

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ОСНОВНЫХ ПЕРВИЧНО-ПРОДУКЦИОННЫХ
ХАРАКТЕРИСТИК ФИТОПЛАНКТОНА И ЕГО ПОТРЕБЛЕНИЕ
МИКРОЗООПЛАНКТОНОМ В ПОВЕРХНОСТНОМ СЛОЕ ПРИБРЕЖНЫХ ВОД
ЧЕРНОГО МОРЯ

Л.В. Стельмах

ФГБУН “Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН”,
РФ, г. Севастополь, пр. Нахимова, 2
E-mail: lustelm@mail.ru

Исследована сезонная динамика биомассы фитопланктона, “чистой” первичной продукции и ее доли, потребленной микрозоопланктоном, а также удельной скорости выедания фитопланктона микрозоопланктоном в поверхностном слое (0–1 м) прибрежных вод Черного моря. Почти 80% суммарной годовой первичной продукции создается фитопланктоном со средневзвешенным объемом клеток от 150 до 4000 μm^3 . Основная доля потребленной микрозоопланктоном годовой первичной продукции (86%) также связана с этими размерными группами водорослей.
Ключевые слова: первичная продукция, биомасса фитопланктона, удельная скорость выедания фитопланктона микрозоопланктоном.

Введение. К основным показателям, характеризующим уровень продуктивности водоемов и состояние экосистемы в целом, относятся биомасса фитопланктона и первичная продукция. Главным потребителем первичной продукции фитопланктона в Мировом океане и в Черном море является микрозоопланктон [1, 2]. Однако какие размерные группы фитопланктона вносят основной вклад в синтез годовой первичной продукции и на какие размерные группы водорослей приходится основное ее потребление микрозоопланктоном в Черном море, неизвестно.

Цель настоящей работы состояла в том, чтобы на основе регулярных сезонных определений основных первично-продукционных характеристик фитопланктона и удельной скорости его потребления микрозоопланктоном рассчитать чистую первичную продукцию и выявить размерные группы фитопланктона, которые вносят основной вклад в ее синтез и потребление микрозоопланктоном в поверхностном слое прибрежных вод Черного моря.

Материалы и методы. В основу работы положены регулярные исследования, выполненные на пяти станциях в прибрежных водах Черного моря в районе Севастополя в 2006–2010 г. (рис. 1).

Первая станция (ст. 1) была расположена в Севастопольской бухте, вторая (ст. 2) находилась в Карантинной бухте, третья (ст. 3) – в открытом прибрежье у Севастополя, четвертая и пятая (ст. 4, 5) – в Голубой бухте у поселка Кацивели. Общая глубина на большинстве станций составляла 14–19 м, а на станции 3 она достигала 50 м. Пробы воды объемом 14–15 л отбирали в поверхностном слое (0–1 м) один раз в месяц в утренние часы (8–10 ч). Выполняемый комплекс работ включал определение биомассы фитопланктона, концентрации хлорофилла *a* и удельной скорости роста фитопланктона, а также удельной скорости его потребления микрозоопланктоном, концентрации минеральных соединений азота, температуры воды и интенсивности солнечной радиации, достигающей поверхности моря.

Определение “истинной” удельной скорости роста фитопланктона (μ) и удельной скорости его выедания микрозоопланктоном (g) осуществляли с помощью метода разведения проб [3] по суточному приросту концентрации хлорофилла *a* в экспериментальных сосудах, экспонируемых в течение суток в инкубационном ящике проточного типа при естественной освещенности и температуре, близкой к ее значениям в море. Схема экспериментов и формулы для

расчетов представлены в работе [4]. Для определения концентрации хлорофилла *a* в пробах фильтры помещали в раствор 90%-го ацетона. Экстрагирование пигментов осуществлялось в темноте при температуре 4°C в течение 18 часов.

