

УДК 582.26+556.54(265.54)

Н.В. Колпаков<sup>1</sup>, А.А. Бегун<sup>2</sup>, А.В. Ольховик<sup>1\*</sup><sup>1</sup> Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр,  
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4;<sup>2</sup> Институт биологии моря им. А.В. Жирмунского ДВО РАН,  
690041, г. Владивосток, ул. Пальчевского, 17

## СОСТАВ И РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МИКРОВОДОРΟΣЛЕЙ В ЭСТУАРИИ РЕКИ СУХОДОЛ (УССУРИЙСКИЙ ЗАЛИВ, ЗАЛИВ ПЕТРА ВЕЛИКОГО) В ОСЕННИЙ ПЕРИОД. 2. ЭПИФИТОН

В сентябре 2012 г. в эстуарии р. Суходол исследован эпифитон 7 массовых видов растений (*Zostera marina*, *Z. japonica*, *Ruppia maritima*, *Ulva prolifera*, *Gracilaria verrucosa*, *Cladophora glomerata*, *Phragmites australis*). Всего отмечено 46 видов и внутривидовых форм диатомовых микроводорослей. Общая биомасса эпифитона изменялась от 17,4 до 3099,0 мг/г сырой массы базифита ( $595,0 \pm 134,7$  мг/г), средняя биомасса для изученных макрофитов — от  $33,9 \pm 11,7$  (*U. prolifera*) до  $2790,6 \pm 166,8$  мг/г (*Z. marina*). Различия в структуре эпифитона, как между биотопами (внешний и внутренний эстуарий), так и в пределах одного биотопа (микроместообитания — весь водяной столб, его придонный или поверхностный слои), определяются в первую очередь отношением к солёности массовых видов микроводорослей. Доминирование в эпифитоне  $\alpha$ -мезосапробионтов *Tabularia tabulata*, *Melosira lineata* и *M. moniliformis* var. *subglobosa* свидетельствует об эвтрофировании вод эстуария р. Суходол.

**Ключевые слова:** диатомовые микроводоросли, эпифитон, эстуарий, р. Суходол, зал. Петра Великого.

Kolpakov N.V., Begun A.A., Olkhovik A.V. Species composition and distribution of microalgae in the Sukhodol River estuary (Ussury Bay, Peter the Great Bay) in autumn. 2. Epiphyton // Izv. TINRO. — 2014. — Vol. 176. — P. 127–138.

Epiphyte microalgae from common macrophytes (*Zostera marina*, *Z. japonica*, *Ruppia maritima*, *Ulva prolifera*, *Gracilaria verrucosa*, *Cladophora glomerata*, *Phragmites australis*) were sampled in the Sukhodol estuary in September of 2012. In total, 46 taxa of diatoms are registered, 72 % of them belong to microphytobenthos. The most numerous are mesohaline species and species indifferent to salinity (in sum 71 %). Similarity between species composition of phytoplankton and epiphyton was 57.4 %, by Czekanowski-Sørensen index. Total number of the epiphyton diatoms varied from  $12.9 \cdot 10^3$  to  $2583.9 \cdot 10^3$  cells/g wet weight of basiphyte (on average  $541.1 \cdot 10^3 \pm 111.9 \cdot 10^3$  cells/g), their biomass varied from 17.4 to 3099.0 mg/g (on average  $595.0 \pm 134.7$  mg/g). The lowest epiphyton biomass was registered for *U. prolifera*

\* Колпаков Николай Викторович, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией, e-mail: kolpakov@tinro.ru; Бегун Андрей Аркадьевич, кандидат биологических наук, научный сотрудник, e-mail: andrejbegun@yandex.ru; Ольховик Артур Владимирович, аспирант, e-mail: arturo-k@yandex.ru.

Kolpakov Nikolay V., Ph.D., head of laboratory, e-mail: kolpakov@tinro.ru; Begun Andrey A., Ph.D., researcher, e-mail: andrejbegun@yandex.ru; Olkhovik Arthur V., Ph.D. student, e-mail: arturo-k@yandex.ru.

( $33.9 \pm 11.7$  mg/g) and the highest — for *Z. marina* ( $2790.6 \pm 166.8$  mg/g). Species composition of epiphyton is significantly different between three groups of macrophytes: 1 — seagrass of external estuary (*Z. marina*); 2 — seagrasses (*Z. japonica*, *R. maritima*), attached bottom macroalgae (*U. prolifera*, *C. glomerata*, *G. verrucosa*) and emergent vegetation (*Ph. australis*) of internal estuary; and 3 — drifting macroalgae (*C. glomerata*) of internal estuary. Thus, species structure of epiphyte communities changes between biotopes and between water layers in each biotope that is determined by salinity preferences of the most common epiphytes, on the one hand, and vertical distribution of macrophytes within the water column, on the other hand. Domination of such  $\alpha$ -mesosaprobionts as *Tabularia tabulata*, *Melosira lineata* and *M. moniliformis* var. *subglobosa* indicates eutrophication of the Sukhodol estuary that presumably is maintained by terrigenous biogenic elements supply. The biogenic elements recycled and accumulated in bottom sediments are dispersed in the estuarine waters by tidal and wind-driven turbulence.

**Key words:** diatoms, epiphyton, estuary, Sukhodol River, Peter the Great Bay.

## Введение

В первом сообщении настоящей работы приведены данные по осеннему фитопланктону эстуария р. Суходол (Колпаков, Бегун, наст. том). Эпифитон массовых видов макрофитов этой акватории также исследован весьма слабо. Ранее здесь выполнено лишь краткое описание видового разнообразия летнего эпифитона (Nikulina et al., 2012). Поэтому во второй части работы анализируются состав и количественное распределение эпифитных микроводорослей в эстуарии данной реки.

## Материалы и методы

В основу работы положены данные съемки, выполненной 4–5 сентября 2012 г. в эстуарии р. Суходол. Пробы эпифитона собирали с наиболее обычных в эстуарии р. Суходол растений (Гусарова и др., 2011) разных экологических групп: трав (*Zostera marina*, *Z. japonica* и *Ruppia maritima*), водорослей прикрепленных (*Ulva prolifera*, *Gracilaria verrucosa*) и плавающих (*Cladophora glomerata*), а также высших полупогруженных растений (*Phragmites australis*). Часть растения прямо в воде аккуратно помещали в пластиковый сосуд и осторожно отрезали ножницами часть листа, слоевища или побега. С базифита на одной станции отбирали 3 пробы (всего 33). Кусочки базифитов вместе с небольшим количеством воды фиксировали 4 %-ным формалином. По возможности постарались охватить наблюдениями биотопы, различающиеся условиями среды (рис. 1, табл. 1).



