

ИНСТИТУТ ОКЕАНОЛОГИИ ИМ. П.П.ШИРШОВА РАН

На правах рукописи

УДК 581.526.325(265.2)

ВЕНТЦЕЛЬ Михаил Владимирович

ПЛАНКТОННЫЕ ФИТОЦЕНОЗЫ ОКЕАНИЧЕСКОЙ И ШЕЛЬФОВОЙ ОБЛАСТЕЙ
БЕРИНГОВА МОРЯ

Гидробиология 03.00.18

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва - 1994

Работа выполнена во Всероссийском научно-исследовательском институте рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО)

Научный руководитель - к.б.н. В.В.Крылов

Официальные оппоненты: д.б.н. Г.И.Сёмина
к.б.н. О.А.Мовчан

Ведущее учреждение - Московский государственный университет,
Биологический факультет

Защита состоится "15" декабря 1994 г. в 10 часов
на заседании Специализированного совета К 002.86.01 по присуждению
ученой степени кандидата наук в Институте океанологии
им.П.П.Ширшова, ул.Крестовый вал, 23.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института океанологии

Автореферат

Ученый сек
Специализи
кандидат б

Николаева

Общая характеристика работы

Цель работы. Альгологические исследования позволяют составить представление о количестве и составе водорослей определенного района, а также выделить участки, отличающиеся по обилию фитопланктона и особенностям его сообществ. Эти материалы характеризуют продуктивность изучаемых акваторий и дают полезную информацию для оценки перспектив рыбохозяйственного использования морской среды.

Настоящая диссертация посвящена исследованию общих характеристик (видовой состав, биомасса), а также экологии важнейших групп видов планктонных водорослей Берингова моря. Задачи работы заключались в следующем:

1. Исследование планктонной флоры.
2. Изучение количества фитопланктона.
3. Анализ особенностей вегетации массовых видов.

Актуальность темы. Сообщества фитопланктона, как правило, характеризуют определенным набором интегральных показателей: видовой состав, число клеток, биомасса и некоторые другие. Однако для понимания закономерностей функционирования этих сообществ использование только интегральных показателей представляется недостаточным, поскольку планктонные фитоценозы состоят из видов, существенно отличающихся по своим физиологическим особенностям, жизненным циклам и требованиям к условиям окружающей среды. Вместе с тем между экологическими характеристиками некоторых видов часто проявляется значительное сходство. Такие виды можно объединить в группы экологически близких видов, или видовые ассоциации.

В связи с изложенным, в качестве темы настоящей работы мы выбрали изучение экологической структуры сообществ планктонных водорослей, рассматривая видовые ассоциации в качестве основного элемента этой структуры.



Фактический материал. Исследование проводилось по сборам батометром. В течение июня 1981 г., июля 1984 г., конца июля и августа 1988 г., апреля, мая, июня 1990 г. на 136 станциях были взяты и обработаны 573 пробы фитопланктона.

Научная новизна. Впервые получены данные об уровне вегетации планктонных водорослей в начале весеннего цветения, значительно уточнены сведения о количестве фитопланктона в открытой части моря. Выделены 5 ассоциаций массовых видов водорослей.

Практическая ценность. Результаты проведенного исследования характеризуют биологическую продуктивность районов, которые отличаются значительные запасы промысловых видов рыб.

Объем работы. Диссертация состоит из 6 глав общим объемом 104 страницы.

Апробация работы. Результаты исследований были доложены на коллоквиуме лаборатории гидробиологии ВНИРО и на коллоквиуме лаборатории функционирования экосистем пелагиали ИО РАН.

Публикации. По теме диссертации опубликованы 7 статей.

Обзор литературы

Акватория Берингова моря делится на шельфовую (44% площади поверхности) и океаническую (43% площади поверхности) области (13% приходится на пограничные между ними районы свала глубин). Для океанической области характерны отсутствие ледового покрова зимой, не очень значительная стратификация летом, интенсивное вертикальное перемешивание, значительный водообмен с Тихим океаном. Для шельфовой области характерны ледовый покров зимой, значительная стратификация летом, не очень значительное влияние речного стока, летом - заметный перенос вод из открытой части Берингова моря на шельф и далее в Чукотское море.

Начало изучению фитопланктона Берингова моря положил в конце прошлого века П.Т.Клеве (Cleve, 1883), который определил несколько видов диатомей. В дальнейшем в 30-х годах нашего века флору и массовые виды фитопланктона исследовали Х.Айкава (Aikawa, 1932, 1936, 1940), Л.Д.Файфер (Phifer, 1934), И.А. Киселев (1937, 1947). Для 88 наиболее распространенных видов И.А.Киселевым были указаны фитогеографическая характеристика и принадлежность к неритическим или океаническим формам. Его исследования показали также, что в Берингово море постоянно попадают теплолюбивые формы водорослей, заносимые течением из Тихого океана.

