



УДК 582.26/.27(262.5)

Л. В. Стельмах, канд. биол. наук., ст. н. с., **В. И. Губанов**, 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

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СКОРОСТИ РОСТА И ЛИМИТИРОВАНИЕ ФИТОПЛАНКТОНА ПИТАТЕЛЬНЫМИ ВЕЩЕСТВАМИ В ПРИБРЕЖНЫХ ВОДАХ ЧЕРНОГО МОРЯ В РАЙОНЕ СЕВАСТОПОЛЯ

Исследована сезонная динамика скорости роста микро- и нанопланктона и ее зависимость от концентрации основных биогенных веществ в среде в прибрежных поверхностных водах Черного моря в районе Севастополя. Показано, что скорость роста фитопланктона лимитируется соединениями азота в течение большей части года. В холодный период (ноябрь – апрель), когда количество нитратов в воде было сравнительно высоким (1 - 10 мкМ), скорость роста микро- и нанопланктона определялась их концентрацией в соответствии с уравнением Михаэлиса-Ментен. В теплое время (май – октябрь) при более низких концентрациях нитратов в среде (в основном менее 1 мкМ) скорость роста водорослей связана гиперболической зависимостью с содержанием аммония. Степень азотного лимитирования роста водорослей в холодный период составляет в среднем 37 %, в теплый повышается до 62 %.

Ключевые слова: фитопланктон, лимитирование, биогенные вещества, Черное море

Для оценки степени лимитирования фитопланктона биогенными веществами используют два основных подхода. Первый основан на изучении зависимости скорости поглощения питательных веществ фитопланктоном от их концентрации в среде [6, 7, 19, 22, 23], второй – на исследовании связи между скоростью роста водорослей и концентрацией этих веществ в среде или клетке [1, 5, 12, 25].

В практике гидробиологических исследований используется чаще всего первый подход. Так, эксперименты, выполненные в открытых районах Черного моря с помощью тяжелого изотопа N^{15} , показали, что на протяжении большей части года скорость по-

глощения соединений азота микропланктоном лимитируется его концентрацией в воде. В течение года скорости потребления неорганических форм этого элемента составляют в среднем 30 – 50 % от максимальных значений [23]. Что касается фосфатов, то сопоставление содержания фосфатов в открытых водах Черного моря с концентрациями, лимитирующими скорость их поглощения микропланктоном, привело к такому же выводу [6, 7]. Однако по этим результатам не всегда возможно судить о степени лимитирования скорости роста фитопланктона, так как только при балансовом росте скорость поглощения биогенных элементов и скорость роста фитопланктона пропорциональны, а

при отсутствии такового между этими параметрами могут наблюдаться большие различия [24].

Цель настоящей работы - выявить особенности сезонной динамики скорости роста нано- и микрофитопланктона и оценить влияние на этот показатель основных

питательных веществ в прибрежных водах Черного моря.

Материал и методы. Основные работы выполнены с апреля 2000 г. по октябрь 2002 г. 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).

