



УДК 574.583:579:551.464.6 (262.5)

А. В. Пархоменко, канд. биол. наук, ст. н. с.

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

СЕЗОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПОГЛОЩЕНИЯ МИНЕРАЛЬНОГО ФОСФОРА МИКРОПЛАНКТОНОМ В ГЛУБОКОВОДНОЙ ОБЛАСТИ ЧЁРНОГО МОРЯ

Исследована сезонная изменчивость скорости поглощения минерального фосфора микропланктоном (бактерии, фитопланктон) – (V_m) и времени его оборота (T) в аэробном слое 0 – 100 м глубоководной области Черного моря. Показано, что независимо от сезона в слое 0 – 40 м наблюдался наибольший уровень поглощения фосфора микропланктоном, а в слое 40 – 100 м он резко снижался и не превышал 13 % относительно верхнего слоя. Характер изменений показателей V_m и T в слое 0 – 40 м указывает на снижение метаболической активности микропланктона от лета к зиме. Оценка вклада различных размерных фракций микропланктона в суммарное поглощение фосфатов показала, что летом ключевая роль в поглощении фосфатов принадлежала пико-, а зимой – нано- и микрофракциям. Полученные данные позволяют не только количественно оценить сезонную изменчивость в поглощении минерального фосфора микропланктоном и перераспределение его потока между бактериями и фитопланктоном, но и проследить тенденцию изменения размерной структуры микропланктонного сообщества в течение года. Обсуждается вопрос об обеспеченности фитопланктона фосфором в глубоководной области Чёрного моря.

Ключевые слова: Чёрное море, неорганический фосфор, бактерии, фитопланктон, микропланктон

Биогенным элементам, и, в первую очередь, минеральным соединениям азота и фосфора принадлежит ключевая роль в функционировании планктонного сообщества. Исследования цикла фосфора в водных экосистемах необходимы для выяснения причин и факторов, определяющих уровень первичной продукции и механизм функционирования планктонного сообщества. К основным элементам цикла относятся противоположно направленные и находящиеся в динамическом равновесии потоки фосфора. С одной стороны, фосфор поступает в зону фотосинтеза с глубинными водами, речным стоком, атмосферными осадками, в результате экскреции зоопланктоном, выведения в процессе жизнедеятельности и отмирания планктонных организмов, с другой – происходит его поглощение микропланктоном (фитопланктон, бактерии) и седиментационный вынос [27, 41]. При изучении цикла

фосфора особое внимание уделяется его ключевому звену, а именно, поглощению минерального фосфора планктонными водорослями и бактериями [19, 23, 29, 44]. Известно, что скорость поглощения фосфатов микропланктоном зависит от ряда факторов, основными из которых считаются температура, интенсивность солнечной радиации, концентрация биогенных элементов в морской воде, численность и размерно-видовая структура фитопланктонного сообщества. В Чёрном море, как и в других внутренних морях умеренных широт, перечисленные выше факторы подвержены сезонной изменчивости и, как следствие, могут оказывать влияние на скорость поглощения фосфатов микропланктоном. В литературе по этому вопросу имеются разрозненные сведения, полученные в разные сезоны и годы. Учитывая разобщённость данных, нами обобщены и проанализированы основные параметры,

характеризующие поглощение минерального фосфора микропланктоном в Чёрном море.

Цель исследования – на основе собственных и литературных данных оценить изменчивость скорости поглощения минерального фосфора микропланктоном и время его оборачиваемости, вклад различных размерных фракций в суммарное поглощение микроп-

ланктоном и обеспеченность фитопланктона фосфором в течение годового цикла в глубоководной области Чёрного моря.

Материал и методы. В статье использованы собственные и литературные данные по поглощению неорганического фосфора микропланктоном, полученные в Чёрном море за период с 1980 по 1997 гг. (табл. 1).

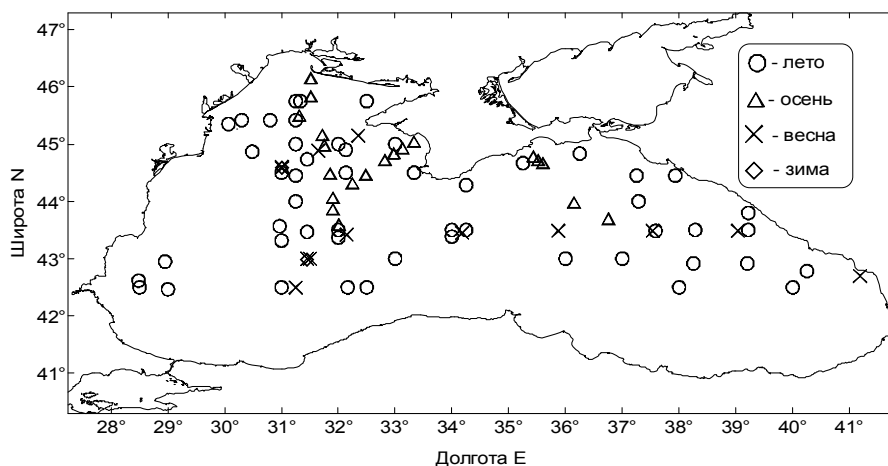
Табл. 1 Информация о рейсах и времени проведения исследований по поглощению неорганического фосфора микропланктоном в глубоководной области Чёрного моря

Table 1 Information about the cruises and the date of conducting of studies of inorganic phosphorus uptake by microplankton in deep-water area in the Black Sea

Название судна, № рейса	Год	Месяц	Показатели	Источники
НИС « Пр. Водяницкий » № 9	1980	август – сентябрь	V_m , P, Хл, PP	[18]
НИС « Пр. Водяницкий » № 25	1987 - 1988	декабрь – январь	V_m , P, Хл, PP	[23]
НИС « Пр. Водяницкий » № 28	1989	май	V_m , P	[23]
НИС « Пр. Водяницкий » № 29	1989	сентябрь – декабрь	V_m , P, Хл, PP	[23]
НИС « Менделеев » № 44	1989	июль – сентябрь	V_m , P, Хл, PP	[30]
НИС « Пр. Водяницкий » № 31	1990	июль	V_m , P, Хл, PP	[22]
НИС « Пр. Водяницкий » № 32	1990	август – сентябрь	V_m , P, Хл, PP	[отчёт по рейсу]
НИС « Пр. Водяницкий » № 35	1991	октябрь – ноябрь	V_m , P, Хл, PP	[19]
НИС « Пр. Водяницкий » № 36	1992	январь – февраль	V_m , P, Хл, PP	[16]
НИС « Пр. Водяницкий » № 37	1992	июль	V_m , P, Хл, PP	[отчёт по рейсу]
НИС « Пр. Водяницкий » № 48	1995	июль – август	V_m , P, Хл	[22]
НИС « Пр. Водяницкий » № 49	1997	апрель – май	V_m , P	[22]

Примечание: V_m – скорость поглощения неорганического фосфора микропланктоном, P – неорганический фосфор, Хл – хлорофилл "а", PP – первичная продукция.

Comments: V_m - uptake rate of inorganic phosphorus by microplankton, P - inorganic phosphorus, Хл - chlorophyll "a", PP - primary production.



На рис. 1 отражена схема станций, на которых проводился отбор проб.

Рис. 1 Схема местоположения станций в Чёрном море
Fig. 1 The scheme of stations in the Black Sea

Пробы морской воды отбирали касетой пластиковых батометров зондирующего комплекса «Neil Brown Mark III» в слое 0 – 100 м с различной дискретностью, которую устанавливали по профилю флуоресценции. Содержание неорганического фосфора в морской

воде измеряли стандартным методом [12] на фотоэлектрическом колориметре КФК-2. В пробах морской воды, отобранных из верхнего перемешанного слоя (ВПС) при малом содержании фосфатов, когда чувствительность

стандартного метода была недостаточна, для его измерения использовали подход, основанный на радиохимическом методе изотопного разбавления [14]. Методика измерения скорости поглощения фосфатов микропланктоном (бактерии, фитопланктон) подробно рассматривается в [16, 19]. Расчёт скорости проводили с учётом кинетики поглощения ^{32}P микропланктоном. В летне-осенний период, когда кинетика поглощения ^{32}P микропланктоном в ВПС, как правило, имела нелинейный характер, равновесное состояние в его поглощении наступало через 1.5 – 6 ч. В этих условиях для расчёта перехода радиофосфора в микропланктон полученные данные аппроксимировали зависимостью [7, 20].

$$R_t = R_\infty (1 - e^{-kt}), \quad (1)$$

где R_t – радиоактивность микропланктона в момент времени; $\text{имп}\cdot\text{мин}^{-1}\cdot\text{мл}^{-1}$; R_∞ – равновесное состояние ^{32}P в микропланктоне, $\text{имп}\cdot\text{мин}^{-1}\cdot\text{мл}^{-1}$; k – константа скорости перехода неорганического фосфора в микропланктон, ч^{-1} . Параметры R_∞ и k находили методом наименьших квадратов. Скорость поглощения фосфатов микропланктоном рассчитывали по формуле:

$$V = (R_\infty / R) \cdot k \cdot P, \quad (2)$$

где V – скорость потребления неорганического фосфора микропланктоном, $\text{мкМ}\cdot\text{ч}^{-1}$; (R_∞ / R) – доля радиоактивного фосфора принимающая участие в его обороте планктонными организмами; R – радиоактивность ^{32}P в морской воде в момент времени, равно нулю, $\text{имп}\cdot\text{мин}^{-1}\cdot\text{мл}^{-1}$; P – концентрация неорганического фосфора в морской воде, мкМ .

В условиях линейного поглощения ^{32}P микропланктоном, что характерно для холодного периода года в ВПС, а также в слое термоклина и под ним, для расчёта скорости поглощения использовали формулу [29]

$$V = (r - r_1) \cdot P / (R \cdot U \cdot t), \quad (3)$$

где V – скорость поглощения фосфатов микропланктоном, $\text{мкМ}\cdot\text{ч}^{-1}$; r – радиоактивность ^{32}P в микропланктоне, $\text{имп}\cdot\text{мин}^{-1}$; r_1 – радиоактивность ^{32}P , сорбированная на фильтрах и планктонных организмах, $\text{имп}\cdot\text{мин}^{-1}$; R – радиоак-

тивность ^{32}P в воде в момент времени, равно нулю, $\text{имп}\cdot\text{мин}^{-1}\cdot\text{л}^{-1}$; P – содержание неорганического фосфора в морской воде, мкМ ; U – объём профильтрованной воды, л; t – время экспозиции опытных склянок, ч.

