



УДК 581.526.325(262.5)

Л. В. Стельмах, канд. биол. 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 ОТНОШЕНИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО УГЛЕРОДА К ХЛОРОФИЛЛУ “А” И ФАКТОРЫ, ЕЕ ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ В ФИТОПЛАНКТОНЕ ПРИБРЕЖНЫХ ВОД ЧЕРНОГО МОРЯ

На основе данных, полученных на пяти станциях в прибрежных поверхностных водах Черного моря (в районе Севастополя) в 2002 – 2003 гг., представлена сезонная динамика отношения С:хл “а” в нано- и микрофитопланктоне. В течение года этот показатель изменялся приблизительно на порядок. Наибольшие значения отношения (400 – 500) были получены в летний период (в июле), когда интенсивность солнечной радиации достигала максимума, а концентрация нитратов снижалась до аналитического нуля. Наименьшие величины (30 – 50) отмечены зимой при минимальных интенсивностях солнечной радиации и относительно высоких (4 – 25 мкМ) концентрациях нитратов. Представлены регрессионные зависимости, отражающие комбинированное действие света, температуры, биогенных веществ и видового состава фитопланктона на величину отношения С:хл “а”. Получено, что 87 % от общей изменчивости этого отношения определяется совместным действием четырех выше названных переменных.

Ключевые слова: хлорофилл “а”, органический углерод, фитопланктон, свет, биогенные вещества, Черное море

Проведение комплексного мониторинга прибрежных районов Черного моря невозможно без использования экспресс-методов оценки состояния его биологических ресурсов. Один из таких методов связан с оценкой биомассы фитопланктона по содержанию хлорофилла “а”. Для перехода от концентрации этого пигмента к фитопланктонной биомассе необходимо знать величину отношения между органическим углеродом и хлорофиллом “а” (С: хл“а”) в клетках водорослей.

Известно, что количественное отношение между органическим углеродом фитопланктонных клеток и хлорофиллом подвержено большим сезонным колебаниям, максимальная амплитуда которых характерна для поверхностных вод. Так, исследования, вы-

полненные в Саргассовом море около Бермудских о-вов, показали, что зимой (в декабре), когда температура воды была равна 20⁰С, а интенсивность солнечной радиации – 10 Е/м²* день, отношение С: хл“а” в фитопланктоне минимально и составляло 60. Летом (в июне) при температуре воды 26⁰С и интенсивности солнечной радиации, достигавшей 50 Е/м²* день, данное отношение повышалось до максимальных значений – 230 [19]. В Ла-Манше в аналогичных световых условиях этот показатель изменялся на порядок – от 20 (в декабре) до 200 (в июле) [20].

В открытой части Черного моря отношение между органическим углеродом и хлорофиллом “а” в фитопланктоне, отобранном с поверхности, составляло 30 – 40 в зимний пе-

риод и повышалось до 200 – 250 в летний [1, 10]. В прибрежных водах моря в течение года это отношение изменялось, в основном, от 30 до 300 [1, 9, 26]. Минимальные значения отмечены в зимний период при самых низких интенсивностях солнечной радиации, максимальные – летом, когда освещенность была наибольшей. Считают, что основной причиной сезонных изменений этого отношения является свет [9, 10, 20, 21]. Однако, роль таких факторов, как температура, питательные вещества и систематический состав водорослей, в общей изменчивости C: хл“а“не совсем ясна.

Цель настоящей работы – дать количественную оценку комплексного действия света, температуры, питательных веществ и систематического состава водорослей на из-

менчивость отношения органического углерода к хлорофиллу “а” в нано- и микрофитопланктоне поверхностных прибрежных вод Черного моря.

Материал и методы. Экспериментальные исследования были выполнены нами в период с февраля 2002 по декабрь 2003 гг. в прибрежных водах Черного моря в районе Севастополя: в Севастопольской бухте (ст. 1), в Карантинной (ст. 2 и 3) и у бухты Омега (ст. 4 и 5) (рис. 1). Первая станция находилась в закрытой бухте, остальные – в открытом прибрежье, подверженном сгонно-нагонным течениям. Общая глубина на первых четырех станциях – 14 – 19 м, на пятой – 41 м. Пробы воды отбирали с поверхности в утренние часы (8 – 11 ч).

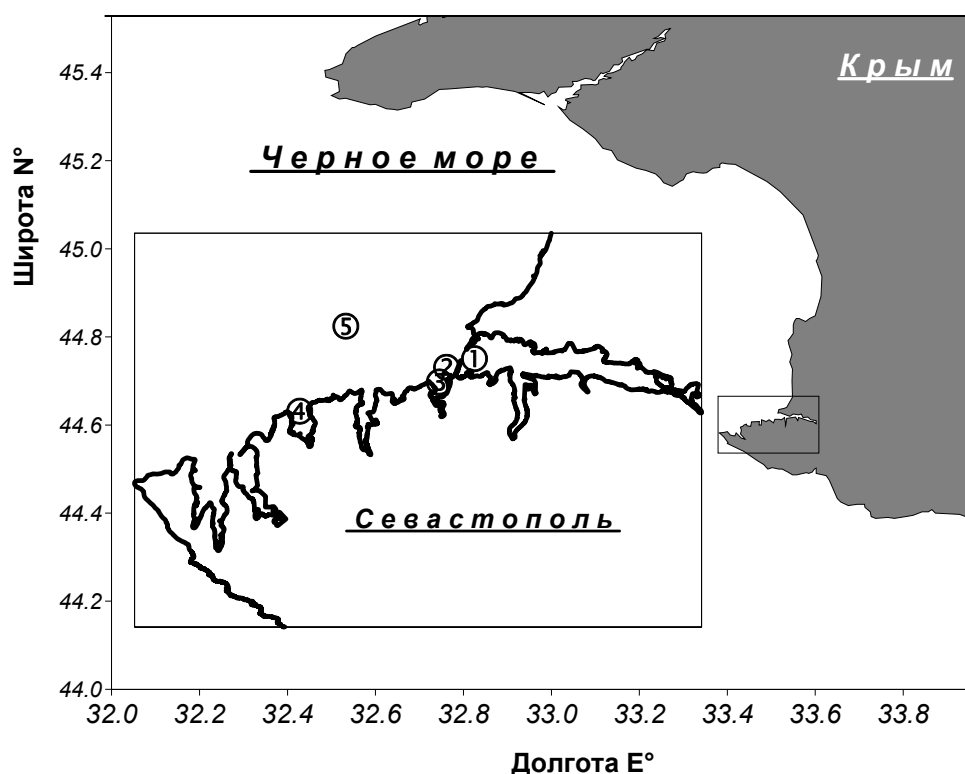


Рис. 1. Расположение станций в прибрежных водах Черного моря в районе Севастополя
Fig. 1. Stations in coastal waters of the Black Sea near Sevastopol

Для удаления крупного зоопланктона пробы воды объемом 3 – 4 л предварительно фильтровали через нейлоновое сито с диаметром пор 150 мкм. Затем пробы сгущали на нуклеопоровых фильтрах с диаметром пор 2.5 мкм в воронке обратной фильтрации [5], где в результате был сконцентрирован фитопланк-

тон, линейные размеры которого составляли 2.5 и более микрон (нано- и микрофитопланктон). На эти размерные группы фитопланктона приходится основная доля хлорофилла, биомассы и первичной продукции в прибрежных водах Черного моря [1, 7].

