin et al., 2019]. Полагают, что это может быть связано с разным отношением видов к биогенным элементам. *P. alata* способна использовать аммоний и мочевины в качестве источника азота, усваивать кремниевую кислоту даже при её низкой концентрации [Sukhanova et al., 2006], поэтому она может вытеснять *P. calcar-avis* при низком содержании кремния в воде. Это вызывает смену доминант при переходе от лета к осени. Поэтому в летнем фитопланктоне доминирует *P. calcar-avis*, а осенью, как правило, *P. alata* [Silkin et al., 2019].

Как было указано ранее, эти виды водорослей имеют ряд свойств, позволяющих им доминировать в фитопланктоне: способность накапливать биогенные вещества в клетках и использовать их в период дефицита, адаптация к высокому уровню солнечной радиации, а также крупные размеры, противодействующие выеданию этих видов зоопланктоном [Silkin et al., 2021; Stelmakh, 2022].

По типу экологических стратегий Раменского — Грайма [Раменский, 1935; Grim, 1977] и Рейнольдса [Reynolds, 1988] для фитопланктона виды *P. calcar-avis* и *P. alata* можно отнести к промежуточной группе — C'-стратегам, для которых характерно успешное развитие видов

при изменчивости экологических условий, устойчивость к стрессовым ситуациям [Лифанчук, Федоров, 2018]. Они могут обитать в широком диапазоне температур, при низких концентрациях биогенных веществ. Но в то же время для *P. calcar-avis* более благоприятен летний период, тогда как для *P. alata* — летне-осенний. Несмотря на некоторую схожесть, виды редко массово развиваются совместно и, следовательно, не являются конкурентными в прибрежной зоне Крыма.

Выводы

Оба вида диатомовых встречались круглогодично у берегов Крыма, при этом *P. calcar-avis* чаще встречалась в летне-осенний период, а *P. alata* — с июля по декабрь. В основном активное развитие двух видов одновременно не происходило.

За период исследования длина клеток *P. calcar-avis* варьировала от 116 до 621 мкм, *P. alata* — от 180 до 520 мкм. Диапазон варьирования линейной длины клеток *P. calcar-avis* был шире по сравнению с *P. alata*. Линейные размеры клеток *P. calcar-avis* в период исследования были максимальными в Артиллерийской бухте, минимальными — в Каче. У *P. alata* длина клеток различалась незначительно во всех акваториях, за исключением Ласпинской бухты. Среднегодовое развитие размеров клеток обоих видов не имели значимых отличий. Длина клеток *P. calcar-avis* и *P. alata* не зависела от сезона года. Средний диаметр клеток *P. calcar-avis* составлял 13,8 мкм, *P. alata* — 6,8 мкм. Диаметр клеток данных видов не зависел от сезона и места отбора проб.

За исследуемый период численность и биомасса *P. calcar-avis* и *P. alata* не достигали уровня «цветения» воды. Максимальные значения данных показателей были характерны для летнего сезона и начала осени. *P. alata* достигала максимума численности (65 тыс. кл/л) в Ласпинской бухте, максимума биомассы (почти 300 мкг/л) — в Ласпинской и Артиллерийской бухтах. *P. calcar-avis* демонстрировала высокие значения численности (3,5–6,4 тыс. кл/л) и биомассы (220–320 мкг/л) в Севастопольском регионе.

Массовое размножение одновременно *P. calcar-avis* и *P. alata* случалось редко, следовательно оба вида не являлись конкурентными в прибрежной зоне Крыма.

В условиях усиления стратификации вод Чёрного моря и, как следствие, недостатка биогенных веществ, *P. calcar-avis* и *P. alata*, обладающие лучшей стратегией приспособления к данным условиям, способны вытеснить из сообщества более мелкие виды микроводорослей.

