



УДК 582.26/.27(262.5)

Л. В. Стельмах, канд. биол. наук, ст. н. с., Е. А. Куфтаркова, канд. геогр. наук, ст. н. с.,  
И. И. Бабич, вед. инж.

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

### СЕЗОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СКОРОСТИ РОСТА ФИТОПЛАНКТОНА В ПРИБРЕЖНЫХ ВОДАХ ЧЁРНОГО МОРЯ (РАЙОН СЕВАСТОПОЛЯ)

На основе данных, полученных на трёх станциях в прибрежных поверхностных водах Чёрного моря (в районе Севастополя) в 2006 – 2007 гг., представлена сезонная динамика удельной скорости роста фитопланктонного сообщества. В течение года этот показатель изменялся приблизительно на порядок. Максимальные значения ( $2.00 - 2.70 \text{ сутки}^{-1}$ ) наблюдались в периоды весеннего и осеннего «цветения» воды, вызванного диатомовой водорослью *Chaetoceros socialis*. Минимальные величины ( $0.06 - 0.10 \text{ сутки}^{-1}$ ) отмечены зимой, когда в планктоне доминировали два вида диатомовых водорослей *Skeletonema costatum* и *S. socialis*. Получены количественные зависимости между концентрацией нитратов и кремния, с одной стороны, и удельной скоростью роста фитопланктона, с другой. Основным фактором, определяющим сезонную изменчивость скорости роста водорослей в исследованных водах, являются биогенные вещества (нитраты и силикаты).

**Ключевые слова:** фитопланктон, скорость роста, хлорофилл *a*, биогенные вещества, Чёрное море

Одной из основополагающих характеристик фитопланктона, оказывающих существенное влияние на пространственно-временную изменчивость его биомассы и продукции в морских и пресноводных экосистемах, является скорость роста. Первые исследования скорости роста черноморского фитопланктона, выполненные в середине прошлого века в прибрежных водах, были связаны с изучением массовых видов водорослей, относящихся к нано- и микрофитопланктону. По суточному приросту клеток в море [7] и в экспериментальных сосудах [3] установлены величины скорости их роста в различные сезоны года. Результаты измерений удельной скорости роста нано- и микрофитопланктона в поверхностных водах Чёрного моря в районе Севастополя, проведённые в 2000 – 2002 гг. [12], в целом оказались близки к данным, полученным ранее.

Скорость роста суммарного фитопланктона в прибрежных и глубоководных

районах моря в разное время была рассчитана с использованием параллельных определений ассимиляционного числа и относительного содержания хлорофилла *a* в клетках водорослей [14], исходной биомассы фитопланктона и её суточного прироста [1, 4]. На основе полученных результатов удалось установить пределы изменчивости данного показателя в Чёрном море. Однако в этих работах практически отсутствует анализ количественных закономерностей и процессов, которые определяют эту изменчивость.

Исследования в этом направлении впервые проведены в период международной экспедиции на НИС «Владимир Паршин» в западной части Чёрного моря в сентябре – октябре 2005 г. [13]. Показано, что в поверхностных водах в период работ скорость роста фитопланктона изменялась на порядок: от  $0.1$  до  $1.0 \text{ сут}^{-1}$ . Максимальные значения были получены у болгарского побережья, минимальные – в глубоководной области и у побережья

Турции. Основным фактором, определявшим пространственную изменчивость скорости роста водорослей, было содержание нитратов и кремния в воде.

Цель настоящей работы – исследовать сезонную изменчивость скорости роста фитопланктона и выявить основные факторы, регулирующие её в прибрежных поверхностных водах Чёрного моря на примере Севастопольской бухты и прилегающих к ней вод.

**Материал и методы.** Экспериментальные исследования выполнены нами с июня 2006 по июнь 2007 гг. в прибрежных водах Чёрного моря в районе Севастополя: в Сева-

стопольской бухте (ст. 1), в Карантинной (ст. 2) и в открытом прибрежье напротив бухты Омега (ст. 3) (рис. 1). Общая глубина на первых двух станциях составляла 14 и 19 м соответственно, на третьей – 41 м. Пробы воды объёмом 14 – 15 л отбирали один раз в месяц в утренние часы ( 8 – 11 ч) для определения суммарной концентрации хл *a* в планктоне, скорости роста всего фитопланктонного сообщества, видового состава и биомассы нано- и микрофитопланктона, а также концентрации биогенных веществ (нитратов, аммония, фосфатов и кремния).

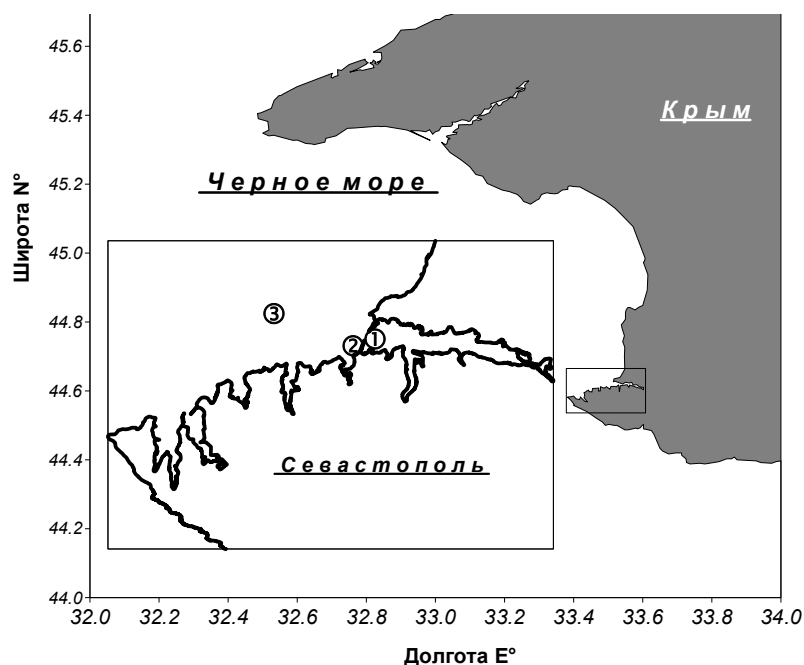
Рис. 1 Расположение станций в прибрежных водах Чёрного моря в районе Севастополя

Fig. 1 Stations in the Black Sea coastal waters near Sevastopol

Определения скорости роста фитопланктона осуществляли с помощью метода разведения проб [21], который в последние годы широко применяется в практике морских исследований. Его основное преимущество состоит в том, что он позволяет определить истинную скорость роста всего фитопланктона и учесть скорость его потребления зоопланктоном.

Использование метода предполагает три основных допущения. Во-первых, скорость роста фитопланктона не зависит от степени разбавления проб. Во-вторых, количество потреблённого зоопланктоном фитопланктона снижается пропорционально разведению экспериментальных проб. В-третьих, скорость потребления фитопланктона зоопланктоном не зависит от степени разведения проб [22]. Правомочность первого допущения была подтверждена нами в экспериментах, выполненных на

нано- и микрофитопланктоне прибрежных вод Чёрного моря [13]. Показано, что в большинстве случаев при концентрациях клеток водорослей в пробах в диапазоне от 40 тыс. до 700 тыс. кл/л их разбавление в 5 – 10 раз не оказывало существенного влияния на скорость роста. И только в периоды наиболее интенсивного развития водорослей в море, когда концентрация их клеток достигала 1 – 3 млн. кл/л, скорость роста разбавленных проб повышалась на 10 – 20 %.