Численность и линейные размеры водорослей определяли в сгущенной капле объемом 0.1 мл в трех – пяти повторностях под световым микроскопом МБИ-3 при общем увеличении $\times 210$. Средний объем клеток для отдельных таксономических групп водорослей определяли как отношение объема всех клеток к их численности. Содержание органического углерода рассчитывали по среднему объему клеток для определенных видов водорослей по уравнениям, представленным в [23]. В этой же сгущенной пробе определяли концентрацию хлорофилла “а” для нано- и микрофитопланктона.

С целью определения суммарной концентрации хлорофилла “а” в планктоне воду фильтровали через мембранные фильтры типа Миллипор и диаметром пор 0.3 мкм. Осевшую на фильтре взвесь экстрагировали в 90 % ацетоне при 8 – 10⁰С в течение 18 ч. Концентрацию хлорофилла определяли флуориметрическим методом, подробно описанным нами ранее [9]. На основе данных по суммарной концентрации хлорофилла “а” в планктоне и величине отношения С: хл“а”, полученной для нано- и микрофитопланктона, была рассчитана суммарная биомасса фитопланктона. При этом допускали, что значения С: хл“а” для суммар-

ного фитопланктона будут незначительно отличаться от полученных нами значений этого показателя для нано- и микрофитопланктона. Такое допущение основано на том, что вклад пикопланктона в суммарную биомассу фитопланктона в прибрежных водах Черного моря составляет 5 – 10 %, а доля мелких жгутиковых водорослей, проникающих через поры использованного нами ядерного фильтра (диаметр пор 2.5 мкм) в фильтрат, не превышает 20 % [1].

Данные по содержанию нитратов и аммония получены с помощью стандартных сертифицированных методик [2]. Одновременно с гидрохимическими анализами осуществляли также измерения температуры морской воды.

Освещенность измеряли с помощью люксметра Ю-116. Переходный коэффициент от освещенности в люксах к интенсивности света (ФАР) принимали равным 10^4 лк = 200 мкЕ/м².с [3].

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. 2.

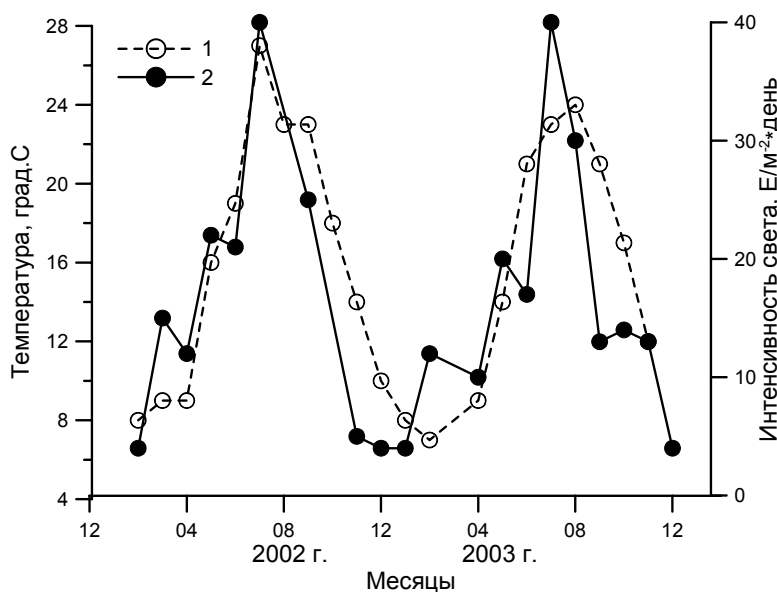


Рис. 2. Сезонные изменения температуры (1) и интенсивности света (2) в прибрежных поверхностных водах Черного моря
Fig. 2. Seasonal changes of the temperature (1) and light intensities (2) in coastal surface waters of the Black Sea

Минимальные значения температуры наблюдались в феврале (7 – 8°C), максимальные – в июле (24 – 27°C). Подобный характер сезонных изменений получен и для интенсивности света: ее минимальные и максимальные величины по времени совпадали с минимумами и максимумами температуры. Однако амплитуда изменений интенсивности света была значительно больше, чем температуры, и достигала 10 раз. Минимальные величины этого показателя, отмеченные в декабре – феврале, составили 4 Е/м²*день, максимальные, полученные в июле – августе, - 40 Е/м²*день.

Сезонные изменения концентрации нитратов и аммония. В Севастопольской бухте (ст. 1) максимальные концентрации нитратов отмечены в зимне-весенний период. Так, в 2002 г. они наблюдались в апреле, составляя 9 мкМ, а в 2003 г. – в феврале, достигнув почти 14 мкМ (рис. 3а). В течение летнего периода количество нитратного азота здесь снижалось до минимальных значений (0 – 0.5 мкМ). Подобные сезонные изменения отмечены и для аммония. Максимальные концентрации этого вещества (2 мкМ) в 2002 г. получены в апреле, мае и декабре, а в 2003 г. – в январе – феврале. Минимальные значения (0.01 – 0.02 мкМ) были зарегистрированы в июле – августе в оба года.

Сезонная динамика биогенных веществ на станциях, расположенных в районе Карантинной бухты (ст. 2 и 3) и бухты Омега (ст. 4 и 5), в большей мере находится под влиянием сгонно-нагонных течений. Вероятно, поэтому здесь в течение исследованного периода выявлено чаще всего по два максимума нитратов и аммония, несовпадающих по времени (рис. 4 а, г; 5 а, г). Так, на ст. 2 наибольшее содержание нитратов наблюдалось в 2002 г. в марте и сентябре (11 и 6 мкМ соответственно), тогда как в 2003 г. – в феврале и августе (7 и 14 мкМ). На соседней ст. 3, где существенное влияние на гидрохимическую ситуацию оказывает сток бытовых вод, высокие концентрации данного вещества (> 2 мкМ) отмечены практически в

течение всего периода наблюдений (с марта 2002 по ноябрь 2003 гг.). Максимальные значения получены в 2002 г. в июле и ноябре (10 и 17 мкМ), а в 2003 г. – в феврале и августе (26 и 13 мкМ соответственно). В районе бухты Омега в 2002 г. отмечен только один максимум нитратов – в апреле, когда концентрация достигала 1.7 мкМ на ст. 4 и 6.0 мкМ на ст. 5. В 2003 г. здесь получено по два максимума этого вещества: в январе – феврале и в мае.

