



УДК 582.261.2:581.17(262.5)

А. Б. Кожемяка, вед. инж.

Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского Национальной Академии наук Украины, Севастополь, Украина

ЗАВИСИМОСТЬ КОНЦЕНТРАЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В КЛЕТКЕ ОТ ЕЁ ОБЪЁМА ДЛЯ ЧЕРНОМОСКИХ ВИДОВ BACILLARIOPHYTA

Для 11 черноморских видов Bacillariophyta, объёмы клеток которых изменялись от 22 до 8.2×10^5 мкм³, рассчитаны уравнения зависимостей массы углерода в клетке (M_c , пг×кл⁻¹) и массовой концентрации углерода органического вещества в клетке (W_c , пг×мкм⁻³×кл⁻¹) от её объёма (V , мкм³): $M_c = 0.22 \times V^{0.872}$ ($r^2 = 0.97$) и $W_c = 0.23 \times V^{-0.128}$ ($r^2 = 0.42$). Из анализа регрессий $\lg_{10} M_c = \lg_{10} a + b \times \lg_{10} V$ и $\lg_{10} W_c = \lg_{10} a + b \times \lg_{10} V$ следует, что при оценке биомассы водорослей, выраженной через массу углерода с использованием уравнения $M_c = 0.22 \times V^{0.872}$, могут допускаться погрешности.

Ключевые слова: биомасса, объём клетки, массовая концентрация органического вещества в клетке, массовая концентрация углерода в клетке

В экологических и физиологических исследованиях биомассу часто выражают в единицах углерода органического вещества (M_c , пг×кл⁻¹) через объём клетки (V , мкм³), используя известные степенные зависимости [4, 9, 10, 12, 13]:

$$M_c = a \times V^b. \quad (1)$$

К тому же, в литературе рассмотрены такие показатели, как плотность углерода в клетке ($\Gamma \times \text{см}^{-3}$) [9] и безразмерное относительное содержание углерода в клетке [4, 12]. Но всё же, исходя из свойств коэффициента «а» зависимости (1), для выражения содержания органического вещества (W_{ov}) и содержания углерода органического вещества (W_c) в клетках водорослей автором статьи предложено использовать общепринятое в химии понятие массовой концентрации, распространив его на клетку [3]. Размерности множителя «а» в (1) и массовой концентрации органического вещества и углерода (W_{ov} и W_c) в клетке одинаковые (пг×мкм⁻³×кл⁻¹). Между зависимостями (1) и

$$W_c = a_1 \times V^{b_1} \quad (2)$$

существует очевидная математическая связь:

$$\frac{dM_c}{dV} = W_c = a \times b \times V^{b-1} = a_1 \times V^{b_1}. \quad (3)$$

Функция (2) является производной по объёму клетки для зависимости (1) (см. ур. 3) и, наобо-

рот, (1) – первообразная для зависимости (2) (см. ур. 4 ниже). Поэтому зависимости (1) и (2) нельзя рассматривать отдельно, что стало причиной неоднозначного понимания, почему при близких к единице значениях r^2 получались разные степенные коэффициенты в (1) [4, 9, 13]. Данные рассуждения позволяют считать, что зависимость (2) и массовая концентрация углерода в клетке (W_{ov} и W_c) являются ключевыми показателями при расчётах биомассы водорослей в единицах углерода органического вещества через объём клетки.

Цель работы – получить степенную зависимость $M_c = a \times V^b$ для черноморских видов водорослей отдела Bacillariophyta и исследовать её, исходя из анализа производной от неё функции $W_c = a_1 \times V^{b_1}$, тем самым оценить точность и возможность применения подобных зависимостей для расчёта биомассы в единицах углерода органического вещества черноморского фитопланктона.

Материал и методы. В экспериментах автором использовано 11 черноморских видов отдела Bacillariophyta: *Cerataulina pelagica* Clev, Hendey, 1937; *Chaetoceros calcitrans* Paulsen, Takano, 1968; *Ch. curvisetus* Cleve, 1889; *Coscinodiscus granii* Gough, 1905; *C. janischii* Schmidt, 1878; *Ditylum brightwellii* T. West et Grunow, 1885; *Nitzschia longissima* Brébisson in Kützing et Ralfs, 1861; *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin, 1897; *Pseudo-nitzschia*

seriata Cleve et H. Peragallo, 1900; *Skeletonema costatum* Greville et Cleve, 1873; *Thalassiosira weissflogii* Grunow et Fryxell et Hasle, 1977 из коллекции культур водорослей отдела экологической физиологии водорослей ИнБИОМ НАНУ.

Водоросли выращивали в среде Гольдберга при интенсивности света $105 \text{ мкЕ} \times \text{м}^{-2} \times \text{с}^{-1}$, режиме свет-темнота 24:0 ч, в интервале температур 19 – 22°C. Освещение создавали люминесцентными лампами Philips TL RS 20W/54-765 SLV/25. Интенсивность света измерена квантометром QSL-2101.

Монокультуры водорослей *Ch. curvisetus*, *S. costatum*, *C. pelagica* адаптировали к условиям роста в течение трёх, а *Ch. calcitrans*, *C. grani*, *C. janischii*, *D. brightwellii*, *N. longissima*, *Ph. tricornutum*, *P. seriata*, *Th. weissflogii* – семи дней. Во время адаптации клетки делились более трёх раз.

Сухая биомасса, численность клеток и их объёмы в монокультуре измерены автором на следующий день после разбавления её до концентрации клеток, при которой наблюдалась наибольшая скорость роста исследуемых видов водорослей в условиях эксперимента. Значения удельных скоростей роста (сут^{-1}) на момент получения перечисленных данных составили для культур: *C. pelagica* – 1.4; *Ch. calcitrans* – 1.4; *Ch. curvisetus* – 2.0; *C. granii* – 0.7; *C. janischii* – 0.4; *D. brightwellii* – 1.4; *N. longissima* – 0.4; *Ph. tricornutum* – 1.8; *P. seriata* – 1.7; *S. costatum* – 1.4; *Th. weissflogii* – 0.8.

