

# ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ ФИТОПЛАНКТОНА ПРИУСТЬЕВОЙ ЗОНЫ СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ БУХТЫ

*В.Д. Чмыр, М.И. Сеничева*

Институт биологии южных морей  
НАН Украины  
г. Севастополь, просп. Нахимова, 2  
E-mail: vikchm@mail.ru

*Представлены результаты регулярных измерений основных структурных параметров фитопланктона приустьевой зоны Севастопольской бухты: численности, размерного состава и биомассы основных её компонентов, содержания в них углерода и хлорофилла А. Проводится анализ взаимосвязи между некоторыми структурными параметрами, а также между ними и условиями окружающей среды.*

**Введение.** Содержание хлорофилла (Хл) в планктоне изначально рассматривалось как важнейший показатель биомассы фитопланктона [1]. Желая уточнить оценку биомассы по хлорофиллу, автор настоящего сообщения одним из первых показал [2, 3] аллометрическую зависимость содержания Хл А в клетках различных видов, культивируемых в сходных условиях, от их объёма и массы, выраженной в углероде (С), а впоследствии предложил метод определения отношения С/Хл А в эксперименте [4]. Накопленный в литературе материал по культивированию различных микроводорослей в разных условиях освещения, температуры и минерального питания получил исчерпывающее обобщение в виде уравнений, позволяющих рассчитывать ожидаемые значения отношения С/Хл А для конкретных сообществ фитопланктона в данных условиях [5]. Следует, однако, отметить существенное отличие популяций, функционирующих в составе природных сообществ, от популяций отдельных видов, культивируемых на искусственных средах. Как правило, культуры водорослей поддерживаются в фазе логарифмического роста и все исследования на культурах, следовательно, можно отнести к начальной фазе развития популяций. Популяции же в составе природных сообществ проходят все стадии развития: от фазы логарифмического роста в начале до периода стагнации и отмирания. Наличие в составе природных популяций значительного количества отмирающих и даже мёртвых клеток было показано при использовании люминесцентного микроскопирования, в том числе автором настоящего сообщения [6, 7]. При обычном микроскопировании в лучшем случае можно отличить только пустые створки круп-

ных клеток, а отмирающие и мёртвые клетки учитываются в общей массе наряду с живыми. Так как содержание Хл А в этих клетках будет низким, или равным нулю, а содержание С принимается равным таковому в живых клетках, при этом следует ожидать получения завышенных значений отношения С/Хл А. Следовательно, при исследовании отношения С/Хл А природных сообществ фитопланктона определяющим может оказаться возраст популяций массовых видов на момент измерения, а не только обычно учитываемое воздействие абиогенных факторов [8]. В настоящем исследовании мы поставили задачу проанализировать колебания отношения С/Хл А сообществ фитопланктона приустьевой зоны Севастопольской бухты и возможные воздействия на него всего комплекса факторов, учитывая также и предполагаемый возраст популяции, относительным показателем которого можно рассматривать величину биомассы.

**Материал и методика.** Материал был собран в порядке проводимого отделом марикультуры и прикладной океанографии мониторинга приустьевой зоны Севастопольской бухты на нескольких прибрежных станциях, расположенных внутри и вне бухты, в её фарватере и мористее, в километре от бухты. В течение 2008 г. ежемесячно выполняли 2–3 съёмки, в том числе одну комплексную с определением концентрации биогенных элементов и других параметров среды. На каждой съёмке с поверхности моря отбирали пробы для определения фитопланктона, а на комплексной съёмке также и для определения концентрации Хл А. В общем для анализа использованы 73 параллельных определения биомассы фитопланктона и хлорофилла в пробах, 42 из которых собраны в 2008 году и 31 проба 2006–2007 гг.