Исходную пробу воды делили на две части. Для получения фильтрата, свободного от взвешенных частиц, первую часть воды (5 – 6 л) пропускали через стекловолоконный фильтр марки GF/F (диаметр пор 0,7 мкм, диаметр фильтрующей поверхности 47 мм). Фильтрация осуществлялась при слабом давлении (< 0.1 атм.) для того, чтобы снизить вероятность разрушения клеток водорослей на фильтре и исключить их проникновение в фильтрат. Нативную пробу разбавляли фильтратом таким образом, чтобы получить серию разбавленных проб с различным коэффициентом разведения: 1.0, 0.80, 0.60, 0.40, 0.20 и 0.10 в двух повторностях. Коэффициенту 1.0 соответствовала неразбавленная проба, тогда как при значении коэффициента 0.1 нативная проба была разбавлена в 10 раз. Подготовленные пробы помещали в предварительно промытые 10 % раствором соляной кислоты и дистиллированной водой поликарбонатные бутылки ёмкостью 1 л, и экспонировали в течение суток в инкубаторе проточного типа при солнечном освещении и температуре, отличавшейся от температуры воды в море не более, чем на 2 – 3<sup>0</sup>С. В те дни, когда суммарная интенсивность солнечной радиации составляла более 80 Э /м<sup>2</sup> \* день, падающий свет ослабляли в 2 – 3 раза с помощью нейтральных светофильтров. После экспозиции пробы фильтровали через стекловолоконные фильтры GF/F, которые помещали в раствор 90 % ацетона и подвергали гомогенизации в течение нескольких минут. Экстрагирование пигментов осуществляли на протяжении 12 – 16 ч при температуре 4<sup>0</sup>С. Концентрацию хлорофилла *a* определяли флуориметрическим методом в соответствии с международным протоколом [19]. Калибровку флуориметра выполняли с использованием чистого хлорофилла *a* (Sigma Chemical Co).

Истинную скорость роста фитопланктона рассчитывали по суточному приросту концентрации хлорофилла *a* в экспериментальных сосудах [21]. Начальная концентрация

хлорофилла ( $X_{L(0)}$ ) определялась только в неразбавленных пробах, тогда как для разбавленных она ( $X_{L^P(0)}$ ) была рассчитана в соответствии с коэффициентом разведения (КР) по уравнению:  $X_{L^P(0)} = X_{L(0)} * КР$  (1)

Концентрация хлорофилла после суточной экспозиции ( $X_{L(t)}$ ) определялась в неразбавленных и разбавленных пробах. Следует учитывать, что конечная величина в разбавленных пробах может быть иногда несколько завышена за счёт возможного прироста данного пигмента в фильтрате, используемом для разбавления проб. Это обусловлено тем, что в процессе фильтрации морской воды через стекловолоконный фильтр GF/F незначительная часть мелких клеток водорослей иногда может проникать в фильтрат. В нашем случае максимальная концентрация хл *a*, находившаяся в фильтрате после суточной экспозиции ( $X_{L(фильтрат)}$ ), не превышала 1 % от концентрации этого пигмента в неразбавленной пробе. На эту величину или меньшую конечная концентрация хлорофилла *a* при различных разведениях ( $X_{L^P(t)}$ ) была скорректирована:

$$X_{L^P(t)} = X_{L(t)} - (1 - КР) * X_{L(фильтрат)} \quad (2)$$

В каждом эксперименте были выполнены расчёты видимой скорости роста фитопланктона ( $\mu_{(в)}$ ) для всех шести разведений:

$$\mu_{(в)} = \ln(X_{L^P(t)} / X_{L^P(0)}) \quad (3)$$

На основе полученных значений  $\mu_{(в)}$  были рассчитаны уравнения линейной регрессии, отражающие зависимость этого показателя от коэффициента разведения проб (КР):

$$\mu_{(в)} = -g * КР + \mu \quad (4),$$

где  $\mu$  – истинная скорость роста фитопланктона,  $g$  – скоростью его выедания зоопланктоном. Примеры таких зависимостей для холодного и теплого периодов представлены на рис. 2.

Из представленных уравнений следует, что в феврале 2006 г. видимая скорость роста фитопланктона при всех разведениях была положительной, что обусловлено низкой скоростью его потребления зоопланктоном.

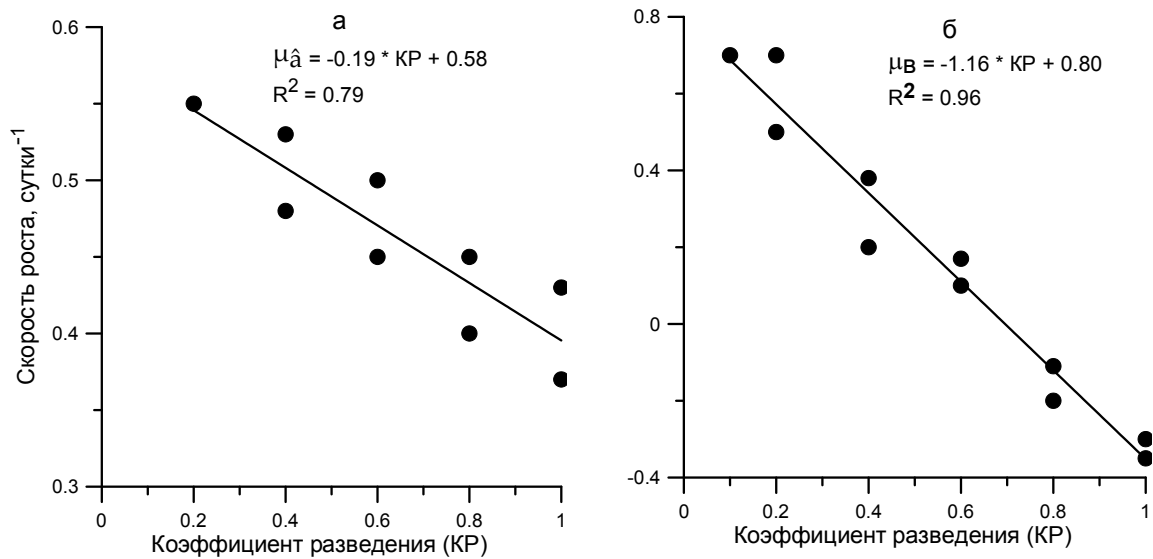


Рис. 2 Зависимость видимой скорости роста фитопланктона ( $\mu_{\text{в}}$ ) от коэффициента разведения проб в холодный (февраль 2006 г.) и теплый (сентябрь 2006 г.) периоды  
 Fig. 2 The dependence of apparent phytoplankton growth rate ( $\mu_{\text{в}}$ ) from the dilution coefficient of samples in cold (in February 2006) and warm (in September 2006) seasons

По мере увеличения степени разбавления проб снижается вероятность выедания клеток водорослей, поэтому видимая скорость роста приближается к истинной. Для данного эксперимента последняя составила  $0.58 \text{ сут.}^{-1}$ , тогда как скорость потребления фитопланктона зоопланктоном была в 3 раза ниже. В сентябре скорость выедания возросла до  $1.16 \text{ сут.}^{-1}$ , что почти в 1.5 раза превысило истинную скорость роста фитопланктона. Поэтому видимая скорость роста при значениях КР, равным 1.0 и 0.8, была отрицательной. При всех остальных значениях коэффициента разведения она имеет положительные значения, и, с увеличением разбавления, разница между истинной и видимой скоростями роста фитопланктона снижается.