Концентрация аммонийного азота в Карантинной бухте на обеих станциях (ст. 2 и 3) в течение большей части года была невысокой и только в декабре 2002 г. повысилась до 7 мкМ на ст. 2 и до 4 мкМ на ст. 3. В районе бухты Омега (ст. 4 и 5) на протяжении всего года в целом наблюдалось низкое содержание аммония (≤ 1 мкМ), а его незначительное увеличение отмечено здесь в летний период и составило 2 – 2.3 мкМ.

Сезонная динамика концентрации хлорофилла "а". В Севастопольской бухте (ст. 1) получены самые высокие значения концентрации хлорофилла "а" и биомассы фитопланктона. Сезонная динамика хл"а" в бухте характеризуется, как правило, наличием двух максимумов. Первый максимум наблюдался в июне, когда в результате интенсивного развития диатомовых водорослей, в основном *Chaetoceros socialis* Laud., концентрация данного пигмента достигала 3.0 – 3.5 мг/м³.

Второй отмечен в октябре и характеризовался увеличением концентрации хлорофилла до 2.1 – 4.1 мг/м³ и сопровождался резким увеличением численности диатомового вида *Cerataulina pelagica* (Cl.) Hendeу.

На станциях, расположенных в районе Карантинной бухты (ст. 2 и 3) и у бухты Омега (ст. 4 и 5), максимальные концентрации хлорофилла были в 1.5 – 2 раза ниже, чем в Севастопольской бухте, и не превышали 2.7 мг/м³. В этом районе наблюдали, в основном, два – три максимума данного пигмента. Так, на ст. 2 и 3 они были отмечены в феврале, июне и октябре.

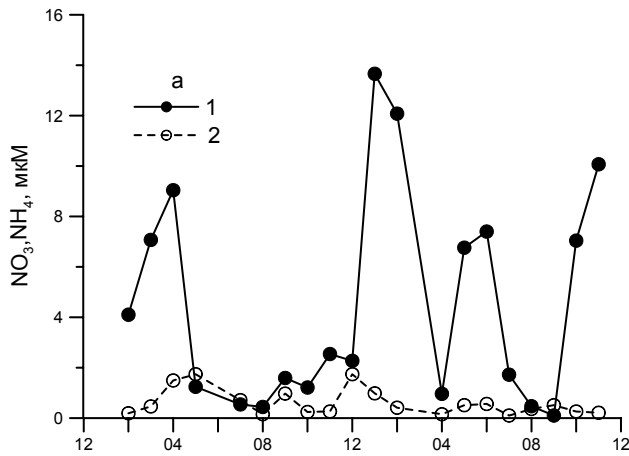
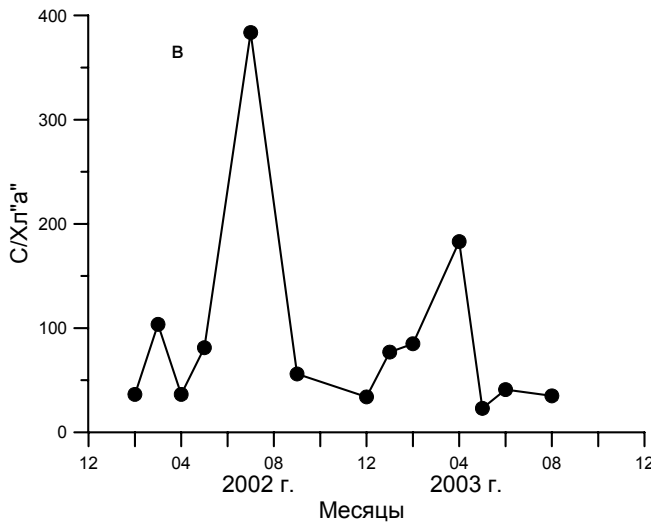
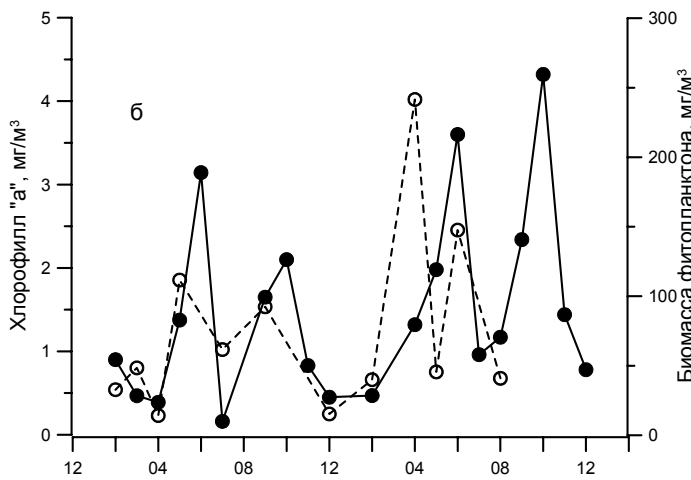


Рис. 3. Сезонные изменения концентрации питательных веществ (а, 1 – нитраты, 2 – аммоний), хлорофилла “а” (б, 1), биомассы фитопланктона (б, 2) и отношения органического углерод: хлорофилл “а” фитопланктона (в) в поверхностных водах Севастопольской бухты (ст. 1)

Fig. 3. Seasonal changes of nutrient concentrations (a, 1 – nitrate, 2 – ammonium), chlorophyll “a” (б, 1), phytoplankton biomass (б, 2) and carbon : chlorophyll ratio of phytoplankton (в) in surface waters of Sevastopol Bay (st. 1)



На ст. 4 максимумы хлорофилла в 2002 г. наблюдались в тот же период, тогда как в 2003 г. отмечен один максимум – в мае. На ст. 5 концентрация хл“а” в 2002 г. была максимальна в феврале и достигала 1.3 мг/м³. На протяжении всего остального периода года и до февраля следующего содержания этого пигмента не превышало 0.5 мг/м³, а затем в мае, сентябре и ноябре были отмечены максимумы, концентрация хлорофилла в которых достигала 2 мг/м³.

Сезонные изменения отношения C:хл“а”. Отношение органического углерода фитопланктонных клеток к хл“а” изменялось в течение года в Севастопольской бухте (ст. 1) и у бухты Омега (ст. 4 и 5) приблизительно в

одинаковых пределах – от 30 до 500 (рис. 3в, 5в, е). Минимальные значения (30 – 50), наблюдавшиеся в зимний период при самых низких интенсивностях солнечной радиации (4 – 6 Е/м².день), температуры воды (7 – 10⁰С) и от-

носителем высоких концентраций нитратов (> 1 мкМ), связаны с развитием диатомовых водорослей *Skeletonema costatum* (Grev). Cl, *C. socialis* и *Chaetoceros curvisetus* (Cl.) (табл. 1).