Рис. 1. Распределение станций отбора проб эпифитона в эстуарии р. Суходол

Fig. 1. Epiphyton sampling sites in the Sukhodol River estuary

Таблица 1

Количество исследованного материала по эпифитону

Table 1

Number of epiphyton samples		
Базифит	Станция (биотоп)	Число проб
<i>Zostera marina</i>	1э (внешний эстуарий)	3
<i>Zostera japonica</i>	2э (лагуна)	3
<i>Cladophora glomerata</i>	2э (лагуна), 4э (остров), 5э (верхний участок эстуария)	9
<i>Ulva prolifera</i>	2э (лагуна), 6э (средний участок эстуария)	6
<i>Phragmites australis</i>	2э (лагуна)	3
<i>Ruppia maritima</i>	4э (остров), 7э (средний участок эстуария)	6
<i>Gracilaria verrucosa</i>	3э (лагуна)	3
Всего	11	33

Для количественного учета эпифитона микроводоросли снимали с поверхности базифитов с помощью синтетической щетки над широким сосудом, и, замерив объем смыва, переносили в приготовленную для пробы посуду. Полученные суспензии со смывами микроводорослей пропускали через капроновые фильтры «Nitex» («Sefar», Швейцария) с диаметром пор соответственно 20 и 80 микрон. Фракции смывов микроводорослей концентрировали методом осаждения до 4–5 мл. При микроскопической обработке материала из пробы отбирали пипеткой определенную часть раствора в счетную камеру Горяева с объемом 0,9 мм<sup>3</sup>. Расчет численности эпифитона проводили в клетках на 1 г сырой массы базифита.

Все статистические расчеты выполнены с использованием соответствующих модулей программы Statistica (базовые статистики, кластерный анализ) (Пузаченко, 2004). Дендрограммы строили методом UPGMA (невзвешенного парно-группового среднего), мера различий — евклидово расстояние. Для выбора приемлемой степени дробности полученных кластеров использован критерий «значимого сходства», который рассчитывается как верхняя 95 %-ная доверительная граница среднего (по всей совокупности станций) сходства между пробами (Бурковский и др., 2002).

### Результаты и их обсуждение

Макрофиты — один из естественных субстратов для поселения микроводорослей, качественный и количественный состав которых зависит от множества биотических и абиотических факторов. Макрофиты в качестве экзометаболитов выделяют в окружающую среду вещества аттрактанты или репелленты, которые привлекают эпифитон или препятствуют его развитию. Скорость выделения экзометаболитов зависит от видовой принадлежности макрофита, и, вероятно, в связи с этим различаются и сообщества эпифитных организмов на разных видах макрофитов (Кучерова, 1970; Хайлов, 1971; Телитченко, Остроумов, 1990; Рябушко, Завалко, 1992). На качественные и количественные показатели диатомовых водорослей обрастания также значительное влияние оказывают морфология субстрата (структура поверхности и форма таллома макрофита) (Раилкин, 1991; Гаркуша, 2011; Бегун, 2012) и комплекс гидролого-гидрохимических факторов (температура, соленость, освещенность, концентрация биогенных элементов, органических веществ и др.) (Рябушко, 2009; Георгиев, 2010).

Всего в эпифитоне 7 массовых видов растений эстуария р. Суходол в сентябре отмечено 46 видов и внутривидовых форм диатомовых водорослей (табл. 2). В большей степени, чем в фитопланктоне (Колпаков, Бегун, наст. том, табл. 1, рис. 4), преобладали бентосные формы (71,7 % списка) (рис. 2, а). Существенно ниже была доля бентопелагических и планктонных водорослей (соответственно в сумме 37,0 и 28,3 %). По отношению к солености также преобладали мезогалобы и индифференты (в сумме 71,1 %) (рис. 2, б). Хотя альгофлоры эпифитона и планктона неразрывно связаны между собой происхождением и развитием и образуют единый эколого-флористический ком-

плекс (Рябушко и др., 2004), в нашем случае сходство их видового состава по индексу Чекановского-Сьеренсена\* не превысило 57,4 %.

Таблица 2  
Аннотированный список диатомовых водорослей эпифитона эстуария р. Суходол  
Table 2  
Annotated list of diatom species in the epiphyton from the Sukhodol estuary

Таксон	ЖФ	Г	С	ФХ	Базифит						
					1	2	3	4	5	6	7
<i>Achnanthes brevipes</i> var. <i>intermedia</i> (Kützing) Cleve	МФБ	mh	–	К	+	+	+	+	+	–	+
<i>Amphora ovalis</i> (Kützing) Kützing	МФБ	i	o-β	К	–	–	–	+	+	–	+
<i>Asterionella formosa</i> Hassall	ФП	i	o	К	+	–	+	–	–	–	+
<i>Aulacoseira granulata</i> (Ehrenberg) Simonsen	ФП	i	β	К	–	+	+	+	+	+	–
<i>Bacillaria paxillifer</i> (O.F. Müller) T. Marsson	БП	mh	β	К	–	–	+	–	+	+	–
<i>Campylodiscus hibernicus</i> Ehrenberg	МФБ	i	β	–	–	–	–	–	–	+	–
<i>Cocconeis placentula</i> var. <i>euglypta</i> (Ehrenberg) Cleve	МФБ	i	–	Б	+	+	+	+	+	+	+
<i>C. distans</i> W. Gregory	МФБ	eh	–	АБТ	+	+	+	+	+	–	+
<i>Cymatopleura solea</i> (Brébisson) W. Smith	МФБ	i	β-α	К	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cymbella affinis</i> Kützing	МФБ	i	o-β	Б	+	–	+	–	+	–	+
<i>Diploneis interrupta</i> (Kützing) Cleve	МФБ	mh	–	К	–	+	+	–	–	–	–
<i>Encyonema prostratum</i> (Berkeley) Kützing	МФБ	i	β	К	+	–	+	+	+	+	–
<i>Entomoneis paludosa</i> (W. Smith) Reimer	БП	mh	–	АБ	–	–	–	+	+	–	+
<i>Epithemia adnata</i> (Kützing) Brébisson	МФБ	i	β	К	–	–	–	–	+	–	–
<i>Fragilaria capucina</i> Desmazières	БП	i	o-β	К	+	+	+	+	+	+	+
<i>Gomphonema angustum</i> C. Agardh	МФБ	i	o	Б	+	+	+	–	+	+	–
<i>G. pumilum</i> (Grunov) Reichardt & Lange-Bertalot	МФБ	–	o	–	–	–	–	–	+	–	–
<i>Gyrosigma fasciola</i> (Ehrenberg) J.W. Griffith & Henfrey	МФБ	mh	–	АБ	–	–	–	–	–	+	+
<i>G. tenuissimum</i> (W. Smith) Griffith et Henfrey	МФБ	eh	β	АБТ	–	–	+	–	–	–	–
<i>Luticola mutica</i> (Kützing) D.G. Mann	МФБ	i	o-β	А-А	+	+	+	+	+	+	+
<i>Melosira lineata</i> (Dillwyn) C. Agardh	БП	mh	α	Б	–	+	+	+	+	+	+
<i>M. moniliformis</i> var. <i>subglobosa</i> (Grunov) Hustedt	БП	mh	α	АБТ	+	+	+	+	+	+	+
<i>M. varians</i> C. Agardh	БП	hl	β	К	+	–	–	+	+	+	–
<i>Navicula cancellata</i> var. <i>retusa</i> (Brébisson) Cleve	МФБ	mh	–	Б	–	+	–	+	+	–	–
<i>N. cryptocephala</i> Kützing	БП	hl	α	К	+	+	+	+	+	+	+