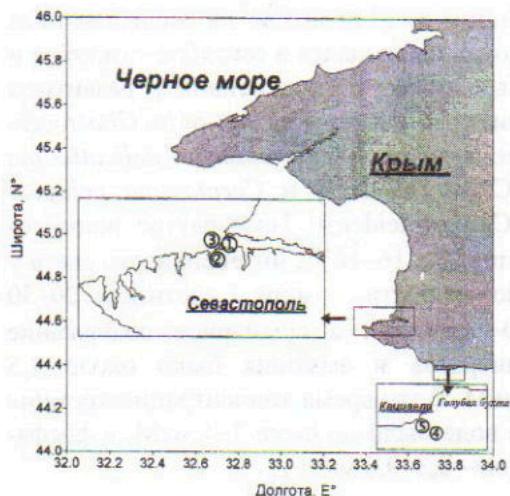


Рис. 1. Схема станций, на которых осуществляли отбор проб: 1 – Севастопольская бухта, 2 – Карантинная бухта, 3 – открытое прибрежье, 4 и 5 – Голубая бухта

Затем экстракты центрифугировали в течение 20 мин. Регистрацию флуоресценции ацетоновых экстрактов до и после подкисления 5%-ым раствором соляной кислоты осуществляли на лабораторном флуориметре, калибровку которого проводили по чистому хлорофиллу *a* фирмы Sigma Chemical Co. Концентрацию хлорофилла *a* рассчитывали по формуле, приведенной в [4].

Для определения видов водорослей, относящихся к нано- и микрофитопланктону, пробы воды объемом 2–3 л струяли в воронке обратной фильтрации на нуклеопоровых фильтрах с диаметром пор 1 мкм, как описано ранее [4]. Пробы фиксировали 1%-ым нейтрализованным формалином и приступали к обработке. Идентификацию видов водорослей, определение их численности и линейных размеров осуществляли в капле объемом 0,1 мл в 3-х повторностях под световым микроскопом ZEISS Primo Star. Средний объем клеток для отдельных видов водорослей определяли как отношение объема всех клеток к их численности. Подобным образом рассчитывали средний (средневзвешенный) объем клеток сум-

марного нано- и микрофитопланктона. Для перехода от сырой биомассы фитопланктона, именуемой в англоязычной литературе как “biovolume”, выраженной в $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$, к биомассе в единицах углерода ($\text{mgC} \cdot \text{m}^{-3}$), использовали известные зависимости [5]. На основе полученных значений биомассы (B_0) и параметров, определяемых с помощью метода разведения (μ и g), по уравнениям, приведенным в работе [6], были рассчитаны величины суммарной чистой первичной продукции фитопланктона и ее доли, потребленной микрозоопланктоном:

$$PP = \mu \cdot (\mu - g)^{-1} \cdot B_0 \cdot (\exp(\mu - g) - 1), \quad (1)$$

$$PP_{\text{graz.}} = PP \cdot g, \quad (2)$$

где PP – суммарная “чистая” первичная продукция и $PP_{\text{graz.}}$ – потребленная первичная продукция, $\text{mg C} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{сутки}^{-1}$; μ , g – удельные значения скорости роста фитопланктона и его выедания микрозоопланктоном, сутки^{-1} ; B_0 – исходная биомасса фитопланктона, $\text{mg C} \cdot \text{m}^{-3}$.

Содержание нитратов измеряли путем восстановления их до нитритов омедненным кадмием с последующим определением единым “цветным реагентом”, аммония – по Гросгофу-Юхансену [7]. Суммарную за день солнечную радиацию рассчитывали на основе ее измерений каждый час в течение светлого времени суток с помощью люксметра Ю-116. Переходный коэффициент от освещенности в люксах к интенсивности фотосинтетически активной радиации (ФАР) составлял $10^4 = 200 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ [8]. При статистической обработке материалов применяли программы Excel 2007 и Sigma Plot 2001 для Windows. Графики выполнялись с помощью программы Grapher 3. Данные по содержанию биогенных веществ любезно предоставлены нам м.н.с. отдела аквакультуры и морской фармакологии ИМБИ РАН Родионовой Н.Ю. Обработка проб фитопланктона выполнена ведущим инженером отдела экологической физиологии водорослей ИМБИ РАН Бабич И.И.