Время оборота фосфатов (T , ч) рассчитывали по формуле:

$$T = P/V, \quad (4)$$

где P – содержание неорганического фосфора в морской воде, мкМ ; V – скорость его поглощения микропланктоном, $\text{мкМ}\cdot\text{ч}^{-1}$,

Вклад различных размерных групп микропланктона в суммарное поглощение фосфатов оценивали по измерению ^{32}P на мембранных фильтрах с размером пор 0.2, 3 мкм и на капроновом сите с размером ячеек 20 мкм . Вакуумное разрежение в процессе фильтрации через фильтры с размером пор 0.2 мкм не превышало $0.35 \text{ кг}\cdot\text{см}^{-2}$; 3 мкм – $0.1 \text{ кг}\cdot\text{см}^{-2}$. Фильтрацию морской воды через капроновое сито проводили без вакуумного разрежения. Для оценки процентного вклада размерных фракций микропланктона в суммарное поглощение фосфатов за 100 % принимали радиоактивность микропланктона на фильтрах с размером пор 0.2 мкм .

Измерения ^{32}P на мембранных фильтрах и в растворе проводили на пересчётном приборе ПСО-0.2 с торцовым счётчиком СБТ-13 и автоматическом спектральном жидкостно-сцинтилляционном анализаторе 1209-Rack Бета фирмы «LKB Wallac» с использованием сцинтилляционной жидкости OptiPhase «Hisafe II». Максимальная эффективность измерений ^{32}P составляла 97.5 %.

Для характеристики гидрологических, гидрохимических и биологических условий исследуемых районов в работе использованы результаты измерений температуры, солёности, содержания фосфатов и хлорофилла «а» из базы данных отдела экологической физиологии водорослей ИнБИОМ НАН Украины. Непрерывные профили температуры и солёности получены с помощью зонда Mark III, содержание хлорофилла «а» – флуориметрическим методом [40].

Результаты и обсуждение. Вертикальные профили распределения скорости поглощения неорганического фосфора микропланктоном и времени его оборота в аэробном слое глубоководной области моря. Основной массив данных получен в аэробном слое 0 – 100 м глубоководной области Черного моря, не подверженной влиянию трансформированных речных вод. В вертикальной структуре исследованного слоя по характеру распределения температуры были выделены верхний перемешанный слой (ВПС), слой термоклина (СТ) и холодный промежуточный слой (ХПС). Минимальная толщина ВПС и СТ отмечалась в районах подъёма глубинных вод, максимальная – на периферии циклонических круговоротов. В структуре вертикального распределения неорганического фосфора в водной толще 0 – 100 м условно можно выделить два слоя, которые отличались по его содержанию. Анализ собственных и литературных данных показал, что ВПС глубоководной области моря, толщина которого в течение года варьировала от 15 до 40 м, характеризовался относительно равномерным распределением фосфатов, причём

их содержание в течение года изменялось от 0.01 до 0.32 мкМ. Увеличение концентрации фосфатов, как правило, наблюдалось в СТ и непосредственно под ним в ХПС на глубинах 60 – 80 м – от 0.13 до 1.32 мкМ [5, 13, 19, 24]. В тёплый период года (май – октябрь) в слое 0 – 20 м и 20 – 40 м наблюдались их низкие концентрации 0.02 – 0.07 мкМ, а в слое 40 – 80 м отмечалось увеличение от 0.13 до 0.99 мкМ. В холодный период (декабрь – март), по сравнению с тёплым, в слое 0 – 40 м концентрация фосфатов заметно возрастала и варьировала в пределах от 0.11 до 0.45, а в слое 40 – 80 м – от 0.41 до 1.28 мкМ [5, 13].

Анализ полученных нами данных по вертикальному распределению скорости поглощения неорганического фосфора микропланктоном в слое 0 – 100 м показал, что, независимо от сезона, её максимальные значения наблюдались в ВПС. Средние величины скорости и времени его оборота летом составляли $119 \cdot 10^{-4}$ и 1.9, осенью – $89 \cdot 10^{-4}$ и 5, зимой – $15 \cdot 10^{-4}$ мкМ·ч⁻¹ и 33 ч, соответственно (табл. 2).

Табл. 2 Сезонная изменчивость содержания неорганического фосфора в морской воде (P–PO₄, мкМ ± σ), скорости его потребления микропланктоном (V_м, мкМ·ч⁻¹ ± σ), время его оборачиваемости (Т, ч) в различных слоях аэробной зоны глубоководной области Черного моря

Table 2 Seasonal variability of inorganic phosphorus content in the sea water (P – PO₄, μM ± σ), its uptake rate by microplankton (V_м, μM·h⁻¹ ± σ), turnover time (T, h) in different layers of aerobic zone of deep-waters of the Black Sea

Слой, м	n	P – PO ₄	V _м	T
Зима				
ВПС (0 – 30, 40)	20	0.05 ± 0.008	0.0015 ± 0.0004	33
(30, 40 – 100)	19	0.12 – 3.75	0.0002 ± 0.00006	600 – 18750
Лето				
ВПС (0 – 15, 20)	36	0.023 ± 0.009	0.0119 ± 0.0110	1.9
СТ (15, 20 – 30)	20	0.045 ± 0.011	0.0072 ± 0.0027	6.2
ХПС (30 – 100)	21	0.06 – 1.37	0.0005 ± 0.0003	120 – 2740
Осень				
ВПС (0 – 20, 25)	10	0.05 ± 0.03	0.0089 ± 0.0026	5
СТ (20, 25) – (30, 40)	5	0.09 ± 0.03	0.0012 ± 0.0010	74
ХПС (30, 40 – 100)	11	0.06 – 1.51	0.0004 ± 0.0001	150 – 3775

Примечание: n – число измерений, ВПС – верхний перемешанный слой, СТ – слой термоклина, ХПС – холодный промежуточный слой

Comments: n – number of measurements, ВПС – upper mixed layer, СТ – layer of thermocline, ХПС – cold intermediate layer

Летом и осенью в СТ значения скорости снижались в среднем до $72 \cdot 10^{-4}$ и $12 \cdot 10^{-4}$

мкМ·ч⁻¹, а величины времени оборота возрастали до 9 и 74 ч, соответственно (табл. 2).

Морський екологічний журнал, № 2, Т. VIII. 2009

В слое ниже термоклина (40, 50 – 100 м) значения скорости с глубиной распределялись монотонно, независимо от сезона года (рис. 2).

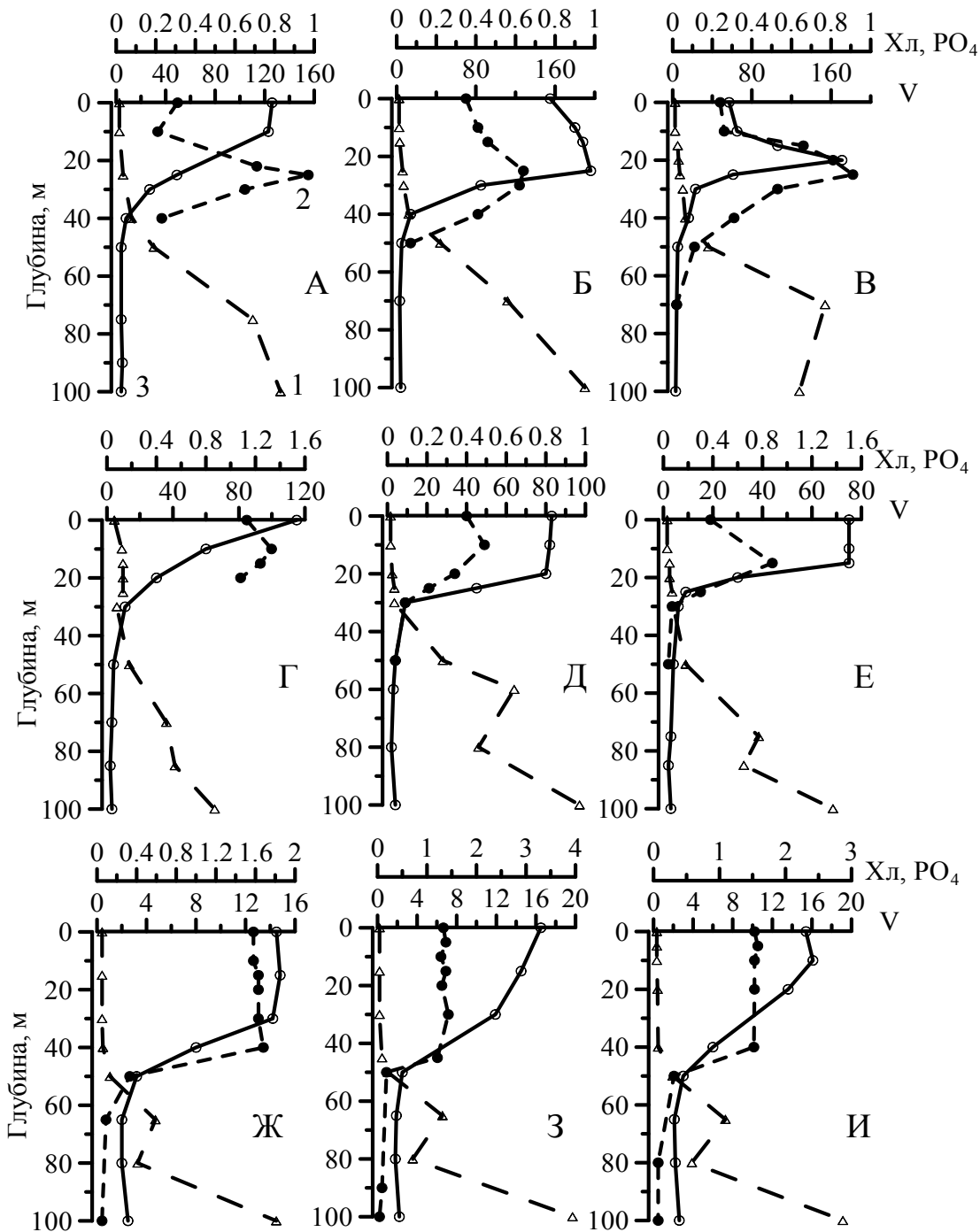


Рис. 2 Типичные профили вертикального распределения неорганического фосфора (PO₄), μM (1), концентрации хлорофилла «а» (Xл), μг·л⁻¹ (2) и скорости поглощения неорганического фосфора микропланктоном (V), ×10⁻⁴ μM·ч⁻¹ (3) в летний (А, Б, В), осенний (Г, Д, Е) и зимний (Ж, З, И) периоды в глубоководной области Черного моря