Табл. 1 Величина отношения органического углерода к хлорофиллу “а” (С:хл“а”), относительная биомасса основных систематических групп водорослей (Б, %) и доминирующие виды водорослей в планктоне прибрежных поверхностных вод Черного моря (район Севастополя)

Table 1 Carbon: chlorophyll “a” ratio (C:chl“a”), relative biomass (B, %) of main systematic groups of algae and dominant species of algae in plankton of coastal surface waters of the Black Sea (the region of Sevastopol)

Сезон, месяц	С:хл“а”	Б _{диатом}	Б _{динофит.}	Б _{прочих}	Доминирующие виды водорослей	N
Зима (декабрь – февраль)	59 (22)	82 (10)	15 (10)	3 (1)	<i>S. costatum</i> , <i>N. reversa</i> , <i>C. socialis</i> , <i>P. cordatum</i> ;	21
Весна (март – май)	114 (40)	80 (12)	20 (10)	-	<i>C. socialis</i> , <i>S. costatum</i> , <i>P. cordatum</i> , <i>P. delicatissima</i> , <i>N. reversa</i> ;	31
Лето	276 (56)					
Июнь	182 (138)	90 (5)	6 (2)	4 (2)	<i>C. socialis</i> , <i>C. curvisetus</i> ;	12
Июль	405 (100)	20 (5)	76 (6)	4 (3)	<i>C. furca</i> , <i>C. tripos</i> , <i>P. cordatum</i> , <i>S. trochoidea</i> ;	8
Август	302 (43)	70 (15)	25 (10)	5 (2)	<i>C. affinis</i> , <i>C. socialis</i> , <i>C. pelagica</i> , <i>P. cordatum</i> ;	5
Осень (сентябрь – октябрь)	108 (63)	83 (8)	15 (6)	2 (1)	<i>C. curvisetus</i> , <i>C. pelagica</i> , <i>D. fragilissimus</i> , <i>S. costatum</i>	23

Примечание: первая строка – среднее значение, вторая – среднее квадратическое отклонение
Comments: first line - mean value, second line – standard deviation

Максимальные величины отношения (420 – 500) отмечены в июле, когда интенсивность солнечной радиации была наибольшей (40 Е/м².день), а 70 – 80 % биомассы нано- и микрофитопланктона составляли динофитовые водоросли *Prorocentrum cordatum* (Ostf.) Dodge, *Scrippsiella trochoidea* (Stein) Balech., *Ceratium tripos* (O.F.Müll.) Nitzsch., *C. furca* (Ehr.) Clap. Et Lachm..

Среди динофитовых видов представители рода *Ceratium* имеют наибольший клеточный объем (200000 – 220000 мкм³), на порядок превышающий объем клеток прочих динофитовых. У данных водорослей только незначительная часть клеточной цитоплазмы

заполнена пигментсодержащими хроматофорами. Вероятнее всего, что это – одна из основных причин высоких значений С: хл“а” в летний период.

Весной и осенью получены промежуточные значения отношения органического углерода к хл “а” (70 – 360).

В Карантинной бухте (ст. 2 и 3) в целом получены подобные изменения С: хл“а”, однако максимальные значения, наблюдавшиеся в летний период, были несколько ниже, чем в Севастопольской бухте и в районе бухты Омега и не превышали 350.

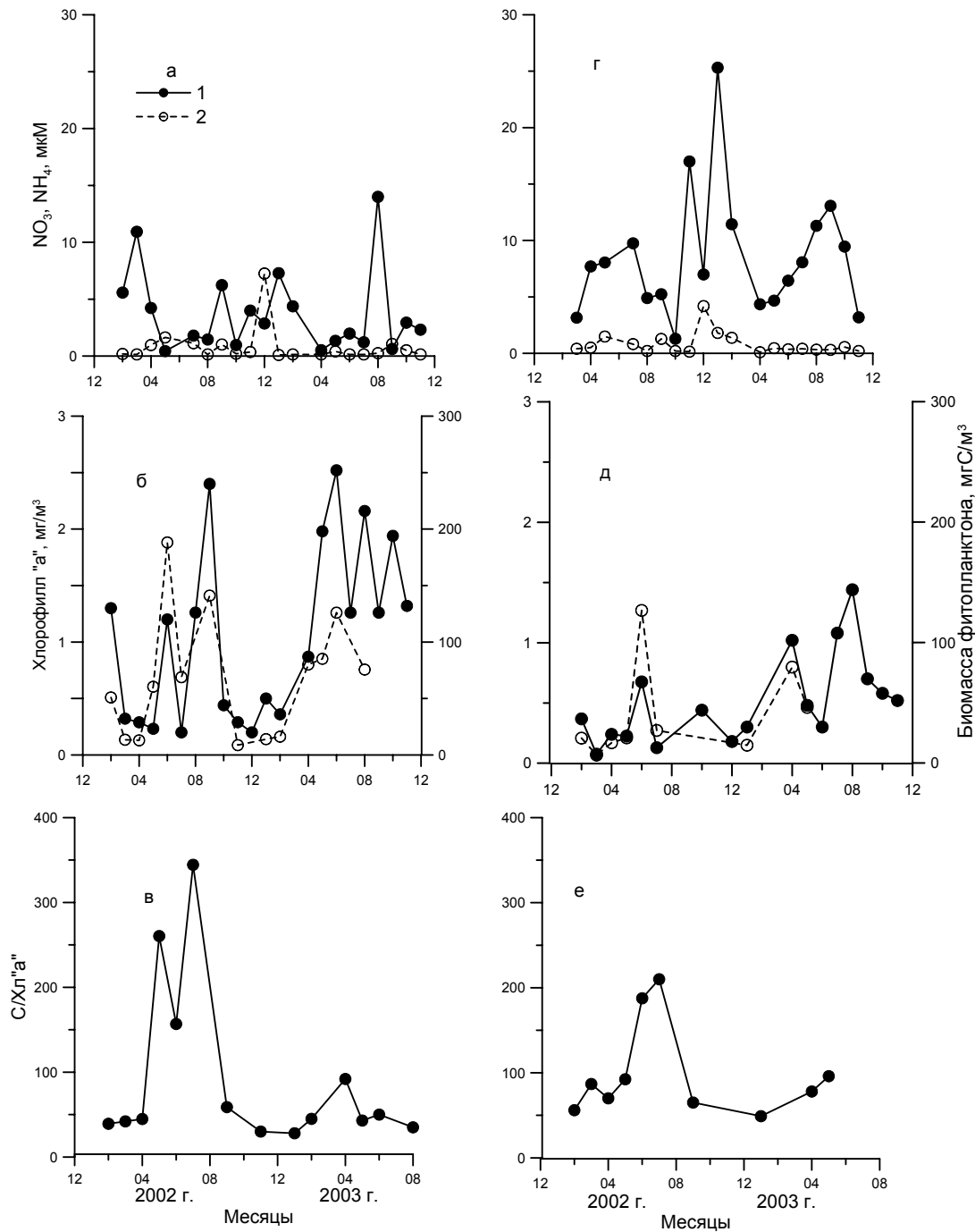


Рис. 4 Сезонные изменения: а - концентрации питательных веществ (1 – нитраты, 2 – аммоний); б- хлорофилла “а” (1) и биомассы фитопланктона (2); в - отношения органический углерод–хлорофилл “а” фитопланктона на ст. 2; г - концентрации питательных веществ (1 – нитраты, 2 – аммоний); д- хлорофилла “а” (1) и биомассы фитопланктона (2); е - отношения органический углерод–хлорофилл “а” фитопланктона на ст. 3

