



УДК 593.17 574.583(26) 262.5

**А. В. Курилов**, канд. биол. наук, ст. н. с.

Одесский филиал Института биологии южных морей им. А. О. Ковалевского  
Национальной академии наук Украины, Одесса

## ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СТРУКТУРЫ ПРИБРЕЖНОГО ЦИЛИАТОПЛАНКТОНА В ОДЕССКОМ ЗАЛИВЕ ЧЁРНОГО МОРЯ

Рассмотрены особенности пространственного распределения структурных характеристик цилиатопланктона в прибрежных районах Одесского залива. Особенности расположения гидротехнических сооружений (траверсов и волноломов), влияющих на степень замкнутости акваторий, а также глубина и насыщенность акваторий твёрдыми субстратами, существенно влияют на видовое разнообразие и, в меньшей мере, на количественное развитие инфузорий планктона. Трофическая структура формировалась как под влиянием видового состава, так и в результате смены трофической обстановки и незначительно отличалась в разных районах, что наряду с абсолютными показателями количественного развития (численностью и биомассой) делает её наименее информативным показателем. Размерная структура цилиатопланктона отличалась в исследованных районах, однако механизмы её формирования сложны и требуют дальнейшего изучения с привлечением данных по другим компонентам биоты, таким как перифитон и зоопланктон. Большинство различий в структуре цилиатопланктона на отдельных акваториях наиболее ярко проявляются на фоне нестабильных температурных условий.

**Ключевые слова:** цилиатопланктон, пространственное распределение, структура сообщества, прибрежная зона, Чёрное море.

Прибрежная зона Одесского залива в настоящее время характеризуется концентрацией вблизи моря рекреационных центров и промышленных предприятий, что способствует интенсивному загрязнению отдельных участков побережья и акваторий пляжей. Берегоукрепительные гидротехнические сооружения превратили одесское побережье в почти непрерывную систему замкнутых, ограниченных траверсами и волноломами бассейнов, отличающихся географическим положением, конфигурацией, глубиной, особенностями гидродинамики и степенью изолированности от моря, разной насыщенностью естественными и искусственными твёрдыми субстратами, интенсивностью поступления загрязняющих веществ. Такая мозаичность распределения факторов окружающей среды накладывает отпечаток на структуру населяющих прибрежные акватории сообществ гидробионтов.

Недавно начатое изучение инфузорий планктона (цилиатопланктона) в прибрежной зоне северо-западной части Чёрного моря, и, в частности, у побережья г. Одессы, выявило высокое таксономическое и экологическое разнообразие этих простейших [3]. Наряду с уже имеющимися данными по сезонной динамике цилиатопланктона, данные по пространственному распределению его структурных характеристик в прибрежных районах моря, находящихся под воздействием различных факторов окружающей среды, позволят существенно дополнить информацию об изменчивости структуры сообщества в этих условиях.

**Материал и методы.** Материалом для настоящей работы послужили данные обработки проб цилиатопланктона, отобранных в апреле – октябре 2001 и 2006 гг. в четырёх районах одесского побережья, характеризующихся определённым набором качеств, в частности

различным расположением гидротехнических сооружений и глубиной (рис. 1). К тому же, выбранные станции отличаются интенсивностью рекреационной нагрузки. В порту (станция, именуемая далее «М»), например, она почти не сказывается, а на ст. «Чайка» («Ч») она максимальна, т.к. район находится в центре пляжной зоны города. В районе биостанции ОНУ («Б») расположена техническая берегоукрепительная зона с каменной отсыпкой без благоустроенных пляжей. Район мыса Ланжерон («Л») находится до начала пляжной зоны и зоны берегоукрепительных сооружений. Район порта также характеризуется постоянным поступлением загрязнений в виде потерь грузов при погрузке-разгрузке, сброса балластных и канализационных вод, утечки нефтепродуктов с судов.



Рис. 1 Схема станций, выполненных в Одесском заливе. Цифрами указаны глубины. Справа напротив каждой станции – схематическое изображение точек отбора проб (звёздочки) относительно береговой линии (светло-серый) и гидротехнических сооружений (серый)

Fig. 1 Scheme of the sampling stations in Odessa Bay. Depths of each station are numerated in meters. Across the stations – sampling sites (asterisked) situated relatively hydraulic facilities (dark grey) and coast line (light grey)

Съёмки осуществлялись 1 – 2 раза в месяц одновременно на всех станциях. Пробы отбирались сосудом Майера вдоль траверсов от уреза воды с шагом 5 – 10 м и интегрально

по глубине с шагом 0.5 м с целью нивелирования различий из-за возможного неравномерного микрораспределения инфузорий по вертикали и горизонтали. Количественная оценка обилия инфузорий осуществлялась методом прямого счёта в нативной воде без сгущения. Качественная обработка проб осуществлялась общепринятыми методами [9]: идентификация видов осуществлялась на препаратах, импрегнированных протарголом и карбонатом серебра, принадлежность к трофической группе уточнялась на живом материале при иммерсионных увеличениях микроскопа. Цифровой эмпирический материал обрабатывался статистически при помощи пакета анализа данных в MS EXCEL® и пакета прикладных программ для анализа биологических данных PRIMER® for WINDOWS® [7, 8]. Предметом анализа были численность и биомасса инфузорий, а также видовая, трофическая и размерная структура. Для сравнения качественного состава использовался индекс Сьёрренсена ( $I_s$ , %), для сравнения качественного состава с учётом количественного развития отдельных видов – индекс сходства Брей-Куртиса ( $I_{BC}$ , %) и обратная ему величина – различие ( $D_{BC}=100\%-I_{BC}$ ). Видовое разнообразие (ВР) оценивалось по индексу К. Шеннона  $H'$  («точечные оценки»,  $\alpha$ -разнообразие) и в сравнительном аспекте ( $\beta$ -разнообразие) с использованием модифицированного индекса Шеннона  $M$  [6], основанного на вычислении долей обилия видов в анализируемом массиве по отношению к обилию в массиве, с которым производится сравнение. Такая оценка позволяет проследить тенденции к изменению разнообразия с учётом видового сходства, тогда как точечные оценки чувствительны лишь к изменению количества видов. Выравненность структур (видовой, трофической) оценивалась индексом Pielou ( $J'$ , %). Данные по площади подводных гидротехнических сооружений в порту были любезно предоставлены заведующим лабораторией исследования гидротехнических сооружений НИИ «Черноморнипроект» М. Б. Пойзнером, за что

автор выражает ему особую признательность.