Определения фитопланктона выполнены с использованием обычного микроскопирования, поскольку массовый материал мониторинга исключал возможность детального люминесцентного анализа. Численность мелких массовых форм определяли в «живой капле» до сгущения проб. После сгущения методом обратной фильтрации с применением нуклеопоровых фильтров с диаметром отверстий 1 мкм [9] производили определение видов, учитывали размеры клеток и их численность. Более детальное описание методики приведено в нашей предыдущей публикации [10].

Биомассу отдельных видов в углеродном выражении рассчитывали по уравнениям [11].

Определения концентрации Хл А в пробах проводили на спектрофотометре

«СПЕКОЛ-11». Для этого пробы фильтровали на мембранные фильтры с диаметром отверстий 0,3 мкм, которые затем экстрагировали в 90 % ацетоне.

Исходя из углеродной биомассы фитопланктона, для 52 проб рассчитывали также концентрацию Хл А по уравнениям, соответствующим стандартным условиям культур, выращиваемых при избытке биогенных элементов и освещённости около 40 % от максимальной у поверхности моря [3].

Освещённость измеряли люксметром «Ю-116», переходя к интенсивности света из расчёта  $10^4$  люкс =  $200 \text{ мкЕ/м}^2 \text{ с}$ .

Данные о концентрации биогенных элементов в морской воде и о других параметрах среды любезно предоставлены Е.А. Куфтарковой и И.Ю. Ерёминым.

**Результаты и обсуждение.** По результатам обработки проб фитопланктона рассчитывали содержание С и Хл А в клетках водорослей, а затем и в составе биомассы, ожидаемые согласно уравнениям, соответствующим стандартным условиям культур. Ввиду отсутствия более точных данных о содержании С в клетках водорослей в составе естественных популяций, принимаем, что оно соответствует рассчитанному. Что касается Хл А, мы получаем возможность сопоставить интегральные значения рассчитанных его концентраций с измеренными инструментально и соответствующими условиям «in situ».

В результате непосредственных измерений и расчётов были получены параметры природных сообществ фитопланктона на 52

станциях. Минимальные значения углеродной биомассы (BC) фитопланктона – менее  $20 \text{ мг С/м}^3$  – соответствуют, как правило, февралю, когда температура воды опускалась ниже 8 – 9 и даже  $7^\circ\text{C}$  при интенсивности света около  $4 \text{ Е/м}^2 \text{ день}$ . Максимальные значения получены во время весеннего максимума в апреле (до  $477 \text{ мг С/м}^3$ ) и осеннего максимума в октябре (до  $1341\text{--}2392 \text{ мг С/м}^3$ ). В стандартных условиях культур такой биомассе соответствует концентрация хлорофилла (EChl) от 0,1–0,2 в феврале до  $15 \text{ мг/м}^3$  в апреле и до 30 – 54  $\text{мг/м}^3$  в октябре. В действительности же в естественных сообществах «in situ» концентрация Хл А (Chl) находилась в пределах от 0,45 – 1,0  $\text{мг/м}^3$  в феврале до 2 – в апреле и 4 – 5  $\text{мг/м}^3$  в октябре.

Соотношение содержания Хл А в стандартных условиях (EChl) и «in situ» (Chl) представлено в виде графиков их зависимости от содержания углерода на рисунке 1. Резкое различие рассчитанных и действительных значений Хл А в области минимальных значений биомассы можно объяснить вероятными потерями клеток в процессе сгущения и, следовательно, заниженными значениями биомассы. При таких же потерях в более богатых пробах они практически не влияют на конечный результат. Однако, расхождение значений в противоположном направлении в правой части графика свидетельствует о падении относительного содержания хлорофилла в составе природных сообществ по мере возрастания их биомассы.