Определение систематического состава нано - и микрофитопланктона, численности и биомассы. Для определения видов водорослей, относящихся к нано- и микрофитопланктону, пробы воды объемом 3 – 4 л сгущали в воронке обратной фильтрации на нуклеопоровых фильтрах с диаметром пор 2.5 мкм [11]. Численность и линейные размеры водорослей определяли в капле объемом 0.1 мл в 3 – 5 по-

вторностях под световым микроскопом МБИ-3. Средний объем клеток для отдельных таксономических групп водорослей определяли как отношение объема всех клеток к их численности.

Определение концентрации биогенных веществ. Содержание нитратов измеряли путем восстановления их до нитритов омедненным кадмием с последующим определением единым «цветным» реактивом, аммония – по Гроссгофу-Юхансену, фосфатов – по Морфи и Райли и силикатов – по голубому кремнемолибденовому комплексу [6].

Измерение света. Суммарную за день естественную освещенность рассчитывали на основе её измерений каждый час в течение светлого времени суток с помощью люксметра Ю-116. Переходный коэффициент от освещенности в люксах к интенсивности солнечной радиации (ФАР) составлял  $104 \text{ лк} = 200 \text{ мкЭ/м}^2 \cdot \text{с}$  [9].

Результаты. Сезонные изменения температуры и интенсивности света. Сезонная динамика суммарной за день интенсивности солнечной радиации (ФАР) и температуры воды на поверхности моря представлена на рис. 3 д.

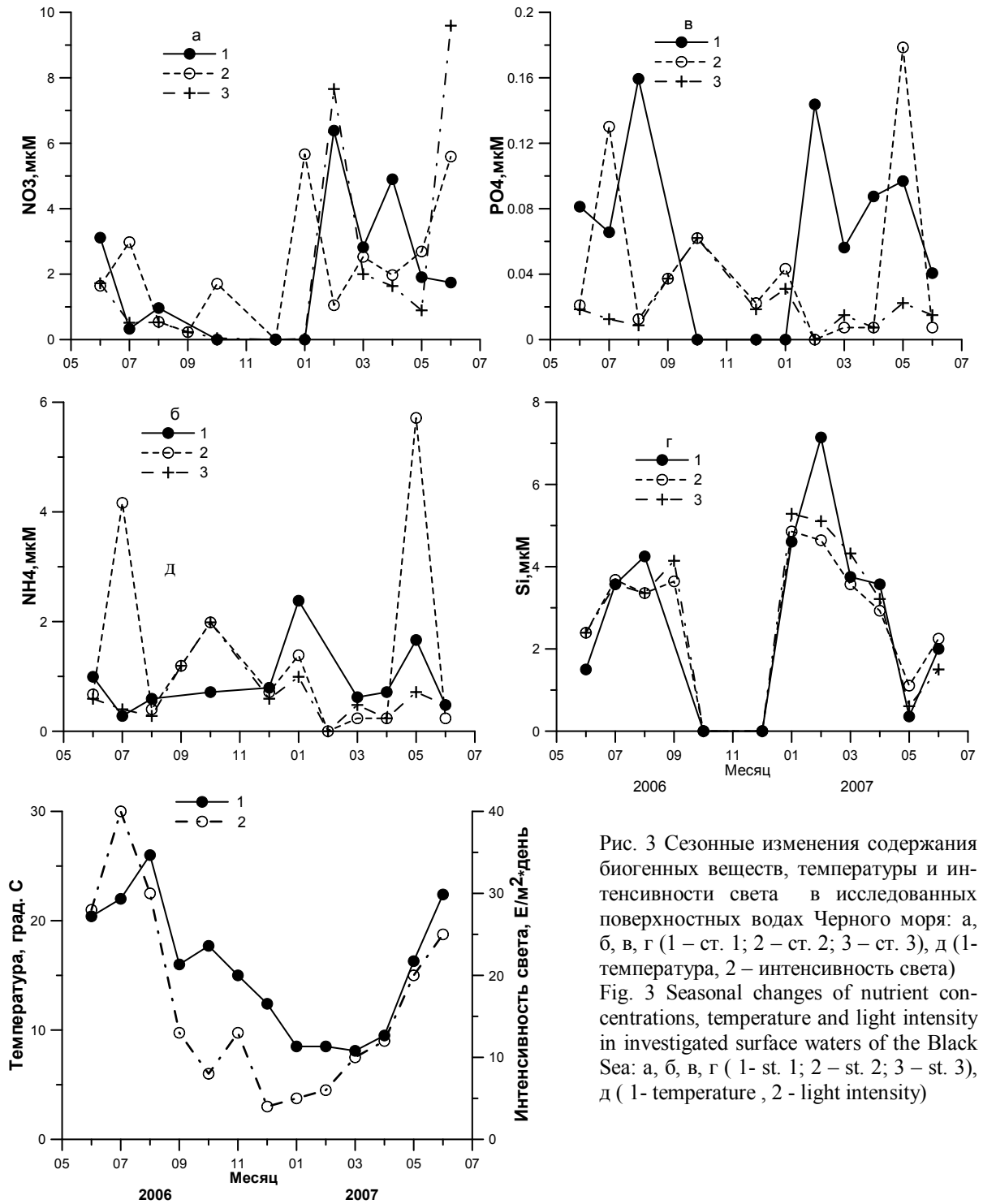


Рис. 3 Сезонные изменения содержания биогенных веществ, температуры и интенсивности света в исследованных поверхностных водах Черного моря: а, б, в, г (1 – ст. 1; 2 – ст. 2; 3 – ст. 3), д (1- температура, 2 – интенсивность света)  
 Fig. 3 Seasonal changes of nutrient concentrations, temperature and light intensity in investigated surface waters of the Black Sea: а, б, в, г (1- st. 1; 2 – st. 2; 3 – st. 3), д ( 1- temperature , 2 – intensity)

Минимальные значения температуры наблюдались в феврале и составляли 8<sup>0</sup>С, максимальные отмечены в августе и достигали 27<sup>0</sup>С.

Минимальные величины интенсивности света, составившие 4 Э/м<sup>2</sup> \* день, были получены в декабре, тогда как максимальные, достигшие 40 Э/м<sup>2</sup> \* день, отмечены в июле.

Сезонные изменения концентрации биогенных веществ. В Севастопольской бухте (ст. 1) содержание нитратной формы азота большую часть года изменялось от 1 до 6.5 мкМ (рис. 3 а), и только в течение осени и в начале зимы не превышало аналитический ноль. В Карантинной бухте (ст. 2) содержание нитратов было чаще всего в диапазоне от 1 до 6 мкМ, только в сентябре и в декабре 2006 г. оно снизилось до 0 – 0.3 мкМ. В районе бухты Омега (ст. 3) такие низкие значения наблюдались более продолжительное время: с июля 2006 по январь 2007 г. В остальное время концентрации нитратов здесь были выше 1 мкМ с максимальными значениями в феврале (8.5 мкМ) и в июне (9.5 мкМ) 2007 г.

Что касается аммонийного азота, то в период исследований его концентрации в Севастопольской бухте были, как правило, ниже 1 мкМ (рис. 3 б). Исключение составляют январь и май 2007 г., когда содержание данного соединения повысилось до 2.5 и 1.7 мкМ соответственно. В Карантинной бухте большую часть года концентрации аммонийного азота в целом были выше, чем в Севастопольской (1 – 6 мкМ). Только в августе 2006 г. его содержание снизилось до 0.5 мкМ, а в феврале – апреле

2007 г. находилось в диапазоне от 0 до 0.2 мкМ. На станции, расположенной около бухты Омега, с сентября 2006 по январь 2007 г. концентрации аммонийного азота составляли 1 – 2 мкМ. В остальное время они были в 4 – 10 раз ниже.