Численность и размеры клеток водорослей определяли методом прямой микроскопии в капле, содержащей не менее 100 клеток. Относительное стандартное отклонение (коэффициент вариации) [3] численности клеток в единице объёма монокультуры для трёх параллельных измерений не превышало 8 %. Объём клеток измеряли согласно методике [1].

Для определения сухой биомассы культуры использованы промытые в течение 20 мин в кипящей дистиллированной воде нитроцеллюлозные фильтры фирмы Synrog (1.2 и 0.6 мкм). Фильтры до и после фильтрования с сырой биомассой культуры водоросли высушены до постоянной массы при температуре 105°C и взвешены на аналитических весах ВЛМ-1 с погрешностью ± 0.01 мг. Фильтрование выполнено при вакуумном разрежении 0.2 атм. Объём культуры для каждого фильтрования изменялся от 150 до 350 мл. В конце каждого фильтрования фильтры с биомассой культур промывали два раза дистиллированной водой объёмом 3 мл. Оста-

ток солей после промывания учтён в контрольном фильтровании такого же объёма среды, как и культуры (150–350 мл). По разности масс фильтров до и после фильтрования, деля на численность клеток, рассчитано среднее значение сухой биомассы клетки с учётом массы солей. Сухая биомасса водорослей на фильтрах варьировала от 0.8 до 3 мг. Для культур *Ph. tricornutum* и *Ch. calcitrans* использованы фильтры с размером пор 0.6 мкм. Относительное стандартное отклонение сухой биомассы культуры для трёх параллельных измерений по каждому виду находится в диапазоне от 1 до 11 %.

Фильтры с навеской сухой массы водорослей поэтапно сожжены в закрытых платиновых тиглях в муфельной печи: сначала при температуре 190 – 200°C, а затем тигли выдержаны при 550°C в течение 25 – 30 мин. Зола взвешена на весах ВЛМ-1. Относительное стандартное отклонение измерений массы золы для трёх параллельных измерений в культурах варьировало в интервале от 1 до 12 %.

Масса органического вещества в клетке ($M_{\text{ов}}$) рассчитана делением разности между сухой массой и массой золы на численность клеток. Масса углерода клетки (M_c) рассчитана по уравнению:

$$M_c = K \times M_{\text{ов}}$$

общепринятый коэффициент $K \approx 0.5$ [2, 5, 6].

Результаты и обсуждение. Максимальное относительное стандартное отклонение среднего значения объёма клетки наблюдалось для монокультуры *Ch. calcitrans* (58.1 %), а минимальное – для *C. granii* (4.6 %), для остальных 9 видов оно изменялось в интервале от 10.8 до 53.8 % (табл. 1).

Содержание золы в сухой биомассе монокультуры *Th. weissflogii* – 20.3 %, *C. janischii* – 21.2 % и *C. pelagica* – 24.5 %, минимальное у *Ph. tricornutum* – 9.0 %, для остальных видов оно изменялось от 27.3 до 31.4 %.

По данным табл. 1 рассчитаны средние значения сухой биомассы, массы углерода органического вещества и массовой концентрации углерода в клетке – $M_{\text{св}}$, M_c , W_c (табл. 2).

Минимальные значения $M_{\text{св}}$ и M_c отмечены в экспериментах с монокulturой *Ph. tricornutum* с наименьшим значением V , а максимальные – у *C. granii* с наибольшим значением V .

Табл. 1 Средние значения параллельных измерений концентрации клеток в культуре (N , $\times 10^3$ кл $\times$ л $^{-1}$), объёма клетки (V , мкм 3), концентрации сухой биомассы водорослей ($C_{св}$, мг $\times$ л $^{-1}$), концентрации золы (C_z , мг $\times$ л $^{-1}$). Число измеренных клеток для расчёта среднего объёма клетки (n_v) и стандартные отклонения (s)
Table 1 Parallel measurements mean values of the number of cells in culture (N , $\times 10^3$ cells $\times$ l $^{-1}$), cellular volume (V , μm^3), dry biomass concentration ($C_{св}$, mg $\times$ l $^{-1}$), ash concentration (C_z , mg $\times$ l $^{-1}$) and standard deviations (s) are presented. n_v – the number of measured cells to calculate V

Вид	N (s)	V (s)	n_v	$C_{св}$ (s)	C_z (s)
<i>Ph. tricornutum</i>	1336000 (78294)	22 (4)	30	12.54 (1.19)	1.13 (0.13)
<i>Ch. calcitrans</i>	356000 (11401)	43 (25)	60	6.12 (0.15)	1.90 (0.09)
<i>S. costatum</i>	72250 (778)	411 (106)	30	7.88 (0.81)	2.43 (0.26)
<i>P. seriata</i>	30067 (1677)	613 (330)	40	5.45 (0.10)	1.55 (0.10)
<i>Th. weissflogii</i>	44867 (1677)	973 (373)	60	9.48 (0.40)	1.92 (0.16)
<i>Ch. curvisetus</i>	8910 (56)	2669 (961)	60	6.92 (0.37)	1.92 (0.20)
<i>N. longissima</i>	1364 (70)	4518 (1969)	30	3.88 (0.32)	1.22 (0.06)
<i>C. pelagica</i>	4733 (343)	4580 (1479)	100	2.49 (0.20)	0.61 (0.12)
<i>D. brightwellii</i>	2655 (7)	41945 (20151)	60	8.80 (0.92)	2.40 (0.24)
<i>C. janischii</i>	224 (10)	212216 (22934)	30	11.12 (1.11)	2.36 (0.80)
<i>C. granii</i>	155 (7.1)	817145 (37497)	30	13.43 (0.93)	4.02 (0.28)