\* Индекс Чекановского-Сьеренсена ( $I_{cs}$ ) рассчитывали по формуле  $I_{cs} = 2a/(b + c)$ , где  $a$  — число общих видов в сравниваемых коллекциях;  $b$  и  $c$  — число видов в первой и второй коллекциях (Песенко, 1982).

Таксон	ЖФ	Г	С	ФХ	Базифит						
					1	2	3	4	5	6	7
<i>Neidium bisulcatum</i> (Lagerstedt) Cleve	МФБ	hb	o	А–А	–	–	+	–	+	–	+
<i>Nitzschia acicularis</i> (Kützing) W. Smith	ФП	i	α	К	+	–	+	+	–	–	+
<i>N. dissipata</i> (Kützing) Grunov	МФБ	i	o–β	Б	–	–	–	+	–	–	–
<i>N. linearis</i> (C. Agardh) W. Smith	МФБ	i	o	Б	+	+	+	+	+	+	+
<i>N. scapelliformis</i> (Grunov) Grunov	МФБ	mh	–	АБ	+	–	–	–	+	–	–
<i>N. sigmoidea</i> (Nitzsch) W. Smith	МФБ	mh	o	К	–	–	–	–	+	–	–
<i>N. vermicularis</i> (Kützing) Hantzsch in Rabenhorst	МФБ	mh	o	Б	–	–	–	+	+	–	–
<i>Pinnularia gibba</i> Ehrenberg	МФБ	i	χ	Б	–	–	–	+	+	–	+
<i>Pleurosigma angulatum</i> (Queckett) W. Smith	МФБ	mh	–	АБ		+	+	+	+	–	+
<i>P. elongatum</i> W. Smith	МФБ	mh	–	АБТ	+	+	+	+	+	+	–
<i>P. naviculaceum</i> Brébisson	МФБ	eh	–	Б	–	–	–	–	+	+	–
<i>Rhabdonema arcuatum</i> (Lyngbye) Kützing	БП	eh	–	К	–	–	+	–	–	–	–
<i>Rhoicosphenia abbreviata</i> (C. Agardh) Lange-Bertalot	МФБ	hl	β	К	+	+	+	+	+	+	+
<i>Rhopalodia musculus</i> (Kützing) Otto Müller	МФБ	mh	o	К	–	–	+	+	+	+	+
<i>Surirella brebissonii</i> Krammer & Lange-Bertalot	МФБ	i	β	К	–	–	+	–	–	–	–
<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngbye) Kützing	БП	hb	β	Б	+	–	–	–	–	–	–
<i>T. flocculosa</i> (Roth) Kützing	БП	hb	χ–o	А–А	–	+	+	+	–	–	–
<i>Tabularia tabulata</i> (C. Agardh) Snoeijs	МФБ	hl	α	К	+	+	+	+	+	+	+
<i>Trachyneis aspera</i> (Ehrenberg) Cleve	МФБ	eh	β	К	+	–	–	+	–	–	–
<i>Tryblionella apiculata</i> Gregory	МФБ	mh	α	–	–	–	–	–	+	–	–
<i>Ulnaria ulna</i> (Nitzsch) P. Compère	МФБ	i	β	К	+	+	+	+	+	+	+
Всего видов	–				22	20	29	28	34	21	23

Примечание. Базифиты: 1 — *Z. marina*, 2 — *Z. japonica*, 3 — *R. maritima*, 4 — *C. glomerata*, 5 — *U. prolifera*, 6 — *G. verrucosa*, 7 — *Ph. australis*. Жизненная форма (ЖФ): МФБ — микрофитобентосный, БП — бенто-планктонный, ФП — фитопланктонный. Галобность (Г): eh — эвгалобы, mh — мезогалобы, hl — галофилы, hb — галофобы, i — индифференты. Сапробность (С): α — альфа-мезосапробионт, β–α — бета-альфа-мезосапробионт, β — бета-мезосапробионт, o — олигосапробионт, o–β — олиго-бета-мезосапробионт, χ–o — ксено-олиго-мезосапробионт, χ — ксеносапробионт. Фитогеографическая характеристика (ФХ): К — космополит, Б — бореальный, АБ — аркто-бореальный, АБТ — аркто-бореально-тропический, А–А — аркто-альпийский. Прочерк — данные по характеристике отсутствуют.

В состав доминантов и первых двух-трех субдоминантов (в сумме более 50 % по массе) входили 10 видов микроводорослей: *Cocconeis placentula* var. *euglypta*, *Tabularia tabulata*, *Melosira lineata*, *Achnanthes brevipes* var. *intermedia*, *Bacillaria paxillifer*, *Nitzschia scapelliformis*, *Melosira moniliformis* var. *subglobosa*, *Rhopalodia musculus*, *Neidium bisulcatum*, *Rhoicosphenia abbreviata*. Наиболее часто по массе доминировали первые 4 вида (табл. 3).

На дендрограмме сходства видовой структуры эпифитона выделяется три группы базифитов (рис. 3): А — zostера морская; В — руппия, zostера японская, тростник, прикрепленная форма кладофоры, ульва и грацилярия; С — плавающая кладофора (2