Концентрации фосфатов в Севастопольской бухте чаще всего находились в диапазоне от 0.05 до 0.16 мкМ, а в период с октября по январь они не превышали аналитический ноль (рис. 3 в). В Карантинной бухте их содержание было, в основном, выше 0.02 мкМ, достигая в максимумах 0.13 – 0.17 мкМ. Только в апреле 2007 г. оно снизилось до аналитического нуля. В районе бухты Омега во все сезоны наблюдались очень низкие концентрации фосфатов, изменявшиеся от 0 до 0.06 мкМ.

Содержание кремния в исследованных водах составляло, в основном, 1.5 – 7 мкМ. Только в период с октября по декабрь 2006 г. оно снижалось до нуля, а в мае 2007 г. было менее 1 мкМ (рис. 3 г.).

Расчёты показали, что в исследованных водах отношение между молярными концентрациями нитратов и аммония изменялось в широких пределах: от 0 до 10.73 в холодный период и от 0.02 до 23.73 в тёплый (табл. 1).

Табл. 1 Удельная скорость роста фитопланктона и отношение между основными биогенными веществами в прибрежных водах Чёрного моря около Севастополя (июнь 2006 – июнь 2007 г.)

Table 1 Phytoplankton growth rate and ratio between main nutrients in coastal waters of the Black Sea near Sevastopol (June 2006 – June 2007)

$\mu$ , сутки <sup>-1</sup>	NO <sub>3</sub> /NH <sub>4</sub>	NO <sub>3</sub> /PO <sub>4</sub>	NO <sub>3</sub> +NH <sub>4</sub> /PO <sub>4</sub>	NO <sub>3</sub> /Si	NO <sub>3</sub> +NH <sub>4</sub> /Si	n
Холодный период (ноябрь – апрель)						
0.06 – 0.37	0.00 – 0.01	0	30 – 32	*	*	4
0.47 – 1.10	4.09 – 10.73	44 – 343	44 – 375	0.23 – 1.50	0.23 – 1.57	9
Тёплый период (май – октябрь)						
0.24 – 0.76	0.02 – 1.63	1 – 43	9 – 75	0.09 – 0.23	0.17 – 0.37	6
1.08 – 2.74	0.19 – 23.73	6 – 759	38 – 791	0.06 – 6.40	0.34 – 10.00	12

\*концентрация кремния в воде была равна аналитическому нулю

\*concentration of silicate was equal zero

Ещё большая изменчивость отмечена для отношения между нитратами и фосфатами: от 0 до 343 в холодный период и от 1 до 759 в тёплый. Близкие к этим значениям были полу-

чены величины отношения между суммарным содержанием минеральных форм азота и фосфора. Отношение между нитратами и кремнием в холодное время изменялось от 0.23 до

1.50. Практически такие же величины получены для отношения между суммарным азотом и кремнием. В теплый период эти значения были выше: 0.06 – 6.40 и 0.17 – 10.00 соответственно.

Табл. 2 Относительная биомасса (В, %) основных систематических групп нано- и микрофитопланктона (b. - Bacillariophyceae, d. – Dinophyceae, pr. – Primmnesiophyceae) в поверхностных прибрежных водах Черного моря около Севастополя

Table 2 Relative biomass (В, %) of main systematic groups of nano- and microphytoplankton (b. - Bacillariophyceae, d. – Dinophyceae, pr. – Primmnesiophyceae) in surface coastal waters of the Black Sea near Sevastopol

Год, месяц	Ст. 1			Ст. 2			Ст. 3			Доминирующие виды
	Б <sub>b.</sub>	Б <sub>d.</sub>	Б <sub>pr.</sub>	Б <sub>b.</sub>	Б <sub>d.</sub>	Б <sub>pr.</sub>	Б <sub>b.</sub>	Б <sub>d.</sub>	Б <sub>pr.</sub>	
2006 г.										<i>Chaetoceros curvisetus</i> , <i>C. socialis</i> , <i>Prorocentrum micans</i> , <i>Gymnodinium</i> sp., <i>Emiliania huxleyi</i>
Июнь	41	36	23	16	76	8	36	59	5	<i>Coscinodiscus</i> sp., <i>Prorocentrum micans</i> , <i>P. cordatum</i> , <i>Gymnodinium</i> sp., <i>Coccolithus</i> sp.
Июль	81	18,5	0,5	-	-	-	28	69	3	<i>Coscinodiscus</i> sp., <i>Prorocentrum micans</i> , <i>P. cordatum</i> , <i>Gymnodinium</i> sp., <i>Coccolithus</i> sp.
Август	79	20,9	0,1	22	77	1	-	-	-	<i>Chaetoceros curvisetus</i> , <i>C. socialis</i> , <i>Pseudonitzschia seriata</i> , <i>Prorocentrum micans</i> , <i>P. cordatum</i> , <i>Gymnodinium</i> sp.
Сентябрь	36	63	1	52	48	0	57	43	0	<i>Chaetoceros socialis</i> , <i>Pseudosolenia calcar-avis</i> , <i>Ceratium furca</i> , <i>Gymnodinium</i> sp., <i>Emiliania huxleyi</i>
Октябрь	34	66	0	88	1	11	38	42	20	<i>Chaetoceros curvisetus</i> , <i>C. socialis</i> , <i>Prorocentrum cordatum</i>
Ноябрь	68	32	0	60	40	0	-	-	-	<i>Chaetoceros socialis</i> , <i>Skeletonema costatum</i> , <i>Prorocentrum micans</i> , <i>Scrippsiella trochoidea</i> , <i>Emiliania huxleyi</i>
Декабрь	67	23	10	15	84	1	2	97	1	<i>Skeletonema costatum</i> , <i>Pseudonitzschia delicatissima</i>
2007 г.										<i>Chaetoceros curvisetus</i> , <i>C. socialis</i> , <i>Pseudonitzschia seriata</i> , <i>Skeletonema costatum</i>
Февраль	90	10	0	90	10	0	90	10	0	<i>Chaetoceros curvisetus</i> , <i>C. socialis</i> , <i>Pseudonitzschia seriata</i> , <i>Skeletonema costatum</i>
Март	66	32	2	83	17	0	81	19	0,5	<i>Chaetoceros curvisetus</i> , <i>C. socialis</i> , <i>Pseudonitzschia delicatissima</i> ;
Апрель	93	6,7	0,3	96	3,5	0,5	51	49	0	<i>Chaetoceros socialis</i>
Май	75	25	0	66	34	0	72	28	0	<i>Prorocentrum cordatum</i> , <i>P. micans</i> , <i>Gymnodinium</i> sp., <i>Coscinodiscus</i> sp.
Июнь	33	67	0	-	-	-	31	69	0	

Вместе с тем, в отдельные периоды в планктоне преобладали представители динофитовых водорослей. Так, летом 2006 г. в Севастопольской бухте (ст. 1) доминировали диатомовые водоросли. В июне 41 % суммарной биомассы нано- и микрофитопланктона приходился на водоросли рода *Chaetoceros*, а в июле

Систематический состав фитопланктона. В исследованных водах большую часть года основную биомассу нано- и микрофитопланктона создавали диатомовые водоросли (табл. 2).

