Систематика, филогения и вопросы эволюции водорослей



УДК 582.26:574.5(26.05)

О.А. КОВТУН

Одесский национальный ун-т им. И.И. Мечникова, Гидробиол. станция, пер. Шампанский, 2, 65058 Одесса, Украина

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА *ВАСІLLARІОРНУТА* БЕНТОСА ТИЛИГУЛЬСКОГО ЛИМАНА (СЕВЕРО-ЗАПАДНОЕ ПРИЧЕРНОМОРЬЕ, УКРАИНА)

Изучено таксономическое разнообразие, структура и распределение *Bacillariophyta* бентоса Тилигульского лимана. Выявлен 181 таксон диатомовых водорослей, относящихся к 3 классам, 7 подклассам, 22 порядкам, 39 семействам и 61 родам. Впервые для бентоса водоема приводятся 74 таксона, 66 из них — впервые для лимана, а 25 являются новыми для бентоса лиманов Северного Причерноморья. Проведен сравнительный анализ систематического разнообразия флоры диатомовых водорослей за последние 40 лет.

Ключевые слова: Тилигульский лиман, микрофитобентос, *Bacillariohyta*, таксономический состав.

Ввеление

Тилигульский лиман — одно из звеньев цепи природных местообитаний биоразнообразия региона, включенных в границы Черноморского экологического коридора (Резолюції ..., 1999). С 1997 г. он вошел в состав Тилигульского регионального ландшафтного парка. Это обстоятельство определяет необходимость всестороннего изучения биоты одного из самых богатейших с точки зрения видового разнообразия водоемов.

Тилигульский лиман (Т. л.) в настоящее время является одним из наиболее чистых лиманов северо-западного Причерноморья. Характеризуется высоким природоохранным статусом, но его фитокомплексы по-прежнему остаются недостаточно изученными. Последние комплексные гидроэкологические исследования лимана проводились в 50-60-х гг. прошлого столетия (Погребняк, 1965; Замбриборщ, 1978), когда только начиналось осолонение лимана, и его соленость была в 2-4 раза меньше, чем во время наших исследований. С тех пор изучение микроскопических водорослей бентосе лимана В проводилось эпизодически и на ограниченных участках (Герасимюк, Ковтун, 2003, 2007).

© О.А. Ковтун, 2011

Первые сведения о микроскопических водорослях Т.л. находим в работе И.И. Погребняка (1960). После обобщения результатов исследования в 1965 г. он приводит для бентоса лимана 128 таксонов *Bacillariophyta*. По данным Н.Е. Гуслякова (2002), в 1981 и 1988 гг. в лимане обнаружено 85 видов диатомей, на 47 из них приводятся ссылки (Гусляков и др., 1992). Краткая обзорная информация по планктонным видам, куда часто попадают и бентосные виды, приведена в монографиях (Лиманно-устьевые ..., 1988; Лиманы ..., 1990), а также в работе А.И. Иванова (1982), однако полного списка видов диатомовых водорослей в них нет. Последней сводкой со списком видов, обнаруженных в планктоне лимана, является коллективная монография (Северо-западная ..., 2006).

Нам предстояло изучить современный таксономический состав и структуру диатомовых водорослей бентоса Т.л. и охарактеризовать изменения в его видовом составе за последние 40 лет.

Материалы и методы

Материалом для данной работы послужили пробы микрофитобентоса, собранные в Т.л., в озерах его пересыпи, а также в эфемерных водоёмах на побережье лимана в 1990—2005 гг. Общее число проанализированных проб микрофитобентоса составило более 1000. Обобщены и проанализированы также литературные данные за период изучения лимана.

Микроскопирование водорослей проводили с использованием светового микроскопа Ergaval (Carl Zeiss-Йена, Германия) и сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) «JSM-35 S» (Jeol, Япония) в Ин-те ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины. Подготовку отобранных проб осуществляли по специальной методике (Диатомовые ..., 1974, 1988; Водоросли ..., 1989) для дальнейшего приготовления постоянных препаратов по методу А.А. Эльяшева (1957). Пробы для просмотра в СЭМ готовили по общепринятой методике (Генкал, 1986). Видовой состав микрофитобентоса идентифицировали с учетом номенклатурных изменений (Round et al., 1990; Algae ..., 2009).

Результаты и обсуждение

Исследования видового состава диатомовых водорослей бентоса Т.л. с помощью световой и электронной микроскопии, а также критический анализ литературных данных позволил нам установить 216 таксонов диатомовых водорослей, относящихся к 3 классам, 7 подклассам, 22 порядкам, 39 семействам и 61 родам.