Fig. 4. Seasonal changes: а - of nutrient concentrations (1 – nitrate, 2 – ammonium); б - chlorophyll “а” (1), phytoplankton biomass (2); в - carbon: chlorophyll ratio of phytoplankton on st. 2; г - of nutrient concentrations (1 – nitrate, 2 – ammonium); д - chlorophyll “а” (1), phytoplankton biomass (2); е - carbon : chlorophyll ratio of phytoplankton on st. 3

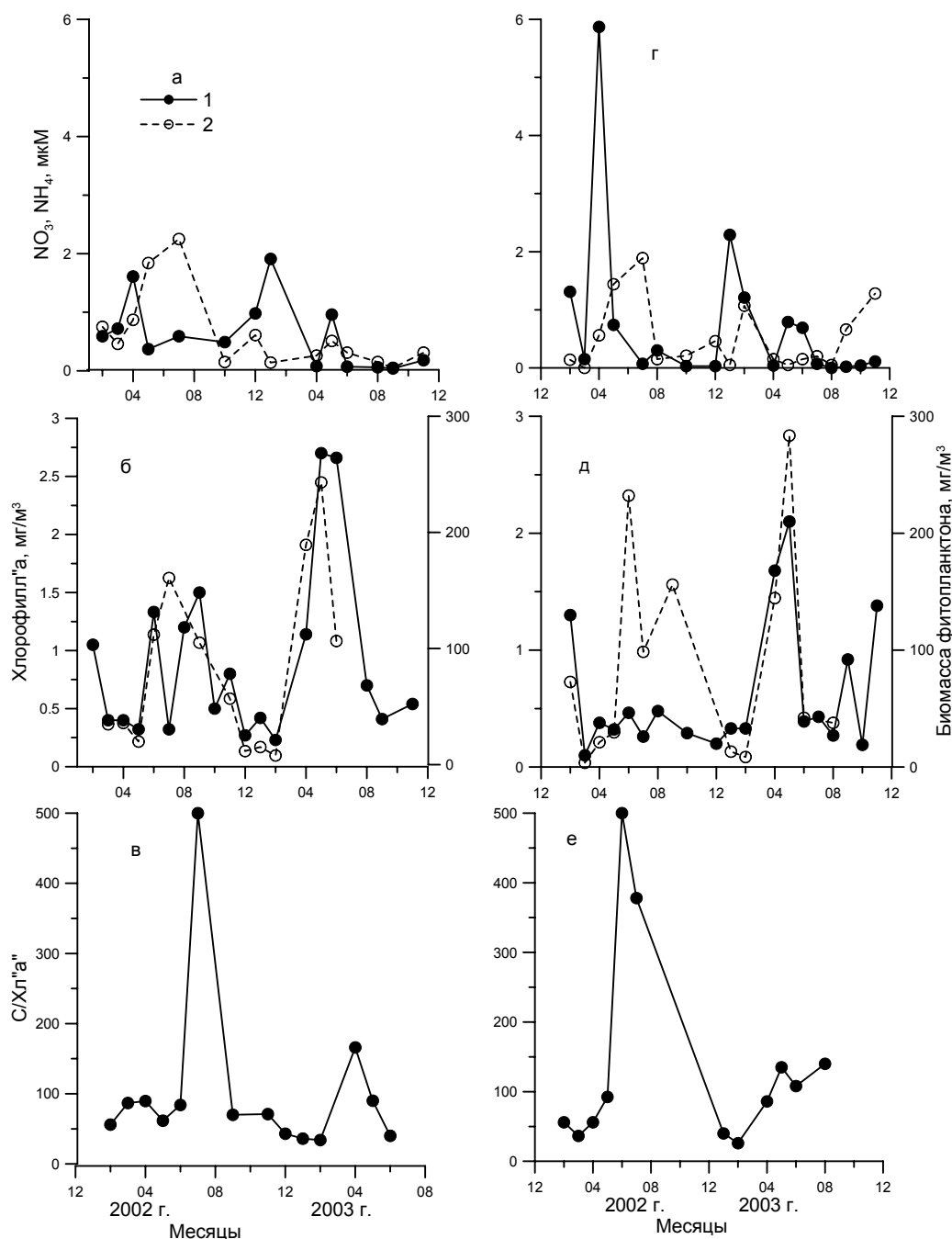


Рис. 5 Сезонные изменения: а - концентрации питательных веществ (1 – нитраты, 2 – аммоний); б- хлорофилла «а» (1) и биомассы фитопланктона (2); в - отношения органический углерод–хлорофилл «а» фитопланктона на ст. 4; г - концентрации питательных веществ (1 – нитраты, 2 – аммоний); д - хлорофилла «а» (1) и биомассы фитопланктона (2); е - отношения органический углерод–хлорофилл «а» фитопланктона на ст. 5

Fig. 5 Seasonal changes: а - of nutrient concentrations (1 – nitrate, 2 – ammonium); б -chlorophyll «а» (1), phytoplankton biomass (2); в - carbon : chlorophyll ratio of phytoplankton on st. 4; г - of nutrient concentrations (1 – nitrate, 2 – ammonium); д - chlorophyll «а» (1), phytoplankton biomass (2); е - carbon : chlorophyll ratio of phytoplankton on st. 5

Расчеты показали, что в целом среднее за два года значение отношения органического углерода к хлорофиллу "а" для пяти станций зимой составило 59, летом повысилось почти в 5 раз (до 276), тогда как весной и осенью было почти одинаковым: 114 и 108 соответственно (табл. 1).

Сезонная динамика биомассы фитопланктона. В Севастопольской бухте (ст. 1) максимальные значения биомассы фитопланктона в 2002 г. составляли 100 мг С/м³, а в 2003 г. были в 1.5 – 2 раза выше. По времени они, как правило, не совпадали с максимумами хлорофилла и наблюдались на один – два месяца раньше. В районе Карантинной бухты (ст. 2 и 3) максимальные значения биомассы

фитопланктона (80 – 180 мг С/м³) наблюдались одновременно с максимумами хлорофилла "а" (в феврале, июне и октябре). На станциях 4 и 5, расположенных в районе бухты Омега, ее максимальные значения (170 – 280 мг С/м³) были получены летом и в большинстве случаев также совпадали по времени с максимумами хл "а". Минимальные величины фитопланктонной биомассы на всех станциях получены в зимний период (в декабре – феврале) – 10 – 20 мг С/м³.