и августе около 80 % фитопланктонной биомассы создавал один вид *Coscinodiscus* sp. В это время на станциях в Карантинной бухте (ст. 2) и в районе бухты Омега (ст. 3) доминировали динофитовые *Prorocentrum micans* Ehrenberg, *P. cordatum* (Ostf.) Dodge, *Gymnodinium* sp. На их долю приходилось от 59 до 77 %

биомассы нано- и микрофитопланктона. Эти виды были основными в планктоне Севастопольской бухты в сентябре – октябре 2006 г., создавая 63 – 66 % фитопланктонной биомассы. В это же время в Карантинной бухте (ст. 2) и в районе бухты Омега (ст. 3) от 48 до 88 % биомассы нано- и микрофитопланктона приходилось на диатомовые водоросли, такие, как *Chaetoceros curvisetus* Cl., *C. socialis* Laud., *Pseudonitzschia seriata* (Cl.) H. Perg, *Pseudosolenia calcar-avis* (M. Schultze) Sundström. Эти виды преобладали на всех станциях и в ноябре 2006 г., их биомасса составляла более 60 % от общей. В декабре этого года только в Севастопольской бухте доминировали диатомовые рода *Chaetoceros* и *Skeletonema costatum* (Grev.) Cl. На остальной исследованной акватории от 84 до 97 % биомассы нано- и микрофитопланктона приходилось на динофитовые водоросли *Prorocentrum micans*, *P. cordatum*, *Scriptsiella trochoidea* (Stein) Balech. С февраля по май 2007 г. повсеместно преобладали диатомовые *Chaetoceros curvisetus*, *C. socialis*, *Pseudonitzschia seriata*, *Skeletonema costatum*, создавая от 51 до 93 % биомассы нано- и микрофитопланктона. И только в июне 2007 г. на смену диатомовым водорослям пришли динофитовые. Среди них были *Prorocentrum micans*, *P. cordatum*, *Gymnodinium sp.* Их доля в суммарной биомассе составляла 66 – 67 %.

В отдельные месяцы существенный вклад в суммарную биомассу нано- и микрофитопланктона вносили Primmnesiophyceae. Так, в Севастопольской бухте в июне 2006 г. их доля была максимальной за весь период исследований, достигнув 23 %, а в районе бухты Омега в октябре этого года она составила 20 %. В остальное время доля этих водорослей в суммарной биомассе не превышала нескольких процентов.

Скорость роста фитопланктона и её связь с концентрацией биогенных веществ. В течение всего периода исследований удельная скорость роста фитопланктона в прибрежных

водах Чёрного моря в районе Севастополя изменялась от 0.10 до 2.70 сут.<sup>-1</sup> (рис. 4). В Севастопольской бухте максимальные величины этого показателя (1.90 – 2.50 сут.<sup>-1</sup>) отмечены в июне 2006 и в мае 2007 гг. в период интенсивного развития диатомовой водоросли *Chaetoceros socialis* на фоне высокого содержания основных питательных веществ в воде, температуре 16 – 21<sup>0</sup>С и интенсивности солнечной радиации, превышавшей 20 Э/м<sup>2</sup>\*день. В это время концентрация хлорофилла *a* в планктоне составляла 1.2 – 1.5 мг/м<sup>3</sup>. Минимальные значения скорости роста (0.1 сут.<sup>-1</sup>) получены в декабре при нулевых концентрациях основных питательных солей в воде и самых низких значениях интенсивности солнечной радиации (около 4 Э/м<sup>2</sup>\*день). Они связаны с развитием таких доминирующих видов диатомовых, как *Skeletonema costatum* и *Chaetoceros socialis*. Истощение вод по биогенным веществам в зимний период обусловлено, прежде всего, предшествующим осенним «цветением» воды, вызванным диатомовыми и динофитовыми водорослями, когда была получена максимальная концентрация хлорофилла *a* (3.5 мг/м<sup>3</sup>).

В Карантинной бухте максимальное значение удельной скорости роста зарегистрировано в мае 2007 г. (2.7 сут.<sup>-1</sup>). Также как и в Севастопольской бухте, максимальный рост наблюдался в период весеннего «цветения», вызванного интенсивным развитием *Chaetoceros socialis* на фоне высоких концентраций минеральных соединений азота и фосфора. Минимальные значения этого параметра (0.5 сут.<sup>-1</sup>) были связаны также с развитием диатомовых водорослей и отмечены в период с февраля по апрель на фоне высоких концентраций нитратов и кремния, но крайне низком содержании фосфатов (0 – 0.01 мкМ).

В районе бухты Омега (ст. 3) наибольшие значения удельной скорости роста фитопланктона наблюдались в сентябре 2006 и в мае 2007 гг. (2.1 – 2.2 сут.<sup>-1</sup>). Именно тогда отмечено интенсивное развитие *Chaetoceros*



*socialis*. Наименьшие величины скорости роста ( $0.1 \text{ сут.}^{-1}$ ) получены в декабре 2006 г., когда основную биомассу фитопланктона создавали виды динофитовых водорослей, такие как *Pro-*

*rocentrum micans* и *Scropsiella trochoidea*, на фоне нулевых концентраций нитратов, силикатов и самых низких значений интенсивности солнечной радиации.