Список литературы

1. Бурдиян Н. В. Анаэробные бактерии перифитона бухты Артиллерийская (Севастополь, Чёрное море) // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2014. – № 11. – С. 174–178. – EDN: VKCZMT
2. Иванов А. И. Характеристика качественного состава фитопланктона Черного моря // Исследования планктона Черного и Азовского морей / отв. ред. В. А. Водяницкий. – Киев : Наук. думка, 1965. – С. 17–35.
3. Иванов В. Н., Субботин А. А., Губанов В. И., Куфтаркова Е. А., Немировский М. С. Пархоменко А. В. Гидрохимический режим вод Севастопольского взморья и его перспективы для хозяйственного использования // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа / НАН Украины, Мор. гидрофиз. ин-т. – Севастополь : ЭКОСИ – Гидрофизика, 2003. – № 2. – С. 134–143. – EDN: ORRFKL
4. Лифанчук А. В., Федоров А. В. Смена экологических стратегий в фитопланктонном сообществе северо-восточной части Черного моря в течение годового цикла // Экология гидросферы. – 2018. – № 1. – URL: <http://hydrosphere-ecology.ru/99> (accessed: 23.01.2025).

5. Лях А. М., Брянцева Ю. В. Компьютерная программа для расчёта основных параметров фитопланктона // Экология моря / НАН Украины, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. – Севастополь : ЭКОСИ – Гидрофизика, 2001. – Вып. 58. – С. 87–90. – EDN: WIAGOT
6. Миронов О. Г., Алёмов С. В., Осадчая Т. С., Гусева Е. В., Миронова Т. О., Муравьева И. П., Миронов О. А., Енина Л. В., Алифанова Д. А., Волков Н. Г. Мониторинг экологического состояния бухты Артиллерийская (Севастополь, Чёрное море) // Морской экологический журнал. – 2012. – Т. 11, № 1. – С. 41–52. – EDN: SZIOQX
7. Прошкина-Лавренко А. И. Диатомовые водоросли планктона Чёрного моря. – Ленинград : Изд-во АН СССР, 1955. – 224 с.
8. Раменский Л. Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии // Современная ботаника. – 1935. – № 4. – С. 25–42.
9. Рябушко В. И., Щуров С. В., Ковригина Н. П., Лисицкая Е. В., Поспелова Н. В. Комплексные исследования экологического состояния прибрежной акватории Севастополя (Западный Крым, Черное море) // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. – 2020. – № 1. – С. 103–118. – <https://doi.org/10.22449/2413-5577-2020-1-103-118>
10. Рябушко Л. И., Поспелова Н. В., Бальчева Д. С., Ковригина Н. П., Троценко О. А., Капранов С. В. Микроводоросли эпизона культивируемого моллюска *Mytilus galloprovincialis* Lam. 1819, фитопланктон и гидролого-гидрохимические характеристики акватории мидийно-устричной фермы (Севастополь, Чёрное море) // Морской биологический журнал. – 2017. – Т. 2, № 4. – С. 67–83. – <https://doi.org/10.21072/mbj.2017.02.4.07>
11. Сеничева М. И. Видовое разнообразие, сезонная и межгодовая изменчивость микроводорослей в планктоне у берегов Крыма // Микроводоросли Черного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования / НАН Украины, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского ; под ред. Ю. Н. Токарева [и др.]. – Севастополь : ЭКОСИ – Гидрофизика, 2008. – Гл. 1. – С. 5–18.
12. Сеничева М. И. Необычно сильные вспышки развития крупноклеточных видов диатомовых водорослей в прибрежных водах г. Севастополя в 2007–2010 гг. (Чёрное море) // Морской экологический журнал. – 2014. – Т. 13, № 4. – С. 50–56. – EDN: TMCPRP
13. Троценко О. А., Поспелова Н. В., Субботин А. А. Особенности гидролого-гидрохимического режима на акватории мидийно-устричной фермы и его роль в формировании кормовой базы культивируемых моллюсков (Черное море, п. Кацивели) // Материалы IX Международной научно-практической конференции «Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы Азово-Черноморского региона», Керчь, 6 октября 2017 г. / Федер. агентство по рыболовству, Азов. науч.-исслед. ин-т рыб. хоз-ва. – Керчь : ЮгНИРО, 2017. – С. 138–143. – EDN: YSCRUV
14. Троценко О. А., Лисицкая Е. В., Поспелова Н. В., Субботин А. А. Структура фито- и меропланктона в акватории мидийно-устричной фермы на фоне различных гидролого-гидрохимических условий (Черное море, Южный берег Крыма, Голубой залив) // Вопросы рыболовства. – 2019. – Т. 20, № 1. – С. 93–106. – EDN: KREVAD
15. Щуров С. В., Ковригина Н. П., Ладыгина Л. В. Сезонная изменчивость абиотических факторов среды и фитопланктона в районе мидийной фермы бухты Ласпи (2010–2011 гг.) // Учёные записки Крымского федерального университета имени В. И. Вернадского. Сер.: География. Геология. – 2019. – Т. 5, № 2. – С. 184–201. – EDN: CQSIZK
16. Balkis N. Seasonal variations in the phytoplankton and nutrient dynamics in the neritic water of Büyükçekmece Bay, Sea of Marmara // Journal of Plankton Research. – 2003. – Vol. 25, iss. 7. – P. 703–717. – <https://doi.org/10.1093/plankt/25.7.703>