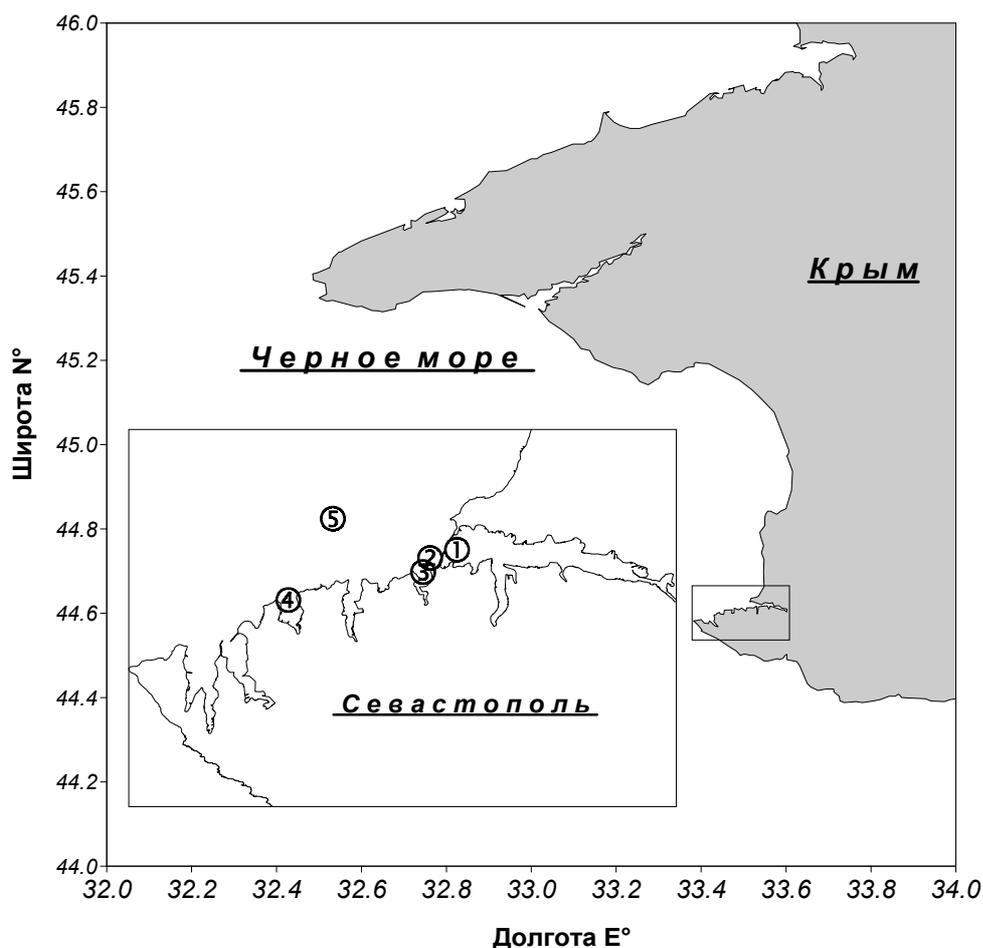


Рис.1. Расположение станций в прибрежных водах Черного моря в районе Севастополя

Fig.1. Location of stations in coastal waters of the Black Sea near Sevastopol

Первая станция находилась в закрытой бухте, тогда как остальные – в открытом побережье, подверженном сгонно-нагонным течениям. Общая глубина на первых четырех станциях составляла 14 – 19 м, на пятой – 41 м. Исследования на станциях 1, 4 и 5 проводили с 2000 по 2002 гг., на станциях 2 и 3 – в 2002 г. Для гидрохимических анализов и постановки экспериментов пробы воды (5 –

6 л) отбирали с поверхности моря один раз в месяц с 8 до 12 ч. Методические эксперименты выполнены в июне – сентябре 2004 г. на тех же станциях, где велись основные работы (ст. 1 – 4). Всего поставлено 75 экспериментов (из них 10 методических), которые включали измерение скорости роста, концентрации хлорофилла “а” и гидрохимические анализы.

Определение скорости роста фитопланктона. Пробы объемом 1 – 2 л фильтровали через нейлоновое сито (диаметр пор 150 мкм) для удаления крупного зоопланктона, а затем сгущали в воронке обратной фильтрации [9] с использованием нуклеопоровых фильтров (производства г. Дубна, Россия) с диаметром пор 2.5 мкм. Фильтрация осуществлялась при крайне слабом давлении (0.02 атм) с малой скоростью, для того чтобы снизить вероятность повреждения микрофитопланктона. В результате в воронке были сконцентрированы водоросли с линейными размерами > 3мкм.

При просмотре проб под микроскопом поврежденных клеток не было обнаружено. Мезозоопланктон (> 150 мкм) в сгущенных пробах не наблюдался, и можно предположить, что выедание водорослей отсутствовало.

Степень сгущения фитопланктона зависела от исходной концентрации нано- и микрофитопланктона. При начальной численности фитопланктона >100 кл/мл она составляла 5 раз и 10 раз, когда исходная численность фитопланктона была ≤ 100 кл/мл (табл. 1).