Как показали расчеты, содержание органического углерода в клетках диатомовых водорослей было минимальным и составило в среднем 7 % от сырой биомассы (табл. 2).

Табл. 2 Содержание органического углерода в сырой биомассе основных таксономических групп фитопланктона в прибрежных водах Черного моря (район Севастополя)

Table 2 Organic carbon content in biomass of main phytoplankton taxonomic groups in coastal waters of the Black Sea (near Sevastopol)

Таксономическая группа водорослей	Сырой вес клетки, пкг/кл		Содержание органического углерода в клетке, пкг С/кл		Доля органического углерода в сырой биомассе клетки, %			N
	Макс.	Мин.	Макс.	Мин.	Макс.	Мин.	Среднее	
Bacillariophyceae	379111	138	9633	16	12	3	7±2*	120
Dinophyceae	128719	180	11631	53	30	9	16±5	100
Prymnesiophyceae	4245	179	416	24	13	10	12±2	50

* Среднее квадратическое отклонение (* Standard deviation)

Самые высокие значения (в среднем 16 %) получены для динофитовых водорослей, промежуточные величины (в среднем 12 %) отмечены у Prymnesiophyceae.

Вследствие большой variability отношения С:хл"а" в течение года между концентрацией хлорофилла "а" и биомассой фитопланктона корреляционная зависимость отсутствует и при одном и том же содержании пигмента биомасса фитопланктона различалась приблизительно на порядок (рис. 6). *Связь отношения С:хл"а" с основными факторами среды и систематическим соста-*

вом фитопланктона. Для оценки действия света, температуры, питательных веществ и систематического состава фитопланктона, а также их роли в изменчивости отношения органического углерода к хлорофиллу "а" использован метод множественной линейной регрессии. В анализ были включены результаты 64 экспериментов, представленных в данной работе, а также результаты 36 экспериментов, выполненных нами в Севастопольской бухте ранее в 2000 – 2001 гг. [9].

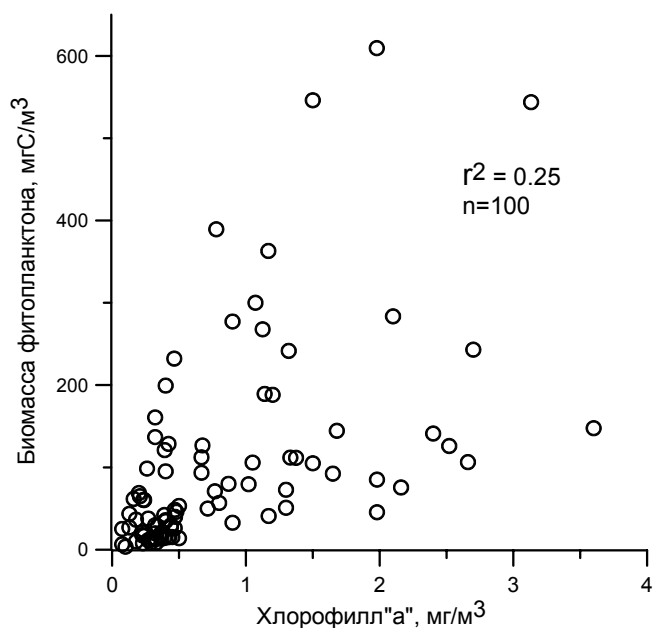


Рис. 6. Связь между концентрацией хлорофилла «а» и биомассой фитопланктона в поверхностных водах Черного моря (район Севастополя)

Fig. 6. Correlation between chlorophyll "a" concentration and phytoplankton biomass in surface waters of the Black Sea (Sevastopol's region)

Влияние указанных выше факторов на величину отношения С:хл"а" можно представить в виде следующих уравнений:

$$C:\text{хл"а"} = 10.15I - 30.86, \quad r^2 = 0.68 \quad (1)$$

$$C:\text{хл"а"} = 12.54I - 2.85T - 24.44, \quad r^2 = 0.73 \quad (2)$$

$$C:\text{хл"а"} = 8.62I + 90.88e^{-\text{NO}_3} - 42.85, \quad r^2 = 0.82 \quad (3)$$

$$C:\text{хл"а"} = 10.39I + 90.32e^{-(\text{NO}_3 + \text{NH}_4)} - 55.38, \quad r^2 = 0.82 \quad (4)$$

$$C:\text{хл"а"} = 10.86I - 2.38T + 92.43e^{-\text{NO}_3} - 40.69, \quad r^2 = 0.84 \quad (5)$$

$$C:\text{хл"а"} = 8.80I - 3.66T + 82.40e^{-\text{NO}_3} + 1.65D\% - 22.15, \quad r^2 = 0.87 \quad (6)$$

где I – интенсивность света, Е/м²*день; Т – температура, град. С; NO₃ и NH₄ – концентрация нитратов и аммония в среде, мкМ; D% -

доля динофитовых водорослей в суммарной биомассе фитопланктона.

Как видно, основное влияние (68 %) на величину С:хл"а" оказывает свет. Вторым по значимости фактором среды являются нитраты, вклад которых вместе со светом в общую изменчивость отношения органического углерода к хлорофиллу "а" наибольший и составляет 82 %. Сравнение коэффициентов детерминации для уравнений (3) и (4) позволяет заключить, что аммонийный азот не оказывает влияния на исследуемую величину С:хл"а". Вклад температуры и систематического состава в общую изменчивость составляет 5 %.

В целом, 87 % изменчивости данного отношения определяется совместным действием четырех выше названных независимых переменных: света, температуры, нитратов и систематического состава водорослей.

Обсуждение. Анализ исследований, выполненных в последние 20 лет в различных районах Атлантического океана [8, 12, 19, 21, 22, 24, 29] и Черного моря [1, 9, 10, 26], показал, что величина отношения между органическим углеродом и хлорофиллом “а” в фитопланктоне подвержена большой пространственной и временной изменчивости. Она связана, в основном, с приспособляемостью водорослей к внешним факторам, а также с генотипическими различиями в величине отношения С:хл“а” у различных систематических групп.

В качестве основы для определения количественных связей между отношением С:хл“а” и основными факторами среды могут служить эксперименты на культурах морских микроводорослей. Выявлено, что при оптимальной температуре и достаточном количестве биогенных веществ увеличение света от 10 – 20 до 100 – 200 мкЕ/м²*с приводит к росту этого отношения у диатомовых и динофитовых водорослей в 2 – 3 раза [17, 18, 27, 28]. Температура оказывает противоположное действие на величину С:хл“а”. Например, на культурах диатомовых водорослей при световом насыщении в процессе снижения температуры от 20 – 30⁰С до 5 – 10⁰С происходит увеличение отношения органического углерода к хлорофиллу “а” в 2 – 5 раз [11, 14, 27, 28]. Снижение концентрации биогенных веществ в среде, также как и температуры, приводит к увеличению С:хл“а”. Например, при изменении концентрации нитратов или аммония в среде от 50 мкМ до аналитического нуля эта величина в культурах *Thalassiosira pseudonana* Hasle et Heimdal и *T. weissflogii* (Grun.) Fryx. повышалась от 67 – 70 до 100 – 200 [13]. Подобные результаты получены для четырех видов пресноводных зеленых водорослей и морской диатомовой *Phaeodactylum tricorutum* Bohlin [24].