17. Baytut O., Gonulol A., Koray T. Temporal variations of phytoplankton in relation to eutrophication in Samsun Bay, southern Black Sea // Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 2010. – Vol. 10, iss. 3. – P. 363–372. – <https://doi.org/10.4194/trjfas.2010.0309>
18. Cicily L., Padmakumar K. B., Asha Devi C., Sanjeevan V. Occurrence of a multi-species diatom bloom dominated by *Proboscia alata* (Brightwell) Sandstorm along the southwest coast of India // Oceanological and Hydrobiological Studies. – 2013. – Vol. 42, iss. 1. – P. 40–45. – <https://doi.org/10.2478/s13545-013-0055-1>
19. Churilova T., Suslin V., Krivenko O., Efimova T., Moiseeva N., Mukhanov V., Smirnova L. Light absorption by phytoplankton in the upper mixed layer of the Black Sea: seasonality and parametrization // Frontiers in Marine Science. – 2017. – Vol. 4, iss. Apr. – P. 90–94. – <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00090>
20. Deniz N., Taş S. Seasonal variations in the phytoplankton community in the north-eastern Sea of Marmara and a species list // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. – 2009. – Vol. 89, iss. 2. – P. 269–276. – <https://doi.org/10.1017/s0025315409003117>
21. Devassy R. P., El-Sherbiny M. M., Al-Sofyani A. A., Crosby M. P., Al-Aidaroos A. M. Seasonality and latitudinal variability in the diatom-cyanobacteria symbiotic relationships in the coastal waters of the Red Sea, Saudi Arabia // Symbiosis. – 2019. – Vol. 78, iss. 3. – P. 215–227. – <https://doi.org/10.1007/s13199-019-00610-w>
22. Finkel Z. V. Does phytoplankton cell size matter? The evolution of modern marine food webs // Evolution of Primary Producers in the Sea / eds: P. G. Falkowski, A. H. Knoll. – Oxford : Acad. Press, 2007. – Chap. 15. – P. 333–350. – <https://doi.org/10.1016/B978-012370518-1/50016-3>
23. Godrijan J., Marić D., Tomažić I., Precali R., Pfannkuchen M. Seasonal phytoplankton dynamics in the coastal waters of the north-eastern Adriatic Sea // Journal of Sea Research. – 2013. – Vol. 77. – P. 32–44. – <https://doi.org/10.1016/j.seares.2012.09.009>
24. Jordan R. W., Ligowski L., Nöthig E. M., Priddle J. The diatom genus *Proboscia* in Antarctic waters // Diatom Research. – 1991. – Vol. 6, iss. 1. – P. 63–78. – <https://doi.org/10.1080/0269249X.1991.9705148>
25. Ginzburg A. I., Kostianoy A. G., Serykh I. V., Lebedev S. A. Climate change in the hydrometeorological parameters of the Black and Azov Seas (1980–2020) // Oceanology. – 2021. – Vol. 61, iss. 6. – P. 745–756. – <https://doi.org/10.1134/S0001437021060060>
26. Grim J. P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory // The American Naturalist. – 1977. – Vol. 111, nr 982. – P. 1169–1194.
27. Guiry M. D., Guiry G. M. AlgaeBase. World-wide electronic publication, University of Galway. – URL: <https://www.algaebase.org> (accessed: 28.10.2024).
28. Kemp A. E. S., Villareal T. A. The case of the diatoms and the muddled mandalas: Time to recognize diatom adaptations to stratified waters // Progress in Oceanography. – 2018. – Vol. 167. – P. 138–149. – <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2018.08.002>
29. Key T., McCarthy A., Campbell D. A., Six C., Roy S., Finkel Z. V. Cell size trade offs govern light exploitation strategies in marine phytoplankton // Environmental Microbiology. – 2010. – Vol. 12, iss. 1. – P. 95–104. – <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2009.02046.x>
30. Klisarova D., Gerdzhikov D., Kostadinova G., Dermendzhieva D. Phytoplankton quantitative development and species diversity in the Bulgarian Black Sea waters during 2014–2017 // Bulgarian Journal of Agricultural Science. – 2019. – Vol. 25, suppl. 3. – P. 141–147.
31. Klisarova D., Gerdzhikov D. Phytoplankton blooms in front of cape Galata (Black Sea) during the period 2008–2017 // Agricultural Science and Technology. – 2020. – Vol. 12, iss. 1. – P. 55–60. – <https://doi.org/10.15547/ast.2020.01.010>