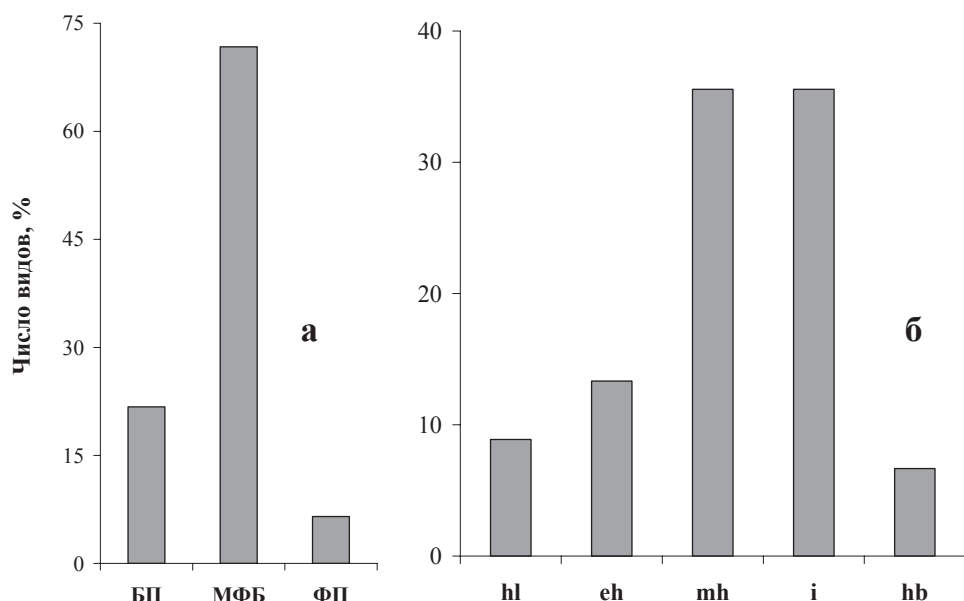


Рис. 2. Соотношение микроводорослей разных экологических групп в эпифитоне: **а** — жизненные формы (БП — бентопелагические, МФБ — бентосные и ФП — планктонные таксоны); **б** — галобность (hl — галофилы, eh — эвгалобы, mh — мезогалобы, i — индифференты, hb — галофобы)

Fig. 2. Percentage of epiphyton microalgae taxa belonged to certain ecological groups: **a** — living forms (БП — benthopelagic, МФБ — benthic, ФП — planktonic); **б** — halobity (hl — halophiles, eh — euhalobes, mh — mesohalobes, i — indifferents, hb — halophobes)

станции). В пределах второго кластера сформированы две подгруппы, включающие травы и высшие полупогруженные растения (Bg) и водоросли (Ba). В эпифитоне zostеры морской (A) преобладали галофилы (50,6 % по массе) (рис. 3); в эпифитоне высших растений (Bg) доминировали эвгалобы (34,4–63,9 %) и мезогалобы (24,6–48,1 %); основу эпифитона прикрепленных водорослей (Ba) формировали мезогалобы (40,4–68,0 %) и галофилы (14,8–29,8 %); в эпифитоне плавающих водорослей (C) абсолютно доминировали мезогалобы (83,9–93,9 %).

Известно, что состав диатомового эпифитона у одного базифита в разных условиях существенно различается, и наоборот, у разных видов макрофитов эпифитон в одинаковых условиях обладает высоким сходством (Георгиев, 2010). На первый взгляд, эти положения в целом подтверждаются (табл. 3). С одной стороны, у руппии с близко расположенных станций в средней части внутреннего эстуария (7э и 4э) доминировала *C. placentula* var. *euglypta* (соответственно 40,7 и 63,6 % по массе). У кладофоры в обрастании в нижней части эстуария (2э) преобладали *A. brevipes* var. *intermedia* (36,6 %) и *M. lineata* (16,2 %), в средней (4э) и верхней (5э) частях — *Rh. musculus* (соответственно 57,0 и 67,6 %).

У ульвы в эпифитоне в лагуне (2э) наиболее обильными были *M. lineata* (14,2), *T. tabulata* (12,5), *M. moniliformis* var. *subglobosa* (12,4) и *C. placentula* var. *euglypta* (11,5 %), а в средней части эстуария (6э) — *B. paxillifer* (41,5 %). С другой стороны, у макрофитов, отобранных в нижней части эстуария (ст. 2э и 3э — лагуна) (зостера японская, тростник, кладофора, грацилярия и ульва), состав доминантов был довольно сходным — у 4 из 5 видов преобладали *C. placentula* var. *euglypta* (11,5–53,2 %) и *M. lineata* (14,2–23,3 %).

Вместе с тем состав наиболее обильных видов эпифитона у макрофитов в лагуне демонстрировал и определенные различия (в основном на уровне субдоминантов и второстепенных видов) (табл. 3). Различалась структура эпифитона разных видов растений и по соотношению микроводорослей разной галобности (рис. 3). На наш взгляд,



Биомасса (W, мг/г сырой массы базифита) и доля (%) массовых видов диатомовых в эпифитоне

Biomass (W, mg/g wet weight of basiphyte) and percentage of the most common diatoms in epiphyton

Таксон	Базифит															
	<i>Z. marina</i>				<i>R. maritima</i>				<i>Z. japonica</i>				<i>Ph. australis</i>			
	1з		7з		4з		2з		2з		5з		4з		2з	
	W	%	W	%	W	%	W	%	W	%	W	%	W	%	W	%
<i>A. b. intermedia</i>	18,3	0,7	4,9	3,1	37,7	13,0	21,6	4,4	19,3	16,1	70,1	14,8	127,4	12,6	270,9	36,6
<i>A. ovalis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	0,1	0,1	0,1	+	—	—	1,1	0,2
<i>B. paxillifer</i>	—	—	16,2	10,2	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>C. placentula</i> var. <i>euglypta</i>	463,8	16,6	64,9	40,7	184,2	63,6	260,2	53,2	41,3	34,4	25,7	5,4	29,2	2,9	25,2	3,4
<i>C. solea</i>	1,0	+	0,2	0,1	—	—	1,6	0,3	0,1	0,1	1,4	0,3	0,8	0,1	2,4	0,3
<i>C. affinis</i>	0,9	+	+	+	1,0	0,4	—	—	0,1	0,1	—	—	—	—	—	—
<i>F. capucina</i>	18,7	0,7	1,6	1,0	—	—	0,8	0,2	1,4	1,2	1,8	0,4	—	—	0,5	0,1
<i>G. angustum</i>	144,9	5,2	0,7	0,4	0,2	0,1	0,2	0,1	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>M. varians</i>	37,0	1,3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>M. lineata</i>	—	—	22,1	13,9	12,2	4,2	92,2	18,9	28,0	23,3	30,8	6,5	17,7	1,7	120,1	16,2
<i>M. moniliformis</i> var. <i>subglobosa</i>	146,2	5,2	10,9	6,8	7,1	2,5	7,1	1,5	4,7	4,0	22,9	4,8	119,5	11,8	90,4	12,2
<i>N. cryptosephala</i>	0,4	+	1,2	0,8	—	—	0,6	0,1	0,2	0,2	—	—	0,3	+	0,2	+
<i>N. scapelliformis</i>	373,5	13,4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>N. bisulcatum</i>	—	—	+	+	22,4	7,7	—	—	0,2	0,2	—	—	—	—	—	—
<i>N. acicularis</i>	61,7	2,2	3,2	2,0	—	—	—	—	0,3	0,3	2,7	0,6	—	—	2,9	0,4
<i>N. linearis</i>	102,2	3,7	13,7	8,6	4,4	1,5	33,6	6,9	14,6	12,1	3,4	0,7	4,3	0,4	10,8	1,5
<i>P. elongatum</i>	5,3	0,2	2,7	1,7	1,2	0,4	5,5	1,1	—	—	1,4	0,3	2,1	0,2	3,2	0,4
<i>P. naviculaceum</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>R. abbreviata</i>	13,4	0,5	3,5	2,2	1,5	0,5	43,0	8,8	0,6	0,5	7,8	1,6	4,8	0,5	105,1	14,2
<i>R. musculus</i>	—	—	2,5	1,5	13,0	4,5	—	—	2,1	1,7	269,6	57,0	685,5	67,6	5,7	0,8
<i>T. tabulata</i>	1361,9	48,8	8,5	5,3	—	—	16,0	3,3	2,5	2,1	26,5	5,6	18,6	1,8	62,1	8,4
<i>U. ulna</i>	13,1	0,5	1,4	0,9	2,6	0,9	2,4	0,5	0,6	0,5	3,8	0,8	3,1	0,3	3,7	0,5
Прочие	28,2	1,0	1,1	0,7	2,0	0,7	4,2	0,9	3,7	3,1	4,9	1,0	1,2	0,1	26,8	3,6
Всего	2790,6	100	159,6	100	289,6	100	489,0	100	120,0	100	473,0	100	1014,5	100	739,6	100