Результаты и обсуждение. Выполненные нами регулярные комплексные исследования в поверхностном слое прибрежных вод Черного моря позволили выявить характер сезонной динамики биомассы фитопланктона, пределы из-

менчивости этого параметра и оценить влияние на него абиотических условий среды. Как следует из примера, представленного на рис. 2, в бухтах биомасса фитопланктона в поверхностном слое подвержена четко выраженной сезонной изменчивости. Ее характер и амплитуда в разные годы были неодинаковы. Так, в 2006–2007 гг., когда в планктоне преобладали диатомовые водоросли в течение большей части года, сезонная динамика этого параметра характеризовалась наличием двух – трех четко выраженных максимумов (рис. 2).

В Севастопольской бухте (ст. 1) первый максимум ($200 \text{ мг}\cdot\text{Cm}^{-3}$) был отмечен в мае в период интенсивного развития и преобладания диатомовых водорослей рода *Chaetoceros* (Ehr.) при температуре воды $16,5\text{--}17,0^\circ\text{C}$. Интенсивность солнечной радиации у поверхности моря

составляла $35\text{--}40 \text{ Э}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сутки}^{-1}$. В это время суммарное содержание минеральных форм азота было высоким и достигало почти 4 мкM . Подобные значения, как показано ранее, отмечены и для кремния, а содержание фосфатов достигало $0,4\text{--}0,8 \text{ мкM}$ [9]. Второй максимум биомассы ($350 \text{ мг}\cdot\text{Cm}^{-3}$) в исследованных водах наблюдался в сентябре – октябре и был связан с интенсивным развитием диатомовых водорослей рода *Chaetoceros*, а также *Pseudo-nitzschia delicatissima* (Cleve (Heiden)) и *Cerataulina pelagica* (Cleve (Heiden)). Температура воды составляла $16\text{--}18^\circ\text{C}$, интенсивность света у поверхности моря достигала $20\text{--}30 \text{ Э}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сутки}^{-1}$, а суммарное содержание нитратов и аммония было около $1,5 \text{ мкM}$. В это время концентрации кремния в воде были не ниже $3\text{--}4 \text{ мкM}$, а фосфатов – $0,3\text{--}0,6 \text{ мкM}$ [9].