**Результаты и обсуждение.** Пространственная сравнительная оценка структурных характеристик цилиатопланктона связана с рядом трудностей, обусловленных, прежде всего, подвижностью самого биотопа в географических координатах и высокой скоростью размножения простейших. Так, у побережья Одессы на протяжении года преобладает суммарный вдольбереговой поток южного направления, создаваемый дрейфовыми течениями при наиболее часто повторяющихся северо-восточных и северных ветрах. Этому типу циркуляции способствует и стоковое течение из Днепро-Бугского лимана, и общий характер циклонической циркуляции вод СЗЧМ. В то же время течения характеризуются большой изменчивостью, сложностью характера и структуры. Особенно сложна картина распределения по времени и пространству суммарных течений, т.е. существующих фактически [1]. В замкнутых и полузамкнутых акваториях (см. рис. 1) осуществляется водообмен с открытой частью, в результате чего структура планктона в прибрежной зоне определяется совокупностью факторов местного значения (стоки бытовых отходов, ливневых и дренажных вод, рекреационное воздействие, продукты жизнедеятельности организмов-обрастателей) и факторов, определяющих структуру цилиатопланктона открытой части СЗЧМ в целом. В этом плане с станцию «Л» (мыс Ланжерон) можно рассматривать как фоновую, где влияние таких локальных факторов минимально.

**Видовая структура.** В период исследований в планктоне указанных районов инфузории были представлены 136 видами, причём по сравнению с 2001 г. за счёт увеличения выборки добавились 24 вида, среди которых ранее не регистрировавшиеся *Paratontonia gracilima* (Fauré-Fremiet, 1924) Jankowski, 1978 и *Strombidium bilobum* Lynn & Gilron, 1993 (первые указан для Чёрного моря).

Для каждого вида рассчитаны частоты встречаемости  $f$ , как по всему массиву данных

(за весь период наблюдений), так и по каждому году и станции отдельно. Значения  $f = 25\%$  и более имели 13 видов, как правило, массовых, встречавшихся постоянно. Максимальные значения  $f = 82.1\%$  (2001 г.) и  $86.3\%$  (2006 г.) свойственны *Strombidium vestitum* (Leegard, 1915) Kahl, 1932; ведущие позиции также у *Pelagostrobilidium spirale* (Leegard, 1915) Petz et al., 1995 (78.6 и 53.6 %) и *Myrionecta rubra* (Lohmann, 1908) Jankowski, 1976 (58.9 и 67.9 %). Ординация (MDS) распределения  $f$  на отдельных станциях и частот для всего массива (матрица подобия по коэффициенту ранговой корреляции Спирмена  $\rho$ ) выявила максимальное сходство станции «Ч» с общим для всех станций характером распределения частоты встречаемости видов цилиатопланктона  $F$ , а также их равноудалённость в прямоугольных координатах от других станций (рис. 2).

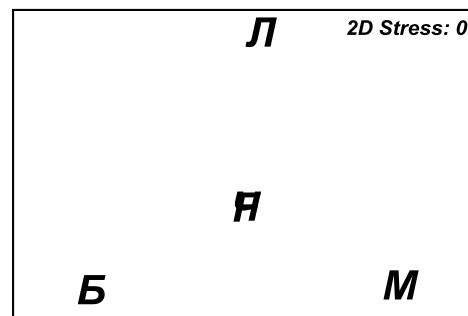


Рис. 2 Ординация станций (MDS) по частоте встречаемости видов в отношении общей частоты встречаемости  $F$  за исследуемый период. Обозначения (здесь и далее): Б – «Биостанция», Л – «Ланжерон», М – «Морпорт», Ч – «Чайка»

Fig. 2 MDS-ordination of the species frequency for each station comparison to overall frequency (calculated for all stations),  $F$ . Key hereinafter: Б – Biological station of Odessa National University; Л – Lanzheron Cape; М – Odessa Sea Port; Ч – Chaika Beach

Действительно, в данном районе наблюдается комплексное влияние факторов: обилие гидротехнических конструкций, омываемость водами залива и влияние вод пляжей, находящихся по обе стороны станции (рис. 1). Таким образом, в отличие от фоновой станции «Л», станция «Ч» характеризуется как интегральная по совокупности основных факторов,

влияющих на структуру цилиатопланктона в прибрежной зоне.

Среднее количество видов на одну пробу ( $S_{cp}$ ) в сезонном аспекте (за 2 года) характеризовалось максимальными показателями в апреле (11 – 27 видов, в среднем  $16.8 \pm 2.1$ ), затем постепенно снижалось к июлю (1 – 10,  $6.3 \pm 1.2$ ) и снова повышалось к осени (октябрь, 5 – 22,  $14.5 \pm 1.8$ ). Такое распределение обилия числа видов сравнимо с закономерностями сезонной динамики состава и обилия фитопланктона в СЗЧМ [4, 5], что подтверждается доминированием весной и осенью инфузорий-альгофагов. Причём весной преобладают потребители диатомей – хореотрихи, в том числе тинтиниды, а осенью, помимо «голых» хореотрих, развиваются также различные стромбидиумы, предпочитающие жгутиковый планктон. При одинаковых тенденциях сезонной динамики представленности видов, в 2001 г.  $S_{cp}$  было выше (максимально до 27), при этом зарегистрированы пробы всего с одним видом, тогда как в 2006-м этот показатель был распределён в пределах 5 – 17 видов на пробу. Подобное распределение может быть связано с колебаниями температуры воды, которые в 2001 г. составляли  $8.7 - 28^\circ\text{C}$ , а в 2006-м –  $12.5 - 26^\circ\text{C}$ . На каждой станции  $S_{cp}$  обратно скоррелировано со средней температурой, соответственно  $-0.96$  и  $-0.78$  для 2001 и 2006 гг., что свидетельствует о негативном влиянии высоких температур на относительное видовое богатство цилиат. Особенно ярко это проявилось в июле 2001 г., когда при аномально высокой температуре воды на ст. «Б» ( $28^\circ\text{C}$ ) и на «Л» ( $27.7^\circ\text{C}$ ) было найдено соответственно 1 и 2 вида цилиат, встречавшихся единично, на других станциях, где температура в это же время была ниже ( $27.2^\circ\text{C}$  – на «Ч» и  $26^\circ\text{C}$  – на «М»), найдено соответственно 5 и 10 видов. Последняя станция лидирует по показателю  $S_{cp}$  за оба года наблюдений ( $17.1 \pm 2.6$  и  $10.9 \pm 1.2$ ), где, помимо прочих факторов, температурный режим стабильнее из-за относительной глубоководности акватории.