Табл. 2 Средние значения сухой биомассы клетки ($M_{св}$, пг $\times$ кл $^{-1}$), массы углерода в клетке (M_c , пг $\times$ кл $^{-1}$), массовой концентрации углерода в клетке (W_c , пг $\times$ мкм $^{-3}$ $\times$ кл $^{-1}$) и стандартное отклонение (s)
Table 2 Mean values per cell of dry biomass ($M_{св}$, pg $\times$ cell $^{-1}$), carbon mass (M_c , pg $\times$ cell $^{-1}$), carbon mass concentration (W_c , pg $\times$ μm^{-3} $\times$ cell $^{-1}$) and standard deviation (s)

Вид	$M_{св}$ (s)	M_c	$W_c \times 10^{-2}$
<i>Ph. tricornutum</i>	9 (1)	4	18.0
<i>Ch. calcitrans</i>	17 (1)	6	13.0
<i>S. costatum</i>	109 (11)	35	8.6
<i>P. seriata</i>	181 (11)	61	9.9
<i>Th. weissflogii</i>	211 (12)	79	8.1
<i>C. pelagica</i>	526 (57)	187	4.1
<i>Ch. curvisetus</i>	777 (42)	264	9.9
<i>N. longissima</i>	2845 (276)	917	20.0
<i>D. brightwellii</i>	3315 (347)	1133	2.7
<i>C. janischii</i>	49643 (543)	18380	8.7
<i>C. granii</i>	86645 (7160)	28534	3.5

N. longissima – 0.63, минимальное для *D. brightwellii* – 0.08, *Ch. calcitrans* – 0.40 и *Ph. tricornutum* – 0.43, для остальных 7 видов – в диапазоне от 0.11 до 0.30.

Максимальные значения W_c наблюдались у *N. longissima* и *Ph. tricornutum*, минимальные – у крупных видов *D. brightwellii* и *C. granii*. Относительное стандартное отклонение массовой концентрации органического вещества в клетке ($W_{об}$) изменялось от 13.2 (у *C. granii*) до 58.5 % (у *Ch. calcitrans*).

На основании изложенного выше материала (см. табл. 1 и 2) получены уравнения регрессии $\lg_{10}Y = \lg_{10}a + b \times \lg_{10}V$, где Y – $M_{св}$, M_c , W_c (табл. 3).

Отношение $M_{св}$ к V максимальное для

Табл. 3 Коэффициенты $\lg_{10}a$ и b , доверительные интервалы коэффициентов $\lg_{10}a$ и b (95 %), p -значимость коэффициентов $\lg_{10}a$ и b , квадраты коэффициентов корреляции (r^2), критерий Фишера (F) уравнений регрессии $\lg_{10}Y = \lg_{10}a + b \times \lg_{10}V$ (где Y – $M_{св}$, M_c , W_c)
Table 3 $\lg_{10}a$ and b coefficients, $\lg_{10}a$ and b 95 % confidence intervals ($\pm$ C.I.), p -significance of $\lg_{10}a$ and b , squares of correlation coefficients r^2 , results of Fisher's exact test (F) for regression equation $\lg_{10}Y = \lg_{10}a + b \times \lg_{10}V$, where Y are the dry biomass per cell ($M_{св}$, pg $\times$ cell $^{-1}$), the carbon mass per cell (M_c , pg $\times$ cell $^{-1}$), the carbon concentration per cell (W_c , pg $\times$ μm^{-3} $\times$ cell $^{-1}$)

Y	$\lg_{10}a$	b	Доверительный интервал (95 %) $\pm$ C.I.		p – значимость ($p=0.05$)		r^2	F
			$\lg_{10}a$	b	$\lg_{10}a$	b		
$M_{св}$	-0.209	0.878	± 0.115	± 0.426	0.29	0.00	0.97	299
M_c	-0.653	0.872	± 0.114	± 0.423	0.01	0.00	0.97	299
W_c	-0.644	-0.128	± 0.114	± 0.423	0.01	0.03	0.42	6

Значения коэффициента «b» регрессий $\lg_{10}M_{cb}$ и $\lg_{10}M_c$ от $\lg_{10}V$ находятся в диапазоне от 0 до 1, по шкале Чеддока для этих зависимостей $r^2 \in (0.91; 0.99)$, что соответствует сильной связи. Поскольку р-значимость для $\lg_{10}a$ регрессии $\lg_{10}M_{cb}$ от $\lg_{10}V$ больше $p=0.05$, то его можно считать равным нулю. С увеличением V значения M_{cb} и M_c возрастают. Связь по шкале Чеддока между $\lg_{10}W_c$ и $\lg_{10}V$ умеренная – $r^2 \in (0.31; 0.50)$, коэффициент «b» меньше нуля. С увеличением V значения W_c уменьшаются.

Зависимость массы углерода органического вещества в клетке от её объёма ($M_c = a \times V^b$) (1). Ранее сообщалось, что точность расчёта органического углерода от объёма клетки с использованием зависимости (1) связана в некоторой степени с видовым составом [13]. Известно, что коэффициенты $\lg_{10}a$ и «b», рассчитанные для видов Bacillariophyta, отличаются от коэффициентов, полученных для других отделов фитопланктона [4, 9]. Имеются также различия в коэффициентах, полученных разными авторами для видов Bacillariophyta (табл. 4).