В результате оригинальных исследованияй (1990—2005 гг.) в бентосе Т.л. выявлен 181 таксон диатомовых водорослей, из которых 66 видов и ввт. приводятся для водоема впервые, 74 — впервые для Т.л.; 25 из них являются новыми для бентоса лиманов Северного Причерноморья. Один вид и одна разновидность описаны как новые для науки (Ковтун, 2008). Не обнаружен 41 таксон из ранее указанных различными

авторами. В первую очередь такие изменения связаны со значительным повышением солености воды в лимане (с 2,7-8 % в 1947 г. до 21-22 % в 2004 г.), а также с возможной неточностью определения видов при использовании световой микроскопии.

В микрофитобентосе Т.л. доминировали представители класса *Bacillariophyceae* (158 видов и ввт., или 73,1 % общего количества таксонов). Видовое разнообразие классов *Coscinodiscophyceae* и *Fragilariophyceae* значительно ниже 31, или 19,6 % и 27, или 17,1 % видов соответственно.

Из представителей класса *Coscinodiscophyceae* обнаружено 25 видовых и ввт., которые принадлежат к 11 родам, 9 семействам, 7 порядкам и 4 подклассам (рис. 1), что составляет 13,9 % общего числа найденных нами видов.

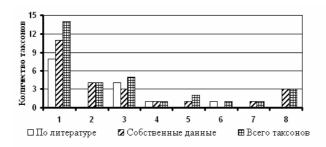


Рис. 1. Соотношение количества видов и внутривидовых таксонов в порядках класса Coscinodiscophyceae: 1 — Thalassiosirales; 2 — Coscinodiscales; 3 — Melosirales; 4 — Paraliales; 5 — Aulacosirales; 6 — Triceratiales; 7 — Rhizosoleniales; 8 — Haetoceratales

В бентосе и обрастаниях центрические диатомовые встречались относительно часто. Некоторые виды, как например *Melosira moniliformis* var. *moniliformis*, *M. moniliformis* var. *subglobosa*, имеют здесь важное значение, так как иногда развиваются в массе, образуя тиноподобные скопления среди нитчатых водорослей-макрофитов на мелководье и в крупных временных водоемах пересыпи лимана. Вероятно, эти и аналогичные таксоны являются истинными или первичными формами данного биотопа существования.

Некоторые виды класса *Coscinodiscophyceae* — тихопелагические, поэтому часто представлены и среди зарослей макрофитов, и в бентосе, а также в обрастаниях, особенно в мелководных лиманах. Довольно часто центрические диатомовые встречаются также в песке приурезовой зоны, куда они попадают со штормовыми выбросами и во время сгонно-нагонных явлений. В дальнейшем во влажном песке они продолжают вегетировать и могут быть смыты обратно в воду или погибнуть при наступлении неблагоприятных условий.

Из 14 известных для лимана центрических видов водорослей нашими исследованиями подтверждены 8. На основании анализа электронно-микроскопических фотографий, а также постоянных

препаратов нами впервые для бентоса лимана приводятся 17 таксонов класса Coscinodiscophyceae: Thalassiosira incerta Makar., T. parva Pr.-Lavr., T. weissflogii (Grunow) Fryx. et Hasle, Cyclostephanos dubius* (Fricke) Round, Stephanodiscuc astraea (Ehrenb.) Grunow, S. rotula (Kütz.) Hendey., S. costatum (Grev.) Cl., Melosira varians Ag.*, Aulacoseira granulata f. granulata (Ehrenb.) Sim., A. islandica (O. Müll.) Sim.*, Coscinodiscus radiatus Ehrenb., C. perforatus Ehrenb.*, C. granii Gough., C. gigas Ehrenb.*, Pseudosolenia calcaravis*, Ch. affinis*, Ch. curvisetus* Ch. rigidus*, среди которых 9 являются новыми и для бентоса лиманов Северо-Западного Причерноморья (отмечены *).

Наибольшее количество видов относится к подклассу *Thalassiosirophycidae* (14), однако нашими исследованиями подтверждены только 4 вида из 8 известных для лимана. Это, вероятно, связано с тем, что специальных исследований планктона мы не проводили. Впервые для порядка *Thalassiosirales* приводятся 7 видов: *Thalassiosira parva*, *Th. incerta*, *Th. weissflogii*, *Cyclostephanos dubius*, *Stephanodiscus astraea*, *S. rotula*, *Sceletonema costatum*.

Семейство *Thalassiosiraceae* представлено одним родом *Thalassiosira* Cl. и содержит 6 видов (2,8%), однако нашими исследованиями не подтверждены предыдущие находки *T. baltica* (Grunow) Ostf. и *T. decipiens* (Grunow) Jorg.