Fig. 2 Typical vertical distributions of inorganic phosphorus (PO₄), μM (1), chlorophyll "a" concentration (Xл), μg·l⁻¹ (2) and inorganic phosphorus uptake rates by microplankton (V), ×10⁻⁴ μM h⁻¹ (3) in summer (А, Б, В), autumn (Г, Д, Е) and winter (Ж, З, И) in deep-waters of the Black Sea

Уровень поглощения неорганического фосфора микропланктоном в слое 40, 50 – 100 м был значительно ниже, чем в ВПС. Средние величины скорости его поглощения зимой составляли $2 \cdot 10^{-4}$, летом – $5 \cdot 10^{-4}$, осенью – $4 \cdot 10^{-4}$ $\text{мкМ} \cdot \text{ч}^{-1}$, а время оборота характеризовалось высокими величинами, в течение года изменявшимися в широком интервале от 5 до 781 сут. (рис. 2, табл. 2). Согласно литературным данным, сходная тенденция в изменении вертикального профиля скорости поглощения неорганического фосфора в слое 0 – 100 м наблюдалась в западной глубоководной области Чёрного моря для летнего периода, за исключением слоя 110 – 130 м, где отмечалось её увеличение, обусловленное активностью хемосинтезирующих бактерий. Однако сопоставление величин скорости поглощения фосфатов, полученных при практически не различающихся концентрациях хлорофилла "а" и сходном содержании фосфатов в ВПС, показало, что в июле – сентябре 1989 г. [30] этот показатель был в 7 раз меньше, чем в сентябре – октябре 1990 г. [10]. Вероятнее всего, это различие связано с тем, что в [30] для расчёта скорости выбрана длительная экспозиция 6 – 8 ч, а в условиях нелинейного поглощения ^{32}P микропланктоном, характерного для тёплого периода года в ВПС [19], это может привести к её занижению в 4 – 6 и более раз. В отличие от ВПС, кинетика поглощения ^{32}P микропланктоном в слое 40 – 100 м имела линейную зависимость на протяжении 12 – 24 ч [19]. В этих условиях расчёт скорости поглощения фосфатов, проведенный с учётом экспозиции 6 – 8 ч, соответствует кинетике поглощения ^{32}P . Сравнение величин скорости поглощения и времени оборота фосфатов, полученных в наших исследованиях и в [30], показало, что для слоя 40 – 100 м они были практически одинаковы.

В соответствии с вертикальными изменениями скорости поглощения минерального фосфора микропланктоном и его содержания в слое 0 – 100 м, средняя величина времени оборота с увеличением глубины возрастала и варьировала от 1.9 ч до 781 сут. В летнее и

осеннее время ВПС характеризовался малыми величинами времени его оборота. Диапазон изменения этого показателя находился в пределах от 0.3 до 12 ч и от 1 до 36 ч соответственно, как правило, равномерно распределяясь по глубине в пределах ВПС [10, 18, 19]. Средне-многолетняя величина времени оборота от лета к осени возрастала в 2.6 раза, составляя 1.9 и 5 ч, соответственно (табл. 2). Зимой значения этого показателя в ВПС заметно увеличивались в среднем до 33 ч, а в ХПС – от 25 до 781 сут. Сопоставление полученных величин времени оборота фосфатов в ВПС глубоководной области Чёрного моря с имеющимися в литературе данными показало, что они близки или сопоставимы. Так, в пресноводных водоёмах этот показатель изменялся от нескольких минут до несколько часов [1, 50], в морских и океанических водах – от 1 ч [18, 19] до 1 – 8 сут [16, 23, 30, 32, 45]. По нашему мнению, малое время оборота фосфора в ВПС открытой части Чёрного моря в тёплый период года может быть обусловлено, с одной стороны, его низким содержанием в морской воде, с другой – высокой физиологической активностью бактерий и фитопланктона, либо тем и другим одновременно. Увеличение этого показателя в холодный период года связано с повышением концентрации фосфатов в ВПС и малыми скоростями их поглощения или низкой физиологической активностью микропланктона [1, 16]. В то же время в литературе имеются сведения, свидетельствующие о том, что в водах с малым содержанием фосфора значения времени его оборота могут быть значительно выше, чем в районах, обогащенных биогенными элементами. Например, в центре северной части Тихого океана время оборота фосфатов изменялось от 19 до 31 сут [51], в олиготрофных водах Северо-Пассатного течения Тихого океана оно достигало 100 сут [37], а в зрелых сообществах постоянно стратифицированных тропических вод варьировало в пределах (80 – 200 сут) [29]. По [29], наблюдаемые высокие величины этого показателя обусловлены либо низким содержанием фосфатов в зоне фотосинтеза, когда

развитие микропланктона может быть лимитировано недостатком биогенных элементов, либо его высоким содержанием, когда развитие микропланктона ограничено из-за интенсивного выедания зоопланктоном. Существует и другая точка зрения, основанная на анализе результатов, полученных на 9 канадских и 21 новозеландских озёрах. Её суть состоит в том, что при оценке времени оборота фосфатов приоритетное значение имеет внутриклеточное содержание фосфора в водорослях и бактериях, а его содержание в воде – второстепенное [55].

Как отмечено выше, независимо от сезона, в ВПС наблюдались наибольший уровень поглощения минерального фосфора микропланктоном и малые величины времени его оборота относительно слоя 40 – 100 м. С увеличением глубины в слое 40 – 100 м, с одной стороны, отмечалось монотонное снижение скорости, с другой – повышение концентрации минерального фосфора и, как следствие, увеличение времени его оборота. Уровень поглощения фосфатов в этом слое был небольшим, составляя летом 5,2 %, осенью – 4,7 %, зимой – 13 % относительно ВПС (табл. 2). Очевидно, что наблюдаемые изменения скорости и времени оборота фосфора с увеличением глубины в слое 0 – 100 м в значительной степени зависят от вертикального распределения биомассы бактерий и фитопланктона и их физиологической активности в этом слое. Так, в холодный период года фитопланктон довольно равномерно распределялся в гомотермном слое и концентрировался в основном выше пикноклина на глубинах от 20 до 40 м, где скапливалось от 73 до 96 % его суммарной биомассы [13]. В летне-осеннее время основная доля биомассы фитопланктона, в среднем 88 %, сосредотачивалась в ВПС и СТ, соответствующих слою 0 – 40, 50 м и только немногим более 10 % находилось в ХПС [24]. Следовательно, на протяжении года основная биомасса фитопланктона сосредоточена в верхнем слое 0 – 40, 50 м, и только её незначительная доля (не более 10 – 15 %) – в слое ХПС. На это указывают и данные по вертикальному распределе-

нию хлорофилла "а": его средняя концентрация в слое ниже 60 м на протяжении года изменялась от 1 до 10 % относительно верхнедейтельного слоя [36].

В отличие от вертикального профиля фитопланктона, численность бактерий в слое 0 – 100 м, независимо от сезона, характеризовалась монотонным убыванием с глубиной. В ВПС западной, центральной и восточной глубоководной области Чёрного моря численность, а соответственно и биомасса бактерий в течение года были примерно в 2 раза выше, чем в зоне кислородного дефицита на глубинах 30 – 100 м [38]. Из приведённых данных следует, что в слое 0 – 100 м численность бактерий и их биомасса, в отличие от фитопланктона, с увеличением глубины уменьшались всего в 2 раза. Однако если оценивать физиологическую активность бактерий по их продукции, то летом в период температурной стратификации вод продукция бактерий в ХПС снижалась в 10 – 50 раз относительно ВПС, составляя в среднем $2 - 8 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$, и практически соответствовала таковой в слое 0 – 100 м в зимнее время [28]. Таким образом, уменьшение биомассы фитопланктона и бактерий и их физиологической активности в слое ХПС способствует снижению скорости поглощения минерального фосфора микропланктоном, и, как следствие, увеличению времени его оборота.

Сезонные изменения скорости поглощения фосфатов микропланктоном в ВПС глубоководной области моря. Наличие разрозненных результатов исследований и отсутствие непрерывных наблюдений сезонной изменчивости поглощения фосфатов микропланктоном в глубоководной области Чёрного моря можно частично компенсировать обобщением имеющихся данных, полученных в различные годы. С этой целью мы использовали результаты исследований за период с 1980 по 1996 гг. Из анализа собственных и литературных данных следует, что среднемноголетняя величина скорости поглощения фосфатов в зоне фотосинтеза летом была максимальной и составляла в среднем $0.0097 \pm 0.0073 \text{ мкМ} \cdot \text{ч}^{-1}$. Осенью этот

показатель снижался до 0.0089 ± 0.0026 , зимой был минимальным – 0.0016 ± 0.0004 мкМ·ч⁻¹ (табл. 2, 3). Характер изменения скорости поглощения фосфатов в ВПС указывает на снижение физиологической активности микроп-

ланктона от лета к зиме. Аналогичные изменения скорости получены и ранее в пресноводных [1] и морских водоёмах [45], где её максимальные значения наблюдались в летний, а минимальные – зимний периоды.