32. Laws E. A., Falkowski P. G., Smith W. O., Ducklow H., McCarthy J. J. Temperature effects on export production in the open ocean // *Global Biogeochemical Cycles*. – 2000. – Vol. 14, iss. 4. – P. 1231–1246. – <https://doi.org/10.1029/1999GB001229>
33. Mikaelyan A. S., Pautova L. A., Chasovnikov V. K., Mosharov S. A., Silkin V. A. Alternation of diatoms and coccolithophores in the north-eastern Black Sea: a response to nutrient changes // *Hydrobiologia*. – 2015. – Vol. 755. – P. 89–105. – <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2219-z>
34. Mikaelyan A. S., Mosharov S. A., Kubryakov A. A., Pautova L. A., Fedorov A., Chasovnikov V. K. The impact of physical processes on taxonomic composition, distribution and growth of phytoplankton in the open Black Sea // *Journal of Marine Systems*. – 2020. – Vol. 208. – Art. 103368. – <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2020.103368>
35. Mikaelyan A. S., Sergeeva A. V., Pautova L. A., Chasovnikov V. K., Gagarin V. I. 75-Year dynamics of the Black Sea phytoplankton in association with eutrophication and climate change // *Science of the Total Environment*. – 2024. – Vol. 954. – Art. 176448. – <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.176448>
36. Mikaelyan A. S., Kubryakov A. A., Silkin V. A., Pautova L. A., Chasovnikov V. K. Regional climate and patterns of phytoplankton annual succession in the open waters of the Black Sea // *Deep Sea Research. Pt. I: Oceanographic Research Papers*. – 2018. – Vol. 142. – P. 44–57. – <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2018.08.001>
37. Overholser B. R., Sowinski K. M. Biostatistics primer. Pt. 2 // *Nutrition in Clinical Practice*. – 2008. – Vol. 23, iss. 1. – P. 76–84. – <https://doi.org/10.1177/011542650802300176>
38. Rajak J. A preliminary review on impact of climate change and our environment with reference to global warming // *International Journal of Environmental Sciences*. – 2021. – Vol. 10, iss. 1. – P. 11–14.
39. Reynolds C. S. Functional morphology and the adaptive strategies of freshwater phytoplankton // *Growth and Reproductive Strategies of Freshwater Phytoplankton* / ed. C. D. Sandgren. – Cambridge : Cambridge Univ. Press., 1988. – P. 388–433.
40. Sahin F. Structure and dynamics of phytoplankton populations in the Black Sea from 2014 to 2017 // *Mediterranean Marine Science*. – 2024. – Vol. 25, iss. 3. – P. 682–697. – <https://doi.org/10.12681/mms.37603>
41. Silkin V. A., Pautova L. A., Giordano M., Chasovnikov V. K., Vostokov S. V., Podymov O. I., Pakhomova S. V., Moskalenko L. V. Drivers of phytoplankton blooms in the northeastern Black Sea // *Marine Pollution Bulletin*. – 2019. – Vol. 138. – P. 274–284. – <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.11.042>
42. Silkin V., Fedorov A., Flynn K. J., Paramonov L., Pautova L. Protoplasmic streaming of chloroplasts enables rapid photoacclimation in large diatoms // *Journal of Plankton Research*. – 2021. – Vol. 43, iss. 6. – P. 831–845. – <https://doi.org/10.1093/plankt/fbab071>
43. Silkin V., Pautova L., Podymov O., Chasovnikov V., Lifanchuk A., Fedorov A., Kluchantseva A. Phytoplankton dynamics and biogeochemistry of the Black Sea // *Journal of Marine Science and Engineering*. – 2023. – Vol. 11, iss. 6. – Art. 1196. – <https://doi.org/10.3390/jmse11061196>
44. Stelmakh L., Kovrigina N. Phytoplankton growth rate and microzooplankton grazing under conditions of climatic changes and anthropogenic pollution in the coastal waters of the Black Sea (Sevastopol region) // *Water*. – 2021. – Vol. 13, iss. 22. – Art. 3230. – <https://doi.org/10.3390/w13223230>
45. Stelmakh L. V. Features of the structural and functional characteristics of the diatom alga *Pseudosolenia calcar-avis* // *Inland Water Biology*. – 2022. – Vol. 15, iss. 3. – P. 315–323. – <https://doi.org/10.1134/S1995082922030154>