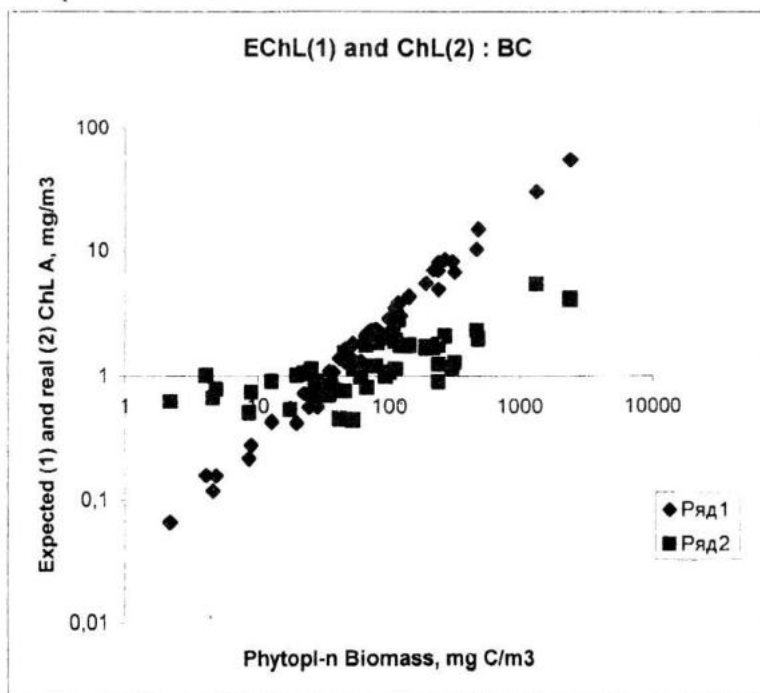


Рисунок 1 – Зависимость ожидаемой (1) и реальной (2) концентрации хлорофилла А от биомассы фитопланктона BC

Этот вывод подтверждается при анализе графиков зависимости отношений  $C/Chl$  и  $C/Echl$  от биомассы ( $BC$ ), представленных на рисунке 2. В стационарных условиях культур при изменении биомассы в 1000 раз рассчитанные значения  $C/Echl$  изменяются всего в два раза – от 25 до 52. Эти изменения соответствуют различиям в раз-

мерной структуре сообществ. Поэтому даты  $C/Echl$  располагаются на графике горизонтально, т.е. не зависят от размера биомассы. Значения  $C/Chl$  на графике возрастают с увеличением биомассы примерно в 100 раз – от 3,5 – 7 при минимальных её значениях до 240 – 584 при максимальных.

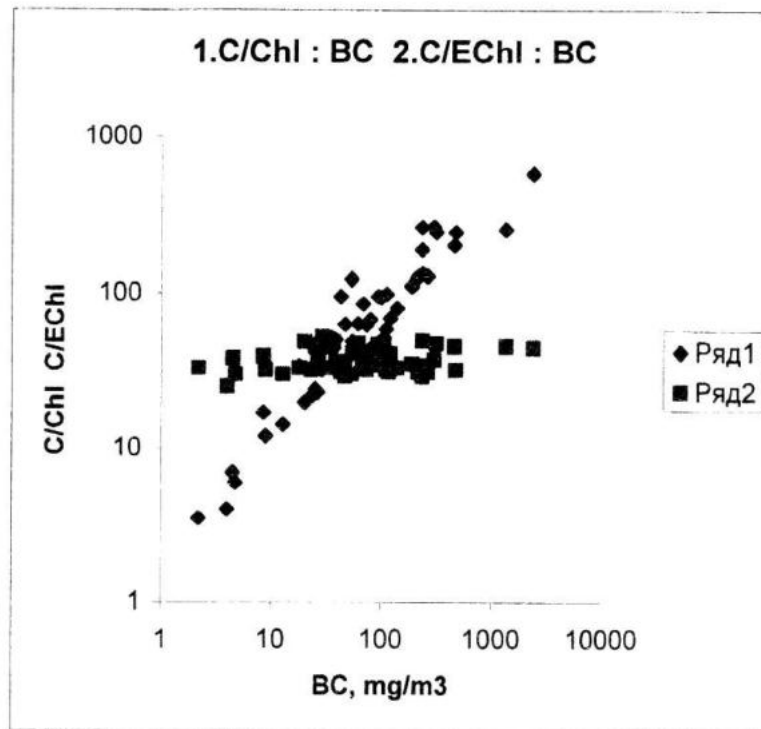


Рисунок 2 – Зависимость отношений  $C/Chl$  и  $C/Echl$  от биомассы фитопланктона  $BC$