Табл. 3 Межгодовые изменения содержания неорганического фосфора (P – PO₄, мкМ ± σ) и скорости его поглощения микропланктоном (V_м, мкМ·ч⁻¹ ± σ), фитопланктоном (V_ф, мкМ·ч⁻¹ ± σ), концентрации хлорофилла "а" (Хл, мкг·л⁻¹ ± σ), скорости поглощения неорганического фосфора фитопланктоном, нормированной на единицу хлорофилла "а" (мкМР·(мкгХл⁻¹·ч⁻¹), в верхнем слое глубоководной области Чёрного моря в летний и зимний периоды

Table 3 Interannual variability of inorganic phosphorus contents (P – PO₄, μM), its uptake rate by microplankton – (V_м, μM·h⁻¹ ± σ) and phytoplankton (V_ф, μM·h⁻¹ ± σ), chlorophyll "a" concentration (Хл, μg·l⁻¹ ± σ), inorganic phosphorus uptake rates normalized on unit of chlorophyll "a" (μM·(μgXl⁻¹·h⁻¹) in upper layer of deep-waters of the Black Sea in summer and winter

N	P-PO ₄	V _м	V _ф	Хл	V _ф /Хл
		Лето (август – сентябрь), 1980 г.			
10	0.018 ± 0.005	0.0032 ± 0.0009	0.0013 ± 0.0003	0.11 ± 0.03	0.0118
		* Лето (август – сентябрь), 1989 г.			
5	0.05	0.0048	(0.0019)***	0,31	0.0061
		Лето (август – сентябрь), 1990 г.			
29	0.017 ± 0.004	0.0116 ± 0.0064	0.0046 ± 0.0019	0.52 ± 0.27	0.0088
		Лето (июль), 1992 г.			
24	0.035 ± 0.007	0.0193 ± 0.0101	0.0077 ± 0.0047	1.49 ± 0.99	0.0051
		** Зима (декабрь), 1987 г.			
5	0.02 ± 0.007	0.0012 ± 0.0004	0.0011	1.07 ± 0.44	0.0010
		** Зима (январь), 1988 г.			
6	0.06 ± 0.01	0.0020 ± 0.0005	0.0019	1.29 ± 0.27	0.0014
		Зима (январь – февраль), 1992 г.			
18	0.05 ± 0.009	0.0015 ± 0.0003	0.0014	1.41 ± 0.11	0.0009

Примечание: * – по [30], ** – по [23], *** – принимали, что вклад фитопланктона в суммарное поглощение фосфатов микропланктоном составлял летом 40 %, зимой – 90 %

Comments: * – data of [30], ** – data of [23], *** – assumed, that the contribution of phytoplankton to total uptake of phosphates by microplankton was in summer 40 %, in winter – 90 %

Для летнего и зимнего сезонов, отличающихся по физиологической активности фитопланктона, была проведена оценка межгодовых изменений интенсивности поглощения фосфатов. В летнее время, начиная с 1980 по 1992 г., отмечено увеличение средних величин скорости поглощения фосфатов фитопланктоном в ВПС от 0.0013 до 0.0077 мкМ·ч⁻¹ и средних концентраций хлорофилла "а" от 0.11 до 1.49 мкг·л⁻¹ (табл. 3). По сравнению с летним периодом 1980 г., в 1989 г. средняя величина скорости возросла в 1.46, в 1990 г. – в 3.5, в 1992 г. – в 5.9 раза, а средние величины концентраций хлорофилла "а" в 2.8, 4.7 и 13.5 раза, соответственно. Удельная скорость по-

глощения фосфатов, нормированная на единицу хлорофилла "а", варьировала в интервале 0.0051 – 0.0118, составляя в среднем 0.0079 мкМР·(мкгХл·ч)⁻¹. Сравнение средних величин удельной скорости поглощения фосфатов для летнего периода показало, что её минимальная величина наблюдалась летом 1992 г. Вероятнее всего, это было связано с тем, что наши исследования совпали с завершающей стадией «цветения» кокколитофорид, когда физиологическая активность водорослей резко снижалась. Межгодовые колебания удельной скорости поглощения фосфатов для летнего периода могут быть связаны и с изменением внутриклеточного содержания фосфора в водорослях.

Поскольку увеличение скорости поглощения фосфатов, нормированной на единицу хлорофилла "а", находится в функциональной связи с уменьшением содержания фосфора в клетках водорослей [47], а отношение максимального к минимальному его внутриклеточному содержанию в водорослях может изменяться от 10 до 30 раз [35]. Для зимнего периода существенных межгодовых различий удельной скорости поглощения фосфатов и содержания хлорофилла "а" не выявлено, а её средняя величина была в 7.1 раза меньше, чем в летнее время, составляя в среднем $0.0011 \text{ мкМР} \cdot (\text{мкгХл} \cdot \text{ч})^{-1}$ (табл. 3). Согласно литературным данным, интенсивность поглощения фосфатов микропланктоном может изменяться в широком диапазоне. Например, в Чесапикском заливе удельная скорость поглощения фосфатов варьировала в интервале $0.0046 - 0.156$ [53], а в эвфотическом слое восточной Атлантики $0.0029 - 0.024 \text{ мкМР} \cdot (\text{мкгХл} \cdot \text{ч})^{-1}$ [49]. В центре северной части Тихого океана она составляла $0.0039 \text{ мкМР} \cdot (\text{мкгХл} \cdot \text{ч})^{-1}$ [51].

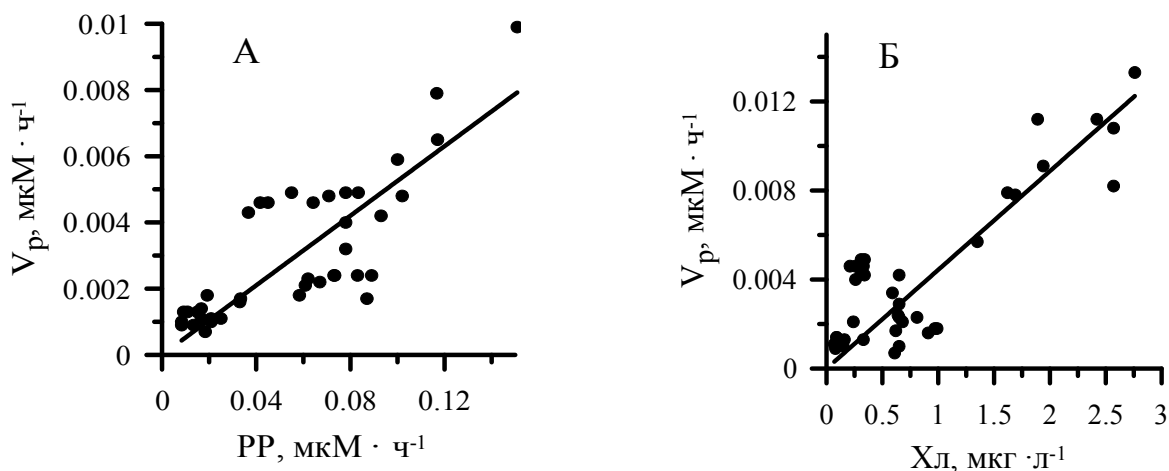


Рис. 3 Зависимость скорости поглощения фосфатов фитопланктоном (V_p) от первичной продукции (PP), А, и содержания хлорофилла "а" (Хл), Б, в глубоководной области Чёрного моря для летнего периода

Fig. 3 Dependence of phosphates uptake rate by phytoplankton (V_p) on primary production (PP), (A), and chlorophyll "a" contents (Хл), (B), in deep-waters of the Black Sea in summer

Функциональные связи между скоростью поглощения фосфатов и первичной продукцией, скоростью поглощения фосфатов и содержанием хлорофилла и отсутствием таковой между первичной продукцией и содержанием фосфатов в среде свидетельствуют о том,

Летом в ВПС западной открытой части Чёрного моря и его северо-западной части этот показатель изменялся в интервале $0.0025 - 0.039 \text{ мкМР} \cdot (\text{мкгХл} \cdot \text{ч})^{-1}$ [30]. Сопоставление полученных нами средних величин интенсивности поглощения фосфатов для летнего периода и литературных данных показало, что они вполне сопоставимы.

Результаты параллельно выполненных исследований по измерению минерального фосфора и скорости его поглощения фитопланктоном, хлорофилла "а" и первичной продукции в глубоководной области Чёрного моря в летний период позволили оценить функциональные связи между этими показателями. Получены зависимости между скоростью поглощения фосфатов фитопланктоном и первичной продукцией, скоростью поглощения фосфатов фитопланктоном и содержанием хлорофилла "а", которые описывались уравнениями $V_p = 0.047 \text{ PP} + 0.0004$, при $R^2 = 0.65$ (рис. 3 А) и $V_p = 0.0004 \cdot \text{Хл} + 0.0011$ при $R^2 = 0.73$ (рис. 3 Б), соответственно.

что летом уровень первичной продукции определялся не содержанием фосфора в среде, а скоростью его потоков в ВПС глубоководной области Чёрного моря. Аналогичные связи между первичной продукцией и скоростью поглощения минерального фосфора при его низ-

ком содержании и высокой скорости оборачиваемости в верхнедеятельном слое были получены и ранее [29]. Полученные нами зависимости подтверждают вывод Ю. И. Сорокина [29] о том, что сведения о содержании биогенных элементов в морской воде в ряде случаев могут быть малоинформативны для решения вопроса обеспеченности фитопланктона и, соответственно, для прогноза его развития.

Оценка вклада различных размерных фракций микропланктона в суммарное поглощение фосфатов в ВПС глубоководной области моря. Для оценки перераспределения суммарного поглощённого потока фосфора микропланктоном между планктонными водорослями и бактериями в различные сезоны года использовали метод параллельной фильтрации. Следует отметить, что результаты, полученные этим методом, позволяют судить лишь о вкладе различных размерных фракций микропланктона в суммарное поглощение фосфатов.

Принимали, что фракция микропланктона 0.2 – 3 мкм соответствует пикофракции, в состав которой входят бактерии и пикофитопланктон, а нано- (3 – 20 мкм) и микрофракция (> 20 мкм) соответствуют фитопланктону. Исследования проводили в слое 0 – 35 м в летнее, осеннее и зимнее время в западной и восточной частях глубоководной области Чёрного моря. Осреднённые данные по оценке вклада пико-, нано- и микрофракций в суммарное поглощение фосфатов микропланктоном для различных сезонов года представлены на рис. 4.

Анализ результатов показал, что летом на долю пикофракции приходилось в среднем 62 %, нано- – 33 % и микрофракции – 5 %, что указывает на ключевую роль пикофракции в поглощении фосфатов и напряжённые конкурентные взаимоотношения между бактерио- и фитопланктоном в верхнедеятельном слое (рис. 4).