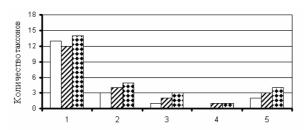
Семейство Stephanodiscaceae представлено родами Cyclotella Kütz., Cyclostephanos Round in Ther. et al. и Stephanodiscus Ehrenb. Всего для семейства известно 7 видов (3,2 %), но в наших пробах не обнаружена Cyclotella caspia Grunow. Виды этого семейства являются типично планктонными, однако мы часто находили их на самых различных субстратах, а также в обрастаниях водорослей-макрофитов. Cyclotella meneghiniana Kütz. встречалась в обрастаниях, на песчаных и илистых субстратах, а также на камнях.

Подкласс Coscinodiscophycidae включает 4 порядка, 4 семейства и 12 видовых и ввт. Bacillariophyta. Наибольшее число видов известно для порядков Melosirales Gles. (5 или 2,3 %) и Coscinodiscales Round et Crawf. (4 или 1,9 %). Впервые для лимана приводятся Melosira varians, Aulacoseira islandica, A. granulata f. granulata, Coscinodiscus radiatus, C. perforatus, C. granii, C. gigas. Вегетирующие клетки Coscinodiscus встречались в бентосе достаточно часто, так как некоторые виды ведут временнопланктонный образ жизни, т.е. являются меропланктонными и в период наступления неблагоприятных условий (или на определенных стадиях развития) оседают на дно или держатся в придонных слоях воды, поднимаясь к поверхности в период весеннего прогрева водной среды, формируя вспышку численности. Эти данные согласуются с данными, полученными А.М. Рощиным (1984).

Другие подклассы класса *Coscinodiscophyceae* представлены незначительным количеством видов (1-3), однако характеризовались высокими количественными показателями. В частности, несмотря на то, что виды семейств *Rhizosoleniaceae* и *Chaetocerotaceae* являются

планктонными, в бентосных пробах они встречались достаточно часто, а *Pseudosolenia calcaravis* (M. Shultze) Sunstrom часто была многочисленным видом в гигропсаммоне.

Из класса Fragilariophyceae в микрофитобентосе лимана обнаружили 20 (10,8 %) из 27 известных для лимана видовых и ввт. Bacillariophyta (12,5 % общего числа таксонов), принадлежащих 1 подклассу, 5 порядкам, 5 семействам и 12 родам (рис. 2). По литературным данным, для лимана известно 16 видов данного класса, однако нами не обнаружены такие виды, как Asterionella formosa Hass., Ctenophora pulchella var. lacerata (Hust. in A. S. et al.), Licmophora debilis (Kütz.) Grunow, Ardissonia fulgens (Grev.) Grunow in Cl. et Grunow и Striatella delicatula (Kütz.) Grunow in V.H. Впервые для лимана из класса Fragilariophyceae указывается 8 видов: Diatoma tenue Ag., Licmophora communis (Grunow) Grunow, Ardissonia crystallina (Ag.) Grunow in Cl. et Grunow, a также Ardissonia baculus (Greg.) Grunow, Toxarium undulatum Bail., Striatella unipunctata (Lyngb.) Ag., S. interrupta (Ehrenb.) Heib., которые являются также новыми для бентоса лиманов Северо-Западного Причерноморья.



🗆 По литературе 🗷 Собственные данные 🖫 Всего таксонов

Рис. 2. Видовое разнообразие Bacillariophyta класса Fragelariophyceae на уровне порядков: $1-Fragelariales;\ 2-Licmophorales;\ 3-Ardissoniales;\ 4-Toxariales;\ 5-Striatellales$

Наиболее разнообразно в классе *Fragilariophyceae* представлен пор. *Fragilariales* Silva. Для единственного сем. *Fragilariaceae* известно 14 видовых и ввт. *Bacillariophyta*, что составляет 6,5 % общего количества таксонов класса.

В результате наших исследований выявлено 14 видовых и ввт., которые относятся к родам Asterionella Hass. — 1, Ctenophora (Grunow) Will. et Round — 2, Diatoma Bory emend. Heib. — 3, Martyana Round in Round, Crawf., Mann — 1, Opephora Petit — 1, Staurosira Ehrenb. emend. Will. et Round — 2, Synedra Ehrenb. — 1, Tabularia (Kütz.) Will. et Round — 3. Из перечисленных выше родов наибольшее значение имеет Tabularia (Kütz.) Will. et Round, который включает 3 вида: T. fasciculata (Ag.) Will. et Round (встречается в массе практически на всех видах субстратов, а также в псаммоне), T. parva (Кütz.) Will. et Round (многочислен в обрастаниях водорослей-макрофитов) и T. tabulata (Ag.) Snoeijs.