Известно, что значения  $C/Хл А$  могут различаться в 4 раза только за счёт таксономического разнообразия водорослей, культивируемых примерно в одинаковых условиях [5]. Для естественных популяций приустьевой зоны практически весь диапазон колебаний отношений  $C/Хл А$  (около двух порядков величин) характерен также и для проб, биомасса которых на 50 % и более состоит только из диатомовых (28 из 52 проб,  $C/Хл А$  от 3,5 до 584) и даже для проб, биомасса которых на 70 % и более состоит из диатомовых (19 проб из 52,  $C/Хл А$  от 12 до 584). Причём, самые высокие значения как биомассы, так и отношения  $C/Хл А$  отмечены как раз для проб, состоящих преимущественно из диатомовых, что подтверждает предположение о накоплении стареющих и отмирающих клеток с низким содержанием хлорофилла.

Ход обеих дат на графиках рис. 2 пересекается в области расположения мини-

мальных значений основной группы дат  $C/Chl$ , где они также находятся в пределах, близких к 25 – 52. Минимальные значения отношения, близкие к 20 – 30 получены в этой акватории в январе – феврале и другими авторами [8]. Следовательно, в данном конкретном случае отношение  $C/Хл А$ , соответствующее стандартным условиям культур, численно приближается к минимальным значениям этого отношения в природных сообществах в период температурного и светового минимума. Это позволяет откорректировать минимальные заниженные значения биомассы  $BC$ , используя рассчитанные по ним значения  $BC/Echl$  и измеренные «in situ» концентрации  $Chl$ . При такой коррекции 12 из 52 дат, для которых значение  $BC/Chl$  оказалось ниже  $BC/Echl$ , биомассу фитопланктона пересчитывали по уравнению  $BC_{cor} = Chl * BC/Echl$ . Откорректированные значения биомассы в дальнейшем были использова-

ны при расчётах корреляционных связей между структурными параметрами сообществ, а также между ними и абиотическими показателями, хотя коррекция и не оказала существенного воздействия на результаты вычислений.

Коэффициенты корреляции рассчитывали между основными структурными параметрами сообществ фитопланктона ( $n=52$ ): суммарная биомасса (BC), биомасса диатомовых (DC), концентрация хлорофилла А (Chl), отношение BC/Chl и отношение DC/BC. Для выяснения воздействия окружающей среды на структуру сообществ рассчитывали коэффициенты корреляции между структурными и следующими абиотическими показателями ( $n = 42$ ): свет, температура, нитраты + нитриты ( $\text{NO}_3 + \text{NO}_2$ ), аммиак ( $\text{NH}_4$ ), фосфаты ( $\text{PO}_4$ ), кремний (Si), органический азот ( $\text{N}_{\text{org}}$ ) и органический фосфор ( $\text{P}_{\text{org}}$ ). Рассчитывали также корреляционные связи и между абиотическими факторами. Коэффициенты корреляции ( $R^2$ ) были получены при расчёте линейной регрессии каждого из 13 показателей от каждого из остальных 12. Всего получено 78 коэффициентов корреляции, собранных в матрице корреляционных связей, представленной в таблице 1.

Самый высокий коэффициент корреляции ( $R^2 = 0,987$ ) получен при расчёте линейной регрессии биомассы диатомовых от

суммарной биомассы фитопланктона (DC : BC). Это объясняется высоким содержанием диатомовых. При среднем значении отношения DC/BC равном 0,52, на 4-х станциях с максимальными биомассами оно достигало 0,96 – 0,99. Без учёта этих 4-х дат ( $n = 48$ ) коэффициент корреляции равен 0,736. Такой же коэффициент корреляции ( $R^2 = 0,740$ ) получен при расчёте степенной функции DC : BC для всех 52 дат.