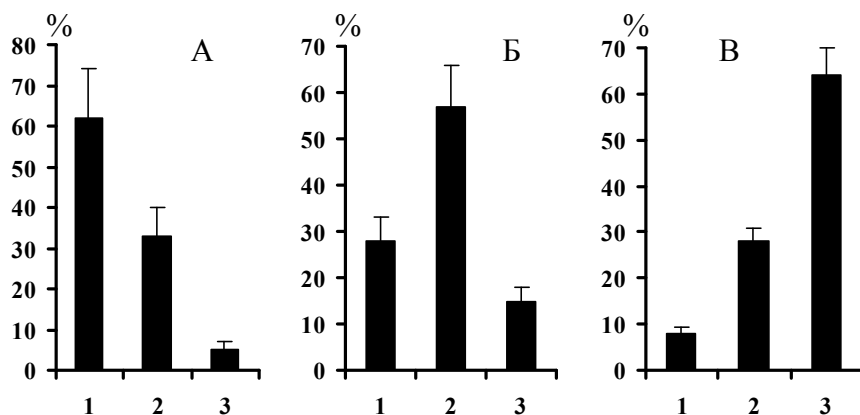


Рис. 4 Сезонные изменения вклада различных размерных фракций микропланктона в суммарное поглощение фосфатов в слое (0 – 35 м): А – летний, Б – осенний, В – зимний период. 1 – пико- (0.2 – 3 мкм), 2 – нано- (3 – 20 мкм) и 3 – микрофракция (> 20 мкм)

Fig. 4 Mean contributions by different microplankton size fractions in total phosphates uptake within layer (0 – 35 m): А – summer, Б – autumn, В – winter. 1 – pico- (0.2 – 3 μm); 2 – nano- (3 – 20 μm); 3 – microfraction > 20 μm

Поздней осенью (ноябрь) роль пикофракции резко снижалась, на её долю приходилось всего 28 %, а вклад нано- и микрофракции существенно возрастал до 57 и 15 % соответственно. Зимой вклад пико- и нано-фракций в общее поглощение фосфатов заметно снижался – до 8 и 29 % соответственно, а вклад микрофракции существенно возрастал, составляя в

среднем 63 %, указывая на преимущественное поглощение фосфатов фито-планктоном. Из рассмотренных данных следует, что на протяжении года роль фитопланктона и бактерий в поглощении фосфора изменялась. Вклад бактерий в суммарное поглощение фосфатов снижался от лета к зиме, а фитопланктона возрастал.

Полученные нами и имеющиеся в литературе данные позволяют проанализировать вклад пико-, нано- и микрофракций в суммарное поглощение фосфатов с учётом изменения размерно-видовой структуры фитопланктона и его физиологической активности в различные сезоны. Так, в течение года смена качественного состава фитопланктонного сообщества сопровождается изменением среднего объёма микроводорослей $V_{\text{кл}}$ от 140 до 15900 μm^3 [39]. Летом в условиях чётко выраженной температурной стратификации вод, малого содержания биогенных элементов и высокой освещённости в зоне фотосинтеза глубоководной области моря по биомассе в основном доминируют динофлагелляты (16 – 79 %) и кокколитофорида (17 – 77 %) [6] при среднем объёме клеток фитопланктонного сообщества 456 μm^3 [39]. В этот период вклад микро- и нанofракций, соответствующих фитопланктону, небольшой, – в среднем 5 и 33 % соответственно. В то же время доля пикофракции, состоящей в основном из бактерий, была высокой и в среднем составляла 62 %. Из рассмотренных данных следует, что летом вклад различных фракций микропланктона в суммарное поглощение фосфатов может быть обусловлен как размерной структурой фитопланктона, так и физиологической активностью бактерий и фитопланктона. О физиологической активности бактерий можно судить по среднесуточной удельной продукции, которая летом изменялась в интервале 0.5 – 0.7 сут^{-1} [31] и в среднем была в 1.5 раза выше, чем среднесуточная удельная продукция фитопланктона – 0.28 – 0.52 сут^{-1} [2].

Сопоставимые оценки вклада различных фракций микропланктона в суммарное поглощение фосфатов получены и ранее, как в морских, так и в пресноводных водоёмах. Показано, что в тёплый период года вклад мелкой фракции микропланктона, соответствующей бактериям, изменялся от 60 до 96 % и играл ключевую роль в поглощении фосфатов в верхнедеятельном слое этих водоёмов [17, 29, 42, 43, 54]. Очевидно, что в летний период бактерии – ключевой фактор в регулировании по-

тока фосфора в обеднённых биогенными элементами водах, поскольку они не только исполняют роль минерализаторов, но и принимают активное участие в поглощении фосфатов и, как следствие, могут конкурировать с фитопланктоном в поглощении фосфатов. В связи с этим, по [42, 54], основная функция бактерий в водах с низким содержанием фосфатов состоит в накоплении фосфора и его передаче по трофической цепи простейшим.

В отличие от летнего периода, в период осенней перестройки термической и динамической структуры водных масс происходит изменение не только размерной, но и видовой структуры фитопланктонного сообщества. В этих условиях вклад нано- и микрофракции микропланктона в суммарное поглощение фосфатов возрастал до 57 и 15 % соответственно, а доля пикофракции снижалась до 28 %. Эти данные вполне согласуются с результатами исследования размерно-видовой структуры фитопланктона, полученными в период проведения наших экспериментов. В это время в фитопланктоне по биомассе преобладали птеридиниевые, в среднем 61 % от суммарной биомассы, и золотистые водоросли (24 %), а по численности – золотистые водоросли (78 %) [25]; средний объём клеток фитопланктона, по сравнению с летним периодом, возрастал в 5 раз, составляя в среднем 2426 μm^3 [39].

Зимой в период конвективного перемешивания вод в ВПС по численности и биомассе, как правило, доминируют крупные формы диатомовых водорослей [6, 13], а по сравнению с летним и осенним периодами, средний объём клеток фитопланктона возрастает в 8 и 1.5 раза, составляя 3862 μm^3 [39]. В этих условиях вклад нанofракции в общее поглощение фосфатов микропланктоном снижался до 29 %, а микрофракции увеличивался до 63 %, указывая на преимущественное поглощение фосфатов фитопланктоном. Подтверждением высокого вклада микрофракции в общее поглощение фосфатов микропланктоном могут служить данные по учёту численности и определению видового состава

фитопланктона, полученные в период проведения наших экспериментов. Доля относительно крупных водорослей, способных образовывать цепочки, в среднем изменялась от 83 до 95 %, а массовым видом, вызывающим «цветение», была водоросль *Nitzschia delicatissima* [16]. Аналогичные результаты получены ранее в районе западного циклонического круговорота Чёрного моря [23].

Рассмотренные сведения о размерно-видовой структуре фитопланктона позволяют считать, что зимой в ВПС состав фракции микропланктона > 3 мкм определялся диатомовыми водорослями, которые и обеспечивали основной вклад в общее поглощение фосфатов микропланктоном. В то же время вклад пикофракции был минимальным, составляя в среднем 8 %, и уменьшался относительно летнего времени примерно в 6 раз. По всей вероятности, снижение вклада пикофракции, прежде всего, связано с понижением температуры морской воды, которая в это время может варьировать в интервале 6 – 10 °С. В условиях такого интервала температур доля активных бактериальных клеток может понижаться до 10 % [18], а среднесуточная удельная продукция бактерий, по сравнению с летним периодом, снижаться в 5 раз, составляя в среднем 0.12 сут^{-1} [28, 31].

О влиянии температуры на скорость поглощения фосфатов микропланктоном можно судить по литературным данным. Например, в Рыбинском водохранилище зимой увеличение температуры воды на 10 – 15 °С сопровождалось повышением скорости поглощения фосфатов микропланктоном в 2 – 5 раз, а в летнее время при её снижении на 10 – 15 °С процесс поглощения фосфатов замедлялся в 2 – 3 раза [1]. Близкие результаты получены и в экспериментах с поверхностной морской водой, отобранной зимой в западной части глубоководной области Чёрного моря, где уровень поглощения ^{32}P микропланктоном при повышении температуры до 11 и 18 °С относительно исходной температуры морской воды увеличивался в 3 и 8 раз, соответственно [23].

Имеющиеся в литературе сведения по влиянию освещённости на скорость поглощения фосфатов фитопланктоном носят противоречивый характер. Исследованиями в Чёрном море, Крито-Африканском проливе, Алжиро-Прованском бассейне [15, 18], проведёнными в летнее время, показано, что поглощение фосфатов на свету и в темноте проходило с одинаковой скоростью. Такие же результаты наблюдались и в северо-западной части Тихого океана [51]. Однако, в восточной Пацифике [34] и прибрежной части Атлантического океана [45] уровень поглощения фосфатов на свету был выше, чем в темноте, хотя в тёмных склянках он иногда был высоким и изменялся в интервале 20 – 40 % от уровня поглощения в светлых склянках [34]. Результатами экспериментов, выполненных зимой в открытой части Чёрного моря, при комбинированном влиянии температуры (Т) и освещённости (I) в течение 9 ч показано, что скорость поглощения ^{32}P фитопланктоном в темноте изменялась в интервале 23 – 91 % от его поглощения на свету. Так, при $T = 4^{\circ}\text{C}$ и $I = 2000$ лк она составляла 91 %, при $T = 11^{\circ}\text{C}$ и $I = 500$ лк – 87 %, при $T = 18^{\circ}\text{C}$ и $I = 200$ лк – 23 %. В опытах с экспозицией 5 ч при $T = 11^{\circ}\text{C}$ и естественной освещённости 3000 лк – 61 % [23].

Существует несколько гипотез, объясняющих способность планктонных микроводорослей поглощать минеральный фосфор в темноте. Первая – поглощение фосфора в темноте происходит в связи с тем, что его концентрация в морской воде ниже той, которая может обеспечить нормальное развитие микроводорослей [45]. Вторая – процесс поглощения фосфатов в темноте происходит за счёт эндогенного дыхания фитопланктона [34] или благодаря переходу фитопланктона от фотосинтетического к частичному или полному гетеротрофному энергообеспечению [8].

Таким образом, сезонная изменчивость скорости поглощения фосфатов микропланктоном определяется комплексным влиянием температуры, освещённости и содержания биогенных элементов в среде, что влечёт за

собой изменение не только размерно-видовой структуры фитопланктона и его физиологической активности, но и перераспределение потока поглощённого фосфора между бактериями и фитопланктоном. В тёплый период года в ВПС глубоководной области Чёрного моря бактерии играют ключевую роль в поглощении минерального фосфора, что при его малом содержании в среде способствует напряжённым конкурентным взаимоотношениям между ними и фитопланктоном. В холодный период основная роль в поглощении фосфатов принадлежала фитопланктону.