Табл. 4 Коэффициенты $\lg_{10}a$, b, их доверительные интервалы ($\pm C.I.$), значения квадрата коэффициента корреляции (r^2) уравнений регрессии $\lg_{10}M_c = \lg_{10}a + b \times \lg_{10}V$, полученные для видов Bacillariophyta
Table 4 Values of $\lg_{10}a$, b and of their 95 % confidence intervals ($\pm C.I.$) for equations of regression $\lg_{10}M_c = \lg_{10}a + b \times \lg_{10}V$ and squares of correlation coefficients r^2 were obtained for Bacillariophyta species

Уравнение №	Литературный источник	$\lg_{10}a \pm C.I.$	$b \pm C.I.$	r^2	n
1	[13]	-0.42	0.758 ± 0.032	–	96
2	[4]	$-0.88 \pm 1.03^*$	0.890 ± 0.217	0.93	9
¹ 2'	[4]	-1.33 ± 1.10	1.011 ± 0.251	0.94	8
3	[11]	-0.42		0.98	6
4	[9]	-0.54 ± 0.10	0.811 ± 0.028	0.97	94
² 5	[9]	-0.93 ± 0.47	0.881 ± 0.093	0.94	26
6	[7]	-0.86 ± 0.36	0.963 ± 0.147	0.97	8
7	[11]	-0.42 ± 0.08	0.850 ± 0.020	0.98	112
8	Настоящая работа	-0.65 ± 0.11	0.872 ± 0.423	0.97	11
³ 9	Настоящая работа	-0.70 ± 0.39	0.895 ± 0.108	0.98	10
⁴ 10	Настоящая работа	-0.64 ± 0.31	0.863 ± 0.119	0.99	6
⁵ 11	Настоящая работа	$-0.62 \pm 2.86^*$	0.865 ± 0.605	0.87	5
⁶ 12	Настоящая работа	-0.68 ± 0.40	0.862 ± 0.094	0.95	20

¹2' – [4] без *Coscinodiscus oculus-iridis* Ehrenberg 1840, ²5 – $V > 3000 \text{ мкм}^3$, ³9 – без *D. brightwellii*, ⁴10 – $V < 3000 \text{ мкм}^3$, ⁵11 – $V > 3000 \text{ мкм}^3$, ⁶12 – объединённые данные из табл. 1 и 2 и [4], n – количество измерений, * – р-значимость ($\lg_{10}a > 0.05$)

¹2' – Data of [4] without *Coscinodiscus oculus-iridis* Ehrenberg 1840, ²5 – $V > 3000 \text{ }\mu\text{m}^3$, ³9 – this investigation without *D. brightwellii*, ⁴10 – this investigation for $V < 3000 \text{ }\mu\text{m}^3$, ⁵11 – this investigation for $V > 3000 \text{ }\mu\text{m}^3$, ⁶12 – united data of [4] and our study (tables 1 & 2), n – the number of measurements, * – p-relevance ($\lg_{10}a > 0.05$)

Для уравнения 12 (табл. 4) построен график зависимости значения доверительного интервала $\lg_{10}(M_c)_k$ (обозначен как $\lg_{10}(M_c)_k$)

Для черноморских видов Bacillariophyta получена зависимость (1) [4]. Отметим, что если убрать из данных [4] вид *C. oculus-iridis* ($V = 9.47 \times 10^6 \text{ мкм}^3$), то это приводит к существенному изменению значений коэффициентов (табл. 4, урав. 2 и 2'). Как следствие, погрешность расчётов биомассы в единицах углерода по уравнению 2 увеличивается в районах, где этот вид в Чёрном море не известен.

Автор объединил значения M_c и V для видов Bacillariophyta, исследованных в [4], и представленные в табл. 1 и 2 (рис. 1а). Рассчитаны коэффициенты уравнения регрессии $\lg_{10}M_c$ от $\lg_{10}V$ для 15 черноморских видов Bacillariophyta в диапазоне значений V от 22 до $9.47 \times 10^6 \text{ мкм}^3$ (табл. 4, урав. 12). Вследствие неизбежности погрешности при определении коэффициентов уравнений регрессий, необходимо рассматривать каждое значение $\lg_{10}(M_c)_k$ для одного значения $\lg_{10}V_k$ так же, как случайную величину [3].

от V_k (рис. 2). Минимальные величины $\lg_{10}(M_c)_k$ находятся в диапазоне значений V от 10^3 до 10^5 мкм^3 .

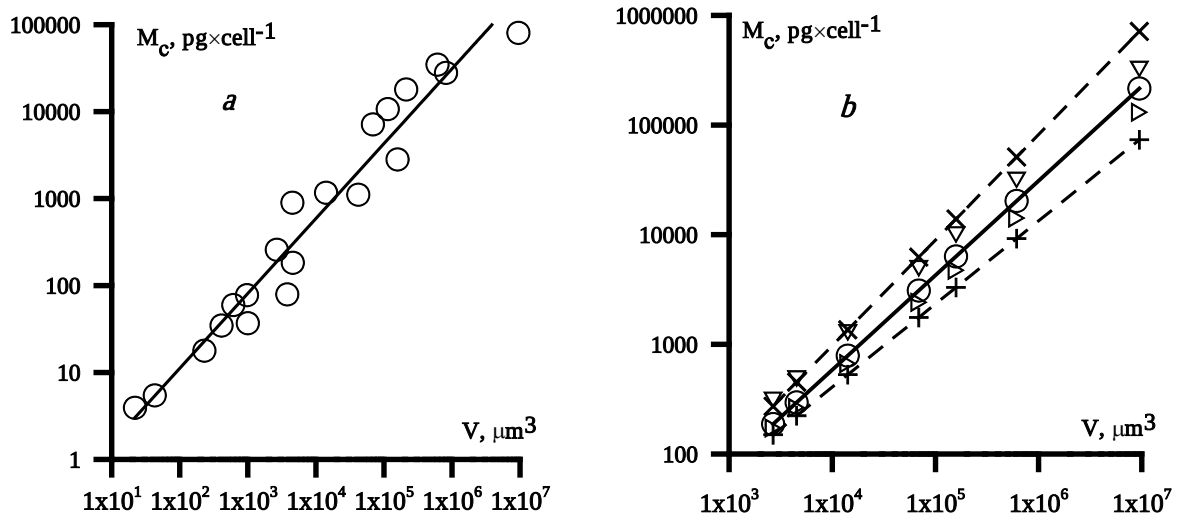


Рис. 1 Регрессии $\lg_{10}M_c = \lg_{10}a + b \times \lg_{10}V$, полученные разными авторами: (рис. 1а) $\bigcirc$ – настоящая работа (табл. 4, урав. 12); (рис. 1б) $\bigcirc$ – настоящая работа (табл. 4, урав. 12), $+$ – (табл. 4, урав. 1), $\times$ – (табл. 4, урав. 6), $\triangleright$ – (табл. 4, урав. 4), ∇ – (табл. 4, урав. 7)
 Fig. 1 There are $\lg_{10}M_c = \lg_{10}a + b \times \lg_{10}V$ regressions on figures which were obtained by different authors: (fig. 1а) $\bigcirc$ – (table 4, eq. 12); (fig. 1б) $\bigcirc$ – (table 4, eq. 12), $+$ – (table 4, eq. 1), $\times$ – (table 4, eq. 6), $\triangleright$ – (table 4, eq. 4), ∇ – (table 4, eq. 7)