До 40-х годов пробы фитопланктона отбирали сетями. В дальнейшем, наряду с сетями, начали использовать батометры. Применение батометров позволило проводить не только качественное, но также и количественное изучение планктонных фитоценозов.

По сборам батометром в Беринговом море были проведены исследования Г.И.Семиной, результатам которых посвящены более 10 статей 1955-1985 гг., ряда японских планктологов (цит. по Motoda, Minoda, 1974), американских ученых Л.Шандельмейера и В.Александера (1981), Л.Г.Сеничкиной (Сеничкина, 1987; Сеничкина, Вентцель, 1990), а также Н.П.Васютиной и автора настоящей работы (Вентцель, Васютина, 1987, 1992; Корсак, Куликов, Вентцель, Васютина, 1987; Вентцель, 1991).

В целом относительно современных представлений о фитопланктоне Берингова моря можно заключить следующее. Практически на всей акватории изучены флора (Киселев, 1937; Семина, 1960, 1981), количество (Семина, 1958) и выявлены массовые виды планктонных водорослей (Семина, 1956). Показано, что шельфовые и океанические области Берингова моря значительно отличаются по структуре сообществ фитопланктона (Семина, 1955).

Подробно рассматривалось (Семина, 1956, 1957; Semina, 1960) вертикальное распределение микроводорослей, а также основные особенности сезонной смены состояния планктонных фитоценозов. Доказано сильное влияние на эти характеристики состояния фитопланктона глубины залегания и устойчивости слоя скачка плотности.

Существенно меньше изучены особенности вегетации наиболее распространенных видов и групп экологически близких видов фитопланктона Берингова моря. Целенаправленные исследования в этом направлении (Семина, Незлин, 1985; Taniguchi, Saito, Koyama, Fukuchi, 1967; Saito, Taniguchi, 1978; Schandelmeier, Alexander, 1981) были начаты сравнительно недавно и проводились на отдельных участках акватории моря. Кроме того, ранее в Беринговом море практически не изучали водоросли (в частности жгутиковые), относящиеся к размерным группам нано- и пикопланктона, которые впервые были исследованы Л.Г.Сеничкиной (1987).

Материал и методика

Материал был собран в 4-х экспедициях. В рейсе НИС "Академик Ширшов" (июнь 1981 г.) и рейсе НИС "Академик Королев" (июль 1984 г.) исследования проводили на 4-х полигонах (примерные координаты центральных станций которых далее по тексту указаны в скобках), расположенных в западной (район вблизи подводной возвышенности, 170° в.д. и 58° с.ш.), северной (шельфовая область, 173° з.д. и 63° с.ш.), центральной (район свала глубин, 175° з.д. и 58° с.ш.) и южной (глубоководная зона, 176° в.д. и 54° с.ш.) частях Берингова моря, а в 1984 г., также на нескольких дополнительных станциях. В 1988 г. (конец июля, август; НИС "Академик Королев") фитопланктон изучали на южном и центральном участках моря и на сетке станций в районах Анадырского залива, Берингова пролива и прилегающих

акваториях. В апреле, мае, июне 1990 г. (НИС "Млечный путь") исследовали глубоководные и шельфовые области в западном, северо-западном и центральном секторах моря. Пробы отбирали батометром по горизонтам в слое 0-100 м, а в 1990 г., наряду с пробами по горизонтам готовили интегральные пробы для того же слоя. В 1981 г. на 36 станциях было взято 236 проб; в 1984 г. - на 26 станциях - 198 проб; в 1988 г. - на 29 станциях - 62 пробы; в 1990 г. - на 45 станциях - 77 проб.

Пробы объемом 1-3 л (1981 г.), или 3-9 л (1984 г.) концентрировали методом обратной фильтрации (Суханова, 1983) используя фильтры производства ОИЯИ АН СССР с диаметром пор 0,5-1,0 мкм. В 1981 г. материал сразу фиксировали в 0,2% формалине. В 1984 г. воду из сконцентрированной пробы просматривали под световым микроскопом по методу "живой капли" - для учета мелких жгутиковых водорослей; далее материал фиксировали раствором Люголя, а затем через 5-10 дней дополнительно добавляли нейтральный формалин. В стационарных лабораториях пробы далее стужали отстаиванием или центрифугированием. В 1988 и 1990 гг. пробы с нескольких станций были обработаны по методу "живой капли", а большую часть материала изучали с использованием метода "замораживания фильтров" (Newes, Holm-Nansen, 1983). Количество клеток водорослей, их видовую принадлежность и размеры определяли под световыми микроскопами при увеличении в 250-1300 раз.