Martyana martyi (Herib.) Round in Round Crawf. Mann и Opephora marina (Greg.) Ретіт встречались практически во всех пробах гидропсаммона по всей акватории лимана. Остальные рода́ были представлены небольшим числом видов. Некоторые из них (Ctenophora pulchella (Ralfs) Kütz., Staurosira construens Ehrenb. f. subsalina (Hust.) Викht., Synedra ulna (Nitzsch) Ehrenb.) также играют большую роль в формировании бентоса лимана.

Класс *Bacillariophyceae* представлен в микрофитобентосе лимана значительно большим числом родов и видов. Шовные диатомовые, как более высокоорганизованные, в бентосе многочисленны, так как ведут подвижный одиночный образ жизни. В обрастаниях водорослеймакрофитов и на различных твердых субстратах чаще встречаются колониальные и неподвижные формы. Для класса с единственным подклассом *Bacillariophycidae* известно 158 видовых и ввт. *Bacillariophyta*. Почти 85 % видового состава данного класса *Bacillariophyta* лимана (134 таксона) обнаружено в результате наших исследований. Это 9 порядков, 23 семейства и 38 рода.

Ведущими в классе являются порядки *Naviculales* (41 таксон или 19 % общего числа), *Bacillariales* (34 или 15,7 % соответственно), *Achnanthales* (27 или 12,5 %), *Thalassiophysales* (20 или 9,3 %), *Surirellales* (12 или 5,6 %), *Rhopalodiales* (7 или 3,2 %), *Cymbellales* (7 или 3,2 %), *Lyrellales* (5 или 2,3 %) (рис. 3).

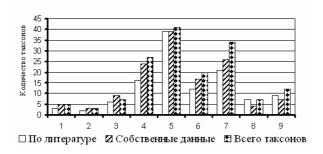


Рис. 3. Видовое разнообразие порядков класса Bacillariophyceae: 1-Lyrellales; 2-Mastogloiales; 3-Cymbellales; 4-Achnanthales; 5-Naviculales; 6-Thalassiophysales; 7-Bacillariales; 8-Rhopalodiales; 9-Surirellales

Центральным в порядке Naviculales Bessey является сем. Naviculaceae и род Navicula Bory, который представлен 16 таксонами. Впервые нами для лимана указываются: N. ramosissima Ag., N. tripunctata (O.F. Müll.) Bory. и N. palpebralis Bréb., а последний из них также является новым для лиманов Северо-Западного Причерноморья. Наши исследования не подтвердили прежние находки 4 таксонов: N. digitoradiata var. cyprinus (W. Sm.) V.H., N. incerta Grunow, N. kefvingensis (Ehrenb.) Кütz. и N. slesvicensis Grunow in V.H. Род Haslea Sim., который входит в это семейство, представлен только видом H. spicula (Hick.) Bukht.

Вторым по количеству видов порядка *Naviculales* является сем. *Pleurosigmataceae*, которое объединяет 21 видовой и ввт. В результате оригинальных исследований выявлено 4 вида из рода *Gyrosigma* Hass. emend. Сl. и 3 вида из рода *Pleurosigma* W. Sm. Представители этого семейства повсеместно развиваются в большом количестве, особенно в гидро- и гигропсаммоне. Из сем. *Sellaphoraceae* (7 видовых и ввт.) выделяется род *Caloneis* Cl. in Cl. et Grove, для которого известно 4 вида, которые нередко встречаются на илисто-песчаных грунтах, и род *Fallacia* Stick. et Mann, представители которого (*F. forcipata* (Grev.) Stick. et Mann и *F. рудтаеа* (Kütz.) Stick. et Mann) являются массовыми в районе пересыпи лимана на заиленных участках песчаного прибрежья.

Вторым по численности видов является пор. Bacillariales Hendey с единственным сем. *Bacillariaceae*, для которого известно 34 вида. Оригинальными исследованиями выявлено 26 видовых и ввт., 13 из которых приводятся для лимана впервые: Hantzscia amphioxys (Ehrenb.) Grunow in Cl. et Grunow, H. virgata var. capitellata Hust., Nitzschia acicularis (Kütz.) W. Sm., N. filiformis (W. Sm.) Schutt, N. obtusa W. Sm. var. scalpeliformis Grunow ex V.H., N. pseudogibryda Hust., N. pusilla Grunow, N. sigmoidea (Nitzsch) W. Sm., N. vermicularis (Kütz.) Hant. in Rabenh., Triblionella gracilis W. Sm. A такие виды, как Nitzschia fasciculata (Grunow) Grunow in V. H., N. lanceolata W. Sm. f. minor V. H., Triblionella punctata W. Sm. var. coarctata Grunow, впервые указываются и для лиманов Северного Причерноморья. Не подтверждены находки Nitzschia commutata Grunow in Cl. et Grunow, N. inconspicua Grunow, N. liebetruthii Grunow et Rabenh in Rabenh, N. linearis (Ag.) W. Sm., N. lorenziana Grunow. in Cl. et Moll, N. microcephala Grunow in Cl. et Müll., T. navicularis (Bréb. ex Kütz.) Rails in Prit., T. punctata W. Sm. var. minutissima Poretzky.