Поэтому точность расчётов биомассы в единицах углерода будет зависеть от разницы между средними значениями $\lg_{10}V$ некоторой выборки видов отдела Bacillariophyta фитопланктона и выборки, взятой для расчёта уравнения регрессии, из-за расширения границ доверительного интервала (рис. 2).

Статистическое сравнение степенных коэффициентов уравнений 4 и 7 (табл. 4), для которых рассчитаны наименьшие из всех представленных доверительных интервалов (табл. 4, С.І. для «б» урав. 4 и 7), показало их статистически значимое различие ($F=1.86 > F_{кр}=1.39$, и $t=2.97 > t_{кр}=1.97$ для $p=0.05$). В целом, можно отметить близость линий регрессий в диапазоне значений V от 102 до 104 мкм³ (рис. 1б).

Объяснить это можно преобладанием в выборках видов с близкими значениями M_c и W_c в выше указанном диапазоне значений объёма клеток. Различия между линиями регрессий (рис. 1б) в диапазоне значений объёма клеток от 104 до 107 мкм³, очевидно, связаны с видовыми различиями значений M_c и

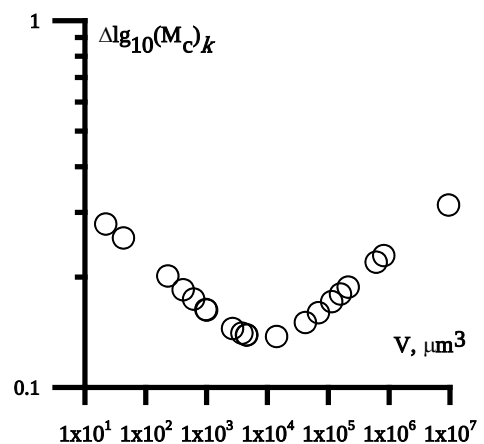


Рис. 2 Зависимость изменения значения доверительного интервала $\Delta \lg_{10}(M_c)_k$ от V_k (мкм³) для уравнения 12 (табл. 4)
 Fig. 2 Dependence of confidence interval $\Delta \lg_{10}(M_c)_k$ for $\lg_{10}(M_c)_k$ values of equation 12 (table 4) on $V(\mu m^3)$

и W_c , чем можно объяснить выше приведённое статистическое различие степенных коэффициентов уравнений 4 и 7 (табл. 4). Например, применяя уравнение 4 (табл. 4) для расчёта M_c вида *C. janischii* с $V=212216$ мкм³ (табл. 2), получается доверительный интервал $M_c=6012 \pm 696$ пг кл⁻¹, который примерно в три раза отличается от значения – 18380 пг кл⁻¹ (табл. 2).

Уравнение 8 из всех представленных (табл. 4) позволяет получить наиболее близкий к значению из табл. 2 доверительный интервал $M_c=9816\pm4277$ пг кл–1 для этого вида. В обоих случаях наблюдается большая погрешность в расчёте.

В работе [9] низкое значение коэффициента «b» уравнения 1 (табл. 4) авторы объясняют меньшей концентрацией углерода в клетках со значениями объёма больше 3000 мкм³, особенно у *D. brightwellii*, по сравнению с видами с объёмом клетки меньше 3000 мкм³. Вид *D. brightwellii* из данных расчёта уравнения регрессии (табл. 4, урав. 4) в [9] исключили. В настоящем исследовании автор повторил действия, выполненные в [9]: исключил из данных *D. brightwellii*, разделил виды по размерам со значениями *V* больше и меньше 3000 мкм³ (табл. 1

и 2). В результате значения коэффициентов соответствующих уравнений и r^2 изменились (табл. 4, урав. 8, 9, 10, 11).

Примером межвидовой специфичности M_c в работе [12] являются виды *Striatella unipunctata* (Lyngbye) C. Agardh 1832 и *D. brightwellii* с одинаковыми значениями *V* и в три раза отличающимися W_c [12].

Массовая концентрация углерода органического вещества в клетке – $(W_c=a_1 \times V^{b_1})$ (2)).

Известно, что теснота линейной связи между двумя переменными показателями определяется значением r^2 . При функциональной связи значение $r^2 \in [0.99; 1]$. В нашем случае выявлена лишь умеренная ($r^2 \in (0.31; 50)$) отрицательная корреляция значений W_c от *V* (см. табл. 3; табл. 5 урав. 3; рис. 3а).

Табл. 5 Коэффициенты $\lg_{10}a$, *b*, их доверительные интервалы ($\pm C.I.$), *p*-значимость коэффициентов $\lg_{10}a$ и *b* (95%), квадрат коэффициента корреляции r (r^2), критерий Фишера (*F*) уравнений регрессии $\lg_{10}W_c = \lg_{10}a + b \times \lg_{10}V$ и количество измерений (*n*)

Table 5 Values of $\lg_{10}a$, *b* and of their 95 % confidence intervals ($\pm C.I.$), *p*-significance of $\lg_{10}a$ and *b*, squares of correlation coefficients r (r^2), results of Fisher's exact test (*F*) and the number of measurements (*n*) for equations of regression $\lg_{10}W_c = \lg_{10}a + b \times \lg_{10}V$