Другой аспект видовой структуры – динамика накопления числа видов  $S$  с увеличением объёма исследованного материала – служит не только важной характеристикой сообщества и способом прогностических оценок видового богатства в том или ином районе, но и инструментом сравнения их видовой структуры [13]. Сопоставление таких кривых показало, что на ст. «Л», которая выделена как фоновая, видовая структура цилиат довольно неустойчива, по сравнению с другими станциями (рис. 3).

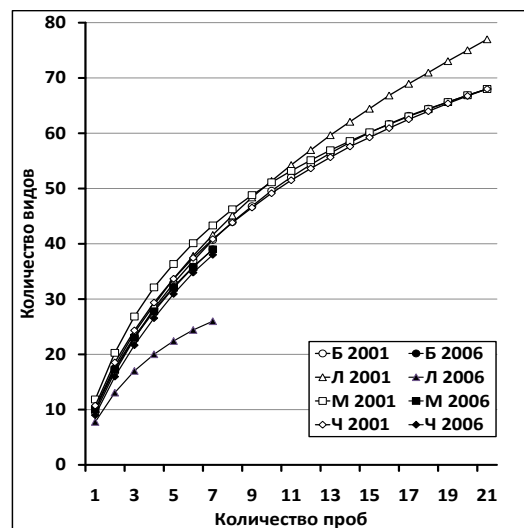


Рис. 3 Зависимость среднего количества видов цилиат от количества проб в изученных районах  
Fig. 3 Species number (Y-axis) – sampling effort (X-axis) relationship

В сравниваемый массив для наглядности были также включены данные за весь период 2001 г. (круглогодичные наблюдения [3]). Наблюдаемые различия в динамике пополнения видового состава, очевидно, связаны с открытостью данной акватории (мысовая часть), где в относительно большей мере сказывается влияние опреснённых вод Днепро-Бугского лимана, а смена водных масс наблюдается чаще, по сравнению с акваториями, ограниченными волноломом и траверсами. На каждой отдельно взятой станции найдено более половины всех обнаруженных видов инфузорий, причём во всех районах, за исключением ст. «Л», для данного количества проб видовой состав отражен достаточно полно (см. рис. 3).

Качественный состав цилиат в течение исследуемого периода претерпевал существенные изменения, особенно в 2001 г. (рис. 4).

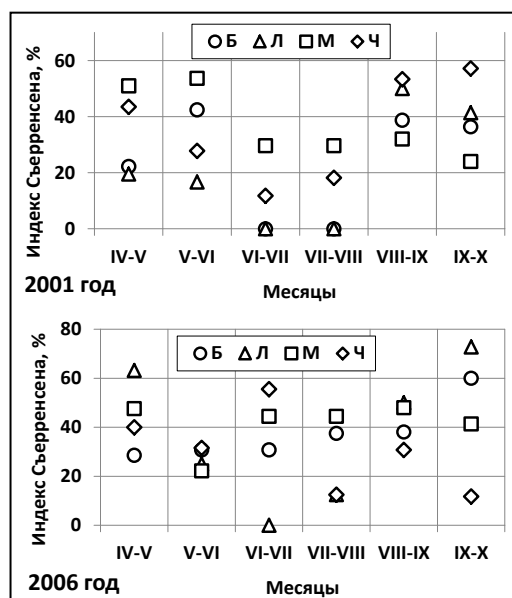


Рис. 4 Сезонная изменчивость видового состава цилиатопланктона  
 Fig. 4 Seasonal variability of the species composition, pairwise comparison calculated on Sørensen index, %

Наиболее сильно они проявлялись на ст. «Б» и «Л». В летний период здесь наблюдалась почти полная смена видового состава. Наименьшие изменения были свойственны акватории ст. «М», характеризующейся большими глубинами. В 2006 г. для станций «М» и «Л» тенденции сохранились, тогда как в других районах, в частности на ст. «Б», видовой состав оставался относительно стабильным, а в районе ст. «Ч» отмечались значительные колебания, особенно в июле – августе, когда наблюдается максимум рекреационной нагрузки. Средние показатели попарного сходства видового состава для всех станций за исследуемый период не превышали 50 %, а для двух станций едва превышали 20 % (рис. 5).

Вместе с тем, выравненность видовой структуры была довольно высокой, т.е. смена качественного состава цилиат не сопровождалась значительными перестройками в иерархии распределения отдельных видов, и структура сообщества по показателям обилия оста-

валась стабильной – индексы, как по численности, так и по биомассе лежали в пределах 60 – 80 % (рис. 6).

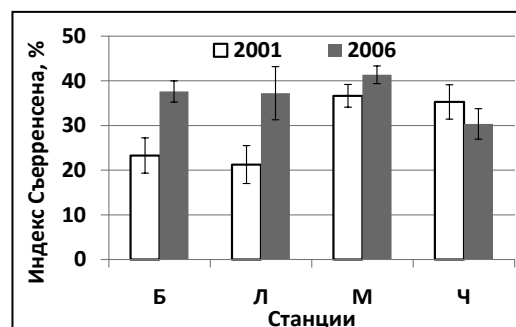


Рис. 5 Средние за период исследований показатели видового сходства станций. Планки погрешностей – ошибка среднего  
 Fig. 5 Annual mean similarity (Sørensen index) of the species composition. Error bars – error of mean

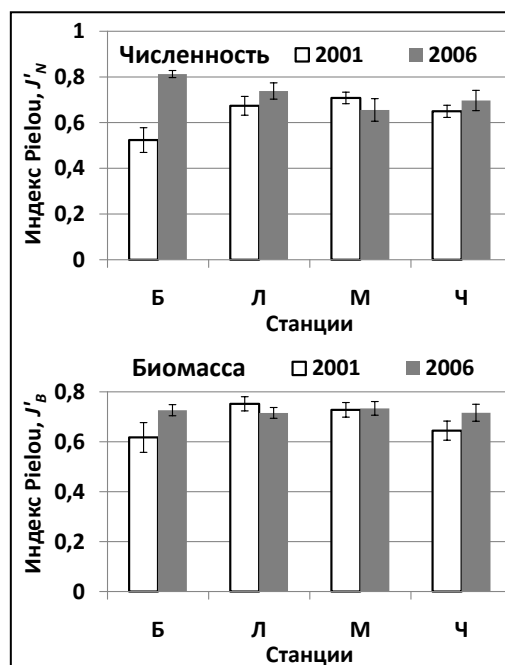


Рис. 6 Выравненность видовой структуры в исследуемых районах. Планки погрешностей – ошибка среднего  
 Fig. 6 Species equitability of abundance,  $N$  and biomass,  $B$ . Error bars – error of mean

Данное обстоятельство свидетельствует о высокой пластичности цилиатопланктона и быстрой реакции на смену условий окружающей среды, связанные с сезонностью, что даёт

возможность сравнительной экспресс-оценки качества воды *in situ*. С другой стороны, для фиксации структурных перестроек очевидна необходимость увеличения частоты отбора проб.