Порядок Achnanthales Silva представлен 27 видовыми и ввт. Васіllariophyta, 24 из которых обнаружены в период наших исследований. Наиболее многочисленным семейством порядка является Соссопеіdaceae, которое представлено 14 видами и 3 разновидностями. Виды рода Соссопеіs обнаружены нами на всех типах субстратов, на водорослях-макрофитах, а также в псаммоне. На песчаных грунтах наиболее многочисленными были С. euglipta Ehrenb. и С. placentula Ehrenb., в то время как С. distans Greg., С. notata Petit. и С. costata Greg. встречались намного реже.

Из семейства *Achnanthaceae* выявлено только один род с 5 таксонами, из которых *Achnanthes brevipes* Ag. — наиболее распространен. Встречался в обрастаниях водорослей-макрофитов массово. Значительно в меньшем количестве встречались *A. longipes* Ag., *A. manifera* Brun. и *A. triconfusa* V.L.

Для пор. *Thalassiophysales* Mann с единственным сем. *Catenulaceae* и родом *Amphora* Ehrenb. известно 20 видов. Оригинальными исследованиями выявлено 16 видовых и ввт., из которых 8-A. *caroliniana* Giff., *A. commutata* Grunow in V.H., *A. exigua* Greg., *A. eunotia* Cl., *A. genkalii*

Gusl., *A. graeffeana* Hendey, *A. ostrearia* Bréb., *A. subacutiuscula* Schoeman впервые приводятся для Т.л. Представители рода *Атрhora* встречаются в Т.л. повсеместно. Наиболее распространен на различных субстратах *А. coffeaeformis* (Ag.) Кütz., другие виды встречались реже. Виды рода *Атрhora* широко распространены и заселяют практически все субстраты — от мягких илов до крупнозернистого песка. Некоторые виды ведут прикрепленный или малоподвижный образ жизни, прикрепляясь к водорослям-макрофитам. На песчаных грунтах наиболее часто встречались *А. hyalina* Kütz., *A. proteus* Greg., *A. caroliniana* Giff. и др.

Для порядка Surirellales Mann, который объединяет 2 семейства, известно 12 видов. Оригинальными исследованиями выявлены 7 видовых и ввт., представители которых относятся к родам Surirella Turp. и Campylodiscus Ehrenb. Наиболее часто в бентосе встречалась Surirella striatula Turp. и S. ovalis Bréb., реже на илистых грунтах — Campylodiscus fastuosus Ehrenb. Впервые для Тилигульского лимана приводятся: Entomoneis alata (Ehrenb.) Ehrenb., Surirella brebissonii var. kuetzingii Kram. et L.-B., Campylodiscus fastuosus Ehrenb. He обнаружены Entomoneis paludosa (W. Sm.) Reim. in Patr. et Reim. var. duplex Grunow, Campylodiscus bicostatus W. Sm. in Rop., C. clypeus (Ehrenb.) Ehrenb. ex Kütz., C. daemelianus (Ehrenb.) ex Kütz., C. echeneis Ehrenb., которые упоминались другими авторами ранее.

В порядке *Cymbellales* Mann выделяется сем. *Gomphonemataceae*, для которого указывается 4 вида, один из которых (*Gomphonema angustatum* Kütz.) впервые приводится для Т.л. Остальные семейства данного порядка представлены 1-2 видами. Наиболее массовый вид *R. abbreviata* (Ag.) Lange-Bert. повсеместно встречается в обрастаниях водорослей и на различных субстратах.

Виды порядка *Lyrellales* Mann представляют 2 рода — *Lyrella* Kar. и *Petroneis* Stick. et Mann in Round, Crawf. Mann. Виды их часто встречаются на песчаных грунтах по всей акватории лимана. Наиболее распространен крупный вид *Petroneis humerosa* (Bréb. in W. Sm.) Stick. et Mann, однако нередко в псаммоне встречаются очень мелкие виды рода *Lyrella*, видовая идентификация которых в световом микроскопе затруднительна. В результате тщательного морфолого-таксономического изучения образцов установлена видоспецифичность отдельных экземпляров и приведено описание нового вида *Lyrella* (Ковтун, 2009).