Уравнение №	10								
			$\lg_{10}a$	<i>b</i>	$\lg_{10}a$	<i>b</i>			
1	-0.281	-0.244	± 0.205	± 0.052	0.01	0.00	0.72	90	37
2	-0.387	-0.229	± 0.252	± 0.060	0.00	0.00	0.70	61	28
3	-0.676	-0.138	± 0.395	± 0.094	0.00	0.01	0.35	9	20
4	-0.514	-0.217	± 0.146	± 0.040	0.00	0.00	0.48	112	122
5	-0.527	-0.183	± 0.134	± 0.039	0.00	0.00	0.31	85	190

Источник [12] представлен как общим уравнением (1), так и только уравнением для Bacillariophyta (2). Приведены уравнения, полученные в результате объединения данных разных авторов: настоящей работы и [4] только для Bacillariophyta (урав. 3, рис. 3 а); настоящей работы, [4, 8, 10, 12, 13] только для Bacillariophyta (урав. 4, рис. 3с); настоящей работы, [4, 8, 9, 10, 12, 13] по всем отделам фитопланктона (урав. 5, рис. 3d) Literary source [12] is presented both for all divisions (equation 1) and only for Bacillariophyta (equation 2). Equations were obtained by uniting of several authors data were presented by combined this work and [4] Bacillariophyta data (the equation 3, fig. 3a); combined this work, [4, 8, 10, 12, 13] Bacillariophyta data (the equation 4, fig. 3c); combined this work, [4, 8, 9, 10, 12, 13] data for all phytoplankton divisions (the equation 5, fig. 3d)

В работе [12] также не выявлено функциональной связи между W_c и *V* (табл. 5, урав. 1 и 2). Объединение данных W_c и *V*, взятых из работ [4, 8, 10, 12, 13] и настоящего исследования, по видам Bacillariophyta не приводит к повышению r^2 (см. табл. 5 урав. 4, рис. 3с). Из этого следует, что результаты измерения

био-массы монокультуры в единицах углерода точными физико-химическими методами анализа будут отличаться от результатов расчёта с применением уравнений регрессий (табл. 4).

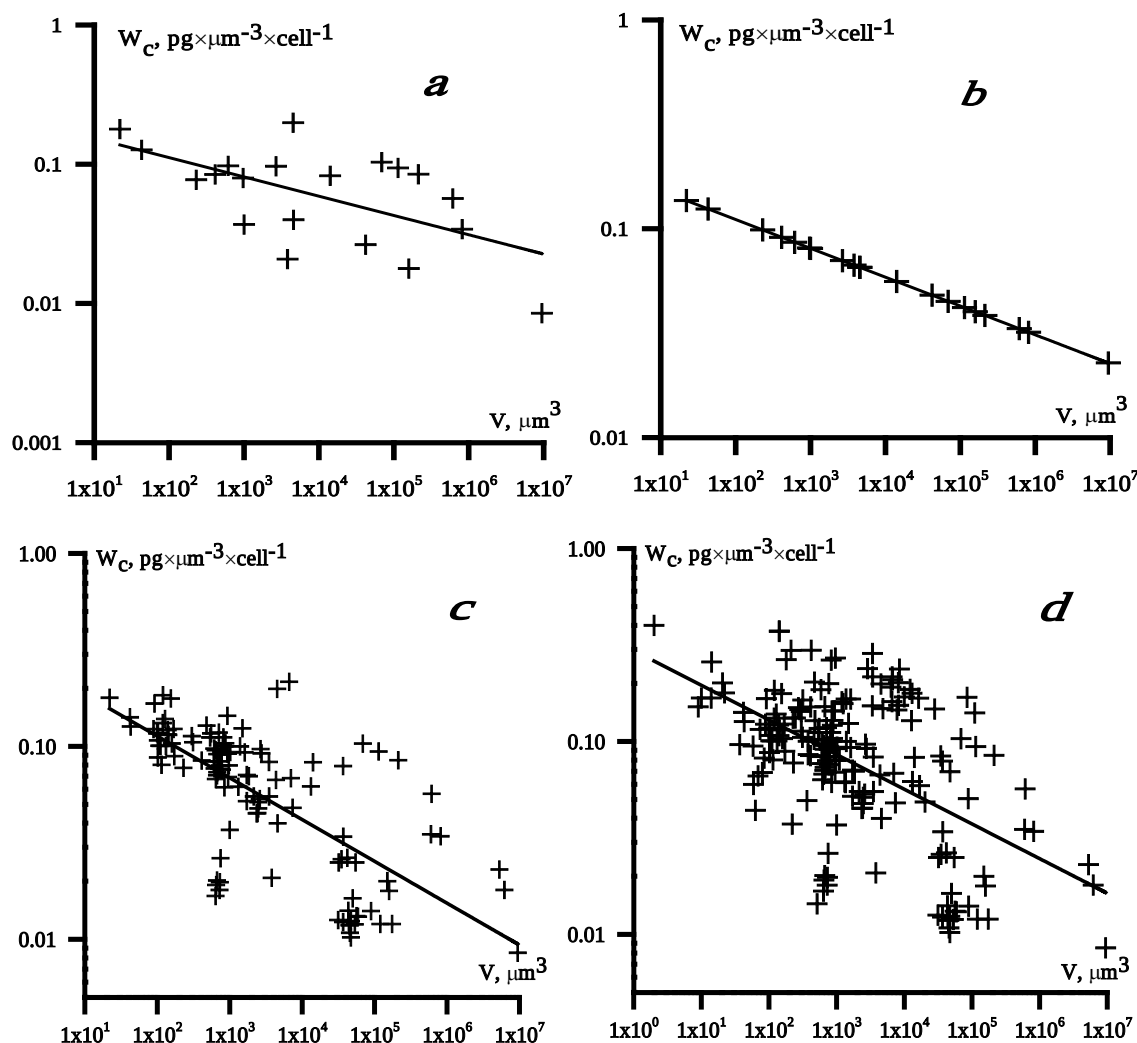


Рис. 3 Зависимости изменения W_c ($\text{пг} \times \text{мкм}^{-3} \times \text{кл}^{-1}$) от V (мкм^3): рис. 3a – фактические значения W_c (табл. 1, табл. 2 и [4]); рис. 3b – значения W_c , рассчитанные с применением уравнения 12 (табл. 4) для тех же значений V на рисунке 3a; рис. 3c – уравнение №4 (табл. 5); рис. 3d – уравнение №5 (табл. 5)