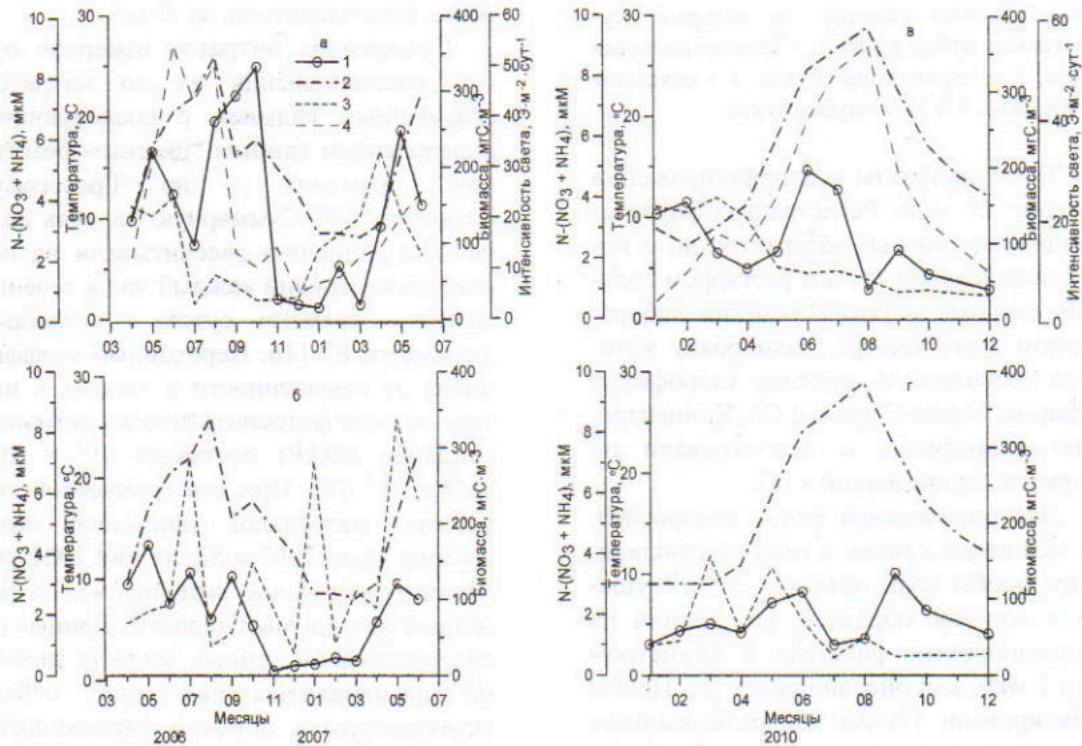


Рис. 2. Сезонные изменения биомассы фитопланктона (1), температуры воды (2), суммарного содержания нитратов и аммония (3), а также интенсивности солнечной радиации (4) в поверхностном слое прибрежных вод Черного моря: а, в – Севастопольская бухта; б, г – Карантинная бухта

В Карантинной бухте (ст. 2), в большей мере подверженной солнечно-нагонным процессам водных масс, максимальные значения биомассы фитопланктона были достигнуты трижды (в

мае, июле и сентябре) и не превышали $150\text{--}170 \text{ мг}\cdot\text{Cm}^{-3}$. Хотя здесь световые и температурные условия, а также содержание биогенных веществ в воде были почти такими же, как и в Севастополь-

ской бухте. Наиболее низкие значения биомассы фитопланктона ($5-10 \text{ мгС}\cdot\text{м}^{-3}$) наблюдались в бухтах в период с ноября по январь на фоне низких значений концентрации минеральных форм азота, температуры воды и солнечной радиации. Различия между максимальными и минимальными значениями в некоторых случаях достигали почти 40 раз. Подобный характер изменчивости исследуемых параметров был отмечен в открытом прибрежье (ст. 3) и Голубой бухте (ст. 4, 5), однако биомасса фитопланктона в максимумах и ее изменчивость в течение года здесь были приблизительно в 2 раза меньше, чем в Севастопольской и Кантийной бухтах.

В 2010 г., который отличался более высокими значениями температуры воды и более низким содержанием биогенных веществ в воде, особенно в осенне-зимний период, по сравнению с 2006–2007 гг., на всей исследованной акватории в фитопланктоне по биомассе преобладали, как правило, динофитовые виды водорослей. Среди них доминировали представители двух родов – *Prorocentrum* и *Gymnodinium* (Stein, 1878). Известно, что удельная скорость роста ди-

нофитовых водорослей приблизительно в 2 раза ниже, чем у диатомовых видов такого же размера [10]. Поэтому значения фитопланктонной биомассы в максимумах в 2010 г. были в 1,5–2 раза ниже, чем в 2006–2007 гг. Биомасса фитопланктона в Севастопольской бухте достигала максимальных значений трижды (рис. 2). Первый максимум был отмечен здесь в феврале, а в Кантийной бухте – в марте. Второй наблюдался в обеих бухтах в июне, а третий – в сентябре. Различия между максимальными и минимальными значениями не превышали 5 раз. В открытом прибрежье (ст. 3) и в Голубой бухте (ст. 4 и 5) биомасса фитопланктона была в течение всего года ниже, чем в Севастопольской и Кантийной бухтах, а различия между максимальными и минимальными значениями не превышали 3-х раз.