46. Stelmakh L., Kovrigina N., Gorbunova T. Phytoplankton seasonal dynamics under conditions of climate change and anthropogenic pollution in the western coastal waters of the Black Sea (Sevastopol region) // Journal of Marine Science and Engineering. – 2023. – Vol. 11, iss. 3. – Art. 569. – <https://doi.org/10.3390/jmse11030569>
47. Stelmakh L. V., Alartartseva O. S. Acclimation strategies for the Black Sea diatom algae *Ditylum brightwellii* to high intensity of light // Inland Water Biology. – 2024. – Vol. 17, iss. 4. – P. 571–581. – <https://doi.org/10.1134/S1995082924700214>
48. Sukhanova I. N., Flint M. V., Whitledge T. E., Stockwell D. A., Rho T. K. Mass development of the planktonic diatom *Proboscia alata* over the Bering Sea shelf in the summer season // Oceanology. – 2006. – Vol. 46, iss. 2. – P. 200–216. – <https://doi.org/10.1134/S000143700602007X>
49. Sunesen I., Sar E. A. Marine diatoms from Buenos Aires coastal waters (Argentina). IV. *Rhizosolenia* s. str., *Neocalyptrella*, *Pseudosolenia*, *Proboscia* // Phycologia. – 2007. – Vol. 46, iss. 6. – P. 628–643. – <https://doi.org/10.2216/07-13.1>
50. Tas S. Planktonic diatom composition and environmental conditions in the Golden Horn estuary (Sea of Marmara, Turkey) // Fundamental and Applied Limnology. – 2017. – Vol. 189, nr 2. – P. 153–166. – <https://doi.org/10.1127/fal/2016/0957>
51. Teneva I., Stoyanov P., Dzhambazov B., Mladenov R., Belkinova D. What is known about cyanoprokaryota and the algal blooms along the Bulgarian Black Sea coast: an overview // Journal of BioScience and Biotechnology. – 2015. – Vol. 4, no. 3. – P. 239–244.
52. Tsukazaki C., Ishii K. I., Matsuno K., Yamaguchi A., Imai I. Distribution of viable resting stage cells of diatoms in sediments and water columns of the Chukchi Sea, Arctic Ocean // Phycologia. – 2018. – Vol. 57, iss. 4. – P. 440–452. – <https://doi.org/10.2216/16-108.1>
53. Türkoglu M. Phytoplankton composition and effects of bio-ecologic factors of Middle Black Sea area (coasts of Sinop peninsula) : PhD thesis. – Izmir, 1998 – 399 p.
54. Villareal T. A., Brown C. G., Brzezinski M. A., Krause J. W., Wilson C. Summer diatom blooms in the North Pacific subtropical gyre: 2008–2009 // PLoS One. – 2012. – Vol. 7, iss. 4. – Art. e33109. – <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0033109>
55. World Register of Marine Species. – URL: <http://www.marinespecies.org> (accessed: 12.11.2024).
56. Uezato Y., Hoshina K., Jordan R. W. *Proboscia macintyreii* sp. nov. (Bacillariophyceae) from the subarctic Pacific, and new observations on *P. eumorpha* // Diatom Research. – 2021. – Vol. 36, iss. 1. – P. 11–22. – <https://doi.org/10.1080/0269249X.2021.1872708>
57. Utermöhl H. Zur vervollkommnung der quantitativen phytoplankton-methodik // Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie: Mitteilungen. – 1958. – Vol. 9, Nr. 1. – P. 1–38. – <https://doi.org/10.1080/05384680.1958.11904091>
58. Yasakova O. N., Makarevich P. R., Okolodkov Yu. B. Long-term changes in community of planktonic algae of the northeastern Black Sea (2005–2011) // KnE Life Sciences. – 2020. – Vol. 5, iss. 1. – P. 569–580. – <https://doi.org/10.18502/kls.v5i1.6129>
59. Yunev O., Carstensen J., Stelmakh L., Belokopytov V., Suslin V. Temporal changes of phytoplankton biomass in the western Black Sea shelf waters: evaluation by satellite data (1998–2018) // Estuarine, Coastal and Shelf Science. – 2022. – Vol. 271. – Art. 107865. – <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2022.107865>