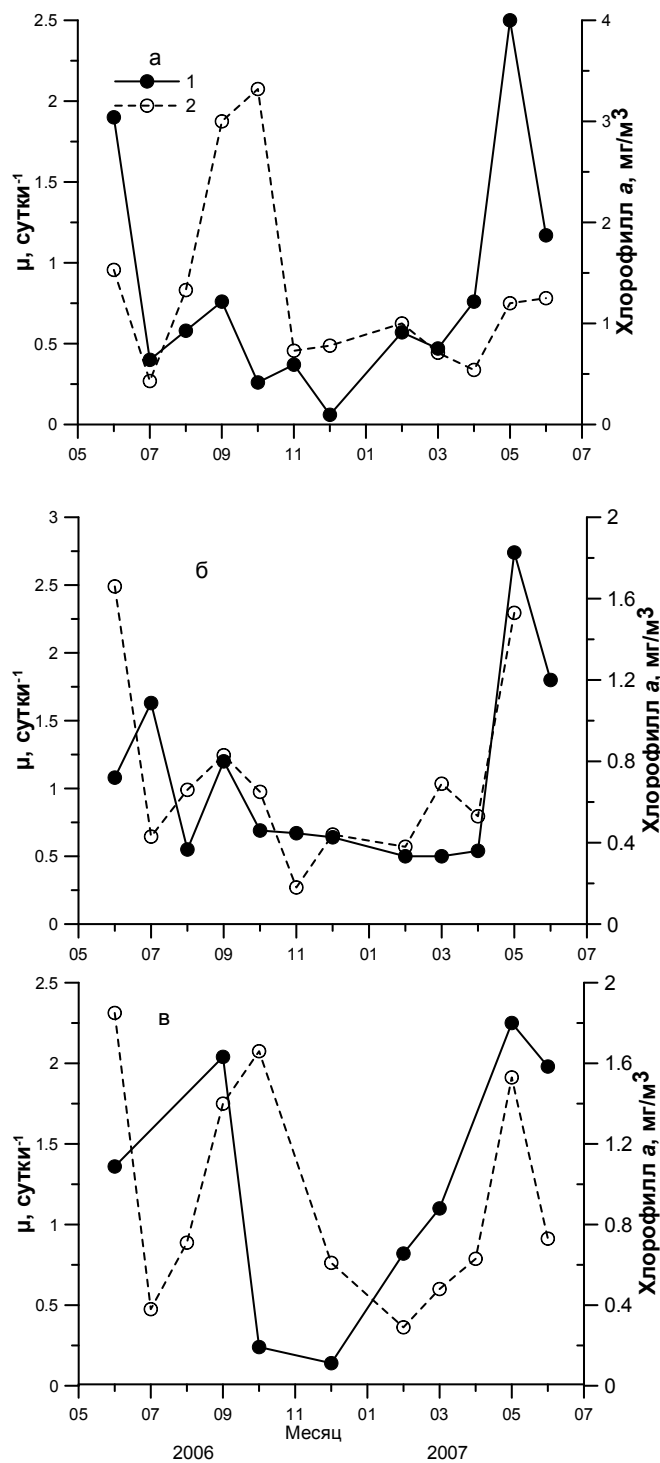


Рис. 4 Сезонные изменения скорости роста фитопланктона и концентрации хлорофилла *a* в прибрежных поверхностных водах Черного моря (район Севастополя): а – ст. 1; б – ст. 2; в – ст. 3; 1 – скорость роста, 2 – хлорофилл *a*  
 Fig. 4 Seasonal changes of phytoplankton growth rate and chlorophyll *a* concentration in the coastal surface waters of the Black Sea (region of Sevastopol): а – st. 1; б – st. 2; в – st. 3; 1 – growth rate, 2 – chlorophyll *a*

Для выявления связи между удельной скоростью роста фитопланктона и концентрацией биогенных веществ, все данные были разделены на две группы. В первую группу включили измерения, выполненные в холодное время года с ноября по апрель при среднем значении температуры воды  $11 \pm 3^{\circ}\text{C}$ . Во вторую группу вошли данные, полученные в тёплое время с мая по октябрь, когда среднее значение температуры воды составило  $21 \pm 4^{\circ}\text{C}$ .

В холодное время года удельная скорость роста фитопланктона изменялась от  $0.10$  до  $1.10 \text{ сут.}^{-1}$ , а среднее значение составило  $0.51 \text{ сут.}^{-1}$ . Между скоростью роста и концентрацией нитратов получена зависимость, которая может быть описана уравнением Михаэлиса-Ментен (рис. 5 а):

$$\mu = \mu_{\text{макс.}} * S_{\text{NO}_3} / (K_s + S_{\text{NO}_3})$$

где  $\mu$  - удельная суточная скорость роста фитопланктона при данной концентрации нитратов в среде,  $\mu_{\text{макс.}}$  - максимальная удельная суточная скорость роста,  $K_s$  - константа полунасыщения, представляющая собой концентрацию субстрата (мкМ), при которой скорость роста составляет половину максимальной,  $S_{\text{NO}_3}$  - концентрация нитратов в воде (мкМ).

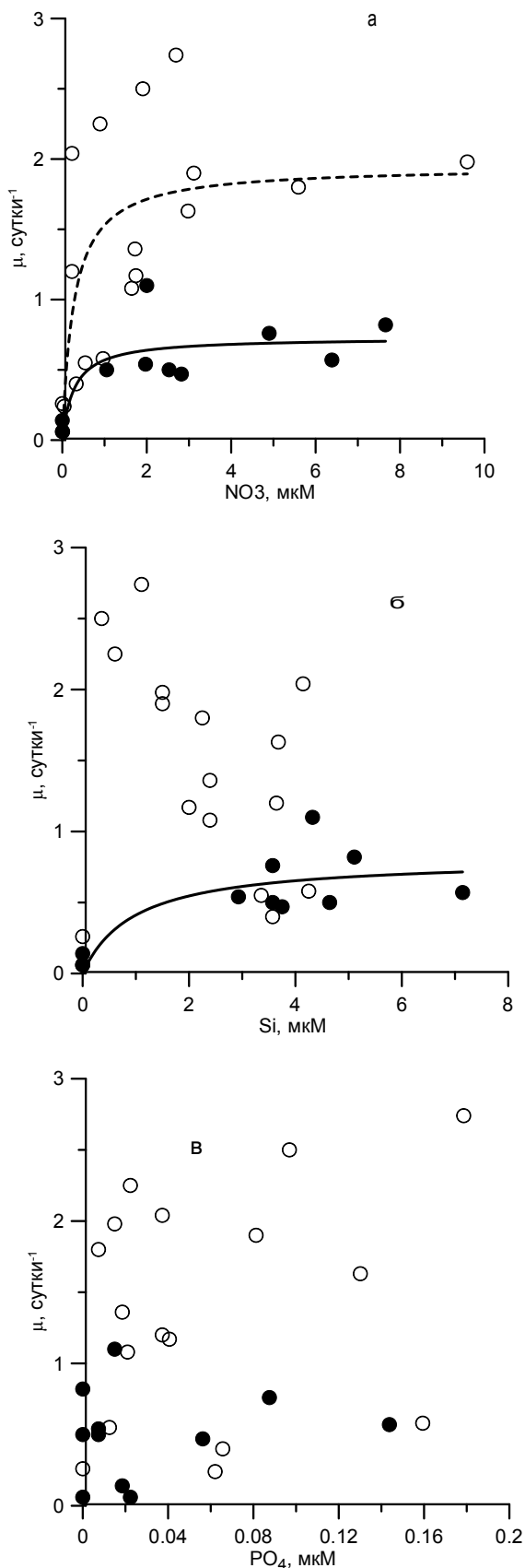


Рис. 5 Связь скорости роста фитопланктона с концентрацией биогенных веществ в исследованных водах Чёрного моря в холодный (сплошная линия) и тёплый (пунктир) периоды

Fig. 5 Relationship between phytoplankton growth rate and nutrient concentration in investigated waters of the Black Sea in cold (solid line) and warm (dotted line) seasons

В соответствие с этой зависимостью, максимальная скорость роста фитопланктона в холодный период равна  $0.73 \text{ сут.}^{-1}$ , а константа полунасыщения –  $0.28 \text{ мкМ}$  ( $r^2=0.67$ ). Подобная связь получена между скоростью роста водорослей и концентрацией кремния (рис. 5 б), которая показала, что константа полунасыщения по кремнию для холодного периода составила  $0.98 \text{ мкМ}$  ( $r^2=0.66$ ). В то же время достоверная связь между скоростью роста фитопланктона и концентрацией фосфатов в среде не наблюдалась (рис. 5 в). Количественная связь между удельной скоростью роста фитопланктона и концентрацией аммонийной формы азота также не получена.

В тёплое время года средняя скорость роста фитопланктона была равна  $1.38 \text{ сутки}^{-1}$  при колебаниях от  $0.24 \text{ сутки}^{-1}$  до  $2.74 \text{ сутки}^{-1}$ . Достоверная связь между скоростью роста фитопланктона и содержанием фосфатов, а также кремния не отмечена (рис. 5 б, в). То же можно сказать и об аммонии. Однако между удельной скоростью роста водорослей и концентрацией нитратов наблюдается зависимость, которая может быть описана с помощью уравнения Михаэлиса – Ментен (рис. 5а). Согласно уравнению, максимальная скорость роста в летний период составила  $1.99 \text{ сут.}^{-1}$ , а константа полунасыщения –  $0.27 \text{ мкМ}$  ( $r^2=0.38$ )

**Обсуждение.** Известно, что скорость роста различных видов водорослей, представленных в планктоне в тот или иной период времени, неодинакова. Суммарная скорость роста фитопланктонного сообщества определяется доминирующими видами [3, 12, 23].