Количественное развитие и видовое разнообразие. Показатели численности и биомассы цилиатопланктона изменялись в широких пределах (табл. 1). Различия по их средним значениям между станциями оказались статистически недостоверны для каждого года вследствие высокого уровня сезонной изменчивости. В 2001 г. максимальные показатели за одну съёмку среди других станций чаще всего регистрировались на ст. «М» и «Л», в 2006-м – на ст. «М» и «Ч». В районе ст. «Б» такой максимум был зарегистрирован всего 1 раз – в октябре 2006 г. Таким образом, явно выделяются два района – «М» и «Б», соответственно с более высоким и более низким уровнем развития планктонных инфузорий. Обе станции можно

отнести к акваториям с ограниченным водообменом (см. рис. 1) и большим количеством твёрдых субстратов, как правило, обильно заселённых сообществом мидий. Согласно проведённым расчётам, удельная насыщенность вышеуказанных акваторий твёрдыми поверхностями (в м<sup>2</sup> субстрата на м<sup>3</sup> воды, S/V) отличается примерно в 16 раз:  $9.892 \cdot 10^{-3} \cdot \text{м}^{-1}$  на ст. «М» и  $157.2 \cdot 10^{-3} \cdot \text{м}^{-1}$  на ст. «Б». Если учесть, что для камней рассчитывалось лишь проективное покрытие дна, без учёта полной их поверхности (что практически неосуществимо), то реальный показатель будет ещё выше. Можно предполагать, что на показатели обилия цилиатопланктона влияет сообщество перифитона посредством выедания (фильтрация мидиями, баянусами) и влияния метаболитов, что согласуется с ранее сделанными выводами о подобном влиянии на размерную структуру и видовое разнообразие инфузорий в указанных районах [3].

Табл. 1 Численность и биомасса цилиатопланктона за исследуемый период  
Table 1 Abundance,  $10^6 \text{ ind.} \cdot \text{м}^{-3}$  and biomass,  $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$  of ciliatoplankton

Станции Параметры	Б	Л	М	Ч
2001 г.				
Численность, $10^6 \text{ экз.} \cdot \text{м}^{-3}$	$\frac{2.05}{0.001 - 9.60}$	$\frac{9.17}{0.05 - 42.97}$	$\frac{4.29}{0.84 - 11.99}$	$\frac{5.24}{0.67 - 17.20}$
Биомасса, $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$	$\frac{22.52}{0.003 - 106.94}$	$\frac{100.05}{0.17 - 258.33}$	$\frac{90.09}{18.94 - 264.36}$	$\frac{104.31}{4.19 - 340.73}$
2006 г.				
Численность, $10^6 \text{ экз.} \cdot \text{м}^{-3}$	$\frac{3.13}{0.80 - 5.65}$	$\frac{4.25}{0.18 - 8.40}$	$\frac{53.56}{0.95 - 347.65}$	$\frac{5.81}{0.70 - 14.40}$
Биомасса, $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$	$\frac{54.27}{9.72 - 140.94}$	$\frac{38.94}{2.21 - 72.35}$	$\frac{219.11}{15.31 - 1210.35}$	$\frac{92.52}{4.38 - 284.09}$

Примечание: в числителе – средние значения за исследуемый период, в знаменателе – минимальные и максимальные показатели; Notes: in the numerator – average data, in the denominator – range

С другой стороны, портовая акватория характеризуется поступлением органических загрязнителей (неочищенные стоки с судов и предприятий), что также способствует развитию некоторых видов инфузорий-микрофагов. Здесь иногда наблюдались вспышки их массового развития, например, в апреле 2006 г., ко-

гда в 1 мл нативной воды регистрировалось свыше 350 особей, причём около 94 % которых приходились на один из наиболее массовых для СЗЧМ видов – *S. vestitum*. Такие значения численности и биомассы ( $347.7 \cdot 10^6 \text{ экз.} \cdot \text{м}^{-3}$  и  $1.21 \text{ г} \cdot \text{м}^{-3}$ ) близки к максимальным, отмеченным для Одесского залива [3].

Сравнение показателей  $I_{BC}$  по годам на одних и тех же станциях выявило довольно низкий его уровень, от 19.1 до 26.8 % по численности и 12.7 – 20.3 % по биомассе. Минимальные значения свойственны станциям «Л» и «Б» (соответственно 19.1 и 19.3 % по численности и 13.6 и 12.7 % по биомассе). Наибольшее сходство наблюдалось в порту (26.8 и 20.3 %). Для всех станций за сходство (вклад 30 % и выше) отвечали 1 – 3 вида, уже отмеченные выше как наиболее массовые.

Попарное сравнение между собой станций (табл. 2) выявило снижение уровня среднегодовых различий  $D_{BC}$  в 2006 г. на 12.1 % по численности и на 11.6 % по биомассе, по сравнению с 2001 г., когда были отмечены 100 %

показатели для 4 пар (июль). В это время численность цилиат была рекордно низкой из-за высоких температур, а небольшое сходство по численности ( $I_{BC}=36.3$  %) наблюдалось лишь для пары «Л» ↔ «Б» за счёт общего малочисленного вида *Nolaculusis* sp., а также «М» ↔ «Ч» (12.3 %), где видовой состав был богаче, но заметно отличался как по составу, так и по численности. По биомассе эти пары станций отличались ещё больше. Для пары «Б» ↔ «М» среднегодовые показатели  $D_{BC}$  для двух лет наблюдений были самыми высокими, что согласуется с отмеченными выше различиями по общей численности и биомассе. Наибольшее сходство в 2001 г. наблюдалось для пары «М» ↔ «Ч», в 2006-м – «Л» ↔ «М».

Табл. 2. Показатели функции различия (%) по индексу Брей-Куртиса для сравниваемых пар станций за исследуемый период.

Table 2. Bray-Curtis dissimilarity (%) of the stations, pairwise test.