Вариабельность отношения С:хл“а” в культурах обусловлена не только факторами среды, но и генотипическими различиями этого показателя у водорослей, относящихся к разным систематическим группам, прежде все-

го, между диатомовыми и динофитовыми видами, которые, как известно, создают основную долю первичной продукции и биомассы фитопланктона в прибрежных водах Черного моря. Получено, что при низких интенсивностях как естественного, так и искусственного света (менее 30 мкЕ/м²*с) отношение С:хл“а” у динофитовых водорослей составляло 50 – 100, у диатомовых – 18 – 30, тогда как при увеличении света на порядок этот показатель возрастал до 120 – 200 и до 40 – 100 соответственно [6, 17, 25]. По данным [18], минимальное отношение С:хл“а” для диатомовых водорослей составило в среднем 18, для динофитовых – в 3 раза выше.

Оценить роль каждого фактора среды в изменчивости отношения органического углерода к хлорофиллу “а” в фитопланктоне при комплексном их воздействии на исследуемую величину достаточно сложно. Мы попытались решить эту задачу с помощью метода множественной линейной регрессии. Было выявлено, что наибольшее влияние на сезонные изменения С:хл“а” оказывают два фактора: свет и нитраты. При этом определяющая роль принадлежит свету. Роль нитратов, как следует из уравнения (6), относительно велика только в зимний период при слабой освещенности (7 – 8 Е/м²*день), низкой температуре (7 – 8⁰С) и преобладании в планктоне диатомовых водорослей.

Анализ полученных нами результатов и литературных данных позволяет заключить, что концентрацию хлорофилла “а” нельзя непосредственно использовать как количественный показатель биомассы фитопланктона, так как отношение между органическим углеродом водорослей и хлорофиллом “а” очень изменчиво даже в пределах одного сезона. Поэтому для расчета биомассы на основе концентрации хлорофилла необходимо знать величину С:хл“а”. Рассчитанные нами значения суммарной биомассы фитопланктона по хлорофиллу “а” и отношению С/хл“а” в Севастопольской бухте, как в 2002 – 2003 гг., так и в

2000 – 2001 гг. [9], сопоставимы с величинами этого показателя, определенного в этот же период коллегами из отдела планктона ИнБЮМ НАН Украины методом прямого учета фитопланктонных клеток под микроскопом [4]. Наибольшее совпадение величин наблюдалось в периоды максимального развития фитопланктона в бухте. Так, в ноябре 2001 г., когда было отмечено осеннее “цветение” фитопланктона, его биомасса, полученная обоими методами, была практически одинакова, составив 1000 мг С/м³. Почти одинаковые значения биомассы водорослей (около 250 мг С/м³) зарегистрированы и в апреле 2003 г., когда наблюдался весенний максимум в развитии фитопланктона. Это дает основание полагать, что по концентрации хлорофилла можно достаточно точно рассчитать биомассу фитопланктона при условии, что мы знаем величину С:хл“а”.

Учитывая ограниченность отбора проб в пространстве (пять точек в районе Севастополя), можно предположить, что в других прибрежных районах Черного моря может иметь место иная картина сезонной динамики исследованных гидрохимических и гидробиологических показателей. Их абсолютные величины, вероятно, также будут отличаться от значений, представленных нами. Однако полученные количественные зависимости, отражающие комплексное действие факторов среды и видового состава фитопланктона на отношение С:хл“а”, вероятно, могут быть распространены на другие прибрежные районы моря.

Представленные регрессионные зависимости позволяют рассчитать отношение С:хл“а” исключительно по абиотическим факторам. Они могут быть использованы при проведении мониторинга прибрежных вод Черно-

го моря для расчета биомассы фитопланктона поверхностных вод и оценки ее изменений. Для этого необходимо знать параметры, которые можно определить с помощью экспресс-методов: концентрацию хлорофилла “а” и температуру воды в поверхностном слое, а также освещенность, падающую на поверхность моря.

Выводы. В исследованных прибрежных водах Черного моря (в районе Севастополя) отношение С:хл“а” в нано- и микрофитопланктоне в течение года изменяется приблизительно на порядок (в основном от 30 до 300). Получены зависимости, отражающие комплексное действие света, температуры, питательных веществ и видового состава фитопланктона на величину этого отношения. Показано, что основным фактором, определяющим эти изменения, является свет: вместе с нитратами и температурой он определяет на 84 % годовую изменчивость данного отношения. Показана возможность экспресс-оценки биомассы фитопланктона прибрежных поверхностных вод Черного моря по концентрации хлорофилла “а” и величине С:хл“а”, которая может быть рассчитана по двум абиотическим факторам (свету и температуре).

Благодарности. Авторы выражают искреннюю благодарность к. б. н. Губанову В. И., ведущим инженерам Бобко Н. И. и Родионовой Н. Ю. (ИнБЮМ НАН Украины, г. Севастополь) за помощь в отборе проб и любезно предоставленные данные гидрохимических анализов.

1. *Ведерников В. И., Микаэлян А. С.* Структурно-функциональные характеристики разных размерных групп фитопланктона Черного моря / Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Черного моря. – М.: Наука, 1989. – С. 84 – 105.
2. *Орадовский С. Г.* Руководство по химическому анализу морских вод (РД52.10.243-293). – С.-Петербург: Гидрометеиздат, 1993. – 264 с.
3. *Парсонс Т. Р., Такахаши М., Харгрей В.* Биологическая океанография. – М.: Легкая и пищ. пром-сть, 1982. – С. 89 – 91.