Исследования, выполненные нами в 2000 – 2002 гг. в прибрежных водах Чёрного моря в районе Севастополя, показали, что в период, предшествующий весеннему «цветению» воды, преобладавшие в планктоне *Skeletonema costatum*, *Chaetoceros socialis*, *C. curvisetus* делились с максимальной скоростью: 1.00 – 1.68 сут.<sup>-1</sup>. Это было обусловлено высоким содержанием минеральных форм азота, фосфора и кремния в воде. Во время «цветения», когда концентрации основных питательных веществ снижались до аналитического нуля, удельная скорость роста этих видов была минимальна и составляла 0.10 – 0.30 сут.<sup>-1</sup> [12]. По данным [3], полученным в Севастопольской бухте в 50-е годы прошлого столетия, наибольшая скорость деления доминирующих видов диатомовых водорослей (1.50 – 1.80 сут.<sup>-1</sup>) наблюдалась за один – два месяца до начала их массового развития в море, тогда как в период «цветения» снижалась почти на порядок. Величины удельной скорости роста фитопланктона, рассчитанные З. З. Финенко [14] по ассимиляционному числу и относительному содержанию хлорофилла “а” в водорослях для поверхностных вод Севастопольской бухты, в целом оказались близки к данным Т. М. Кондратьевой [3] и нашим результатам [12].

В период с июня 2006 по июнь 2007 гг. в планктоне исследованных прибрежных вод Чёрного моря чаще всего преобладали диатомовые водоросли. Весеннее и осеннее «цветение» воды было вызвано, в основном, одним из самых мелких видов *Chaetoceros socialis*, объём клетки которого составлял около 100 мкм<sup>3</sup>. В отличие от предыдущих исследований [3, 12, 14], именно в периоды «цветения», когда концентрации хлорофилла достигали 1.2 – 1.6 мг/м<sup>3</sup>, нами зарегистрированы самые высокие значения удельной скорости роста фитопланктона (2.0 - 2.7 сут.<sup>-1</sup>). В это время температурные и световые условия были оптимальными для развития диатомовых водорослей. Содержание нитратов было равно или превышало

значения константы полунасыщения (0.27 мкМ). Концентрации кремния выше 0.5 мкМ и фосфатов, содержание которых было более 0.02 мкМ, вероятно, достаточны для достижения мелкими клетками водорослей максимальной скорости роста. Такие же высокие значения скорости роста *C. socialis* были получены ранее в культурах этого вида при оптимальных световых и температурных условиях и достаточном количестве питательных веществ [8, 16].

Иногда в начале лета и осенью на завершающей стадии «цветения» диатомовых отмечено увеличение доли динофитовых водорослей. Среди них чаще всего встречались *Prorocentrum micans* и *P. cordatum* (табл. 2). Удельное содержание хлорофилла в клетках этих водорослей в 2 – 3 раза меньше, чем у диатомовых [12, 13]. В результате этого даже при оптимальных условиях среды скорость роста динофитовых водорослей существенно ниже, чем у диатомовых. Судя по нашим данным, в периоды их доминирования удельная суточная скорость роста фитопланктона не превышала 1.5 сут.<sup>-1</sup>.

Минимальные величины скорости роста фитопланктона (0.06 - 0.10 сутки<sup>-1</sup>) отмечены в Севастопольской бухте и в районе бухты Омега в декабре, когда в планктоне доминировали диатомовые *Skeletonema costatum* и *Chaetoceros socialis*. В это время здесь содержание всех основных биогенных веществ снижалось до аналитического нуля, что сильно ограничивало рост водорослей. Вероятно, поэтому концентрации хлорофилла были невысокими и не превышали 0.6 – 0.8 мг/м<sup>3</sup>.

Для оценки степени обеспеченности фитопланктона биогенными веществами используют различные подходы. Один из них основан на сопоставлении отношений молярных концентраций основных биогенных элементов в среде с классическим отношением Редфилда – C:N:P = 100:16:1 [5, 17, 24]. Часто сравнивают константы полунасыщения для основных биогенных веществ, полученные по

скорости их поглощения фитопланктоном или по скорости роста водорослей, с концентрацией этих веществ в воде [12, 18, 20]. Наши расчёты отношений между молярными концентрациями минеральных форм азота и фосфора, а также азота и кремния показали, что эти отношения изменялись в период исследований в очень широком диапазоне. Между их величиной и скоростью роста фитопланктона достоверные связи не наблюдались, что не позволяет по этим данным судить о степени обеспеченности фитопланктона биогенными веществами. Сопоставление полученных констант полунасыщения по росту для нитратов с их содержанием в воде показывает, что в течение большей части периода исследований скорость роста фитопланктона не лимитировалась этим веществом.

Известно, что для развития диатомовых водорослей необходим кремний. В холодный период года, когда в планктоне преобладали диатомовые, между концентрацией кремния в воде и скоростью роста получена зависимость, описываемая уравнением Михаэлиса-Ментен, в соответствие с которой константа полунасыщения по данному веществу составила 0.98 мкМ. С января по апрель концентрация растворённых соединений кремния была, чаще всего, выше константы полунасыщения, а недостаток кремния водоросли испытывали в течение октября – декабря.

Что касается тёплого периода, то в это время значительную роль в планктоне играли динофитовые виды, для развития которых кремний не требуется. Только в конце весны и в начале осени, когда наблюдалось интенсивное развитие диатомовых, роль кремния возрастала. Его содержание в воде было достаточным для достижения водорослями максимальных значений скорости роста в эти периоды.

Достоверная связь между содержанием фосфатов в воде и скоростью роста фитопланктона не наблюдалась. Однако в большинстве случаев их концентрации были равны или пре-

вышали значения константы полунасыщения, полученные ранее по скорости поглощения фосфатов фитопланктоном [10].

Важную роль в регуляции скорости роста водорослей в море играют падающий свет и температура воды. Ранее нами показано, что в течение года скорость роста фитопланктона поверхностных вод Чёрного моря светом не лимитируется [12]. Что касается температуры, то известно, что при её повышении на 10° скорость роста водорослей возрастает в 2 – 3 раза [15].

Сопоставление максимальных значений скорости роста фитопланктона для холодного и тёплого периодов позволило нам рассчитать температурный коэффициент  $Q_{10}$ . В холодный период при средней температуре воды, составившей 11°С, максимальная удельная скорость роста фитопланктона, полученная из зависимости Михаэлиса-Ментен, составила 0.73 сут.<sup>-1</sup>. В тёплый период, когда средняя температура повысилась на 10°С, скорость роста была в 2.7 раза выше.

**Выводы.** В период исследований поверхностных прибрежных вод Чёрного моря в районе Севастополя удельная скорость роста фитопланктона изменялась от 0.06 – 0.10 до 2.0 – 2.7 сут.<sup>-1</sup>. Максимальные значения зарегистрированы в конце весны и в начале осени, в периоды интенсивного развития диатомовой водоросли *Chaetoceros socialis*, минимальные – в декабре, когда в планктоне доминировали диатомовые виды водорослей *Skeletonema costatum* и *C. socialis*. Основную роль в регуляции сезонной изменчивости скорости роста фитопланктона исследованных вод играли биогенные вещества (нитраты и кремний). Водоросли испытывали недостаток кремния в период с октября по декабрь, нитратов – в январе. В остальное время содержание питательных веществ не лимитировало рост водорослей.