Довольно высокий коэффициент корреляции ( $R^2 = 0,595$ ) получен также при расчёте линейной регрессии биомассы фитопланктона от концентрации хлорофилла (BC : Chl) в природных сообществах. Однако, этот коэффициент является неустойчивым. В различных группировках исходных дат значения  $R^2$ , полученные при расчёте линейных и степенных функций BC : Chl изменяются в пределах 0,276 – 0,640.

Высокие и устойчивые коэффициенты корреляции получены при расчёте регрессии отношения C/Хл А от биомассы фитопланктона (BC/Chl : BC). Линейная регрессия для 52 откорректированных дат даёт  $R^2 = 0,775$  (рисунок 3). При расчёте линейной регрессии для 31 даты 2006 – 2007 гг. получено значение  $R^2 = 0,911$ , для 42 дат 2008 г.  $R^2 = 0,783$ , а для тех же 73 дат вместе  $R^2 = 0,744$ . При расчёте степенной функции по тем же датам получены значения  $R^2$  соответственно 0,786, 0,907 и 0,842.

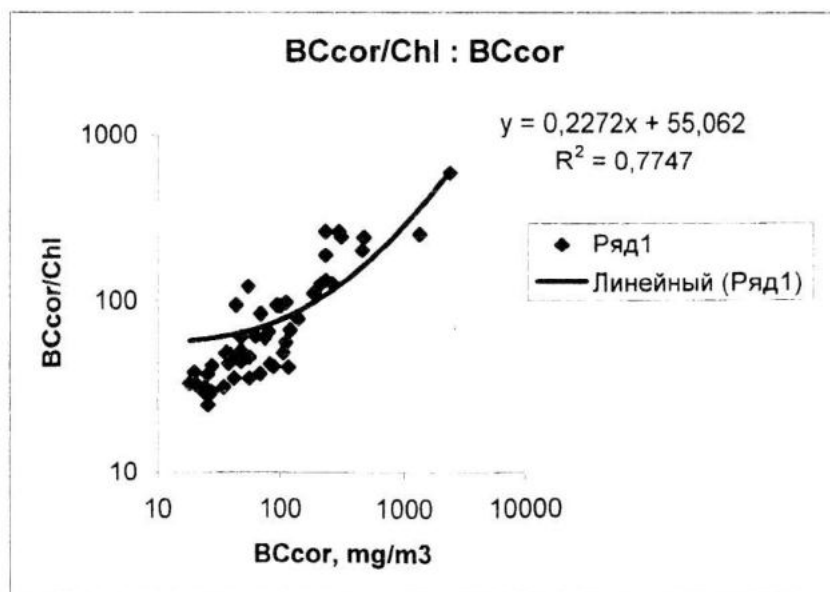


Рисунок 3 – Зависимость отношения C/Chl от биомассы фитопланктона BC



Таблица 1 – Матрица корреляционных связей ( $R^2$ ) между основными структурными параметрами фитопланктона ( $n = 52$ ), а также между ними и абиотическими факторами ( $n = 42$ ) у побережья Севастополя по материалам 2007 – 2008 гг. В – биомасса фитопланктона, D – биомасса диатомовых, C – углерод, Chl – хлорофилл А