Fig. 3 Graphical dependencies of carbon mass concentration per cell ($W_c, \text{pg} \times \mu\text{m}^{-3} \times \text{cell}^{-1}$) on the volume ($V, \mu\text{m}^3$). Fig. 3a Experimental values (table. 1, table. 2 & [4]). Fig. 3b Calculated values with the equation 12 (table. 4) for same V values of (fig. 3a). Fig. 3c – the equation №4 (table 5). Fig. 3d – the equation №5 (table 5)

Поэтому расчётные значения M_c , получаемые по уравнениям из табл. 4, и экспериментальные значения M_c , на основании которых получены соответствующие уравнения регрессий, значительно отличаются для тех же исходных экспериментальных значений V (см. выше расчёты для *S. janischii*). Это можно объяснить тем, что усреднённые теоретические значения W_c , рассчитанные, например, по уравнению 12 (табл. 4), связаны функциональной степенной зависимостью с V ($r^2=1$, рис. 3b). Фактически, такой тесной связи не наблюдается (табл. 5 урав. 3, рис. 3a).

Отсутствие функциональной связи между W_c и V объясняет, почему видовой состав водорослей влияет на значения коэффициентов уравнения зависимости (1) (табл. 4), что следует из равенств (3, 4). И точность расчёта биомассы в единицах углерода зависит от разности между фактическим значением W_c (табл. 2) рассчитанным, например, с применением уравнения 12 (табл. 4) усреднённым значением W_c для соответствующего значения V (рис. 3a, 3b). Поэтому, как отмечено в [13], точность расчётов биомассы в единицах углерода по уравнению 1 (табл. 4), зависит в некоторой степени от видовой состава из-за видоспецифичности значений W_c .

Точность косвенных измерений W_c и M_c в культурах и поэтому точность расчётов массы углерода в клетке с использованием зависимостей (1) и (2) ограничена неоднородностью клеток по размерам согласно закону распространения неопределённостей [3] (см. в табл. 1 (s) для V). Однако не для всех видов известно, как изменяются значения W_c в жизненном цикле диатомовых водорослей, в течение которого клетки меняют свои размеры. В [12, 13] приводятся данные только для 9 видов Bacillariophyta, показывающие как может изменяться W_c и объём клетки.

В работе [9] более низкое значение степенного коэффициента «b» зависимости (1) для отдела Bacillariophyta по сравнению с другими отделами авторы объясняют более низким содержанием углерода (W_c) у видов с большими объёмами клеток ($>3000 \text{ мкм}^3$). Это логично, так как чем больше с возрастанием значений в некотором диапазоне V уменьшается W_c , тем меньше степенной коэффициент (тангенс угла наклона регрессии) зависимости (2) и значительней отличается степенной коэффициент «b» зависимости (1) от единицы, что следует из математической связи между зависимостями (1) и (2). Однако при сравнении коэффициентов надо учитывать, что отсутствует функциональная и наблюдается умеренная отрицательная корреляция значений W_c от V во всех сравниваемых отделах. Поэтому коэффициенты уравнений зависимости (2) видоспецифичны и для других отделов, например, Dinophyta [4, 9]. Сравниваемые коэффициенты уравнений зависимости (1) (например, в табл. 4 урав. 2 и урав. 2', урав. 6, урав. 10, урав. 11), как первообразной зависимости (2), что можно показать следующим равенством:

$$\int_0^{V_i} \int_0^{V_j} W_{c(i)} \times dV \approx \sum_{i=1}^n \frac{a_1}{b_1+1} \times V_i^{b_1+1} = \sum_{i=1}^n a \times V_i^b = \sum_{i=1}^n M_{c(i)}$$

где n – количество клеток, i – порядковый номер из множества n клеток, – связаны с диапазоном значений объёмов клеток,

в пределах которого нелинейно варьируют относительно регрессии зависимости (2) видоспецифичные значения W_c (рис. 3 а, с, d).

Таким образом, при сравнении коэффициентов степенных уравнений как внутри одного отдела, так и между разными отделами фитопланктона, полученных для разных выборок видов, правильней брать одинаковые диапазоны V, чтобы увидеть разницу между степенными коэффициентами рассматриваемых уравнений в работах [4, 9] с учётом видоспецифичности коэффициентов независимо от диапазона значений V. Если бы зависимость (2) являлась несмещённой статистической точечной оценкой W_c , то диапазон значений V не влиял бы на значения сравниваемых коэффициентов зависимости (1), и в этом случае можно сравнивать коэффициенты для разных диапазонов значений V.

Выводы. 1. Показано, что зависимости $M_c = a \times V^b$ и $W_c = a_1 \times V^{b_1}$ взаимосвязаны, представляют собой одну размерную степенную функцию органического вещества клетки. Связь между массовой концентрацией органического вещества в клетке и её объёмом для одиннадцати видов Bacillariophyta в промежутке объёмов клеток от 22 до $8.2 \times 10^5 \text{ мкм}^3$ ($r^2 = 0.42$) слабая, что согласуется с многочисленными литературными данными. Как следствие, коэффициенты степенных уравнений зависимости между массой органического вещества в клетке и её объёмом ($M_c = a \times V^b$) также видоспецифичны, несмотря на близкие к единице значения r^2 . **2.** При расчётах биомассы видов Bacillariophyta в единицах углерода органического вещества, используя данную зависимость, можно получить ориентировочные оценки. Для более точных расчётов биомассы в углеродных единицах через объём клетки необходимо использовать фактические значения, например из табл. 2, массовой концентрации органического вещества и углерода в клетке для отдельно взятого вида.