Станции Годы	БЛ	БМ	ЛМ	БЧ	ЛЧ	МЧ
Численность						
2001	$\frac{58.3 \pm 4.5}{33.3 - 71.8}$ *	$\frac{63.7 \pm 7.9}{38.5 - 100.0}$	$\frac{58.4 \pm 7.8}{38.7 - 100.0}$	$\frac{58.8 \pm 8.9}{29.0 - 100.0}$	$\frac{53.3 \pm 8.3}{32.4 - 100.0}$	$\frac{52.0 \pm 7.4}{31.8 - 88.7}$
2006	$\frac{46.4 \pm 5.2}{27.3 - 67.8}$	$\frac{46.9 \pm 5.3}{31.8 - 66.7}$	$\frac{42.0 \pm 4.0}{27.4 - 58.6}$	$\frac{45.3 \pm 3.5}{33.4 - 60.6}$	$\frac{45.6 \pm 8.4}{17.5 - 74.9}$	$\frac{45.9 \pm 6.0}{26.9 - 76.0}$
Биомасса						
2001	$\frac{72.5 \pm 7.0}{41.9 - 92.3}$	$\frac{73.6 \pm 8.4}{44.1 - 100.0}$	$\frac{62.8 \pm 6.8}{47.5 - 100.0}$	$\frac{72.1 \pm 8.2}{38.5 - 100.0}$	$\frac{61.0 \pm 7.4}{41.0 - 100.0}$	$\frac{54.1 \pm 7.1}{39.9 - 92.9}$
2006	$\frac{54.9 \pm 5.6}{36.8 - 81.6}$	$\frac{57.0 \pm 5.8}{38.8 - 81.5}$	$\frac{51.7 \pm 6.1}{21.8 - 66.8}$	$\frac{54.2 \pm 3.2}{44.6 - 69.1}$	$\frac{54.9 \pm 8.2}{32.6 - 86.2}$	$\frac{53.6 \pm 6.7}{32.8 - 85.8}$

\* Здесь и далее в числителе – средние значения и ошибка средней, в знаменателе – размах колебаний  
 Numerator – average data with error of mean, denominator – range

В сезонном аспекте в 2001 г. средние значения  $D_{BC}$  по всем парам станций характеризовались постепенным увеличением от апреля (по численности и биомассе соответственно 38.4 и 46.1 %) к июлю (92.1 и 95.9 %) и снижением к октябрю (40.0 и 48.4 %). Иными словами, наблюдалась сезонная дифференциация станций по составу и обилию, что, вероятно, было обусловлено возрастанием воздействия факторов, связанных с сезонностью, прежде всего с температурой, а также уменьшением волновой активности и возрастанием рекреа-

ционной нагрузки. Однако в 2006 г. столь четкой картины не прослеживалось. Все сезоны в основном характеризовались относительно близкими параметрами  $D_{BC}$  (45.3±3.3 и 54.4±4.0 % по численности и биомассе). Температурный режим также не отличался столь большим размахом колебаний, а сезонный ход был более плавным, средняя температура в 2006 г. была выше, чем в 2001-м на 0.9°C. Возможно, здесь имело место взаимодействие температуры с иными неучтенными факторами.

Сравнение значений  $D_{BC}$  между «эталонной» станцией «Л» и остальными районами за весь период наблюдений показало, что наибольшее число минимальных различий было свойственно ст. «Ч» (50 % по численности и 43 % по биомассе), причём наименьшее различие в 2001 г. приходилось на лето – осень, в 2006-м – на май – июнь. Для станций «М» и «Б» такие различия регистрировались реже – 29 и 21 % по численности, 21 и 36 % по биомассе, без видимых сезонных закономерностей. Таким образом, структура цилиатопланктона на ст. «Ч» приблизительно в равной мере определяется локальными и общими для СЗЧМ факторами, что подтверждает ранее сделанный вывод о репрезентативности данной станции для одесского побережья.

Явных сезонных закономерностей в изменении видового разнообразия по дискретным оценкам ( $H'$ ) не наблюдалось, за исключением июля 2001 г., когда оно повсеместно снижалось (за исключением порта) при аномально высокой температуре воды. После такого спада прослеживались тенденции к увеличению ВР к осени на тех же станциях. В 2006 г. такой спад в июле отмечался только в районе ст. «Л», на остальных станциях разнообразие скачкообразно менялось, увеличиваясь от весны к осени. В среднем, ВР было выше в акватории порта (табл. 3), особенно в 2001 г., в годовом же аспекте ВР снижалось в 2006-м на всех станциях, за исключением ст. «Б».

Сравнительный анализ ВР по годам ( $H' \rightarrow M$ ), с использованием среднегодовых показателей обилия показал, что существенные сдвиги в разнообразии были свойственны лишь двум районам (рис. 7). Именно на этих станциях наблюдалось наибольшее различие в качественном составе между годами (рис. 5). При этом на ст. «Л» снижение разнообразия было обусловлено уменьшением количества видов (рис. 3). На станции «Б», наоборот, прослеживалось увеличение ВР, связанное не только со сменой качественного состава, но также и с уменьшением доминирования, особенно по

численности, что отразилось в увеличении индекса  $J'$  (рис. 6).

Табл. 3 Видовое разнообразие (точечные оценки) цилиатопланктона за исследуемый период, средние значения  $H'$  (бит·особь<sup>-1</sup>, бит·мг<sup>-1</sup>)  
Table 3 Shannon index of species diversity,  $H'$ , bit·ind<sup>-1</sup> and bit·mg<sup>-1</sup>, mean data

Станции \ Годы	Б	Л	М	Ч
Численность				
2001	$\frac{2.0 \pm 0.4}{0.0 - 3.2}$	$\frac{2.3 \pm 0.3}{0.9 - 3.4}$	$\frac{2.8 \pm 0.2}{2.2 - 3.7}$	$\frac{2.5 \pm 0.3}{1.4 - 3.7}$
2006	$\frac{2.6 \pm 0.2}{1.8 - 3.4}$	$\frac{2.1 \pm 0.2}{1.3 - 3.0}$	$\frac{2.2 \pm 0.4}{0.4 - 3.5}$	$\frac{2.1 \pm 0.3}{1.2 - 2.9}$
Биомасса				
2001	$\frac{2.4 \pm 0.5}{0.0 - 3.5}$	$\frac{2.6 \pm 0.3}{1.0 - 3.5}$	$\frac{2.9 \pm 0.3}{1.6 - 3.8}$	$\frac{2.5 \pm 0.4}{0.7 - 3.5}$
2006	$\frac{2.4 \pm 0.2}{1.3 - 2.9}$	$\frac{2.1 \pm 0.2}{1.4 - 2.6}$	$\frac{2.5 \pm 0.2}{1.6 - 3.4}$	$\frac{2.2 \pm 0.2}{1.5 - 3.1}$