Анализ сезонной динамики “чистой” первичной продукции фитопланктона и ее сопоставление с биомассой водорослей в исследованных водах показали, что ее максимальные значения, как правило, совпадают с максимальными величинами биомассы фитопланктона (рис. 2, 3). Как

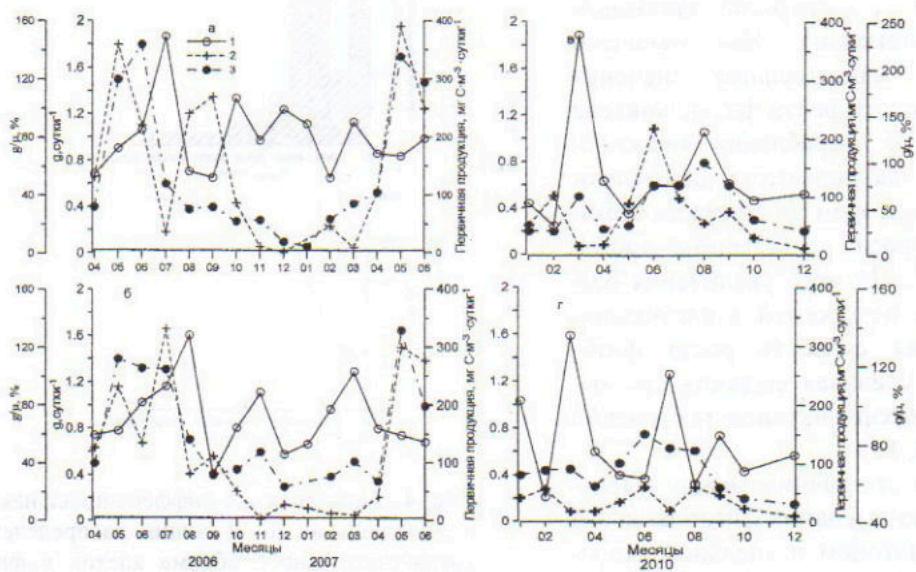


Рис. 3. Сезонные изменения: 1 – отношения скорости выедания фитопланктона к скорости его роста (g/μ), 2 – “чистой” первичной продукции фитопланктона, 3 – скорости выедания фитопланктона микрозоопланктоном (г)

видно, первичная продукция в максимумах в 2006–2007 гг. достигала в бухтах $120-380 \text{ мгСм}^{-3}\cdot\text{сутки}^{-1}$. Тогда как в

2010 г. в Севастопольской бухте эти значения составляли $70-220 \text{ мгСм}^{-3}\cdot\text{сутки}^{-1}$, а в Кантийной бухте снизились до

50 мгСм⁻³·сутки⁻¹. Близкие величины в максимумах были получены в открытом прибрежье и в Голубой бухте.

Более половины первичной продукции синтезируется в весенне-летний и осенний периоды, то есть в теплое время года. В эти же периоды наблюдаются наиболее высокие значения удельной скорости выедания фитопланктона микрозоопланктоном (g). Так, в Севастопольской бухте в 2006–2007 гг. максимальные значения g , составившие 1,5–1,8 сутки⁻¹, получены в мае и июне, когда наблюдалось наиболее интенсивное развитие диатомовых видов водорослей рода *Chaetoceros*. В 2010 г. удельная скорость выедания фитопланктона микрозоопланктоном достигла здесь максимума (0,8 сутки⁻¹) в августе, когда в фитопланктоне доминировали наиболее мелкие представители динофитовых водорослей рода *Prorocentrum* и *Gymnodinium*. В зимний период в разные годы наблюдались самые низкие величины g , что обусловлено преобладанием в планктоне наиболее крупных водорослей, слабо потребляемых микрозоопланктоном, а также низкой температурой воды. Следовательно, самые мелкие виды водорослей обладают самыми высокими значениями скорости роста и потребляются микрозоопланктоном наиболее интенсивно. Как отмечено нами ранее, максимальные значения удельной скорости роста фитопланктона и скорости его потребления микрозоопланктоном наблюдаются для фитопланктона, в котором по биомассе доминируют водоросли с объемом клеток 150–200 мкм³. По мере увеличения размеров клеток водорослей в фитопланктоне удельная скорость роста фитопланктона и удельная скорость его выедания микрозоопланктоном постепенно снижаются [2, 11].