Порядок *Rhopalodiales* представлен 7 видами, 4 из которых обнаружены нами во время исследований. Наиболее часто встречались представители рода *Rhopalodia* О. Müll.: *R. gibberula* (Ehrenb.) О. Müll., *R. musculus* var. *musculus* (Kütz.) О. Müll., несколько реже — *R. gibba* (Ehrenb.) О. Müll. Не обнаружены нами из ранее указываемых: *Epithemia sorex* Kütz., *E. turgida* (Ehrenb.) Kütz. var. *granulata* (Ehrenb.) Brun, *Ropalodia musculus* var. *mirabilis* Fricke.

Согласно результатам проведенных исследований, в микрофитобентосе Т.л. ведущими на сегодняшний день являются семейства: *Bacillariaceae* (12,6%), *Catenulaceae* (9,6%), *Naviculaceae* (9%), *Cocco-* neidaceae (8,4 %), Fragilariaceae (6 %), Pleurosigmataceae (4,2 %), Sellaphoraceae (3,6 %), Stephanodiscaceae (3,6 %), Lirellaceae (3 %), Surirellaceae (3 %). Остальные семейства содержат менее 2,5 %. В 50-х гг. ХХ ст. процентное соотношение ведущих семейств было таким: Naviculaceae (29,8 %), Nitzschiaceae (16 %), Cymbellacese (10,6 %), Achnanthaceae (8,5 %), Fragilariaceae (6,4 %), Surirellaceae (5,3 %), Stephanodiscaceae (3,2 %), Gomphonemataceae (3,2 %), Licmophoraceae (2,1 %), Entomoneidaceae (2,1 %) (215). Такие изменения таксономического состава обусловлены, в первую очередь, изменившимися экологическими условиями в данном водоеме: увеличившейся соленостью, изменившимся химическим составом воды и, отчасти, сменой гидродинамического режима. Тогда объем стока р. Тилигул составлял весьма заметную часть водного баланса лимана. Существовало четкое разделение водоема на две части: соленую - к югу от сужения в районе с. Калиновка и опресненную северную. В период наших исследований увеличение засушливых сезонов в 1990-х гг. и нерегулярное использование канала привели к тому, что к 2002 г. соленость лимана достигла 17 % в северной части и 21 % - в южной (Адобовский, 2004), тогда как раньше эти величины составляли 8,6 и 15 ‰ соответственно (Лиманно-устьевые ..., 1988). Уровень лимана в конце XVIII в. был в среднем ниже уровня моря на 66 см (Гидробиология ..., 1986), но после аномально холодной и многоснежной зимы 2002-2003 гг. весенний паводок поднял уровень лимана почти на 40 см выше уровня моря и прорвал на пересыпи перемычку, отделявшую канал от моря. В этот период соленость поверхностного слоя лимана снизилась до 5,5 %. Однако значительного снижения солености лимана не произошло, поскольку распресненная поверхностная вода ушла в море, не успев хорошо перемешаться с глубинной, от которой была отделена мощным термогалоклином.

При сравнении различных флор водорослей важно установить особенности данной флоры, к важнейшим чертам которой относятся ее связи с другими флорами (Царенко, 2000). Эти связи выражаются в разных степенях общности видового, родового и семейственного состава. Одной из таких связей является, по мнению П.М. Царенко (2000), наличие в их составе различных рас общих видов или присутствие близкородственных замещающих видов, которые в альгологии выступают как подвиды, разновидности и формы. Поскольку вид в альгологии рассматривается обычно с политипической точки зрения, считается, что более обосновано сравнение альгофлор на внутривидовом уровне. Основываясь только на видовом уровне сравнения, можно прийти к ложным выводам о мнимом однообразии альгофлор близлежащих территорий (или водоемов). Именно на уровне внутривидовых таксонов чаще всего проявляются ярко выраженные отличия двух близких в ботаническом смысле территорий (Царенко, 1984; Догадина, 1986).

Сравнительная характеристика показала, что основные показатели флористического богатства за последние 40 лет в Т.л. значительно

изменились. Увеличилось общее число известных для водоема видов, родов, семейств и порядков. В большей степени это характерно для таксонов рангом ниже семейства. Число видов, разновидностей и форм возросло с 148 до 181, а число родов с 52 до 60. Столь заметное увеличение количества видов связано, в первую очередь, с активизацией работы искусственного канала, соединяющего лиман с морем, и, как следствие, обогащения лимана морскими и солоноватоводными видами, и, во вторых, с более углубленным анализом видового состава в результате применения электронной микроскопии, позволившей обнаружить ряд мелких видов, идентификация которых при световой микроскопии затруднительна.

Для проведения дальнейшего сравнительного анализа флоры Т.л. с другими лиманами были вычислены показатели систематического разнообразия, к которым относятся «пропорции флоры»: среднее число видов в семействе (в/с), среднее число родов в семействе (р/с) и среднее число видов в роде (в/р) (табл. 1).