Примечание. «+» — доля по массе менее 0,1 %.

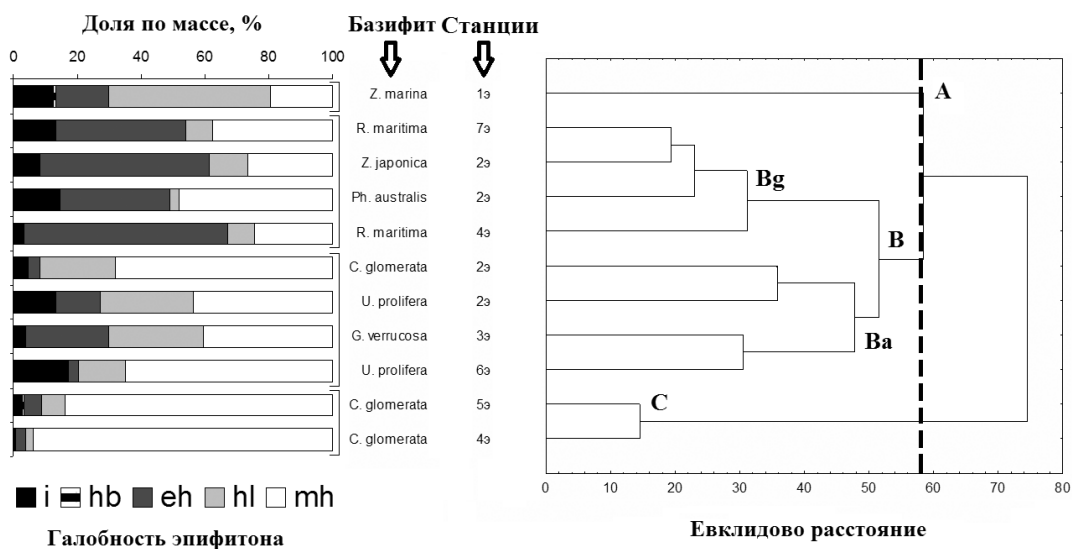


Рис. 3. Соотношение (% по массе) в эпифитоне диатомей разной галобности (слева) и дендрограмма сходства видовой структуры эпифитона исследованных видов базифитов (справа): *hl* — галофилы; *eh* — эвгалобы; *mh* — мезогалобы; *i* — индифференты; *hb* — галофобы; пунктир — уровень «значимого» сходства; буквенные обозначения смотри в тексте

Fig. 3. Percentage of diatom species biomass for certain halobitic groups of epiphyton (left) and dendrogram of the epiphyton species composition similarity for 7 investigated basiphytes (right): *hl* — halophiles; *eh* — euhalobes; *mh* — mesohalobes; *i* — indifferents; *hb* — halophobes; dotted line — level of «significant» similarity

основное влияние на формирование сообществ эпифитона разных видов макрофитов оказывали вертикальная структура вод (Колпаков, Бегун, наст. том; рис. 3) и ярусность расположения растений в толще воды (рис. 4): стебли тростника ориентированы вертикально, побеги zostеры и руппии — диагонально и на мелководье пронизывают всю толщу воды. Талломы прикрепленных зеленых водорослей ульвы и кладофоры под действием течения обычно ориентированы параллельно дну, а неприкрепленная кладофора формирует плавающие маты толщиной до 15–20 см в поверхностном слое воды. Таким образом, различия в структуре эстуарного эпифитона, как между биотопами (внешний и внутренний эстуарий), так и в пределах одного биотопа (микроместообитания — весь водяной столб, его придонный или поверхностный слой), определяются в первую очередь отношением к солёности массовых видов микроводорослей.

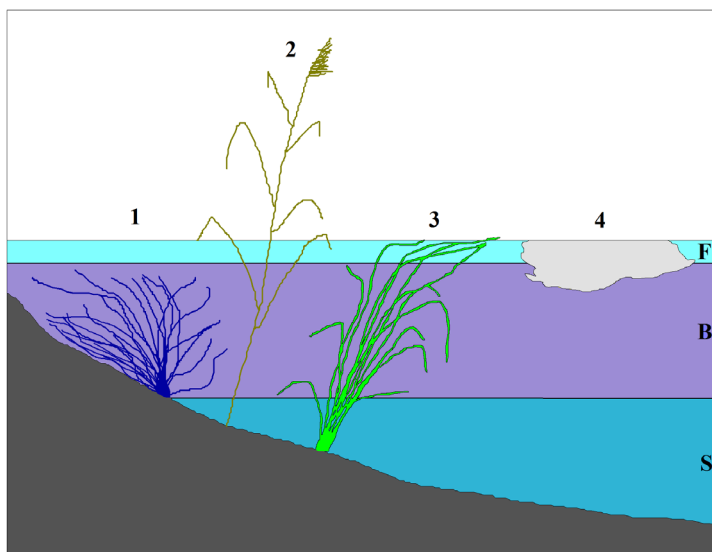


Рис. 4. Схема вертикальной структуры вод в эстуарии и ярусного расположения макрофитов в толще воды. Вода: *F* — пресная (0–2 ‰), *B* — солоноватая (2–26 ‰), *S* — морская (> 26 ‰); 1 — *Ulva prolifera*, 2 — *Phragmites australis*, 3 — *Zostera japonica*, 4 — *Cladophora glomerata*

Fig. 4. Scheme of vertical water structure and distribution of macrophytes in estuary. Water type: *F* — fresh (0–2 ‰), *B* — brackish (2–26 ‰), *S* — saline (> 26 ‰); 1 — *Ulva prolifera*, 2 — *Phragmites australis*, 3 — *Zostera japonica*, 4 — *Cladophora glomerata*