Величина отношения между удельной скоростью выедания фитопланктона микрозоопланктоном и удельной скоростью роста (g/μ), выраженная в процентах, соответствует доле первичной продукции, потребленной микрозоопланктоном. Как следует из полученных нами результатов, эта величина изменяется в исследованных водах в течение года от 20 до 150%. В периоды наиболее высо-

ких значений первичной продукции фитопланктона этот показатель становится наиболее низким. Его увеличение до максимальных значений сопровождается снижением первичной продукции (рис. 3). Расчеты показали, что в исследованных прибрежных водах Черного моря среднегодовое значение первичной продукции фитопланктона, потребленной микрозоопланктоном (отношение g/μ), составило 65%. Это означает, что основной поток органического вещества, синтезированного водорослями, трансформируется на высшие трофические уровни через микрозоопланктон. Однако не совсем ясно, какие размерные группы фитопланктона играют основную роль в синтезе первичной продукции и в ее передаче по пищевым цепям.

Характеристикой размерной структуры фитопланктона может служить средневзвешенный объем его клеток ($V_{\text{средн.}}$). На основе обобщения всех результатов, полученных на пяти станциях, показано, что в исследованных водах этот параметр находится в диапазоне от 150 до 12 000 мкм³ (рис. 4, а). Как

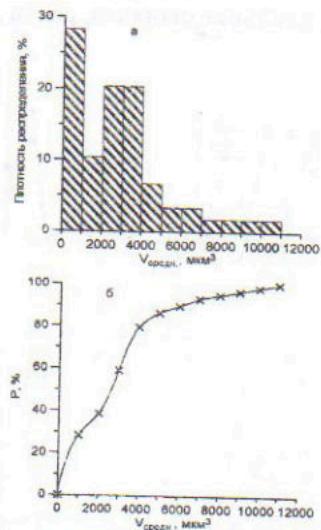


Рис. 4. Эмпирическая дифференциальная (а) и интегральная (б) функции распределения средневзвешенного объема клеток в фитопланктонном сообществе поверхностного слоя прибрежных вод Черного моря

следует из представленного рисунка, наибольшая плотность распределения $V_{\text{средн.}}$ отмечена в интервале его значений до 1000 мкм³, что соответствует первому

основному максимуму на графике. Второй максимум наблюдается для клеток фитопланктона со средневзвешенным объемом от 2000 до 4000 μm^3 . Интегральная функция (рис. 4, б) показывает, что в 80% случаев средневзвешенный объем клеток не превышает 4000 μm^3 . Тогда как более крупный фитопланктон, встречается довольно редко. Таким образом, в исследованных водах в течение года доминирует фитопланктон со средневзвешенным объемом клеток от 150 до 4000 μm^3 . Вклад всех представленных размерных групп фитопланктона в синтез первичной продукции неодинаков (рис. 5, а). Более 20% ее суммарной годовой величины синтезируется фитопланктоном, в котором представлены наиболее мелкие водоросли с $V_{\text{средн.}}$ не выше 1000 μm^3 . Основной максимум, отмеченный на графике, связан с фитопланктонным сообществом со средневзвешенным объемом клеток 2000–3000 μm^3 . Видно, что 32% продукции фитопланктона создается этими водорослями. А в целом почти 80% суммарной годовой первичной продукции синтезируется фитопланктоном с $V_{\text{средн.}}$ не выше 4000 μm^3 .