4. Поликарпов И. Г., Сабурова М. А., Манжос Л. А., Павловская Т. В., Гаврилова Н. А. Биологическое разнообразие микропланктона прибрежной зоны черного моря в районе Севастополя (2001 – 2003 гг.) / Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (Черноморский сектор). – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – С. 16 – 42.
5. Сорокин Ю. И., Суханова И. Н., Коновалова Г. В., Павельева Е.Б. Первичная продукция и фитопланктон района экваториальной дивергенции в восточной части Тихого океана // Тр. ИО АН СССР. – 1975. – **102**. – С. 108 – 122.
6. Стельмах Л. В. Суточные изменения относительного содержания хлорофилла “а” в культурах морских планктонных водорослей // Экология моря. – 1982. – Вып. 11. – С. 68 – 72.
7. Стельмах Л. В. Вклад пикопланктона в первичную продукцию и содержание хлорофилла “а” в эвтрофных водах на примере Севастопольской бухты // Океанология. – 1988. – **28**, вып. 1. – С. 127 – 132.
8. Стельмах Л. В., Лобанова Р. А. Соотношение углерод – хлорофилл “а” в фитопланктоне поверхностных вод Восточно-тропической Атлантики // Экология моря. – 1993. – Вып. 43. – С. 15 – 20.
9. Стельмах Л. В., Бабич И. И. Сезонные изменения отношения органического углерода к хлорофиллу “а” в фитопланктоне прибрежных вод Черного моря в районе Севастополя // Океанология. – 2003. – **43**, № 6. – С. 875 – 884.
10. Финенко З. З., Чурилова Т. Я., Ли Р. И. Вертикальное распределение хлорофилла и флуоресценции в Черном море // Мор. экол. журн. – 2005. – **4**, №1. – С. 15 – 45.
11. 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.
12. Buck K. R., Chavez F. P., Campbell L. Basin-wide distributions of living carbon components and the inverted trophic pyramid of the central gyre of the North Atlantic Ocean, summer 1993 // Aquat. Microb. Ecol. – 1996. – **10**. – P. 283 – 298.
13. Clark D. R. Growth rate relationships to physiological indices of nutrient status in marine diatoms // J. Phycol. – 2001. – **37**. – P. 249 – 256.
14. Coles J. F., Jones C. Effect of temperature on photosynthesis-light response and growth of four phytoplankton species isolated from a tidal freshwater river. – J. Phycol. – 2000. – **36**. – P. 7 – 16.
15. Eppley R. W., Harrison W.G., Chisholm S. W., Stewart E. Particulate organic matter in surface waters off Southern California and its relationship to phytoplankton // J. Mar. Res. – 1977. – **35**. – P. 671 – 696.
16. Finenko Z. Z., Hoepffner N., Williams R., Piontkovski S. A. Phytoplankton carbon to chlorophyll a ratio: response to light, temperature and nutrient limitation // Mar. Ecol. Journ. – 2003. – **2**, № 2. – P. 40 – 64.
17. Geider R. J. Light and temperature dependence of the carbon to chlorophyll ratio in microalgae and cyanobacteria: implications for physiology and growth of phytoplankton // New Phytol. – 1987. – **106**. – P. 1 – 34.
18. Geider R. J., MacIntyre H. L., Kana T. M. Dynamic model of phytoplankton growth and acclimation: responses of the balanced growth rate and the chlorophyll a : carbon ratio to light, nutrient-limitation and temperature // Mar. Ecol. – 1997. – **148**. – P. 187 – 200.
19. Goericke R., Welschmeyer N. A. Response of Sargasso Sea phytoplankton biomass, growth rates and primary production to seasonally varying physical forcing // J. Plankton Res. – 1998. – **20**. – № 12. – P. 2223 – 2249.
20. Llewellyn C. A., Fishwick J. R., Blackford J. C. Phytoplankton community assemblage in the English Channel: a comparison using chlorophyll a derived from HPLC-CHEMTAX and carbon derived from microscopy cell counts // J. Plankton Res. – 2005. – **27**. – № 1. – P. 103 – 119.
21. Maranon E., Holligan P. M., Varela M. Mourino B., Bale A. J. Basin- scale variability of phytoplankton biomass, production and growth in the Atlantic Ocean // Deep-Sea Res. – 2000. – **47**. – P. 825 – 857.
22. Maranon E. Phytoplankton growth rates in the Atlantic subtropical gyres // Limnol. Oceanogr. – 2005. – **50**. – P. 299 – 310.
23. Menden-Deuer S., Lessard E. J. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms and other protist plankton // Limnol. Oceanogr. – 2000. – **45**. – P. 569 – 579.
24. Riemann B., Simonsen P., Stensgaard L. The carbon and chlorophyll content of phytoplankton from various nutrient regimes // J. Plankton Res. – 1989. – **11**, № 5. – P. 1037 – 1045.
25. Shanley E., Vargo G. A. Cellular composition, growth, photosynthesis and respiration rates of *Gymnodinium breve* under varying light levels / Toxic phytoplankton blooms in the sea. – Amsterdam: Netherlands Elsevier, 1993. – **3**. – P. 831 – 836.

26. *Stelmakh L. V., Babich I. I.* Carbon: chlorophyll-a ratio: The seasonal variability in phytoplankton from the coastal sea waters of Sevastopol (Black Sea) / *Oceanography of Eastern Mediterranean and Black Sea. Similarities and differences of two interconnected basins.* – Ankara / Turkey: TUBITAK Publishers, 2003. – P. 523 – 527.
27. *Strzepek R. F., Price N. M.* Influence of irradiance and temperature on the iron content of the marine diatom *Thalassiosira weissflogii* (Bacillariophyceae) // *Mar. Ecol.* – 2000. – **206.** – P. 107 – 117.
28. *Yoder J. A.* Effect of temperature on light-limited growth and chemical composition of *Skeletonema costatum* (Bacillariophyceae) // *J. Phycol.* – 1979. – **15.** – P. 362 – 370.
29. *Veldhuis M. J. W., Kraay G. W.* Phytoplankton in the subtropical Atlantic ocean: towards a better assessment of biomass and composition // *Deep-Sea Res.* – 2004. - **51.** - P. 507 – 530.

Поступила 30 сентября 2005 г.

Сезонна мінливість відношення органічного вуглецю до хлорофілу “а” і фактори, що її визначають у фітопланктоні прибережних вод Чорного моря. Л. В. Стельмах, І. І. Бабіч. На основі даних, отриманих на п'ятьох станціях у прибережних поверхневих водах Чорного моря в районі Севастополя в 2002 – 2003 р., представлена сезонна динаміка відношення С:хл“а” у нано- і мікрофітопланктоні. Протягом року цей показник змінювався приблизно на порядок. Представлено регресійні залежності, що відбивають комбіновану дію світла, температури, біогенних речовин і видового складу фітопланктону на величину С:хл“а”. Отримано, що 87 % від загальної мінливості цього відношення визначається спільною дією чотирьох вище названих перемінних.

Ключові слова: хлорофіл “а”, фітопланктон, органічний вуглець, світло, біогенні речовини, Чорне море

Seasonal variability of the organic carbon to chlorophyll "a" ratio and factors its determining in phytoplankton of coastal waters of the Black Sea. L. V. Stelmakh, I. I. Babich. Seasonal changes of the C: chl "a" ratio in nano- and microphytoplankton is submitted on the basis of data, received on five stations in coastal surface waters of the Black Sea in the region of Sevastopol in 2002 - 2003 years. During one year this parameter changed approximately on the order. The dependences reflecting combined action of light, temperature, nutrients, species composition are submitted. 87 % from common variability is determined by joint action of four above named variables

Key words: Chlorophyll "a", phytoplankton, organic carbon, light, nutrients, Black Sea