**LARGE-CELLED DIATOMS *PSEUDOSOLENIA CALCAR-AVIS* (SCHULTZE)
B.G.SUNDSTRÖM, 1986 AND *PROBOSCIA ALATA* (BRIGHTWELL) SUNDSTRÖM, 1986
IN CRIMEAN COASTAL AREA**

Pospelova N. V., Priimak A. S.

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation,

e-mail: 123klimova321@gmail.com

Abstract: The paper presents studies of ecological and physiological characteristics of large-celled diatoms *P. calcar-avis* and *P. alata* inhabiting southern and southwestern seashore of Crimea. The frequency of occurrence of these species was revealed, the variability of linear sizes was analyzed. The spatial and temporal variability of abundance and biomass was described and the strength of the relationship between these indicators, as well as with linear cell size and water temperature was determined. The species-specific ecological strategies and adaptive mechanisms of these species were determined.

Keywords: diatoms, abundance, biomass, linear size

Сведения об авторах

Поспелова Наталья Валериевна	кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалеского РАН», просп. Нахимова, 2, Севастополь, 299011, Российская Федерация, nvpospelova@mail.com
------------------------------------	--

Приймак Анастасия Сергеевна	младший научный сотрудник, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалеского РАН», просп. Нахимова, 2, Севастополь, 299011, Российская Федерация, 123klimova321@gmail.com
-----------------------------------	---

Поступила в редакцию 05.02.2025 г.

Принята к публикации 20.02.2025 г.