BC	DC	Chl	DC/BC	BC/Chl	Свет	T-ра	NO <sub>2</sub> +NO <sub>3</sub>	NH <sub>4</sub>	PO <sub>4</sub>	Si	P <sub>opr</sub>	N <sub>opr</sub>	
1	0,740	0,595	0,152	0,775	0,002	4E-05	0,030	0,0002	0,017	0,035	0,077	0,0003	BC
	1	0,569	0,196	0,757	0,007	0,001	0,021	0,0006	0,033	0,023	0,081	0,0002	DC
		1	0,168	0,323	0,002	0,016	0,047	0,0005	0,0129	0,039	0,012	0,003	Chl
			1	0,198	0,203	0,141	0,0007	0,0002	0,024	0,0354	0,0171	0,0105	DC/BC
				1	0,0011	0,006	0,0677	0,0019	0,0353	0,0347	0,0427	0,0058	BC/Chl
					1	0,725	0,0789	0,0284	0,0097	0,0328	0,1561	0,1481	Свет
						1	0,107	0,1122	0,0764	0,1389	0,1491	0,024	T-ра
							1	0,0435	0,0065	0,2505	0,0046	0,1458	NO <sub>2</sub> +NO <sub>3</sub>
								1	0,0126	0,0186	0,184	0,0019	NH <sub>4</sub>
									1	0,0864	0,0015	0,0018	PO <sub>4</sub>
										1	0,0116	0,0243	Si
											1	0,1359	P <sub>opr</sub>
												1	N <sub>opr</sub>

**Заключение.** Приведенные результаты показывают, что с увеличением биомассы природных сообществ фитопланктона содержание Хл А в них падает, что подтверждает предположение о старении основных популяций в их составе и позволяет рассматривать размер биомассы как косвенный показатель их возраста. Влияние других факторов на содержание Хл А, судя по низким коэффициентам корреляции, приведенным в матрице, является второстепенным. Чтобы выделить его на фоне мощного воздействия основного фактора – возраста популяции – требуется специальное исследование.

### Л и т е р а т у р а

1. Винберг Г.Г. Первичная продукция водоёмов. – Минск: Изд. АН БССР, 1960. – 329 с.
2. Чмыр В.Д. Продукция и биомасса фитопланктона экваториальной Атлантики. – Автореф. дис. канд. биол. наук. – Севастополь. – 1979. – 24 с.
3. Чмыр В.Д., Берсенева Г.П. Содержание углерода и хлорофилла в планктонных водорослях. – Экология. – 1983, № 5. – С. 19 – 25.
4. Tchmyr V.D., Senicheva M.I., Kozhemyaka A.V. Experimental determination of the carbon biomass of natural phytoplankton. – Системы контроля окружающей среды. Сб. науч. тр. – Севастополь. – 2006. – С. 357 – 360.

5. Finenko Z.Z., Hoepfner N., Williams R., Piontkovski S.A. Phytoplankton carbon to chlorophyll a ratio: response to light, temperature and nutrient limitation. – *Mar. Ecol. J.* – 2003, Т. 2, № 2. – Р. 40 – 64.

6. Горюнова С.В. Применение метода флюоресцентной микроскопии для определения живых и мёртвых клеток водорослей. – *Вестник АН СССР*, 1951, Т. 6. – С. 100 – 102.

7. Сеничева М.И. Динамика популяции *Skeletonema costatum* (Grev.) в Севастопольской бухте. – *Экология моря*, 1980, № 1. – С. 11 – 15.

8. Стельмах Л.В., Бабич И.И. Сезонная изменчивость отношения органического углерода к хлорофиллу «А» и факторы её определяющие в фитопланктоне прибрежных вод Чёрного моря. – *МЭЖ*. – 2006. – Т. 5, № 2. – С. 74 – 87.

9. Сорокин Ю.И., Суханова И.Н., Коновалов Г.В., Павельева Е.Б. Первичная продукция и фитопланктон района экваториальной дивергенции в восточной части Тихого океана. – *Тр. ИОАН СССР*. – 1975. – Т. 102. – С. 108 – 122.

10. Чмыр В.Д., Сеничева М.И., Литвинюк Д.А., Латушко В.А. Структурно функциональные параметры планктона Черноморского побережья. – Системы контроля окружающей среды. Сб. науч. тр. – Севастополь. – 2007. – С. 335 – 338.

11. Menden-Deuer S., Lessard E.J. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms and other protist plankton. – *Limnol. Oceanogr.* – 2000, V. 45. – Р. 569 – 579.