В целом численность водорослей эпифитона изменялась от  $12,9 \cdot 10^3$  до  $2583,9 \cdot 10^3$  кл./г сырой массы базифита (в среднем  $541,1 \cdot 10^3 \pm 111,9 \cdot 10^3$  кл./г), биомасса — от 17,4 до 3099,0 мг/г ( $595,0 \pm 134,7$  мг/г). По видам базифитов (и по станциям) средняя биомасса эпифитона изменялась от  $33,9 \pm 11,7$  (*U. prolifera*) до  $2790,6 \pm 166,8$  мг/г (*Z. marina*) (табл. 3, рис. 5). Показатели максимальной численности эпифитона в эстуарии р. Суходол были на один-три порядка ниже литературных данных (Бегун, 2012) для некоторых прибрежных и эстуарных акваторий зал. Петра Великого в июле-августе 2009 г. ( $0,2 \cdot 10^8$ – $105,6 \cdot 10^8$  кл./г).

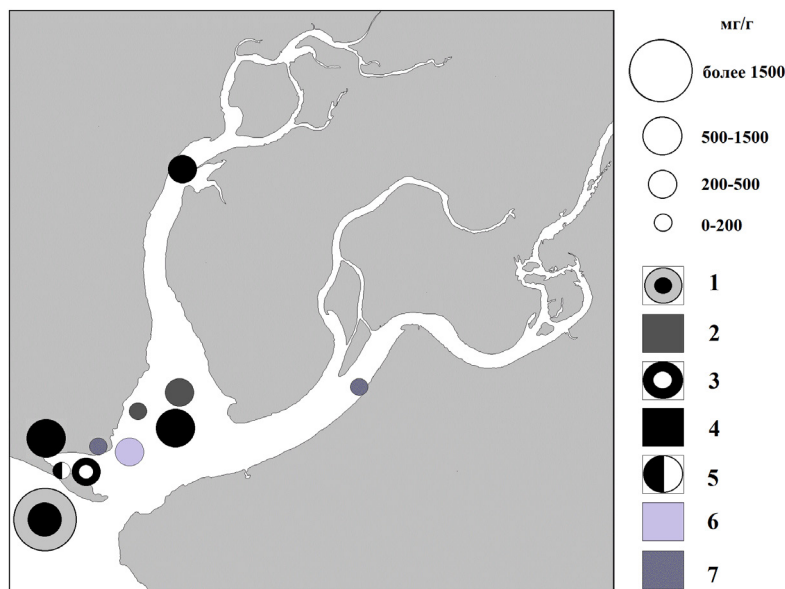


Рис. 5. Распределение эпифитона (мг/г) в эстуарии р. Суходол по станциям и макрофитам: 1 — *Zostera marina*; 2 — *Ruppia maritima*; 3 — *Zostera japonica*; 4 — *Cladophora glomerata*; 5 — *Phragmites australis*; 6 — *Gracilaria verrucosa*; 7 — *Ulva prolifera*

Fig. 5. Epiphyton biomass (mg/g) in the Sukhodol estuary, by stations and basiphytes: 1 — *Zostera marina*; 2 — *Ruppia maritima*; 3 — *Zostera japonica*; 4 — *Cladophora glomerata*; 5 — *Phragmites australis*; 6 — *Gracilaria verrucosa*; 7 — *Ulva prolifera*

Анализ опубликованных данных по факторам, определяющим обилие эпифитона у разных видов макрофитов, позволяет предложить следующие версии для объяснения наблюдаемой изменчивости данного показателя.

1. У *Z. marina* отмечен максимум развития эпифитона. Зостера морская — многолетник (Кафанов, Лысенко, 1988), по сравнению с другими исследованными видами длительность существования ее побегов много выше. Хорошо известно, что обилие эпифитона старых растений выше, чем молодых (Ballantine, 1979). Нами ранее также регистрировалась разница в количественном развитии обрастания старых и молодых слоевищ кладофоры (рис. 6).

2. Среди зеленых водорослей более высокое обилие эпифитона на кладофоре (473,0–1014,5 мг/г) по сравнению с ульвой (33,9–198,5 мг/г) может определяться разницей в форме их таллома. На примере родственных видов (*Cladophora albida* (Nees) Kutz. и *Ulva linza* (L.) J. Agardh) показано, что биомасса микроводорослей обрастания макрофитов с цилиндрической формой таллома (кладофора) значительно выше, чем на макрофите с пластинчатой формой (ульва) (Гаркуша, 2011). Кроме того, по литературным данным (Кучерова, 1970; Loughheed, Stevenson, 2004; Теренько, 2007), виды рода *Ulva* в меньшей степени, чем другие макрофиты, подвержены обрастанию, что связывают с выделением ими экзометаболических веществ, препятствующих поселению эпифитов, а также с гладкостью таллома. Еще один из вариантов защиты ульвы от обрастания — это выделение ингибирующих веществ ассоциированными с ней бактериями (Rao et al., 2007). Аналогичные закономерности были отмечены для эпифитона *U. linza* в различных акваториях

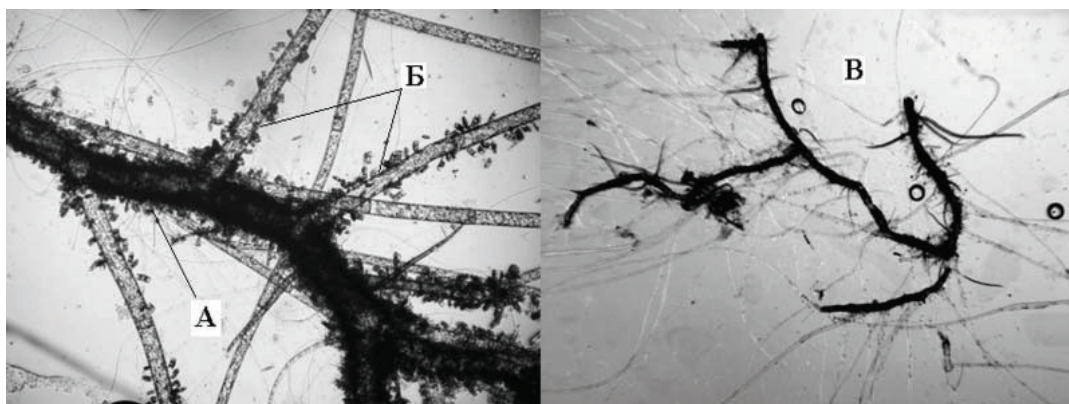


Рис. 6. Кладифора, прорастающая из старого слоевища: А — фрагмент старого слоевища, обильно покрытый диатомовыми водорослями; В — прорастающее молодое слоевище, покрытое небольшим числом микроводорослей; В — общий вид (по: Гусарова и др., 2011)

Fig. 6. New shoots of cladophora growing from its last year thallus: А — part of last year thallus abundantly covered by diatoms; В — growing young thallus poorly covered by microalgae; В — general view (from: Гусарова и др., 2011)

зал. Петра Великого Японского моря — на этих водорослях общая численность клеток диатомовых водорослей была на 1–2 порядка ниже ( $0,99 \cdot 10^6$  кл./г), чем на других видах макрофитов ( $247 \cdot 10^8$  кл./г на *Symphyocladia latiuscula*) (Бегун, 2012).