Флора

В водах Берингова моря были обнаружены 219 видов, разновидностей и форм фитопланктона, которые относились к 9 классам: Bacillariophyceae, Dinophyceae, Prasinophyceae, Chrysophyceae, Haptophyceae (Prymnesiophyceae), Chlorophyceae, Cryptophyceae, Euglenophyceae, Cyanophyceae, включавшими соответственно: 96, 73, 12, 11, 7,

6, 5, 4, 5 таксономических единиц. По биогеографической характеристике (Семина, 1974) большинство (43%) видов - арктобореальные, тропическо-бореальные, биполярные и тропическо-бореальные; несколько меньше (40%) - космополиты; кроме того, единично и в виде фрагментов клеток были обнаружены и тропические виды, составлявшие 17% от общего числа видов (106) с известным типом ареала. Биогеографическая природа остальных форм неизвестна. Меропланктон и голопланктон были представлены во флоре соответственно 41 и 178 видами.

Выявленные тропические виды: *Bacteriastrium delicatulum*, *Chaetoceros similis*, *Ceratium lineatum*, *Glenodinium lenticula*, *Goniaulax digitale*, *Goniaulax scrippsae*, *Podolampas palmipes*, *Prorocentrum micans*, *Oxytoxum sphaeroideum*, *Thalassiosira lineata* (а также несколько видов, которые были определены предположительно) встречались только в открытых (глубоководных) районах моря, главным образом на центральном и южном участках. Исключение составил *Chaetoceros logenzianus*, обнаруженный над шельфом и определенный предположительно по фрагменту клетки. Находки тропических видов, вероятно, обусловлены тем, что гидрологический режим открытой части моря формируется под влиянием тихоокеанских вод, которые могут переносить тропические виды на север.

Для 86 видов, преимущественно относящихся к классу *Bacillariophyceae*, была характерна колониальность. Значительное число обнаруженных в Беринговом море видов отличали одиночные клетки с жесткой клеточной стенкой, панцирем, домиком или скелетом. 51 вид, главным образом представители классов *Dinophyceae*, *Prasinophyceae*, *Chrysophyceae* и *Cryptophyceae*, такого рода оболочками или структурами не обладали.

Размеры клеток и колоний фитопланктона изменялись от 1-1,5 мкм (*Synechococcus* sp., *Pedimonas mikron*) до 1 мм и более

(*Rhizosolenia alata*, *Thalassiosira nordenskioldii*). Для большинства колоний типичными были размеры в пределах 300-700 мкм, для одиночных клеток - 20-50 мкм. Ряд видов с клетками размером менее 20 мкм, обычно без жесткой стенки, панциря или домика, принадлежали к размерной группе нанофитопланктона, а 2 вида с клетками диаметром 1-1,5 мкм даже могли бы быть отнесены к пикопланктону.

В целом полученные данные по видовому составу фитопланктона позволили дополнить опубликованные флористические материалы, главным образом, сведениями о таксономическом разнообразии организмов нано- и пикопланктона. Проникновение в Берингово море тропических видов ранее отмечали И.А. Киселев (1937, 1947) и Г.И. Семина (1974, 1981).

Количество фитопланктона

Биомасса фитопланктона в среднем за период исследований составила в шельфовых водах 90-100 г/м², в районе вблизи подводной возвышенности - 58 г/м², в районе свала глубин - 57 г/м², в глубоководной части моря - 13 г/м². Эти данные основаны преимущественно на результатах, полученных на полигонах, но в расчетах были использованы также материалы съемок. В Анадырском заливе в июне биомасса составила (в среднем по 4 станциям) 180 г/м², в июле-августе - 45 г/м². Для северного участка между о. Св. Лаврентия и Беринговым проливом (на 6 станциях) в июле-августе средняя биомасса водорослей оказалась равной 140 г/м².

Результаты съемок 1988 (северо-западный и северный районы моря) и 1990 гг. также показали, что прибрежные и шельфовые области отличались большим количеством фитопланктона, по сравнению с открытыми водами.

В июле-августе 1988 г. участки с биомассой фитопланктона более

100 г/м² были выявлены на севере Анадырского залива, к западу от островов Диомиды и к северо-востоку от о. Св.Лаврентия. На большей части изучавшейся в ходе съемки акватории: над свалом глубин, в Анадырском заливе, к юго-западу от о. Св.Лаврентия и в районе между островом и Беринговым проливом, биомасса изменялась от 10 до 100 г/м². На внешней границе района свала глубин, а также на других участках области шельфа количество фитопланктона не превышало 10 г/м².