Табл. 1. Пределы изменения численности клеток нано- и микрофитопланктона в исходных пробах (N, кл/мл) и коэффициент сгущения проб (K) в экспериментах, выполненных в прибрежных водах Черного моря в районе Севастополя

Table 1. Variability of the nano- and microphytoplankton cell counts in initial samples (N) and coefficient of sample condensation (K) in experiments conducted in coastal waters of the Black Sea near Sevastopol

Дата	Станция	N	K	Доминирующие виды
04.2000	4	20	10	<i>Chaetoceros socialis</i> , <i>Gymnodinium</i> sp.
05.2000	1, 4, 5	30 - 100	10	<i>C. socialis</i>
06.2000	1, 4, 5	240 - 800	5	<i>C. socialis</i>
07.2000	1, 4, 5	20 - 100	10	<i>Prorocentrum cordatum</i> , <i>Ceratium tripos</i> , <i>C. socialis</i>
08.2000	1, 4, 5	30 - 50	10	<i>Chaetoceros curvisetus</i> , <i>Dactyliosolen fragilissimus</i> , <i>P. cordatum</i>
09.2000	1	50	10	<i>Chaetoceros affinis</i> , <i>P. cordatum</i>
10.2000	1, 4, 5	20 - 100	10	<i>C. affinis</i> , <i>P. cordatum</i>
11.2000	1, 4, 5	20 - 300	5, 10	<i>Cerataulina pelagica</i>
12.2000	1	70	10	<i>Skeletonema costatum</i>
02.2001	1	60	10	<i>S. costatum</i>
03.2001	1, 4, 5	30 - 200	5, 10	<i>C. socialis</i> , <i>C. curvisetus</i>
04.2001	1, 4, 5	20 - 300	5, 10	<i>Pseudonitzschia delicatissima</i> , <i>C. socialis</i> , <i>C. affinis</i>
05.2001	1	200	5	<i>P. delicatissima</i>
06.2001	1	70	10	<i>C. socialis</i> , <i>C. curvisetus</i> , <i>S. costatum</i>
09.2001	1	300	5	<i>C. socialis</i> , <i>C. affinis</i> , <i>C. curvisetus</i>
02.2002	1, 2, 3, 4	10 - 50	10	<i>S. costatum</i>
03.2002	1, 2, 3, 4, 5	10 - 20	10	<i>S. costatum</i> , <i>C. curvisetus</i>
04.2002	1, 2, 3, 4, 5	5 - 10	10	<i>S. costatum</i> , <i>C. curvisetus</i> , <i>C. affinis</i>
05.2002	1, 2, 3, 4, 5	6 - 30	10	<i>C. curvisetus</i> , <i>C. affinis</i> , <i>S. costatum</i>
06.2002	1, 2, 3, 4, 5	5 - 10	10	<i>P. cordatum</i> , <i>Scrippsiella trochoidea</i> , <i>Gymnodinium</i> sp.
07.2002	1, 2, 3, 4, 5	30 - 50	10	<i>P. cordatum</i> , <i>S. trochoidea</i> , <i>Emiliana huxleyi</i>
09.2002	1, 2, 3, 4, 5	40 - 50	10	<i>D. fragilissimus</i> , <i>E. huxleyi</i>
11.2002	2, 5	5 - 10	10	<i>P. cordatum</i> , <i>P. micans</i> , <i>C. socialis</i>

Сгущенные пробы помещали в колбы объемом 200 мл, которые экспонировали в течение суток при естественном освещении и температуре, отличавшейся от температуры воды в море не более чем на $2 - 3^{\circ}\text{C}$. Численность фитопланктона учитывали под световым микроскопом МБИ-3 при общем увеличении в 210 раз в живой капле объемом 0.1 мл в трех повторностях, которые различались в пределах 10 – 30 %. Обычный световой микроскоп позволяет четко снимать линейные размеры тех водорослей, которые не проходят через ядерный фильтр с диаметром пор 2.5 мкм. Именно на эти размерные группы фитопланктона приходится основная доля хлорофилла “а” и первичной продукции в прибрежных водах Черного моря [2,10]. Скорость роста нано- и микрофитопланктона рассчитывали по приросту численности клеток в экспериментальных сосудах за сутки с использованием общепринятого уравнения:

$$\mu = \ln_t - \ln_0/t,$$

где μ – удельная суточная скорость роста, \ln_t и \ln_0 – логарифм конечной и начальной численности клеток, t – время экспозиции, сутки.