Таблица 1 Показатели систематического разнообразия Bacillariophyta Тилигульского лимана

Литера	атурные данны	ые	Оригинальные данные				
в/с	p/c	в/р	в/с	p/c	в/р		
4,6	1,6	2,8	4,9	1,6	3,0		

«Пропорции флоры», будучи простыми отношениями показателей флористического богатства, коррелируют с последними. Значения «пропорции флоры» по современным данным для T.л. превосходят таковые по литературным данным — 4,9 и 4,6 соответственно.

По родовой насыщенности видовыми и ввт. на первом месте в Т.л. класс *Bacillariophyceae* (3,32-2,96), на втором и третьем — *Coscino-discophyceae* и *Fragilariophyceae* (2,18-2,27) и (1,67-1,83) соответственно (табл. 2).

По видовому разнообразию более богато низовье лимана и его средняя часть, где найдено 152 и 138 таксонов соответственно, в то время как в верховьях обнаружено только 97. Таким образом, современный таксономический состав *Bacillariophyta* Т.л. сформировался под влиянием нескольких факторов, главными из которых являются: поступление пресноводных видов из сохранившихся водотоков (малые степные реки, источники) и морских — через канал в пересыпи лимана из Одесского залива.

Заключение

Изучение таксономического разнообразия микрофитобентоса (на примере диатомовых водорослей) Тилигульского лимана с помощью световой и электронной микроскопии, а также анализ литературных источников позволил установить 216 видовых и внутривидовых таксонов

Таблица 2
Таксономический спектр и родовая насыщенность Bacillariophyta Тилигульского лимана

Класс	Всего общих видов, разновидностей и форм**	Число таксонов, ед.				D.		
		acc	Порядок Семейство	TBO	Семейство	Вид, разновидность и форма	Родовая насыщенность таксонами	
		Подкласс		Семейс			видовыми	внутри- видовыми
COSCINODISCOPHYCEAE	31	3/5	4/7	6/9	7/11	12(14)/24(25)	1,71 / 2,18	2,00 / 2,27
FRAGELARIOPHYCEAE	27	1/1	4/5	4/5	12/12	16(19)/20(22)	1,33 / 1,67	1,58 / 1,83
BACILLARIOPHYCEAE	158	1/1	9/9	22/23	33/37	100(115)/123(134)	3,03 / 3,32	3,48 / 3,52
Всего	216	5/7	17/21	32/37	52/60	128(148)/167(181)	2,46 / 2,78	2,84 / 2,96

П р и м е ч а н и я . Перед чертой – литературные данные до 1988 г., за чертой – оригинальные данные; в скобках – общее количество видов и ввт.; ** – литературные и оригинальные данные.

диатомовых водорослей, относящихся к 3 классам, 7 подклассам, 22 порядкам, 39 семействам и 61 родам. В результате наших исследований в бентосе Тилигульского лимана выявлен 181 таксон *Bacillariophyta*, из которых 74 приводятся для бентоса водоема впервые, 66 из них — впервые для лимана и 25 являются новыми для бентоса лиманов Северного Причерноморья. В связи с повышением солености воды в Тилигульском лимане произошло увеличение количества известных для водоема общего числа видов, родов, семейств, порядков. Показатель систематического разнообразия «пропорции флоры» для диатомовых водорослей на уровне «вид-семейство» увеличился с 4,6 до 4,9, на уровне «вид-род» — с 2,8 до 3. По родовой насыщенности видовыми и внутривидовыми таксонами на первом месте в Тилигульском лимане находится класс *Bacillariophyceae* (3,32 — 2,96), на втором и третьем — *Coscinodiscophyceae* и *Fragilariophyceae* (2,18 — 2,27) и (1,67 — 1,83) соответственно.