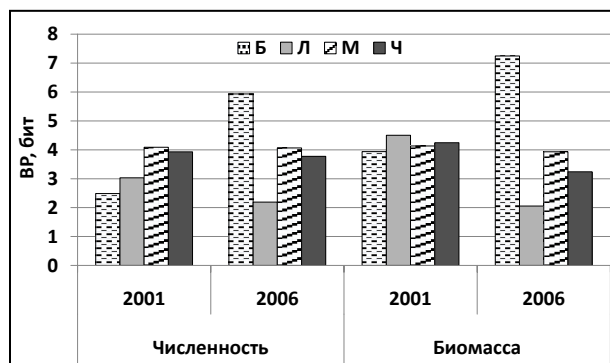


Рис. 7 Видовое разнообразие  $H'$  (2001 г.) и  $M'$  (2006 г.), бит

Fig. 7 Species diversity, calculated on classical Shannon index,  $H'$  (2001), and modified one,  $M'$  (2006)

Интересно, что на остальных станциях ВР, оценённое по  $M'$ , отличалось незначительно, как и иные параметры (см. рис. 3, 5, 6).

Таким образом, в отличие от «точечных» оценок ВР, сравнительные показатели разнообразия, такие как  $M'$ , более информативны и интерпретируемы. Такой подход позволяет делать сравнительные оценки разнообразия, когда в качестве «отправной точки» используется не предыдущий год, а, например, эталонная станция. Так, в 2001 г. на ст. «Б» разнообразие



по сравнению с «Л» составило  $0.9 \text{ бит} \cdot \text{особь}^{-1}$  и  $1.0 \text{ бит} \cdot \text{мг}^{-1}$ , что соответственно более чем в 2.5 раза ниже «эталонного» (2.3 и 2.6). На станциях «М» и «Ч» показатели ниже, но имели близкие значения, соответственно 2.3, 2.4 и 2.1, 2.2 бит. В 2006 г. ситуация изменилась: наблюдалось повышение разнообразия на биостанции и в порту, соответственно, 2.6 и 2.9 против 2.1 по численности и 2.4 и 2.8 против 2.1 по биомассе, тогда как на ст. «Ч» ВР практически не изменилась (2.0 и 2.1). Усреднённые данные за 2 года свидетельствуют о том, что на ст. «Ч» видовое разнообразие относительно «Л» было примерно на том же уровне, на ст. «Б» оно было заметно ниже, а на ст. «М» – выше, т.е. на показатели ВР существенное влияние оказывают замкнутость, насыщенность твёрдым субстратом и глубина акватории.

Трофическая структура. Соотношение по численности и биомассе основных трофических групп цилиатопланктона – альгофагов, микрофагов, миксотрофов и хищников определённым образом количественно отражает пищевые ресурсы, вовлекаемые в пищевую сеть сообществом. С другой стороны, наличие необходимых кормовых объектов определяет саму структуру цилиатопланктона. Смена трофической структуры, также является следствием смены качественного состава. Для оценки данной зависимости в качестве меры сопряжённости использованы коэффициенты ранговой корреляции Спирмена между матрицами подобия индексов сходства видового состава (по  $I_S$ ) и матрицами сходства трофической структуры по численности и биомассе указанных трофических групп (по  $I_{BC}$ ). Согласно итогам анализа в 2001 г. наблюдались достоверные показатели корреляции, как для численности, так и для биомассы, в 2006 г. достоверные данные по численности были свойственны ст. «Л» и «М», по биомассе – только для «М». Таким образом, в одних случаях (как в 2001-м) соотношение трофических групп определяется обновлением видового состава, в других (для «Б» и «Ч» и частично «Л» в 2006 г.) – сменой соотношения

уже имеющихся видов (или их значительной части). В первом случае наблюдается влияние большего количества факторов, во втором – условия среды для инфузорий сохраняются стабильными при смене трофической обстановки. Иными словами, последнее обстоятельство влияет главным образом на количественное соотношение видов, а не на видовой состав, если корм имеется в достатке.

За исследуемый период на разных станциях соотношение трофических групп изменялось без видимой закономерности. Лишь относительная доля хищников всегда была меньше, за исключением периодов, следующих за массовым развитием других инфузорий. Так, на всех станциях после весеннего пика в апреле 2006 г. в мае доля хищников повышалась до 32.9 % («Б») – 83.7 % («Ч») по численности и до 39.4 % («Л») – 86.9 % («Ч») по биомассе. По численности чаще всего доминировали микрофаги, представленные в основном мелкими стромбидиумами, по биомассе – альгофаги и миксотрофы, обычно относительно крупные формы. Статистический анализ сходства (тест ANOSIM матрицы подобия по  $I_{BC}$ ) выявил очень слабые различия между станциями по численности ( $\rho = 0.254$ ;  $p = 2.3 \%$ ) и биомассе ( $\rho = 0.227$ ;  $p = 2.3 \%$ ) трофических групп для 2001 г., так же как и слабые, но несколько более вероятные различия между месяцами (соответственно,  $\rho = 0.286$ ;  $p = 0.5 \%$ ,  $\rho = 0.301$ ;  $p = 1.0 \%$ ). Для 2006 г. тест дал отрицательные результаты. Таким образом, трофическая структура на разнотипных станциях и в разные годы оказалась практически одинаковой, чего нельзя сказать о механизмах её формирования.

Одной из характеристик трофической структуры цилиатопланктона может служить её выравненность. При равной представленности всех трофических групп она будет максимальной. Низкие же показатели выравненности будут свидетельствовать о резком количественном преобладании той или иной группы, что, в свою очередь, может быть связано, например, с бактериальным загрязнением (при

резком доминировании микрофагов) или с повышенным содержанием биогенов (доминирование миксотрофных форм). «Вспышки» мирных форм инфузорий, как показано выше, обычно заканчиваются значительным увеличением доли инфузорий-хищников. В 2001 и 2006 гг. показатели  $J'$  менялись от 0 до 99 % (табл. 4).