В 1990 г. в апреле-первой половине мая возрастание биомассы водорослей (более 100 г/м²) было обнаружено севернее о.Карагинский, а также в открытых водах (над хр.Ширшова) и вблизи кромки таявшего льда в районе свала глубин на северо-востоке изучавшейся акватории. На участках, прилегающих к богатым районам, биомасса уменьшалась и наблюдалось значительное варьирование значений рассматриваемого показателя. Бедными по биомассе фитопланктона оказались глубоководные южная и юго-восточная области обследованного сектора моря.

Изменения биомассы фитопланктона по сезонам отличали следующие особенности. Максимум биомассы на всех изучавшихся участках приходился на апрель-май, в дальнейшем в июне и июле происходило уменьшение количества водорослей (таблица I). На полигонах "Центр" и "Юг" в конце лета наблюдалось возрастание биомассы фитопланктона, аналогично на полигоне "Север" количество водорослей продолжало уменьшаться, хотя в среднем для шельфа в этот период оно было значительным.

Наибольшая сезонная изменчивость (в 25-36 раз) биомассы фитопланктона оказалась характерной для полигонов "Запад" и "Центр", несколько меньшая (примерно в 20 раз) - для полигона "Север" (таблица I). В глубоководной части моря соотношение минимальных (июль) и максимальных (июль-август) значений биомассы не превышало 2,6.

По числу клеток значительных отличий между шельфовыми и

открытыми водами мы не обнаружили. Для распределения этого показателя по акватории моря было характерно чередование богатых и бедных участков. Изменения числа клеток по сезонам в целом повторяли изменения биомассы.

Таблица I.

Средние значения биомасса фитопланктона в Беринговом море, г/м².

Районы	Сезоны			
	апрель-май	июнь	июль	август
Шельф	380	140	28	66
Свал глубин	310	17	12	10
Океанический	16	8	7	18

По вертикали на большинстве станций максимумы численности и биомассы водорослей были расположены в столбе воды 0-45 м. Однако на отдельных станциях максимумы обилия фитопланктона наблюдались и значительно глубже. Чаще максимумы численности совпадали с максимумами биомассы; вместе с тем на ряде станций эти максимумы находились на разных глубинах. По усредненным для изучавшихся полигонов участкам данным отчетливо прослеживались: максимум фитопланктона, расположенный на поверхности (либо близко к поверхности), и, обычно, второй - находившийся на большей глубине.

Открытые районы моря отличало относительно однородное вертикальное распределение фитопланктона (особенно типичное для биомассы). В областях свала глубин и подводной возвышенности, как правило, выделялся поверхностный (либо приповерхностный) максимум количества водорослей. На шельфе на ряде станций значительные скопления фитопланктона были обнаружены в подповерхностных слоях воды (глубже 25 м). Интересно, что эти особенности вертикального распределения в

значительной степени сохранялись при сезонных изменениях обилия водорослей.

Результаты проведенного исследования во многом подтвердили выводы Г.И.Семиной (1958) об основных особенностях распределения в пространстве и изменчивости по сезонам количества фитопланктона в Беринговом море. Данные об обилии водорослей в апреле-мае на шельфе и в районе свала глубин позволили более полно изучить весеннее "цветение" водорослей и, таким образом, дополнили имеющиеся в литературе сведения по обсуждаемому вопросу. Материалы настоящего исследования показали также, что глубоководная часть Берингова моря примерно в 8 раз богаче фитопланктоном, чем полагали ранее.

Ассоциации видов

Среди видов фитопланктона, обитающих в Беринговом море, только немногие достигали массового развития и существенно влияли на изменения общей численности и биомассы водорослей и, тем самым, определяли биологическую продуктивность изучаемого водоема. Поэтому, по мнению автора, представляло интерес выяснить, что именно это за виды и исследовать более подробно экологические особенности их вегетации.

Достаточно многочисленными (массовыми) формами считали те, для которых хотя бы в нескольких (3-х - 5-ти) пробах были обнаружены: численность более 50000 кл/л, или биомасса более 50 мкг/л. Эти условия были выбраны, во-первых, с учетом статистического требования повторяемости изучаемых событий, подтверждающей достоверность их регистрации, и, во-вторых, на основе существующих представлений о различиях в количестве фитопланктона между мезотрофными и эвтрофными водами (Семина, 1977; Кобленц-Милке, Ведерников, 1977).