Оценка обеспеченности фосфором фитопланктона в глубоководной области Чёрного моря. Оценка влияния биогенных элементов на рост и развитие фитопланктона основана на сравнении скоростей их поглощения, полученных при добавлении их разных концентраций в исследуемые пробы воды. Критерием обеспеченности могут быть как макси-

мальная скорость поглощения (V_{max}) и константа полунасыщения (K_s), полученные при добавках минерального фосфора, так и коэффициенты отношения ассимиляционных потоков (V_s/V_p) при их одновременном измерении [7, 50, 51]. Рассматриваемые результаты получены в глубоководной области моря в условиях, близких *in situ*, с использованием радиоизотопных индикаторов ^{14}C и ^{32}P [16, 18, 19, 22, 23].

Анализ собственных и литературных данных показал, что в летний период в слое 0 – 32 м глубоководной области моря константа K_s была больше, чем концентрация фосфатов в среде, а отношение V_{max}/K_s составляло 0.39 (табл. 4). Зимой (декабрь – январь) в слое 0 – 10 м наблюдались сравнительно низкие концентрации минерального фосфора для этого времени года, при его средней концентрации $0.045 \pm 0,02$ мкМ. Величина K_s была меньше содержания фосфатов в среде, а отношение V_{max}/K_s составляло 0.10 (табл. 4).

Табл. 4 Средние величины содержания неорганического фосфора ($P - PO_4$), максимальной скорости его поглощения микропланктоном (V_{max}), константы полунасыщения (K_s) и их отношения в глубоководной области Чёрного моря в летний и зимний периоды

Table 4 Average volume of contents of inorganic phosphorus ($P - PO_4$), its maximal uptake rate of inorganic phosphorus by microplankton (V_{max}), constant half-full (K_s) and their relation in deep-water area of the Black Sea in summer and winter

Сезон	Число измерений	$P-PO_4$, мкМ $\pm \sigma$	K_s , мкМ $\pm \sigma$	V_{max} , 10^{-4} мкМ \cdot ч $^{-1}$ $\pm \sigma$	V_{max}/K_s , ч $^{-1}$
Лето *+**слой 0 – 32 м	13	$0.032 \pm 0,026$	0.037 ± 0.014	0.0145 ± 0.0093	0.39
Зима **слой 0 – 10 м	8	0.045 ± 0.02	0.035 ± 0.01	0.0036 ± 0.0013	0.10

Примечание: * собственные и **литературные данные [22, 23].

Comments: * own data; **data of [22, 23].

Сравнение величин K_s с концентрацией фосфатов в среде в совокупности с величинами отношения V_{max}/K_s позволяет в грубом приближении судить о том, насколько микропланктон обеспечен фосфором. В том случае, если константа K_s больше концентрации фосфатов в воде, развитие микропланктона может быть ограничено фосфором. Благоприятный режим в обеспеченности микропланктона фосфором может наблюдаться при величине K_s , меньшей его концентрации в исследуемом

слое. Как видно из табл. 4, летом, по сравнению с зимним периодом, для слоя 0 – 32 м наблюдается высокое отношение V_{max}/K_s , характеризующее относительную скорость поглощения фосфора микропланктоном при его минимальной концентрации в среде. Увеличение этого показателя свидетельствует о компенсаторной способности микропланктона, которая выражается в увеличении скорости поглощения фосфора микропланктоном, что при его низких концентрациях в среде способствует

интенсивному круговороту этого элемента. В этих условиях константа K_s была выше концентрации фосфатов в среде, указывая на то, что фитопланктон испытывает дефицит фосфора при его концентрации в морской воде ниже 0.032 мкМ. Такие же результаты были получены и в исследованиях, выполненных в западной открытой части Чёрного моря [22]. Для зимнего периода величина K_s была меньше концентрации фосфатов в среде, что указывает на благоприятный режим в обеспеченности микропланктона фосфором (табл. 4).

Для оценки обеспеченности фитопланктона фосфором в качестве критерия могут использоваться и отношения ассимиляци-

онных потоков C/P и отношения C/P в морской воде [7, 50, 51]. В связи с этим нами рассчитаны коэффициенты отношения ассимиляционных потоков (V_c/V_p) для фитопланктона, отношения C/P в морской воде и во взвешенном веществе. Для расчёта V_c/V_p использованы единовременные измерения скорости поглощения фосфора и углерода микропланктоном. Принимали, что в летний период на долю фитопланктона приходилось 40, осенью – 60, зимой – 90 % от общего поглощения фосфора микропланктоном. В табл. 5 даны средние величины скоростей поглощения углерода и фосфора фитопланктоном и интервал их изменений.

Табл. 5 Скорость поглощения фитопланктоном неорганического углерода (V_c , 10^{-4} мкМ·ч $^{-1}$ ± σ), фосфора (V_p , 10^{-4} мкМ·ч $^{-1}$ ± σ) и атомарные отношения ассимиляционных потоков V_c/V_p в слое 0 – 30 м глубоководной области Чёрного моря в различные сезоны года

Table 5 Uptake rates of inorganic carbon (V_c , 10^{-4} μM·h $^{-1}$ ± σ), phosphorus (V_p , 10^{-4} μM·h $^{-1}$ ± σ) by phytoplankton and atomic ratios of assimilation fluxes V_c/V_p in layer 0 – 30 м of deep-waters of the Black Sea in different seasons

Сезон	n	V_c	V_p	C/P
Лето	28	681	34	20
		67 – 1520	7.6 – 105	
Осень	8	3642	77	47
		2600 – 4900	62.6 – 115	
Зима	20	1865	15	124
		330 – 4200	8.3 – 26.6	

Результаты исследований показали, что летом в слое 0 – 30 м при концентрации минерального фосфора 0.016 – 0.064 мкМ и его быстром обороте, одинаковой скорости поглощения на свету и в темноте, доминировании мелких форм водорослей (кокколитофорида и динофлагелляты) величина отношения V_c/V_p в среднем составляла 20, осенью – 47, зимой – 124. Известно, что при оптимальных условиях стехиометрическое соотношение C:NP для планктонных организмов составляет соответственно 106:16:1 [52], и соотношение скоростей их потребления должно быть таким же. Однако в природных условиях коэффициенты C/P могут существенно отличаться. Например, в открытых океанических водах они варьировали в интервале 7 – 81 [49, 51], в прибрежных водах 6 – 465 [11, 45, 46], в пресноводных водоёмах – 2 – 546 [21, 50]. Обобщая собственные и литературные данные, Д. Р. С. Лин и Ф. Р. Пик

[50] пришли к выводу, что низкие величины отношения ассимиляционных потоков V_c/V_p , полученные в условиях малого содержания минерального фосфора, его быстрого оборота и одинакового поглощения на свету и в темноте, указывают на недостаточную обеспеченность водорослей фосфором и являются результатом большой потребности планктона в этом элементе. В этом случае поглощение фосфора преобладает над поглощением углерода, а отношение потоков V_c/V_p , как правило, ниже оптимального и не соответствует его среднему отношению в водорослях. Авторы этих исследований считают, что потребление фосфора планктоном большее, чем ожидаемое от оптимального отношения V_c/V_p , вполне согласуется с заключениями, суть которых состоит в том, что скорость поглощения фосфатов возрастает до уровня, необходимого

для максимальной скорости роста водорослей, если его внутриклеточное содержание достигает максимума (цит. по [50]).

Учитывая сказанное, мы рассмотрели, как соотносятся полученные величины отношения ассимиляционных потоков V_c/V_p с величинами отношения C/P во взвешенном веществе и в морской воде. Для этого нами проведены расчёты коэффициентов отношения C/P в морской воде и проанализированы неопубликованные результаты исследований к.б.н. З. П. Бурлаковой по измерению углерода, азота и фосфора во взвешенном веществе эвфотической зоны открытой части Чёрного моря, полученные в летнее время.

Для расчёта отношения C/P в исследуемом слое 0 – 30 м использовали относительно постоянную величину двуокиси углерода, равную $1.7 \cdot 10^{-5}$ М [26], что в пересчёте на углерод составляло 17 мкМ. Зная содержание углерода и содержание фосфатов в исследуемом слое, рассчитывали отношение C/P в морской воде. Согласно расчёта, в исследуемом слое при наблюдаемых концентрациях минерального фосфора 0.016 – 0.064 мкМ, отношение C/P в морской воде составляло 106 : (0.01 – 0.4) и было выше оптимального в 2.5 и 10 раз. Поскольку отношение C/P в клетках водорослей должно быть таким же, как и в морской воде, или изменяться в этих пределах, для ориентировочной оценки отношения C/P в фитопланктоне были использованы отношения C/P во взвешенном веществе. Очевидно, что величины соотношения C/P для фитопланктона могут быть несколько выше, чем измеренные во взвешенном веществе, так как оценить истинное отношение C/P в фитопланктоне из-за присутствия детрита и бактерий во взвешенном веществе методически сложно. Тем не менее, анализ этих данных показал, что соотношение C/P во взвешенном веществе составляло 106 : (0.2 – 0.5), превышая оптимальное в 2 – 5 раз, что в целом сопоставимо с отношением C/P в морской воде. Из этого следует, что содержание фосфора в морской воде и взвешенном веществе примерно в 2 – 5 раз ниже оптимально-

го, указывая на дефицит фосфора, как в морской воде, так и во взвешенном веществе, в том числе и в фитопланктоне.

Анализ коэффициентов отношения V_c/V_p , полученных летом при малом содержании минерального фосфора и его быстром обороте показал, что средняя величина отношения V_c/V_p составляла 20, осенью – 47, что ниже оптимального в 5 и 2 раза, соответственно (рис. 4, табл. 5). Из этих результатов следует, что летом при соотношении $C : P = 106 : 5$ средняя скорость поглощения фосфатов фитопланктоном была выше оптимальной в 5 раз, а осенью при $C : P = 106 : 2$ – в 2 раза. Уменьшение этого показателя указывает на снижение потребности фитопланктона в фосфоре в осеннее время. Сравнение величин отношения C/P во взвешенном веществе с величинами ассимиляционных потоков V_c/V_p показало, что в летне-осенний период прослеживается обратная зависимость между скоростью поглощения фосфора и его содержанием во взвешенном веществе, т.е. во сколько раз снижалось содержание фосфора во взвешенном веществе, примерно во столько же раз увеличивалась скорость его поглощения фитопланктоном, по сравнению с оптимальным отношением потоков C/P .