3. Невысокое обилие эпифитона на тростнике (120 мг/г) по сравнению с донными макрофитами (табл. 3) имеет примеры и в литературе (Messyaszi, Kuczynska-Kippen, 2006). Во-первых, вертикальная ориентация в толще воды его стеблей уменьшает вероятность осаждения планктонных микроводорослей (Сысова, 2006), а во-вторых, тростник растет в приливно-отливной зоне и периодически его стебли осушаются, что, очевидно, негативно воздействует на водоросли эпифитона.

В результате ранее проведенных исследований (анализ 24 количественных проб эпифитона zostеры японской, руппии, кладифоры и ульвы, август 2009 г.) Т.В. Никулиной (Nikulina et al., 2012) в эстуарии р. Суходол идентифицировано 176 видов (184 таксона внутривидового ранга, включая номенклатурный тип вида) из 4 отделов: Cyanoprokaryota, Dinophyta, Bacillariophyta и Chlorophyta. Основу видового состава формировали диатомовые водоросли (97,8 % от общего числа видов). К доминантам и субдоминантам отнесены 9 таксонов диатомей: *T. tabulata*, *C. placentula* var. *euglypta*, *Nitzschia frustulum*, *M. moniliformis*, *Ctenophora pulchella*, *Rh. abbreviata*, *Cocconeis scutellum*, *Achnanthes brevipes* var. *intermedia* и *Navicula phyllepta*. *T. tabulata* доминировал на поверхности всех исследованных макрофитов и трав в лагуне (в настоящей работе станция 2э), а *C. placentula* var. *euglypta* преобладал в центральной части эстуария (4э).

В августе 2009 г. температура поверхностного слоя воды во внутреннем эстуарии р. Суходол составляла 20,0–26,2 °С, соленость — 3,0–26,3 ‰, а в период наших исследований — 16,6–21,3 °С и 0–2,6 ‰. Таким образом, в августе 2009 г. видовое богатство эпифитона в эстуарии р. Суходол было выше по сравнению с сентябрем 2012 г. примерно в 4 раза на фоне повышенной температуры и солености воды. Галофил *T. tabulata*, в 2012 г. доминировавший в обрастании только zostеры морской (48,8 %) (табл. 3) во внешнем эстуарии, в 2009 г. доминировал в эпифитоне всех 4 исследованных видов водорослей и трав в нижней части внутреннего эстуария (2э), а в центральной части эстуария (4э) его сменял индифферентный по отношению к солености *C. placentula* var. *euglypta*. В сентябре 2012 г. на ст. 2э, как указано выше, доминировали родственный последнему виду эвгалоб *C. placentula* var. *euglypta* и мезогалоб *M. lineata*, на ст. 4э в число доминантов руппии и кладифоры, кроме *C. placentula* var. *euglypta*, входили мезогалобы *R. musculus* и *A. brevipes* var. *intermedia* (табл. 3). В целом набор доминантов обрастания по результатам этих двух исследований заметно различался. Перестройки сообществ эпифитона вслед за изменениями абиотических условий среды известны (Гаркуша, 2011). Можно сделать

вывод, что менее галофильный «облик» сообщества диатомовых микроводорослей в обрастании макрофитов в сентябре 2012 г. по сравнению с августом 2009 г. связан с существенным опреснением верхнего слоя воды.

Анализ доминирующего комплекса диатомовых водорослей в эстуарии р. Суходол показал, что одними из самых многочисленных видов были *T. tabulata*, *M. lineata*, *M. moniliformis* var. *subglobosa*, первый из которых является морским микрофитобентосным видом-эпифитом, а два других — солоноватоводными бенто-планктонными (тихопелагическими) видами, способными вегетировать как в пелагиали, так и в бентали. Эти виды являются также индикаторами значительного органического загрязнения ( $\alpha$ -мезосапробионтами), предпочитающими воду, обогащенную растворенным органическим веществом, и способными переходить от автотрофного к гетеротрофному или смешанному типу питания (Андреева и др., 2008). Кроме того, эти диатомеи являются убиквистами и широко распространены в морях и эстуариях умеренной зоны в местообитаниях с умеренным либо с повышенным уровнем антропогенного воздействия (Кузьмина, Руднева, 2005; Рябушко, 2009). На фоне более низкой численности были отмечены и другие  $\alpha$ -мезосапробионты (*Hantzschia amphioxys*, *Navicula cryptocephala*, *Nitzschia acicularis*, *N. palea*, *Tryblionella apiculata* и *T. hungarica*), характерные для пресных водоемов и эпизодически встречающиеся в морских прибрежных водах в результате влияния терригенного стока, а также указывающие на высокий уровень органического загрязнения вод (Баринова и др., 2006).

Анализ результатов исследования диатомового эпифитона в различных акваториях зал. Петра Великого, проведенного в июле-сентябре 2009 г. (Бегун, 2012), показал наличие общих доминантов с нашим районом исследования (*M. lineata*, *A. brevipes* var. *intermedia*, *B. paxillifer*, *N. scapelliformis*, *M. moniliformis* var. *subglobosa*). Среди них виды-индикаторы высокого уровня органического загрязнения *M. lineata* и *M. moniliformis* var. *subglobosa* доминировали на различных видах макрофитов в акваториях с высоким уровнем антропогенного загрязнения вод (бухты Золотой Рог, Тавричанский лиман, устье р. Шмидтовка, зал. Угловой, бухта Муравьиная, зал. Находка). Как уже указано в первой части работы по отношению к фитопланктону (Колпаков, Бегун, наст. том), развитие видов-индикаторов эвтрофности в эпифитоне эстуария р. Суходол может быть обусловлено поступлением биогенных элементов и РОВ с терригенным стоком, а также рециклингом биогенов из донных осадков.