Всего по перечисленным критериям для дальнейшего изучения были

отобраны 39 видов из 24 родов, большинство которых (28 видов) относилось к диатомеям, а остальные классы были представлены следующим образом: перидиней - 4 видами, золотистые водоросли - 2 видами, криптофиты - 2 видами и, наконец, гаптофиты, празиофиты и сине-зеленые водоросли - по 1 виду в каждом классе. При этом вид *Thalassiosira gravida* мы рассматривали совместно с *Thalassiosira antarctica*, поскольку они четко различаются только под электронным микроскопом. Таксономическая принадлежность большинства видов была определена достаточно надежно. Исключение составили несколько видов с мелкими клетками без оболочек. Однако относительно каждого из этих организмов, тем не менее, с определенной уверенностью можно утверждать, что его клетки, встречаясь в разных районах моря, относились к одному и тому же виду. У эвгленовых и зеленых водорослей не были выявлены формы, образующие заметные скопления.

По сравнению с видовым составом фитопланктона в целом, у массовых видов значительно меньшей была доля перидиней, которые были представлены относительно большим числом видов с бореальным распространением (50%), в отличие от общего видового списка, где у перидиней виды с этим типом ареала составляли только 13%. Несколько большей, чем во флоре в целом, у массовых видов была также доля мезопланктонных диатомей.

Полученные результаты подтверждают предположение о заметном влиянии вод Тихого океана на фитопланктон Берингова моря. Эти воды переносят, возможно, довольно большое число видов, для которых, однако, в исследованном водоеме нет достаточно благоприятных условий. По другим признакам значительных отличий между флорой в целом и массовыми видами обнаружено не было.

Для выяснения закономерностей в варьировании обилия массовых форм фитопланктона был использован подход, основанный на изучении

ассоциаций видов. В качестве ассоциации в настоящем исследовании, согласно (Fager & McGowan, 1963; Legendre, 1973; цит. по Legendre & Legendre, 1978), выделяли такие виды, которые отличались сходством экологических реакций на изменения условий в среде обитания.

Практически исследования заключались в ординации массовых видов вдоль направлений максимальных изменений условий среды обитания. Для этого проводили сравнительный анализ числа клеток (или биомассы) массовых видов водорослей в пробах, взятых вдоль градиентов определенных экологических факторов: температуры, глубины поверхностного квазигомогенного слоя и т.п. По возможности, старались учитывать данные о горизонтальном и о вертикальном распределении рассматриваемых видов, а также сезонную изменчивость их обилия.

Большая часть материала, имевшегося в нашем распоряжении, не соответствовала требованиям предъявляемым к данным, которые предполагается обрабатывать методами многомерной статистики, поскольку отбор проб проводился преимущественно на ограниченном числе различных по площади участков, расположенных в некоторых характерных районах акватории моря. Поэтому при выделении ассоциаций использовали осредненные данные по изучавшимся участкам, а также результаты анализа вертикального распределения массовых видов на наиболее типичных для исследуемых акваторий станциях.

На основе всех полученных материалов были выделены: виды развивавшиеся повсеместно, виды, характерные для района свала глубин, виды, вегетировавшие на шельфе и на прилегающих участках, виды, типичные для пелагической части моря и прилегающих областей. Виды, развивавшиеся преимущественно на шельфе, далее были дополнительно разделены на две группы: весенних и летних видов. Условия обитания весенних и летних видов отличались очень заметно. Весенние виды вегетировали при высоких концентрациях биогенных элементов и низкой

температуре воды (примерно и менее 3 °C), а летние - виды при более высокой температуре воды (4-8 °C) и меньших концентрациях биогенных элементов.

Таким образом, всего в фитопланктоне Берингова моря были выделены 5 групп массовых видов (таблица 2), каждая из которых отличалась по району своего преимущественного развития. Поскольку условия обитания водорослей на рассматриваемых акваториях заметно изменялись, но за счет варьирования, в основном, одних и тех же факторов (температуры воды, глубины залегания пикноклина, концентраций биогенных элементов) (Уитледж, Коучмен, 1990; Уитледж, 1990; и др.), а подход к выделению групп видов соответствовал R-анализу, можно заключить, что перечисленные группы видов действительно правомерно рассматривать в качестве ассоциаций согласно определению (Fager & McGowan, 1963; Legendre, 1973; цит. по Legendre & Legendre, 1978).

Виды, входящие в первую (весенне-неритическую) ассоциацию, составляли основной компонент фитопланктона на шельфе и, иногда, в районе свала глубин в апреле, мае, начале июня. Все виды этой ассоциации относились к диатомовому колониальному меропланктону. Развитие клеток происходило весной на шельфе и в некоторых районах свала глубин вдоль кромки таявшего льда в поверхностном слое воды при температуре обычно 0-3 °C и высоких концентрация биогенных элементов. Позже виды этой ассоциации в массе встречались только на шельфе, обычно в подповерхностном слое при температуре воды от -2 до 0 °C и, иногда, в начале лета - в районе подводной возвышенности в пределах фотического слоя. Районы вегетации весенне-неритических видов, как правило, отличало значительное содержание биогенных элементов. При определенных гидрологических условиях, вероятно, связанных с интенсификацией вертикального перемешивания воды на сравнительно небольших по площади участках, виды первой ассоциации были

Таблица 2.