Это в целом согласуется с выводами, полученными в исследованиях на монокультурах водорослей [35]: 1) лимитирующие концентрации неорганических соединений азота и фосфора для одноклеточных водорослей различаются в пределах почти двух порядков; 2) эти различия зависят от размеров клеток водорослей и содержания внутриклеточного элемента, ограничивающего рост водорослей; 3) между скоростью поглощения элемента из среды и его внутриклеточным содержанием, как правило, наблюдается обратная зависимость, вследствие чего лимитирующие концентрации в начальный момент зависят от условий минерального питания. Таким образом, расчёты и экспериментальные данные показали, что в летне-осенний период развитие фитопланктона может быть ограничено минеральным фосфором примерно в 2 – 5 раз. Эти данные в целом .

сопоставимы с результатами исследований, где показано, что в летне-осенний период дефицит фосфатов может ограничивать продукцию фитопланктона в 2 – 3 раза [5, 22, 37].

В холодный период года, когда в ВПС усиливается влияние конвективного перемешивания вод, поступление биогенных элементов с глубинными водами возрастает и изменяется в интервале от 0,04 до 0,39 мкМ [3, 9]. В фитопланктонном сообществе, как правило, доминируют менее требовательные к условиям освещенности и температуре крупные клетки диатомовых водорослей [6, 13] при среднем объеме их клеток 3862 мкм³ [39]. На этом фоне, как показано выше, константа K_s была ниже концентрации фосфатов в морской воде, а отношение V_{max}/K_s , по сравнению с летним периодом, снижалось в 3.9 раза, что свидетельствует о повышении уровня обеспеченности микропланктона фосфатами. В этот период времени в ВПС наблюдается увеличение концентрации минерального фосфора и снижение скорости его поглощения микропланктоном, что приводит к увеличению времени его оборота до 35 – 40 ч. Средняя величина отношения ассимиляционных потоков C/P в среднем составляла 124, что соответствует величине отношения C/P при оптимальных условиях и указывает на благоприятный режим в обеспеченности фитопланктона минеральным фосфором.

Анализ данных, включающих содержание минерального фосфора в морской воде, скорость его поглощения, время оборачиваемости, величин K_s и V_{max} и показатели отношения ассимиляционных потоков C/P , позволяют нам считать, что в зимнее время развитие фитопланктона в ВПС не лимитируется минеральным фосфором. Этот вывод согласуется с результатами исследований, где также показано, что в зимне-ранневесенний период фитопланктон не испытывает ограничения по фосфору [4, 33, 37].

Заключение. Исследованиями в глубоководной области Чёрного моря показано, что, независимо от сезона года, наибольший уровень поглощения фосфатов микропланктоном

наблюдался в слое 0 – 40 м. В слое 40 – 100 м уровень поглощения фосфатов снижался и в среднем не превышал 13 % относительно верхнедеятельного слоя. Вертикальные профили скорости поглощения минерального фосфора микропланктоном и времени его оборота в слое 0 – 100 м в значительной мере определяются гидрологической структурой вод, содержанием фосфатов, распределением фитопланктона и бактерий и их физиологической активностью. В верхнем слое 0 – 40 м выявлена чётко выраженная тенденция сезонного изменения скорости поглощения фосфатов микропланктоном. Летом наблюдались её максимальные скорости, зимой – минимальные. Сезонная изменчивость скорости поглощения фосфатов микропланктоном определялась комплексным влиянием температуры, освещённости и содержанием биогенных элементов в среде, что влечёт за собой изменение не только размерно-видовой структуры фитопланктонного сообщества и физиологической активности, но и перераспределение потока фосфора между бактериями и фитопланктоном. В летнее время в ВПС глубоководной области Чёрного моря бактерии и мелкоразмерный фитопланктон играют ключевую роль в поглощении фосфатов, что способствует напряжённым конкурентным взаимоотношениям между бактериями и нано- и микрофитопланктоном. Зимой при низкой температуре морской воды и освещённости, роль нано- и микрофитопланктона в суммарном поглощении фосфатов возрастала до 92 %, а бактерий снижалась до 8 %, что указывает на отсутствие конкуренции в поглощении фосфатов между фитопланктоном и бактериями. Анализ эколого-физиологических показателей K_s , V_{max} и коэффициентов отношения ассимиляционных потоков C/P показал, что в глубоководной области Чёрного моря в условиях низкого содержания минерального фосфора продукция фитопланктона в летне-осенний период может быть ограничена примерно в 2 – 5 раз. В холодный период года фитопланктон не испытывает ограничения по фосфору.

1. *Былинкина А. А.* Исследования оборачиваемости фосфатов в водной толще водохранилищ / Гидрологические и гидрохимические аспекты изучения водохранилищ / Тр. Вып. 36 (39). – Борок 1977. – С. 53 – 77.
2. *Ведерников В. И.* Особенности распределения первичной продукции и хлорофилла в Чёрном море в весенний и летний периоды // Изменчивость экосистемы Черного моря: Естественные и антропогенные факторы – М.: Наука, 1991. – С. 128 – 248.
3. *Ведерников В. И., Демидов А. Б.* Вертикальное распределение первичной продукции и хлорофилла в различные сезоны в глубоководных районах Чёрного моря // Океанология. – 1997. – 37, №3. – С. 414 – 423.
4. *Ведерников В. И., Демидов А. Б.* Сезонная изменчивость первичной продукции и хлорофилла в Чёрном море в весенний и летний периоды // Зимнее состояние экосистемы открытой части Черного моря // М.: Ин-т океанологии РАН. 1992. – С. 77 – 87.
5. *Ведерников В. И., Сергеева О. М., Коновалов Б. В.* Экспериментальное изучение зависимости скорости роста и фотосинтеза фитопланктона Чёрного моря от условий минерального питания // Экосистемы пелагиали Чёрного моря – М.: Наука, 1980. – С. 140 – 155.
6. *Георгиева Л. В.* Видовой состав и динамика фитоцены / Под ред. А. В. Ковалева, З. З. Финенко. Планктон Чёрного моря – К.: Наук. думка, 1993. – С. 31 – 55.
7. *Гутельмахер Б. Л., Пашкевич А. И.* Методы измерения скоростей перехода минерального фосфора в seston и обеспеченность водорослей этим элементом / Петрова Н. А., Гутельмахер Б. Л. Элементы круговорота фосфора в водоемах. – Л.: Наука, 1987. – С. 32 – 39.
8. *Ильяш Л. В.* Взаимосвязь фотосинтетической активности и ассимиляции органических веществ у морских миксотрофных планктонных водорослей – проявление разных стратегий метаболизма // Журн. общ. биол. – 2002 – 63, № 5. – С. 407 – 417.
9. *Кирикова М. В.* Распределение основных биогенных элементов / Отв. ред. Ковалёв А.В., Финенко З.З., Островская Н.А. Планктон Чёрного моря. – К.: Наук. думка, 1993. – С. 3 – 20
10. *Кирикова М. В., Пархоменко А. В.* Поглощение фосфатов в эвфотической зоне Чёрного моря в летний период // Гидробиол. журн. – 2001. – 37, № 6. – С. 18 – 24
11. *Кирикова М. В., Стельмах Л. В.* Поглощение неорганических форм углерода и фосфора микробиотическим сообществом Севастопольской бухты // Экология моря. – 1987. – Вып. 29. – С. 50 – 53.
12. Методы гидрохимических исследований океана. – М.: Наука, 1978. – 271 с.
13. *Нестерова Д. А., Георгиева Л. Г.* Вертикальное распределение фитопланктона Чёрного моря в феврале–апреле // Зимнее состояние экосистемы открытой части Черного моря // М.: Ин-т океанологии РАН. 1992. – С. 51 – 57.
14. *Пархоменко А. В.* Определение низких концентраций минерального фосфора в морской воде с применением ^{32}P // Гидробиол. журн. – 1984. – 20, № 3. – С. 92 – 96.
15. *Пархоменко А. В.* Поглощение фосфатов микробиотическим сообществом в эвфотической зоне Чёрного и Средиземного морей: автореф. дисс... канд. биол. наук. – Севастополь, 1989. – 25 с.
16. *Пархоменко А. В.* Количественная оценка потребления фосфатов микробиотическим сообществом в Чёрном море в зимний период // Экология моря. – 2000. – Вып. 51. – С. 14 – 19.
17. *Пархоменко А. В., Георгиева Л. В.* Потребление фосфатов различными размерными фракциями микробиотического сообщества в Средиземном море // Экология моря. – 1988. – Вып. 30. – С. 46 – 50.
18. *Пархоменко А. В., Кирикова М. В.* Исследование кинетики поглощения фосфатов микробиотическим сообществом в Черном море // Экология моря. – 1984. – Вып. 18. – С. 3 – 8.
19. *Пархоменко А. В., Кирикова М. В.* Потребление и время оборота неорганического фосфора в водах Чёрного моря в осенний период // Морск. экол. журн. – 2004. – 3, № 2. – С. 54 – 71.
20. *Пашкевич А. И.* Формирование представлений о скорости потребления минерального фосфора планктоном / Петрова Н. А., Гутельмахер Б. Л. Элементы круговорота фосфора в водоемах. – Л.: Наука, 1987. – С. 17 – 32.
21. *Петрова Н. А., Антонов С. Е.* Потребление фосфора фитопланктоном Ладожского озера / Петрова Н. А., Гутельмахер Б. Л. Элементы круговорота фосфора в водоемах. – Л.: Наука, 1987. – С. 39 – 48.
22. *Поповичев В. Н., Егоров В. Н.* Биотический обмен минерального фосфора в эвфотической зоне западной части Чёрного моря / Чтения памяти Н. В. Тимофеева – Ресовского: 100-летию со дня рождения Н. В. Тимофеева-Ресовского посвящается. – Севастополь: ЭКОСИ – Гидрофизика, 2000. – С. 140 – 150.
23. *Поповичев В. Н., Егоров В. Н.* Поглощение минерального фосфора взвешенным веществом фотического слоя / Отв. ред. Поликарпов Г. Г. Молисмология Черного моря. – К.: Наук. думка, 1992. – С. 62 – 70.