Влияние сгущения проб на скорость роста фитопланктона. Для оценки влияния сгущения проб на скорость роста водорослей в июне – сентябре 2004 г. была выполнена методическая работа. Пробы воды объемом 3 л, отобранные в Севастопольской бухте и предварительно освобожденные от крупного зоопланктона, концентрировали в 50 раз в воронке обратной фильтрации с использованием ядерного фильтра (диаметр пор 2.5 мкм). Полученный фильтрат пропускали через стекловолоконный фильтр типа GF/F (Whatman) с целью удаления оставшейся взвеси и сразу же использовали для разведения сгущенного фитопланктона и получения проб с различным коэффициентом сгущения (от 1 до 20). Для определения скорости роста водорослей пробы помещали в колбы объемом 200 мл, которые экспонировали при естест-

венном освещении и температуре $22 - 25^{\circ}\text{C}$ в течение суток. Результаты исследований показали, что при низкой начальной численности клеток микро- и нанофитопланктона (40 – 100 кл/мл) скорость роста водорослей при сгущении проб до 10 раз не изменялась (табл. 2).

Если исходная численность фитопланктонных клеток составляла 300 – 600 кл/мл, то по мере увеличения коэффициента сгущения удельная суточная скорость роста снижалась. В случае пятикратного концентрирования водорослей снижение составило 10 % , десятикратного – 25 – 30 %, двадцатикратного – 40 – 50 % от скорости роста проб, где численность клеток соответствовала их концентрации в планктоне. Это вызвано, вероятно, тем, что при возрастании плотности водорослей в склянках ухудшаются условия для их роста, в частности, может нарушаться газовый режим и pH среды.

В большинстве выполненных экспериментов (90%) начальная численность нано- и микрофитопланктона не превышала 100 кл/мл (табл. 1). При такой численности клеток водорослей применявшееся нами пяти- и десятикратное сгущение не вызывало угнетение скорости роста. В семи экспериментах, когда исходная численность клеток составляла 300 - 800 кл.мл⁻¹, снижение скорости роста в результате сгущения в 5 раз могло достигать не более 30 %. Учитывая высокую вариабельность скорости роста фитопланктона в течение одного сезона, мы не вводили эту поправку в наши результаты.

Измерение скорости роста фитопланктона при разных интенсивностях света. Для оценки действия интенсивности света на скорость роста нано- и микрофитопланктона пробы после предварительного сгущения помещали на световую решетку, где с помощью ламп дневного света ЛД-40 создавали разные интенсивности в диапазоне от 20 до 320 мкЕ/м²*с фотосинтетически активной радиации (ФАР).

Таблица 2. Удельная суточная скорость роста нано - и микрофитопланктона (μ) в несгущенных и сгущенных пробах, исходная численность клеток в несгущенных пробах (N, кл/мл) и коэффициент сгущения этих проб (K) в прибрежных водах Черного моря в районе Севастополя

Table 2. Nano- and microphytoplankton growth rate in condensed and uncondensed samples, initial cell counts (N, cell/ml) in uncondensed samples and coefficient of sample condensation (K) in coastal waters of the Black Sea near Sevastopol