Видовые ассоциации фитопланктона Берингова моря

Весенне-неритическая	Летне-неритическая
1. <i>Bacterosira fragilis</i>	1. <i>Chaetoceros compressus</i>
2. <i>Chaetoceros furcellatus</i>	2. <i>C. mitra</i>
3. <i>C. socialis</i>	3. <i>C. subsecundus</i>
4. <i>Fragilariopsis oceanica</i>	4. <i>Leptocylindrus danicus</i>
5. <i>Thalassiosira gravida</i>	5. <i>Rhizosolenia alata</i>
6. <i>T. nordenskioldii</i>	6. <i>R. styliformis</i>
	7. <i>Corethron criophyllum</i>
Светолюбиво-океаническая	8. <i>Coscinodiscus oculus-iridis</i>
1. <i>Chaetoceros gracilis</i>	9. <i>Gyrodinium lachrima</i>
2. <i>Neodenticula seminae</i>	10. <i>Protoperidinium pellucidum</i>
3. <i>Tropidoneis antarctica</i>	
var. <i>polyplasta</i>	Эврибионтная
4. <i>Dinophysis norvegica</i>	1. <i>Chaetoceros concavicornis</i>
	2. <i>C. debilis</i>
Теневыносливо-океаническая	3. <i>Pseudonitzschia seriata</i>
1. <i>Asteromphalus robustus</i>	4. <i>Rhizosolenia hebetata</i>
2. <i>Chaetoceros atlanticus</i>	f. <i>semispina</i>
3. <i>Coscinodiscus asteromphalus</i>	5. <i>Phaeocystis pouchetii</i>
var. <i>subbuliens</i>	6. <i>Gymnodinium wulffii</i>
4. <i>C. curvatulus</i>	7. <i>Chromulina</i> sp. ₁
5. <i>Cylindrotheca closterium</i>	8. <i>Chromulina</i> sp. ₂
6. <i>Fragilariopsis cylindroformis</i>	9. <i>Pedimonas mikron</i>
7. <i>Pseudonitzschia delicatissima</i>	10. <i>Chroomonas</i> cf. <i>placoidea</i>
	11. <i>Hemiselmis</i> cf. <i>virescens</i>
	12. <i>Synechococcus</i> sp.

многочисленны на шельфе и летом во всем столбе воды от ее поверхности до дна.

Организмы, которые образовывали вторую (летне-неритическую) ассоциацию, обычно интенсивно развивались на шельфе, значительно реже - в районе свала глубин. Эта ассоциация включала преимущественно колониальных меропланктонных диатомей, а кроме них - голопланктонных диатомей с одиночными клетками и перидиней с крупными клетками. Vegetация видов летне-неритической ассоциации начиналась с середины июня и продолжалась как минимум до конца августа. Клетки этих видов были наиболее многочисленны в поверхностном слое воды при ее температуре 4-7 °C и умеренных, или низких концентрациях биогенных элементов. В районе свала глубин виды этой ассоциации даже в случае их массового развития обычно не доминировали и были представлены преимущественно голопланктонными формами. Каких-либо закономерных изменений обилия видов летне-неритической группы в районе свала глубин выявлено не было.

Виды, развивавшиеся в массе только в районе свала глубин, были выделены в третью (светолюбиво-океаническую) ассоциацию. Название ассоциации связано с тем, что все три вида, входящие в эту ассоциацию, относятся к голопланктону и вегетировали в районах с относительно высоко расположенным слоем скачка плотности (15-20 м), что, согласно (Sverdrup, 1953), обуславливает достаточно благоприятные условия освещения клеток, находящихся в поверхностном слое воды. Максимумы обилия рассматриваемых видов располагались обычно в поверхностном слое или в слое скачка плотности при температуре воды 4-7 °C и высоких концентрациях биогенных элементов. Явных сезонных изменений численности или биомассы видов этой ассоциации зарегистрировано не было.

Четвертая ассоциация (теневыносливо-океаническая) включала

виды, вегетировавшие в пелагической части моря и в районе свала глубин. Клетки видов рассматриваемой группы обычно были многочисленны на станциях, расположенных в областях, где по осредненным данным глубина положения пикноклина была максимальной для Берингова моря (20-30 м). В остальном, по экологическим особенностям своего развития, теневыносливо-океанические виды были сходны со светолугово-океаническими. Ассоциация состояла из голопланктонных диатомей, как образующих колонии, так - и с одиночными клетками. Массовое развитие видов этой ассоциации чаще наблюдалось летом.