Табл. 4 Выравненность трофической структуры цилиатопланктона по индексу Pielou ( $J'$ , %)

Table 4 Equitability of the trophic structure of ciliatoplankton, calculated on Pielou index ( $J'$ , %)

Станции Годы	Б	Л	М	Ч
Численность				
2001	$\frac{58 \pm 10}{0 - 82}$	$\frac{64 \pm 6}{49 - 92}$	$\frac{79 \pm 6}{57 - 99}$	$\frac{68 \pm 9}{26 - 94}$
2006	$\frac{81 \pm 6}{55 - 96}$	$\frac{74 \pm 8}{37 - 96}$	$\frac{71 \pm 11}{5 - 95}$	$\frac{70 \pm 8}{37 - 98}$
Биомасса				
2001	$\frac{58 \pm 11}{0 - 87}$	$\frac{71 \pm 10}{16 - 97}$	$\frac{73 \pm 7}{44 - 96}$	$\frac{64 \pm 11}{12 - 98}$
2006	$\frac{71 \pm 10}{18 - 98}$	$\frac{66 \pm 5}{46 - 87}$	$\frac{75 \pm 7}{41 - 99}$	$\frac{70 \pm 7}{39 - 95}$

Минимальные для каждой станции показатели отмечались без сезонной закономерности, за исключением 2006 г., когда минимальная численность на всех станциях наблюдалась в апреле с минимумом (5 %) в порту, где вспышка численности инфузорий была рекордно высокой (см. выше). Тем не менее, среди всех станций ст. «М» характеризовалась (табл. 4). Лишь ситуация в апреле 2006 г. повлияла на среднее значение, которое оказалось несколько ниже, чем на ст. «Б». Если данную пробу исключить из расчётов, то  $J'$  здесь достигает 82 %, что выше, чем на «Б». Относительно низкая выравненность наблюдалась в 2001 г. на ст. «Б», где летом развитие инфузорий было минимальным не только в количественном, но и в качественном отношении. В 2006-м низкие показатели  $J'$  были на ст. «Ч» по численности, на ст. «Л» – по биомассе. В целом же, выравненность трофической структуры была на достаточно высоком уровне (58 – в ряду «Л»→«М»→«Ч» сохранилась тенденция

81 %), что свидетельствует о сбалансированности трофических условий для цилиатопланктона в прибрежной зоне Одесского залива.

**Размерная структура.** Одной из важных характеристик цилиатопланктона служит размерный состав и количественная представленность особей разных размерных групп и определяется набором видов, индивидуальной изменчивостью объёма клетки, зависящей от свойств вида, трофических условий и т. п., общей и избирательной элиминацией отдельных размерных фракций, особенно мезо- и макрозоопланктоном [12]. Достаточно сказать, что массовые в Чёрном море виды желтелых – гребневик мнемипсис и медуза аурелия приспособлены селективно потреблять инфузорий размером соответственно более 20 и 50 мкм [10, 11].

Нами показано [2, 3], что в цилиатопланктоне СЗЧМ качественно и количественно преобладают мелкие виды инфузорий, с объёмом клеток  $V_{cp} \leq 25 \cdot 10^3$  мкм<sup>3</sup>. Действительно, между видовой и размерной структурой наблюдается тесная связь. Корреляция Спирмена матриц сходства качественного состава (по  $I_S$ ) и матриц сходства по размерным характеристикам видов (по  $I_{BC}$ ) в 2001 и 2006 гг. составила соответственно 0.823 ( $p = 0.1$  %) и 0.769 ( $p = 0.1$  %). Высокие и достоверные показатели были на всех станциях, за исключением ст. «Б» в 2006 г. ( $p = 0.342$  при  $p = 6.8$  %). Показатели  $V_{cp}$  по всем станциям укладывались в диапазон  $\leq 25 \cdot 10^3$  мкм<sup>3</sup> (табл. 5).

Табл. 5 Размерная структура цилиатопланктона 10<sup>3</sup> мкм<sup>3</sup> за исследуемый период

Table 5 Average weighted cell volume of ciliates, 10<sup>3</sup> μm<sup>3</sup>

Станции Годы	Б	Л	М	Ч
2001	$\frac{12.6 \pm 3.0}{3.0 - 23.3}$	$\frac{20.8 \pm 6.3}{3.1 - 49.0}$	$\frac{21.5 \pm 3.5}{6.7 - 36.1}$	$\frac{23.8 \pm 6.6}{5.5 - 47.6}$
2006	$\frac{15.1 \pm 2.3}{7.5 - 27.1}$	$\frac{10.1 \pm 1.1}{6.3 - 14.3}$	$\frac{12.3 \pm 2.1}{3.5 - 20.5}$	$\frac{13.3 \pm 1.8}{6.3 - 19.7}$

Сопоставление размерной структуры цилиатопланктона по годам показало, что в 2006 г.  $V_{cp}$  уменьшился, кроме ст. «Б». Причём к увеличению  $V_{cp}$ , т.е. на указанных станциях

прослеживается постоянное влияние факторов, определяющих относительные показатели  $V_{cp}$  и независимых от особенностей исследуемых годов. Интересно, что сезонная изменчивость  $V_{cp}$  по годам была достаточно синхронна только в районе «Ч» ( $r = 0.81$ ), тогда как на других станциях корреляции не наблюдалось, что свидетельствует о сложных механизмах формирования размерной структуры цилиатопланктона. К сожалению, не владея данными об особенностях развития мезозоопланктона в указанных районах, невозможно с уверенностью судить о каком-либо влиянии активности и селективности потребителей инфузорий на размерную структуру сообщества. Если принять во внимание, что на ст. «Б» к потребителям, кроме планктонгов, относится ещё и сильно развитый здесь перифитон, а  $V_{cp}$  отличается от других станций, то влияние биотического фактора на структуру цилиатопланктона может оказаться вполне вероятным. Различия в размерной структуре выявлены также на уровне изменчивости размеров у разных видов. Распределение коэффициента вариации ( $Cv$ ) объёмов клеток инфузорий по годам показало, что видовой состав изменялся в сторону преобладания видов со значительным (20 – 33 %) и большим (свыше 33 %) коэффициентом: их доля увеличилась соответственно с 12.0 до 20.2 % и с 15.0 до 44.4 %. Такое изменение коснулось практически всех исследуемых районов, причём не только в качественном, но и в количественном (численность) отношениях, с чем, вероятно, и связаны наблюдаемые различия в показателях  $V_{cp}$  между годами и станциями.