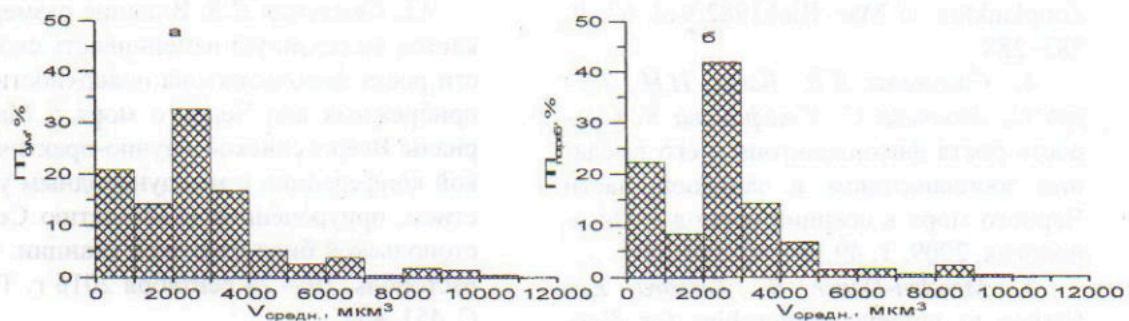
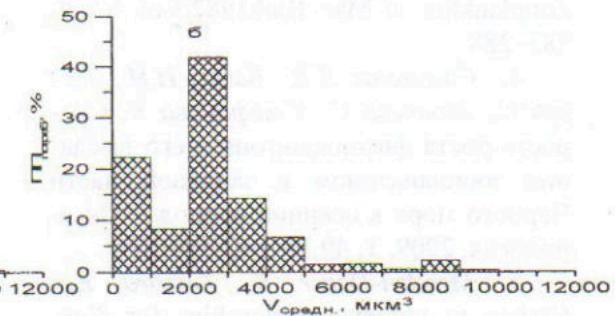


Рис. 5. Вклад различных размерных групп фитопланктонного сообщества в суммарную годовую величину его чистой первичной продукции (а), а также доля первичной продукции различных размерных групп фитопланктона, потребленная микрозоопланктоном в поверхностном слое прибрежных вод Черного моря (вся потребленная за год продукция принята за 100%)

Заключение. Таким образом, биомасса и первичная продукция фитопланктона в течение года изменяются практически синхронно. Максимальные значения обоих параметров, чаще всего наблюдаются в конце весны или летом, а также в начале осеннеого периода. В зимний период величины биомассы и первичной продукции минимальны. Относительная доля первичной продукции, потребленной микрозоопланктоном, изменяется в течение года от 20 до 150%, что в среднем составляет 65%. Почти 80% суммарной годовой первичной продукции создается фитопланктоном со средневзвешенным объемом клеток в диапазоне от 150 до 4000 μm^3 . Основная доля потребленной микрозоопланктоном годовой первичной продукции (86%) также связана с этими размерными группами водорослей. Таким образом, на высшие трофические уровни трансформируется

Первичная продукция, созданная различными размерными группами фитопланктона, выделяется микрозоопланктоном неравномерно. Получено, что самое интенсивное ее потребление связано с фитопланктоном, у которого средний объем клеток был в диапазоне от 2000 до 3000 μm^3 (рис. 5, б). Почти 42% потребленной первичной продукции связано с этими клетками. Значительную ее долю (более 20%), выдаемую микрозоопланктоном, составляет продукция, синтезируемая наиболее мелкими клетками с $V_{\text{средн.}}$ до 1000 μm^3 . По нашим расчетам, 86% потребленной микрозоопланктоном годовой первичной продукции синтезируется фитопланктоном со средневзвешенным объемом клеток не более 4000 μm^3 . Это означает, что на высшие трофические уровни трансформируется первичная продукция, синтезируемая фитопланктоном, в котором преобладают мелкие и средние по объему клетки водорослей. Крупные клетки и связанная с ними первичная продукция в результате их слабого выделения отмирают и подвергаются деструкции в толще воды или оседают на дно.