Участки, отличавшиеся значительным развитием видов пятой (эврибионтной) ассоциации, были обнаружены во всех трех основных районах Берингова моря: на шельфе, над свалом глубин и в пелагической зоне. Эта ассоциация включала один меропланктонный колониальный вид и несколько видов голопланктонных диатомей (колониальных и с одиночными клетками), а также виды мелких жгутиковых водорослей различной таксономической принадлежности и один вид сине-зеленых водорослей, который по размеру клеток относился к пикопланктону. У вида *Phaeocystis pouchetii* в различных частях акватории моря были обнаружены разные стадии жизненного цикла: на шельфе - колониальная неподвижная форма, в пелагической части - одиночные подвижные клетки. В пробах с низкой концентрацией биогенных элементов представители пятой ассоциации в значительных количествах, как правило, не встречались. Для некоторых видов было зарегистрировано предпочтительное развитие в определенных слоях воды. В частности, *Chaetoceros debilis* и *Chaetoceros concavicornis* обычно вегетировали в поверхностном слое воды, а виды *Synechococcus* sp. и *Chromulina* sp.₁ - в подповерхностном. Однако, перечисленные отличия, по мнению автора, были не настолько значительными, для того чтобы разделить рассматриваемую эврибионтную группу на более мелкие. Различные сезоны по обилию

видов пятой ассоциации в целом заметно не отличались, хотя вегетация некоторых видов наблюдалась только весной или только летом.

Полученные результаты в большой степени совпали с данными Г.И. Семиной (1956) относительно особенностей сезонной смены массовых видов в шельфовой и океанической областях Берингова моря. Более позднее исследование, выполненное с использованием того же самого материала (Семина, Незлин, 1985), привело авторов к заключениям, во многом отличающимся от точки зрения Г.И. Семиной, (1956). Однако, наши материалы достаточно однозначно подтверждают правильность представлений, изложенных именно в публикации (Семина, 1956), но не (Семина, Незлин, 1985). Наиболее вероятно, что обсуждаемое расхождение возникло в результате различий в деталях методики анализа данных.

Сопоставление полученных результатов с данными иностранных авторов показало значительное их совпадение в отношении особенностей сезонной смены массовых видов и характера изменений их обилия в направлении от берега к открытой части моря (Taniguchi et al., 1976; Schandelmeier & Alexander, 1981). Что касается определенной экологической схемы вегетации массовых видов фитопланктона в Беринговом море, предложенной (Saito & Taniguchi, 1978), то результаты настоящего исследования подтвердили ее только частично. Ряд закономерностей, обсуждаемых в этой статье, в частности экологическая близость всех пениатных диатомей, образующих "ледовый планктон", приуроченность вегетации всех представителей рода *Chaetoceros* только к летнему периоду и некоторые другие по изученным нами материалам не прослеживались. Представление об однозначном соответствии таксономической близости организмов и их экологического сходства, которого придерживаются Saito и Taniguchi в публикации (1978), не подтверждается также данными и других работ по экологии

фитопланктона, в частности (Schandelmeier & Alexander, 1981).

В заключение следует отметить, что при проведении настоящего исследования мы располагали достаточно большим по объему материалом, который был детально проанализирован. Эти обстоятельства дают основания рассматривать полученные результаты как достаточно надежные. Прежде всего сформулированное утверждение представляется обоснованным применительно к исходной гипотезе, рассматривавшейся в настоящей работе (см. введение), относительно экологической гетерогенности микроводорослей и существования в фитоценозе групп видов (ассоциаций) со значительным сходством по своим требованиям к условиям обитания. Перечень ассоциаций и их состав возможно могут быть несколько уточнены в ходе будущих исследований фитопланктона Берингова моря.

Микроводоросли и состояние планктонных сообществ

(обсуждение результатов)

Сопоставляя сведения о планктонном сообществе (Цыбань и др., 1990, 1992) и данные о распределениях массовых видов водорослей, можно было заключить, что на одних и тех же участках значительного развития фитопланктона определенной размерной группы и потребителей именно этих водорослей, за исключением некоторых районов свала глубин, в Беринговом море не наблюдалось. На шельфе вегетировали крупные колониальные формы фитопланктона, а среди его потребителей преобладали простейшие, тонкие фильтраторы и мелкие эврифаги. В открытом море значительную долю (примерно 50%) фитопланктона составляли организмы нано- и пикопланктона, в то время как консументы были представлены преимущественно крупными эврифагами. Только на относительно небольших участках области свала глубин, где, вероятно, под влиянием гидрологических факторов интенсивно развивались

неритические виды, образующие крупные колонии, эффективность использования первичных продуцентов организмами, занимающими более высокие трофические уровни (и представленными главным образом крупными эврифагами), была максимальной.