1. *Ведерников В. И., Микаэлян А. С.* Структурно-функциональные характеристики разных размерных групп фитопланктона Чёрного моря / Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Чёрного моря. – М.: Наука, 1989. – С. 84 – 105.
2. *Кирикова М. В.* Поглощение неорганических форм углерода и фосфора микропланктонным сообществом Севастопольской бухты // Экология моря. – 1988. - № 29. – 8 – 12.
3. *Кондратьева Т. М.* Роль отдельных видов и размерных групп водорослей в продукции фитопланктона / Основы биологической продуктивности Чёрного моря. – Киев: Наук. думка, 1979. – С. 99 – 108.
4. *Кондратьева Т. М.* Определение суточной продукции фитопланктона в Севастопольской бухте / Первичная продукция морей и внутренних вод. – Минск: Изд-во Министерства высшего и среднего образования БССР, 1961. – С. 77 – 82.
5. *Кривенко О. В., Стельмах Л. В.* Обеспеченность фитопланктонного сообщества неорганическими соединениями азота в Чёрном море в весенний период // Океанология. - 2003. – **43**, вып. 6. - С. 862 – 870.
6. *Методы гидрохимических исследований основных биогенных элементов.* – М.: ВНИРО, 1988. – 119 с.
7. *Морозова-Водяницкая Н. В., Ланская Л. А.* Темп и условия деления морских диатомовых водорослей в культурах // Тр. Севастопольск. биол. ст. – 1959. – **12**. – С. 30 – 87.
8. *Морозова-Водяницкая Н.В.* Фитопланктон в Чёрном море и его количественное развитие // Тр. Севастопольск. биол. ст. – 1957. – **9**. – С. 3 – 13.
9. *Парсонс Т. Р., Такахаши М., Харгрейв В.* Биологическая океанография. – М.: Легкая и пищевая пром-ть, 1982. – С. 89 – 91.
10. *Пархоменко А. В.* Поглощение фосфатов микропланктоном в эвфотической зоне Чёрного и Средиземного морей: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Севастополь, 1988. – 17 с.
11. *Сорокин Ю. И., Суханова И. Н., Коновалова Г. В. и др.* Первичная продукция и фитопланктон района экваториальной дивергенции в восточной части Тихого океана // Тр. ИО АН СССР. - 1975. – **102**. - С. 108 – 122.
12. *Стельмах Л. В., Бабич И. И., Тузрул С.* Скорость роста фитопланктона и его выедание в западной части Чёрного моря в осенний период // Проблемы биологической океанографии XXI века: тез. междунаrodn. науч. конф., посвященной 135-летию ИнБЮМ (19 – 21 сентября 2006 г., Севастополь, Украина). – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2006. – С. 167.
13. *Стельмах Л. В., Губанов В. И., Бабич И. И.* Сезонные изменения скорости роста и лимитирование фитопланктона питательными веществами в прибрежных водах Чёрного моря в районе Севастополя // Морск. экол. журн. - 2004. – **3**, № 4. - С. 55 – 73.
14. *Финенко З. З.* Скорость роста фитопланктона / Основы биологической продуктивности Чёрного моря. – Киев: Наук. думка, 1979. – С. 97 – 99.
15. *Landry M. R., Hassett R. P.* Estimating the grazing impact of marine micro-zooplankton // Mar. Biol. - 1982. – **67**. - P. 283 – 288.
16. *Landry M. R., Kirshtein J., Konstantinou J.* A refined dilution technique for measuring the community grazing impact of microzooplankton, with experimental tests in the central equatorial Pacific // Mar. Ecol. -1995. – **120**. - P. 53 – 63.
17. *JGOFS Protocols.* Protocols for the Joint Global Ocean Flux Study (JGOFS) Core Measurements. Manual and Guides. - 1994. – **29** - 100 p.
18. *Finenko Z. Z., Lanskaya L. A.* Phytoplankton growth rates in the equatorial region of the Pacific Ocean // Pol. Arch. Hydrobiol. – 1977. – **24**. – P. 163 – 171.
19. *Palomares-Garcia R., Bustillos-Guzman J. J., Lopez-Cortes D.* Pigment-specific rates of phytoplankton growth and microzooplankton grazing in a subtropical lagoon // J. Plankton Res. – 2006. – **28**. – P. 1217 – 12 32.
20. *Berges J.A., Varela D.E., Harrison P.J.* Effects of temperature on growth rate, cell composition and nitrogen metabolism in the marine diatom *Thalassiosira pseudonana* (Bacillariophyceae) // Mar.Ecol. - 2002. – **225**. - p. 139–146.
21. *Frank V. M., Bruland K. W., Hutchins D. A.* Iron and zinc effects on silicic acid and nitrate uptake kinetics in three high-nutrient, low-chlorophyll (HNLC) regions // Mar.Ecol. - 2003. – **252**. - p. 15 –33.
22. *Krivenko O. V., Burlakova Z. P., Ereemeeva L. V.* Basic characteristics of biotic nitrogen cycle in the open western part of the Black Sea / Ivanov L.I , Oguz T. Ecosystem Modeling as a Management Tool for the Black Sea. - Kluwer Academic Publ., 1998. – **1**. - P. 121 – 136.
23. *Fisher T. R., Peele E. R., Ammerman J. W. et al.* Nutrient limitation of phytoplankton in Chesapeake Bay // Mar. Ecol. – 1992. – **82**. – P. 51 – 63.

24. Yin K., Qian P., Wu M. C.S. et al. Shift from P to N limitation of phytoplankton growth across the Pearl River estuarine plume during summer // Mar. Ecol. – 2001. – 221. – P. 17 – 28.

Поступила 14 мая 2008 г.  
После доработки 31 июля 2008 г.

**Сезонна мінливість швидкості росту фітопланктону у прибережних водах Чорного моря (район Севастополя).** Л. В. Стельмах, Е. А. Куфтаркова, І. І. Бабіч. На основі даних, отриманих на трьох станціях у прибережних поверхневих водах Чорного моря (в районі Севастополя) у 2006 – 2007 рр., представлена сезонна динаміка швидкості росту фітопланктону. Протягом року цей показник змінювався приблизно на порядок. Максимальні значення (2.00 – 2.70 добу<sup>-1</sup>) спостерігалися під час весіннього та осіннього інтенсивного розвитку діатомової водорості *Chaetoceros socialis*. Мінімальні величини (0.06 – 0.10 добу<sup>-1</sup>) були отримані взимку, коли в планктоні домінували діатомові види водоростей *Skeletonema costatum* та *C. socialis*. Отримані кількісні залежності між концентрацією нітратів і кремнію, з одного боку, та швидкістю росту, з другого. Головним фактором, регулюючим сезонну мінливість швидкості росту водоростей у досліджених водах, є біогенні сполуки (нітрати і силікати).

**Ключові слова:** фітопланктон, швидкість росту, хлорофіл *a*, біогенні сполуки, Чорне море

**Seasonal variations of phytoplankton growth rate in coastal waters of the Black Sea (near Sevastopol).** L. V. Stelmakh, E. A. Kuftarkova, I. I. Babich. Seasonal variations of phytoplankton growth rate in coastal surface waters of the Black Sea near Sevastopol in 2006 – 2007 are shown. During the year growth rate varied about 10 times. Maximum (2.00 – 2.70 day<sup>-1</sup>) was obtained for spring and autumn bloom of *Chaetoceros socialis*. Minimum (0.06 – 0.10 day<sup>-1</sup>) was obtained in winter, when diatom species *Skeletonema costatum* and *C. socialis* dominated in plankton. The dependences between nitrate and silicate concentrations and phytoplankton growth were obtained. The nutrients (nitrate and silicate) are main factor regulating the seasonal variability of phytoplankton growth rate.

**Key words:** phytoplankton, growth rate, chlorophyll *a*, nutrients, Black Sea