- *Адобовский В.В.* Особенности гидрологического режима Тилигульского лимана на современном этапе // Причерномор. экол. бюл. 2004. № 2/3 (12—13). С. 73—77.
- Водоросли: Справочник / Под ред. С.П. Вассера. Киев: Наук. думка, 1989. 608 с.
- *Генкал С.И.* К методике приготовления препаратов диатомовых водорослей для сканирующей электронной микроскопии // Биол. внутр. вод. Информ. бюл. − 1986. № 69. C. 55-59.
- *Герасимюк В.П., Ковтун О.А.* Водоросли псаммона Тилигульского лимана // Мат. науч. конф., посвящ. 180-летию со дня рожд. проф. Л.С. Ценковского (Харьков, 4–5 дек. 2002 г.). Харьков, 2003. С. 35—36.
- *Герасимюк В.П., Ковтун О.А.* Микроскопические водоросли Тилигульского лимана // Альгология. -2007. -17, № 1. C. 42-52.
- *Гидробиология* Дуная и лиманов северо-западного Причерноморья: Сб. науч. тр. Киев: Изд-во АН УССР, 1986. 156 с.
- *Гусляков Н.Е., Закордонец О.А., Герасимюк В.П.* Атлас диатомовых водорослей бентоса северо-западной части Черного моря и прилегающих водоемов. Киев: Наук. думка, 1992. 112 с.
- *Гусляков М.О.* Діатомові водорості бентосу Чорного моря та суміжних водойм (морфологія, систематика, екологія, біогеографія): Автореф. дис. ... д-ра біол. наук / Ін-т ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України. Київ, 2002. 36 с.
- *Диатомовые* водоросли СССР. Ископаемые и современные / З.И. Глезер, А.П. Жузе, И.В. Макарова и др. Л.: Наука, 1974. Т. 1. 403 с.; 1988. Т. 2. Вып. 1. 116 с.
- *Догадина Т.В.* Желтозеленые водоросли СССР: флора, систематика, эволюция, филогения: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Киев, 1986. 45 с.
- Замбриборщ Φ . С. Гидробиологические исследования приустьевых районов северозападной части Черного моря // Биол. моря. — 1978. — Вып. 47. — С. 93-95.
- *Иванов А.И.* Фитопланктон устьевых областей рек Северо-Западного Причерноморья. Киев: Наук. думка, 1982. 212 с.

- *Ковтун О.А.* Новые таксоны диатомовых водорослей бентоса Тилигульского лимана (Северо-Западное Причерноморье) // Мікробіол. і біотехнол. 2008. № 1/2. С. 36—43.
- *Лиманы* Северного Причерноморья/ Отв. ред. О.Г. Миронов. Киев: Наук. думка, 1990. 204 с.
- *Погребняк И. И.* О микрофитобентосе Тилигульского лимана // Тр. ОГУ. 1960. Вып. 2. С. 5–7.
- Погребняк И.И. Донная растительность лиманов Северо-Западного Причерноморья и сопредельных им акваторий Черного моря: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Одесса, 1965. 31 с.
- Резолюції та рекомендації 7-ї наради Договірних сторін Конвенції про водно-болотні угіддя, що мають міжнародне значення, головним чином, як середовища існування водоплавних птахів (Рамсар, Іран, 1971). Сан-Хосе, Коста-Ріка, 10-18 травня 1999 р. / Пер. з англ. К.: Авалон, 1999. 261 с.
- Рощин А.М. Некоторые особенности роста и всплывание клеток в культурах бентосных диатомовых водорослей // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1984. № 6. С. 49—56.
- *Северо-Западная* часть Черного моря: биология и экология / Отв. ред. Ю.П. Зайцев, Б.Г. Александров, Г.Г. Миничева. Киев, 2006. 701 с.
- *Царенко П.М.* Закономерности распределения *Chlorococcales* региональных флор земного шара // Альгология. -2000. -10, № 1. C. 67-81.
- *Царенко П.М.* Хлорококкові водорості (*Clorococcales*, *Chlorophyta*) водойм України (флора, морфологія, екологія, географія, основні напрямки еволюції та принципи систематики): Автореф. дис.... д-ра біол. наук. Київ, 1984. 23 с.
- Эльяшев А.А. О простом способе приготовления высокопреломляемой среды для диатомового анализа // Сб. ст. по палинологии и биостратиграфии. Л., 1957. С. 74—75.
- Round F.E., Crawford R.M., Mann D.G. The Diatoms. Biology morphology of Genera. Cambridge, etc.: Cambridge Univ. Press, 1990. 747 p.

Получена 23.02.10 Рекомендовал к печати П.М. Царенко

O.A. Kovtun

Odessa National I.I. Mechnikov University, Hydrobiology Station,

2, Shampanskiy Per., 65058 Odessa, Ukraine

TAXONOMIC STRUCTURE OF *BACILLARIOPHYTA* IN BENTHOS OF THE TILIGUL ESTUARY (NORTH-WESTERN PART OF THE BLACK SEA, UKRAINE)

Taxonomic diversity, structure and distribution of diatom algae in benthos of the Tiligul Estuary were studied. 181 taxons of diatoms related to 3 classes, 7 subclasses, 22 orders, 39 families and 61 genuses were revealed. For the first time 74 taxons were presented in benthos of the reservoir, 66 from which were found firstly for the estuary and 25 were new for benthos of Northern Part of the Black Sea. Comparative analysis of systematic diversity of diatom flora for last 40 years was made.

K e y w o r d s: Tiligul Estuary, microphytobenthos, Bacillariophyta, taxonomic structure.