24. Сенечкина Л. Г., Георгиева Л. В., Нестерова Д. А., Фацук Д. Я., Лифшиц А. В. Фитопланктон Чёрного моря летом 1989 г.: биомасса и её связь с гидрологическими условиями // В сб.: Изменчивость экосистемы Чёрного моря: Естественные и антропогенные факторы. М.: Наука, 1991. – С. 104 – 116.
25. Сеничкина Л. Г., Ковалева Т. М., Манжус Л. А. Черноморский фитопланктон осенью 1991 г.: изменение структуры от шельфовых до глубоководных акваторий моря // Гидробиол. журн. – 1993. – 17 с. – Деп в ВИНТИ 09. 08. 95. – № 2417 – 1395.
26. Скопинцев Б. А. Формирование современного химического состава вод Чёрного моря Гидрометиздат. Ленинград. – 1975. – 334 с.
27. Совга Е. Е., Жоров В. А., Богуславский С. Г. Многолетняя изменчивость потоков фосфора в северо-западной части Чёрного моря // Морск. гидрофиз. журн. – 2000, №4. – С. 69 – 79.
28. Сорокин Ю. И., Сорокин П. Ю., Сорокина О. В., Сорокин Д. Ю., Сухомлин А. В. Распределение и функциональная активность микрофлоры в толще вод Чёрного моря зимой и в начале весны 1991г. // Зимнее состояние экосистемы открытой части Чёрного моря. М.: Ин-т океанологии РАН. 1992. – С. 119 – 130.
29. Сорокин Ю. И. Количественная оценка потоков минерального фосфора в планктонных сообществах пелагиали океана // Журн. общ. биол. – 1985. – 46, № 5. – С. 606 – 624.
30. Сорокин Ю. И., Авдеев В. А. Потребление и время оборота фосфата в водах Чёрного моря. В сб.: Изменчивость экосистемы Чёрного моря: Естественные и антропогенные факторы. – М.: Наука, 1991. – С. 153 – 157.
31. Сорокин Ю. И., Авдеев В. А. Продукция бактерий и бактериальный хемосинтез. В сб.: Изменчивость экосистемы Чёрного моря: Естественные и антропогенные факторы. – М.: Наука, 1991. – С. 157 – 167.
32. Сорокин Ю. И., Вышкварцев Д. И. Исследование потребления минерального фосфата планктонным сообществом // Океанология. – 1974. – 14, № 4. – С. 688 – 692.
33. Сорокин Ю. И., Сухомлин А. В., Сорокина О. В. Первичная продукция фитопланктона в Чёрном море в конце зимы - начале весны // Зимнее состояние экосистемы открытой части Чёрного моря. – М.: Ин-т океанологии РАН. 1992. – С. 72 – 77.
34. Фёдоров В. К., Сорокин Ю. И. Потребление минерального фосфора фитопланктоном и бактериями в водах восточной части Тихого океана по измерениям с помощью ³²P // Тр. ИОАН СССР. – 1975. – Т. 102. – С.199 – 204.
35. Финенко З. З. Эколого-физиологические основы первичной продукции в море: автореф. дис... докт. биол. наук. - Севастополь, 1976. – 46 с.
36. Финенко З. З., Чурилова Т.Я., Ли Р.И. Вертикальное распределение хлорофилла и флуоресценции в Чёрном море // Морск. экол. журн. – 2005. – 4, №1. – С. 15 – 45.
37. Финенко З.З. Первичная продукция Чёрного моря: Экологические и физиологические характеристики фитопланктона // Экология моря. – 2001. – Вып. 17, С. 60 – 67.
38. Чепурнова Э. А., Шумакова Г.В., Гутвейб Л. Г. Бактериопланктон / Отв. ред. Ковалёв А.В., Финенко З.З., Островская Н.А. Планктон Чёрного моря. – К.: Наук. думка, 1993. – С. 110 – 137
39. Чурилова Т. Я., Берсенева Г. П. Георгиева Л. В. Изменчивость био-оптических характеристик фитопланктона в Чёрном море // Океанология. – 2004. – 44, № 2. – С. 208 – 221.
40. Юнев О. А., Берсеньева Г. А. Флуориметрический метод определения концентрации хлорофилла "а" и феофетина "а" в фитопланктоне // Гидробиол. журн. – 1986. – 2, № 2. – С. 89 – 95
41. Benitez - Nelson C. R. The biogeochemical cycling of phosphorus in marine systems // Earth Sci. Rev. – 2000. – 51. – P.109 – 135.
42. Fashman M. J. R., Boyd P. W., Savidge G. Modeling the contributions of autotrophs and heterotrophs to carbon flow at a Lagrangian JGOFS station in the North Atlantic: The importance of DOC // Limnol. Oceanogr. – 1999. – 44, №1. – P. 80 – 94.
43. Frieble E. S., Corell D. L., Faust M. A. Relationship between phytoplankton cell size and the rate of orthophosphate uptake // Mar. Biol. – 1978. – 45, № 1. – P. 39 – 52.
44. Harrison W. G. Regeneration of nutrients: in Primary productivity and biogeochemical cycles in the Sea / Edited by P.G. Falkowski, A. D. Woodhead, Plenum press, New York. – 1992. – P. 385 – 407.
45. Harrison W. G., Azam F., Renger E. H., Eppley R., W. Some experiments on phosphate assimilation by coastal marine plankton // Mar. Biol. – 1977. – 40, №1. – P. 9 – 18.
46. Harrison W. G., Trevor P., Brian J. Primary production and nutrient assimilation by natural phytoplankton populations of the Eastern Canadian Arctic // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. – 1982 – 39. – P. 335 – 345.
47. Healey F.P., Hendzel L.L. Effect of phosphorus deficiency on two algae growing in chemostats // J. Phycol. – 1975. – 11, №3. – P. 303 – 309.
48. Hoppe H. G. Relations between active bacteria and heterotrophic potential in the Sea // Neth. J. Sea Res. – 1978. 12, – № 1. – P. 78 – 98.

49. *Kirsten M. D., Joint I., Rees A. P.* et al. Uptake of carbon, nitrogen and phosphorus by phytoplankton along the 20°W meridian in the NE Atlantic between 57.5 °N and 37 °N // *Deep-Sea Res.* 2. – 2001. – **48**. – P. 873 – 897.
50. *Lean D. R. S., Pick F. R.* Photosynthetic response of lake plankton to nutrient enrichment: A test for nutrient limitation // *Limnol. Oceanogr.* – 1981. – **26**, N 6. – P. 1001 – 1019.
51. *Perry M. J., Eppley R. V.* Phosphate uptake by phytoplankton in the central North Pacific Ocean // *Deep – Sea Res.* – 1981. – **28A**. – P. 39 – 49.
52. *Redfield A. C., Ketchum B. A., Richards F. A.* The influences of organisms on the composition of sea water // *The Sea. Interscience* – New York, 1963. – P. 26 – 77.
53. *Taft I. L., Taylor W. R., McCarthy I. I.* Uptake and release of phosphorus by phytoplankton in the Chesapeake Bay Estuary USA // *Mar. Biol.* – 1975. – **33**, P. 21 – 32.
54. *Vadstein O., Olsen Y., Reinertsen H.* The role of planktonic bacteria in phosphorus cycling in lakes – Sink and link. // *Limnol. Oceanogr.* – 1993. – **38**, №7. – P. 1539 – 1544.
55. *White E.* Factors influencing orthophosphate turnover times: a comparison of Canadian and New Zealand lakes // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* – 1982. – **39**, № 3. – P. 469 – 474.

Поступила 07 июля 2008 г.
После доработки 07 мая 2009 г.

Сезонна мінливість поглинання мінерального фосфору мікропланктоном в глибоководній області Чорного моря. **О. В. Пархоменко.** Досліджено сезонної мінливості швидкості поглинання неорганічного фосфору мікропланктоном (бактеріями та фітопланктоном) (V_m) і часу його обертуту (T) в аеробному шарі 0 – 100 м глибоководної частини Чорного моря. Незалежно від сезону у верхньому діяльному шарі 0 – 40 м спостерігався найбільший рівень поглинання мінерального фосфору мікропланктоном, а в шарі 40 – 100 м швидкість його споживання знижувалась і складала у середньому 13 % відносно верхнього шару. Характер змін V_m і T в шарі 0 - 40 м вказує на зниження метаболічної активності мікропланктону від літа до зими. Оцінка внеску різних розмірних фракцій мікропланктону в загальне поглинання фосфатів показала, що влітку ключова роль у споживанні фосфатів належала бактеріям, а також піко- і нанофітопланктону, тоді як взимку - нано- і мікрофітопланктону. Розглянуті результати дозволяють не тільки кількісно оцінити сезонну мінливість поглинання мінерального фосфору мікропланктоном і перерозподіл його потоку між бактеріями і фітопланктоном, але й прослідкувати тенденцію зміни розмірної структури мікропланктону протягом року. Обговорюється питання про забезпеченість фітопланктону мінеральним фосфором у глибоководній частині Чорного моря.

Ключові слова: Чорне море, неорганічний фосфор, фітопланктон, мікропланктон.

Seasonal variability of mineral phosphorus uptake by microplankton in deep-water area of the Black Sea. **A. V. Parkhomenko.** The results of seasonal variability of uptake rate of inorganic phosphorus by microplankton (bacterium, phytoplankton) (V_m) and its turnover time (T) within aerobic layer 0 – 100 m of deep-water area of the Black Sea have been analyzed. In upper mixed layer 0 – 40 m irrespectively of a season mineral phosphorus uptake by microplankton was maximal, and in the layer 40 – 100 m it was reduced up to 13 % on the average in comparison with the upper layer. The character of change of parameters V_m and T in the layer 0 – 40 m shows a decrease of microplankton metabolic activity from summer to winter. The estimation of contribution of different size fractions of microplankton in total uptake of phosphates has shown that in summer the key role belongs to picofraction, in winter - to nano- and microfractions of phytoplankton. The results allow not only quantitatively estimate seasonal variability of uptake rate of inorganic phosphorus and redistribution of this flow between bacteria and phytoplankton, but also to show the tendency of change of size structure of microplankton community. The mineral phosphorus availability in deep-water area of the Black Sea is discussed.

Key words: the Black Sea, inorganic phosphorus, phytoplankton, microplankton