Благодарности. Выражаю благодарность д.б.н. З.З. Финенко и рецензентам за ценные замечания к статье, позволившие улучшить восприятие представленного в ней материала,

вед. инж. О.А. Галатонову – за предоставленные культуры водорослей, Н.А. Давидович (Карадагский природный заповедник НАН Украины) – за предоставленную культуру *Nitzschia longissima*.

1. Брянцева Ю. В., Лях А. М., Сергеева А. В. Расчёт объёмов и площадей поверхности одноклеточных водорослей Чёрного моря. – Севастополь: Препр./ НАН Украины. Институт Биологии Южных морей, 2005. – 25 с.
2. Винберг Г. Г. Обозначения, единицы измерения и эквиваленты, встречаемые при изучении продуктивности пресных вод. Л.: Сов. нац. комитет по МБП, 1972. – 34 с.
3. Золотов Ю. А., Дорохова Е. Н., Фадеева В. И., Большова Т. А., Брыкина Г. Д., Гармаш А. В., Долманова И. Ф., Иванов В. М., Шпигун О. А. Основы аналитической химии. В 2-х т. Т.1. Общие вопросы. Методы разделения / гл. ред. Золотов Ю.А. – 3-е изд., перераб. и доп. М.: Высш. шк., 2004. – 361 с.
4. Павловская Т. В., Кондратьева Т. М. Зависимость содержания органического углерода от объёма клеток массовых видов фитопланктона Чёрного моря // Океанология. – 1981. – 21, вып. 3. – С. 523 – 528.
5. Парсонс Т. Р., Такахаси М., Харгрейв Б. Химический состав / Нейман А. А., Агатова А. И. Биологическая океанография. – М.: Лёгкая и пищ. пром-сть, 1982. – С. 50 – 82.
6. Anderson L. A. On the hydrogen and oxygen content of marine phytoplankton // Deep-Sea Research I. – 1995. – 42, 9. – P. 1675 – 1680.
7. Finkel Z. V. Light absorption and size scaling of light-limited metabolism in marine diatoms // Limnol. Oceanogr., 2001. – 46, 1. – P. 86 – 94.
8. Ho T. Y., Quigg A. Finkel Z. V., Milligan A. J., Wyman K., Falkowski P. G., Morel F. M. The elemental composition of some marine phytoplankton // J. Phycol. – 2003. – 39. – P. 1145 – 1159.
9. Menden-Deuer S., Lessard E. J. Carbon to volume Relationships for dinoflagellates, diatoms and other protest plankton // Limnol. Oceanogr. – 2000. – 45, 3. – P. 569 – 579.
10. Montagnes D. J. S., Berges J. A., Harrison P. J., Taylor F. J. R. Estimating carbon, nitrogen, protein and chlorophyll *a* from volume in marine phytoplankton // Limnol. Oceanogr. – 1994. – 39, 5. – P. 1044 – 1060.
11. Montagnes D. J. S., Franklin D. J. Effect of temperature on diatom volume, growth rate, and carbon and nitrogen content: Reconsidering some paradigms // Limnol. Oceanogr. – 2001 – 46, 8. – P. 2008 – 2018.
12. Mullin M. M., Sloan P. R., Eppley R. W. Relationship between carbon content, cell volume, and area in phytoplankton // Limnol. Oceanogr. – 1966. – 11. – P. 307 – 311.
13. Strathmann R. R. Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume // Limnol. Oceanogr. – 1967. – 12, 3. – P. 411 – 418.

Поступила 09 ноября 2012 г.

После доработки в окончательном виде

10 октября 2013 г.

Залежність концентрації органічної речовини в клітині від її об'єму для чорноморських видів Bacillariophyta. А. Б. Кожемяка. Для одинадцяти чорноморських видів Bacillariophyta, об'єми клітин котрих змінювались від 22 до 8.2×10^5 $\mu\text{м}^3$, розраховані рівняння залежностей маси органічного вуглецю (M_c , $\text{пг} \times \text{кл}^{-1}$) та масової концентрації органічного вуглецю в клітині (W_c , $\text{пг} \times \text{мкм}^{-3} \times \text{кл}^{-1}$) від її об'єму (V , мкм^3): $M_c = 0.22 \times V^{0.872}$ ($r^2 = 0.97$) та $W_c = 0.23 \times V^{-0.128}$ ($r^2 = 0.42$). З аналізу регресій $\lg_{10} M_c = \lg_{10} a + b \times \lg_{10} V$ та $\lg_{10} W_c = \lg_{10} a + b \times \lg_{10} V$ випливає, що при оцінці біомаси водоростей, вираженої через масу вуглецю з використанням рівняння $M_c = 0.22 \times V^{0.872}$, можуть виникати похибки.

Ключові слова: біомаса, об'єм клітини, масова концентрація органічної речовини в клітині, масова концентрація вуглецю в клітині

Dependence of cell organic matter concentration on cellular volume of Black Sea Bacillariophyta species. A. B. Kozhemyaka. For eleven Black Sea species of Bacillariophyta algae with cellular volumes are ranged from 22 to 8.2×10^5 $\mu\text{м}^3$ dependences of the carbon mass per cell (M_c , $\text{pg} \times \text{cell}^{-1}$) and of the carbon mass concentration per cell (W_c , $\text{pg} \times \mu\text{м}^{-3} \times \text{cell}^{-1}$) on the cellular volume (V , $\mu\text{м}^3$) were obtained. These dependences are expressed by the equations $M_c = 0.22 \times V^{0.872}$ ($r^2 = 0.97$) and $W_c = 0.23 \times V^{-0.128}$ ($r^2 = 0.42$) respectively. From the analysis of $\lg_{10} M_c = \lg_{10} a + b \times \lg_{10} V$ and $\lg_{10} W_c = \lg_{10} a + b \times \lg_{10} V$ regressions it follows that when estimating mass of cellular carbon with using the equation $M_c = 0.22 \times V^{0.872}$, the errors may occur.

Keywords: biomass, cellular volume, organic matter mass concentration per cell, carbon mass concentration per cell