Выводы

1. Планктонную флору, включая 219 видов микро-, нано- и пикопланктона, Берингова моря отличает значительное разнообразие, которое проследивается как по таксономическому составу, так и по размеру клеток, размеру и форме колоний.

2. Большинство (43%) во флоре по нашим данным, также как и по результатам исследований 30-х, 50-х гг., составляют виды, характерные для аркто-бореальной области, но наряду с ними 40% видов приходится на долю космополитов, а также встречаются тропические виды, вероятно, заносимые течениями (17%).

3. Обилие фитопланктона в изучавшемся водоеме в целом убывает по направлению от прибрежных акваторий к районам открытого моря, что обусловлено преимущественно изменением количества микропланктона. Нано- и пикопланктон распределены более однородно и часто доминируют в пелагиали.

4. Основная масса водорослей микро-, нано- и пикопланктона сосредоточена в поверхностном слое воды от 0 до 50-70 м.

5. Значительные сезонные изменения количества и особенностей вертикального распределения фитопланктона по нашим данным, также как и по материалам исследований 50-х гг., оказались характерны для шельфовых областей и, в несколько меньшей степени, для районов свала глубин; в открытом море они выражены слабо. Эти результаты свидетельствуют о стабильности планктонных фитоценозов Берингова моря.

6. Массового развития в Беринговом море достигают 39 видов,

относящиеся к 7 классам, среди которых большинство составляют колониальные *Vacillariophyceae*. Вегетация отдельных массовых видов как в шельфовой, так и в океанической областях Берингова моря происходит сопряженно, что обусловлено сходством их адаптивных реакций на изменения условий в среде обитания: освещенности, температуры, концентраций биогенных элементов и т.п. и дает основания объединить рассматриваемые организмы в ассоциации экологически близких видов.

7. Массовые виды образуют 5 ассоциаций: весенне-неритическую - преобладающую на шельфе, летне-неритическую - вегетирующую на шельфе и над свалом глубин, светолюбиво-океаническую - развивающуюся над свалом глубин, теневыносливо-океаническую - доминирующую в пелагической части моря и эврибионтную - распространенную на всей исследованной акватории.

Приложение I - Список видов обнаруженных в Беринговом море.

Приложение 2 - Встречаемость участков с интенсивным развитием отдельных массовых видов фитопланктона в различных районах Берингова моря.

M. Vein

По теме диссертации опубликованы следующие работы:

- Вентцель М.В. Фитопланктон открытой и шельфовой областей Берингова моря. - "Океанология", т.31, вып.2, 1991, с. 252-258.
- Вентцель М.В., Васютина Н.П. Фитопланктон шельфовой области Берингова моря. В. сб. "Всесторонний анализ экосистемы Берингова моря", Л., Гидрометеиздат, 1987, с. 35-44.
- Вентцель М.В., Васютина Н.П. Некоторые количественные характеристики фитопланктона. - В сб. "Исследование экосистем Берингова и Чукотского морей", вып.3. Санкт-Петербург, Гидрометеиздат, 1992 г., с. 238-242.
- Корсак М.Н., Куликов А.С., Вентцель М.В., Васютина Н.П. Изучение планктонного сообщества Берингова моря. - Тезисы докладов III съезда советских океанологов, секция "Биология океана", часть II, Л., Гидрометеиздат, 1987, с. 69-71.
- Сеничкина Л.Г., Вентцель М.В. Фитопланктон Берингова моря летом 1984 г. - В сб. "Исследование экосистемы Берингова моря", вып. 2, Л., Гидрометеиздат, 1990 г., с. 106-117.
- Цыбань А.В., Куликов А.С., Корсак М.Н., Кудрявцев В.М., Вентцель М.В. Комплексная экологическая оценка состояния планктонного сообщества эпипелагиали Берингова моря в весенне-летний период. - В кн. "Исследование экосистем Берингова и Чукотского морей", вып.3, Л., Гидрометеиздат, 1992, с. 378-395.
- Цыбань А.В., Куликов А.С., Кудрявцев В.М., Корсак М.Н., Вентцель М.В. Комплексная оценка состояния планктонного сообщества Берингова моря. - В кн. "Исследование экосистемы Берингова моря", вып.2, Л., Гидрометеиздат, 1990, с. 154-166.