**Выводы.** 1. Видовой состав и насыщенность видами прибрежного цилиатопланктона Одесского залива характеризуется изменчивостью, связанной с температурным режимом и особенностями расположения гидротехнических сооружений в прибрежной зоне. В наибольшей мере сказывается степень замкнутости акваторий и их глубина. Во всех исследованных акваториях максимум видов приходит-

ся на весну и осень. 2. Абсолютные показатели обилия (численность и биомасса) малоинформативны для анализа пространственного распределения. Сравнение видовой структуры с их учётом позволяет заключить, что различия между исследованными районами наиболее ярко проявляются на фоне нестабильных температурных условий. В сезонном аспекте они увеличиваются в летний период с увеличением стагнации и рекреационной нагрузки. Уровень насыщенности твёрдыми субстратом акваторий с ограниченным водообменом отрицательно связан с количественным развитием цилиатопланктона и их видовым разнообразием. 3. Трофическая структура цилиатопланктона зависит от видового состава и смены трофической обстановки, причём в 2001 г. она определялась первым фактором, в 2006-м – вторым на фоне общего сходства структуры и сбалансированности пищевых условий для инфузорий во всех исследованных районах. 4. Размерная структура в значительной мере определяется качественным составом и неучтёнными факторами, в частности, биотическими. Механизм её формирования достаточно сложен и требует дальнейшего изучения. 5. На основании видовой и размерной структуры, параметров обилия, видового разнообразия в прибрежной зоне Одессы были выделены эталонные и показательные акватории по влиянию различных факторов на состояние цилиатопланктона. Увеличение частоты отбора материала позволит точнее фиксировать временные аспекты его изменчивости.

1. Доценко С. А. Сезонная изменчивость основных гидрологических параметров в Одесском регионе северо-западной части Чёрного моря // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. – 2002. – Вып. 1(6). – С. 47 – 57.
2. Курилов А. В. Инфузории планктона прибрежной зоны северо-западной части Чёрного моря // Экология моря. – 2004. – Вып. 65. – С. 35 – 40.
3. Курілов О. В. Інфузорії планктону прибережної зони та лиманів північно-західної частини Чорного моря: автореф. дис. ...канд. біол. наук. –

- Севастополь, 2005. – 23 с.
4. *Нестерова Д. А.* Итоги и перспективы исследований фитопланктона северо-западной части Чёрного моря // *Экология моря*. – 2003. – вып. 63. – С. 53 – 59.
  5. *Теренько Л. М., Теренько Г. В.* Современное состояние и тенденции изменения экосистемы: биота (фитопланктон) / *Зайцев Ю. П., Александров Б. Г., Миничева Г. Г.* и др. Северо-западная часть Чёрного моря: биология и экология. – Киев: *Наук. думка*, 2006. – С. 184 – 190.
  6. *Buckland S. T., Magurran A. E., Green R. E.* et al. Monitoring change in biodiversity through composite indices // *Phil. Trans. R. Soc. B*. – 2005. – **360**. – P. 243 – 254.
  7. *Clarke K. R., Warwick R. M.* Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. – Bournemouth: *Bourne Press Limited, UK*, 1994. – 144 pp.
  8. *Clarke K. R., Gorley R. N.* PRIMER v 5: User Manual/Tutorial. – PRIMER-E Ltd., 2001. – 91 pp.
  9. *Foissner W., Berger H., Shaumburg J.* Identification and Ecology of Limnetic Plankton Ciliates. – Munich, 1999. – 793 pp. (*Informationsberichte des Bayer. Landesamtes für Wasserwirtschaft, Heft 3/99*).
  10. *Stoecker D. K., Verity P. G., Michaels A. E.* et al. Feeding by larval and post larval ctenophores on microzooplankton // *J. Plankton Res.* – 1987. – **9**, No. 4. – P. 667 – 682.
  11. *Stoecker D. K., Michaels A. E., Davis L. H.* Grazing by the jellyfish, *Aurelia aurita*, on microzooplankton // *J. Plankton Res.* – 1987. – **9**, 5. – P. 901 – 915.
  12. *Tamigneaux E., Mingelbier M., Klein B.* et al. Grazing by protists and seasonal changes in the size structure of protozooplankton and phytoplankton in a temperate nearshore environment (western Gulf of St. Lawrence, Canada) // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1997. – **146**, No. 1 – 3. – P. 231 – 247.
  13. *Ugland K. I., Gray J. S., Ellingsen K. E.* The Species-Accumulation Curve and Estimation of Species Richness // *J. Anim. Ecol.* – 2003. – **72**, 5. – P. 888 – 897.

Поступила 16 июня 2010 г.

После доработки 01 октября 2010 г.

**Просторово-часова мінливість структури прибережного циліатопланктону в Одеській затоці Чорного моря. О. В. Курілов.** Розглянуті особливості просторового розподілу структурних характеристик циліатопланктону в прибережних районах Одеської затоки. З'ясовано, що особливості розташування гідротехнічних споруд (траверси й хвилеломи), що впливають на ступінь замкнутості акваторій, так само як їхня глибина й насиченість твердими субстратами суттєво впливають на видове багатство, різноманіття, і, в меншій мірі, на кількісний розвиток інфузорій планктону. Трофічна структура формувалася як під впливом видового складу, так і внаслідок зміни трофічної обстановки й істотно не відрізнялася в різнотипних районах, що поряд з абсолютними показниками кількісного розвитку (чисельністю й біомасою) робить її найменш інформативним показником. Розмірна структура відрізнялася в досліджених районах, однак механізми її формування складні й потребують подальшого вивчення із залученням даних по інших компонентах біоти, таким як перифітон і зоопланктон. Більшість відмінностей у структурі циліатопланктону на окремих акваторіях найбільш яскраво виявляються на тлі нестабільних температурних умов. Детальний аналіз усього набору структурних характеристик дозволив виділити райони, репрезентативні за комплексним впливом факторів навколишнього середовища на прибережний циліатопланктон Одеської затоки.

**Ключові слова:** циліатопланктон, просторовий розподіл, структура угруповання, прибережна зона, Чорне море.

**Spatial-temporal variability of community structure of coastal ciliatoplankton in the Odessa Bay, the Black Sea. A. V. Kurilov** The peculiarities of the spatial distribution of structural components of the ciliatoplankton community in coastal areas of the Odessa Bay have been considered. It is shown that traverses and breakwaters, affecting the degree of closeness of the water areas, as well as depth and amount of hard substrates in basins, have a marked influence on the species richness, diversity and, to a lesser extent, on the abundance and biomass of planktonic ciliates. The trophic structure formed by species composition and also by changes of the food situation was slightly different in the study areas. Both trophic structure and the abundance/biomass were the least informative indicators. The size structure was different in the study areas, but its formation mechanisms are intricate and require further study based on other components of the biota such as periphyton and zooplankton. Most of the differences in the structure of ciliatoplankton of the examined basins are most clearly seen on a background of unstable temperature conditions. A detailed analysis of the entire set of structural characteristics allowed to select representative areas according to the integrated environmental factors impact on coastal ciliatoplankton of the Odessa Bay.

**Keywords:** ciliatoplankton, spatial distribution, community structure, the coastal zone, the Black Sea