няется в течение года от 20 до 150%, что в среднем составляет 65%. Почти 80% суммарной годовой первичной продукции создается фитопланктоном со средневзвешенным объемом клеток в диапазоне от 150 до 4000 μm^3 . Основная доля потребленной микрозоопланктоном годовой первичной продукции (86%) также связана с этими размерными группами водорослей. Таким образом, на высшие трофические уровни трансформируется

первичная продукция, синтезируемая фитопланктоном, в котором преобладают мелкие и средние по объему клетки водорослей.

Работа выполнена в рамках государственного задания по направлению «Изучение механизмов адаптации, трансформации и эволюции морских и океанических экосистем в условиях климатических изменений и антропогенного влияния» (№ 1001-2014-0013).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Schmoker C., Hernandes-Leon S., Calbet A. Microzooplankton grazing in the oceans: impacts, data variability, knowledge gaps and future directions // J. Plankton Res. 2013. Vol. 35. P. 691–706.
2. Stelmakh L.V., Georgieva E.Yu. Microzooplankton: the trophic role and involvement in the phytoplankton loss and bloom-formation in the Black Sea // Turkish Journal of Fish. Aquat. Sciences. 2014. Vol. 14. P. 955–964.
3. Landry M.R., Hassett R.P. Estimating the Grazing Impact of Marine Micro-Zooplankton // Mar. Biol. 1982. Vol. 67. P. 283–288.
4. Стельмакh Л.В., Бабич И.И., Тугрул С., Мончева С., Стефанова К. Скорость роста фитопланктона и его выедание зоопланктоном в западной части Черного моря в осенний период // Океанология, 2009. Т. 49, № 1. С. 90–100.
5. Menden-Deuer S., Lessard E.J. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms and other protist plankton // Limnol. Oceanogr. 2000. Vol. 45. P. 569–579.
6. Moigis, A.G., Gocke K. Primary production of phytoplankton estimated by means of the dilution method in coastal waters // J. Plankt. Res. 2003. Vol. 25. P. 1291–1300.
7. Методы гидрохимических исследований основных биогенных элементов. М.: ВНИРО. 1988. 119 с.
8. Парсонс Т.Р., Такахashi М., Харгрейв В.М. Биологическая океанография. М.: Легкая и пищевая промышленность. 1982. С. 89–91.
9. Стельмакh Л.В., Куфтаркова Е. А., Бабич И.И. Сезонная изменчивость скорости роста фитопланктона в прибрежных водах Черного моря (район Севастополя) // Морск. экол. журн. 2009. Т. 5, № 2. С. 74–87.
10. Стельмакh Л.В., Куфтаркова Е. А., Акимов А.И., Бабич И.И., Кожемяка А.Б. Использование переменной флуоресценции хлорофилла *in vivo* для оценки функционального состояния фитопланктона // Системы контроля окружающей среды. Севастополь: МГИ НАНУ, 2010. Вып. 13. С. 263–268.
11. Стельмакh Л.В. Влияние размеров клеток на сезонную изменчивость скорости роста фитопланктона поверхностных прибрежных вод Черного моря // Материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, приуроченной к 145-летию Севастопольской биологической станции. Севастополь, 19 – 24 сентября 2016 г. Т. 2. С. 451–454.

SEASONAL DYNAMICS OF THE MAIN PRIMARY PRODUCTION CHARACTERISTICS OF PHYTOPLANKTON AND ITS MICROZOOPLANKTON GRAZING IN THE SURFACE COASTAL WATERS OF THE BLACK SEA

L.V. Stelmakh

Institute of Marine Biological Researches of RAS, Russian Federation, Sevastopol, Nakhimov av., 2.

Seasonal variability of phytoplankton biomass, "pure" primary production and its share consumed microzooplankton, as well as the specific microzooplankton grazing rate of phytoplankton for the surface layer (0–1 m) in coastal waters of the Black Sea was studied. Almost 80% of the total annual primary production of phytoplankton is created by phytoplankton with the average cell volume from 150 to 4000 mm³. The main share of annual primary production, eaten by microzooplankton (86%) is also associated with these algae sized groups.

Key words: primary production, phytoplankton biomass, specific microzooplankton grazing rate of phytoplankton.