### Заключение

В сентябре 2012 г. в эстуарии р. Суходол в составе эпифитона 7 массовых видов растений отмечено 46 видов и внутривидовых форм диатомовых водорослей. В большей степени, чем в фитопланктоне, преобладали бентосные формы (71,7 % списка). Существенно ниже была доля бентопелагических и планктонных водорослей (соответственно в сумме 37,0 и 28,3 %). По отношению к солености также преобладали мезогалобы и индифференты (в сумме 71,1 %). Биомасса диатомовых водорослей эпифитона изменялась от 17,4 до 3099,0 мг/г ( $595,0 \pm 134,7$  мг/г). По видам макрофитов средняя биомасса эпифитных диатомовых изменялась от  $33,9 \pm 11,7$  у ульвы до  $2790,6 \pm 166,8$  мг/г у zostеры морской. Доминирование в эпифитоне  $\alpha$ -мезосапробионтов *T. tabulata*, *M. lineata* и *M. moniliformis* var. *subglobosa* свидетельствует об эвтрофировании вод эстуария р. Суходол.

Различия в структуре эстуарного сообщества диатомовых водорослей обрастания, как между биотопами (внешний и внутренний эстуарий), так и в пределах одного биотопа (микроместообитания — весь водяной столб, его придонный или поверхностный слой), определяются в первую очередь отношением к солености массовых видов микроводорослей.

Авторы благодарны канд. биол. наук Л.А. Медведевой (БПИ ДВО РАН) за консультации при определении некоторых видов микроводорослей

### Список литературы

Андреева Н.А., Смирнова Л.Л., Антонова Л.С. Альгофлора морских донных отложений, загрязненных химическими токсикантами (Керченский пролив, Черное море) // Современные

проблемы альгологии : мат-лы Междунар. науч. конф. и VII Школы по морской биол. — Ростов н/Д, 2008. — С. 14–16.

**Барнинова С.С., Медведева Л.А., Анисимова О.В.** Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды : монография. — Тель-Авив, 2006. — 498 с.

**Бегун А.А.** Биоиндикация состояния морской среды по диатомовым водорослям эпифитона макрофитов (залив Петра Великого, Японское море) // Изв. ТИНРО. — 2012. — Т. 169. — С. 77–93.

**Бурковский И.В., Столяров А.П., Колобов М.Ю.** Пространственная организация и функционирование морской (эстуарной) прибрежной экосистемы // Успехи соврем. биол. — 2002. — Т. 122, № 4. — С. 316–325.

**Гаркуша О.П.** Особенности обрастания макрофитов микроводорослями на примере Одесского побережья (Черное море) // Морський екологічний журнал. Отд. вып. — 2011. — № 2. — С. 17–21.

**Георгиев А.А.** Эпифитные диатомовые водоросли макрофитов пролива Великая Салма (Кандакшский залив, Белое море) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М. : МГУ, 2010. — 23 с.

**Гусарова И.С., Колпаков Н.В., Ольховик А.В.** Сезонная динамика макрофитобентоса эстуария реки Суходол (Уссурийский залив, залив Петра Великого) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. — Владивосток : Дальнаука, 2011. — Вып. 5. — С. 134–141.

**Кафанов А.И., Лысенко В.Н.** Биология морской травы *Zostera marina* // Биота и сообщества дальневосточных морей. Лагуны и заливы Камчатки и Сахалина. — Владивосток : ДВО АН СССР, 1988. — С. 93–113.

**Колпаков Н.В., Бегун А.А.** Состав и распределение микроводорослей в эстуарии реки Суходол (Уссурийский залив, залив Петра Великого) в осенний период. 1. Фитопланктон // Наст. том.

**Кузьминова Н.С., Руднева И.И.** Влияние сточных вод на морские водоросли // Альгология. — 2005. — Т. 15, № 1. — С. 128–141.

**Кучерова З.С.** Влияние эктокринов макрофитов на развитие эпифитных диатомовых // Биология моря. — Киев : Наук. думка, 1970. — Вып. 18. — С. 123–133.

**Песенко Ю.А.** Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях : монография. — М. : Наука, 1982. — 287 с.

**Пузаченко Ю.Г.** Математические методы в экологических и географических исследованиях : учеб. пособие для студ. вузов. — М. : Издательский центр «Академия», 2004. — 416 с.

**Раилкин А.И.** Распределение диатомовых водорослей на продольно обтекаемых плоских поверхностях // Ботан. журн. — 1991. — Т. 76, № 11. — С. 1522–1527.

**Рябушко Л.И.** Микрофитобентос Черного моря : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Севастополь, 2009. — 48 с.

**Рябушко Л.И., Бабич И.Н., Рябушко В.И., Смирнова Л.Л.** Седиментация фитопланктона в бухте Казачья Черного моря (Украина) // Альгология. — 2004. — Т. 14, № 1. — С. 48–61.

**Рябушко Л.И., Завалко С.Е.** Микрофитообрастания искусственных и природных субстратов в Черном море // Ботан. журн. — 1992. — Т. 77, № 5. — С. 33–39.

**Сысова Е.А.** Структура водорослевых сообществ эпифитона и литорального планктона // Вестн. БГУ. Сер. 2. — 2006. — № 1. — С. 48–52.

**Телитченко М.М., Остроумов С.А.** Введение в проблемы биохимической экологии: Биотехнология, сельское хозяйство, охрана среды : монография. — М. : Наука, 1990. — 288 с.

**Теренько Г.В.** Роль диатомовых в обрастаниях макрофитов прибрежных экосистем Черного моря // Мат-лы 10-й Междунар. науч. конф. диатомологов стран СНГ. — М. : БГПУ, 2007. — С. 150–153.

**Хайлов К.М.** Экологический метаболизм в море : монография. — Киев : Наук. думка, 1971. — 252 с.

**Ballantine D.L.** The distribution of algal epiphytes on macrophyte hosts offshore from La Parguera, Puerto Rico // Botan. Mar. — 1979. — Vol. 22. — P. 107–111.

**Lougheed V.L., Stevenson R.J.** Exotic marine macroalgae (*Enteromorpha flexuosa*) reaches bloom proportions in a coastal lake of Lake Michigan // J. Great Lakes Res. — 2004. — Vol. 30, Is. 4. — P. 538–544.

**Messyaszi B., Kuczynska-Kippen N.** Periphytic algal communities: a comparison of *Typha angustifolia* L. and *Chara tomentosa* L. beds in three shallow lakes (West Poland) // Pol. J. Ecol. — 2006. — Vol. 54, № 1. — P. 15–27.

**Nikulina T.V., Gusarova I.S., Olkhovik A.V.** Characteristics of epiphytic algal communities on seaweeds and grasses in the estuary of small river (the Ussuri Bay, Japan Sea) // Marine environmental and resources in the XXI century : abstracts of the 2nd Russia–China Symposium on Marine Science. — Vladivostok, 2012. — P. 110–111.

**Rao D., Webb J.S., Holmström C. et al.** Low densities of epiphytic bacteria from the marine alga *Ulva australis* inhibit settlement of fouling organisms // Appl. Env. Microbiol. — 2007. — Vol. 73, № 24. — P. 7844–7852.

Поступила в редакцию 18.12.13 г.