Дата	№ ст	N	μ_{max}^*	μ , % от максимальной				Доминирующие виды водорослей	NO ₃ , мкМ	NH ₄ , мкМ
				K=2.5	K=5	K=10	K=20			
20.06.04	1	600	1.19	95	90	70	50	<i>C. socialis</i> , <i>C. curvisetus</i> ;	3.95	3.20
23.06.04	1	300	1.35	100	90	75	60	<i>C. socialis</i> , <i>C. curvisetus</i> ;	2.12	-
3.07.04	4	70	0.30	100	100	100	100	<i>Gyrodinium fusiforme</i> Kofoid et Swezy, P. <i>cordatum</i> , <i>Gymnodinium</i> sp.;	1.55	0.29
5.07.04	4	50	0.94	100	100	100	100	<i>G. fusiforme</i> , P. <i>cordatum</i> , <i>Gymnodinium</i> sp.;	7.10	3.20
9.07.04	1	100	1.64	100	100	100	75	<i>C. socialis</i> , <i>C. curvisetus</i> ;	7.28	3.20
3.08.04	1	60	1.67	100	100	100	100	<i>S. trochoidea</i> , P. <i>cordatum</i> , <i>C. affinis</i> , <i>Gymnodinium</i> sp.;	-	-
15.08.04	1	50	1.30	100	100	100	100	<i>S. trochoidea</i> , P. <i>cordatum</i> , <i>C. affinis</i> , <i>Gymnodinium</i> sp.;	0.60	1.50
2.09.04	1	70	0.10	100	100	100	100	<i>P. delicatissima</i> , <i>C. curvisetus</i> ;	-	-
	2	50	0.60	100	100	100	100	<i>P. delicatissima</i> , <i>C. curvisetus</i> ;	-	-
	3	40	0.55	100	100	100	100	<i>P. delicatissima</i> , <i>C. curvisetus</i>	-	-

* Скорость роста нано - и микрофитопланктона в несгущенных пробах принята за максимальную

Длительность светового периода составляла 12 ч, температура 20⁰ С ($\pm 1^0$ С). Освещенность на решетке и естественную, создаваемую солнечным светом, измеряли с помощью люксметра Ю-116. Суммарную за день естественную освещенность рассчитывали на основе ее измерений каждый час в течение светлого времени суток. Переходный коэффициент от освещенности в люксах к интенсивности света

(ФАР) составлял 10⁴ лк = 200 мкЕ /м²*с для солнечного света и 10⁴ = 176 мкЕ/м² *с для ламп дневного света [5].

Измерение концентрации хлорофилла «а». Для определения концентрации хл «а» в планктоне воду фильтровали через мембранные фильтры типа Миллипор с диаметром пор 0.3 мкм. Осевшую на фильтре взвесь экстрагировали в 90 % ацетоне при 4 - 5⁰ С в течение

18 ч. Измерение флюоресценции ацетоновых экстрактов проводили на лабораторном флюориметре, собранном на базе флюориметрической приставки “Спекол”. Калибровку флюориметра проводили по хроматографически чистому хл“а”. Расчеты концентрации хл “а” проводили по стандартной формуле [15].

Гидрохимические анализы. Содержание нитратов, аммония, фосфатов и силикатов определяли по стандартным сертифицированным методикам [8]. Одновременно с гидрохимическими анализами осуществляли также измерения температуры морской воды.

Результаты. *Сезонные изменения температуры и интенсивности света.* Сезонные изменения суммарной за день интенсивности солнечной радиации (ФАР) и температуры воды на поверхности моря за период с 2000 года по 2002 год представлены на рис. 2а.

В течение года температура воды изменялась приблизительно в три раза. Ее минимальные значения получены в феврале и составляли 7 – 8⁰С, максимальные – в июле – августе и достигали 22 - 24⁰С. В холодный период года с ноября по апрель температура воды изменялась от 7 до 16⁰С, составляя в среднем 11⁰С. В теплое время с мая по октябрь она была равна 17 – 24⁰С при среднем значении 20⁰С. Подобный характер сезонных изменений получен и для интенсивности света: ее минимальные и максимальные значения по времени совпадали с максимумами и минимумами температуры. Однако амплитуда изменений интенсивности света была значительно больше, чем температуры и достигала 10 раз. Минимальные значения этого показателя, отмеченные в декабре – феврале, составили 4 Е/м²*день, максимальные, полученные в июле – августе, – 40 Е/м²*день, что соответствовало в среднем 160 мкЕ/м²*с и 650 мкЕ/м²*с.

Сезонные изменения концентрации биогенных веществ. Сезонная динамика фосфатов, нитратов и аммония исследована наиболее полно (в течение 2000 – 2002 гг.) в закрытой Севастопольской бухте (ст. 1). Она в

меньшей мере подвержена сгонно-нагонным течениям по сравнению с другими исследованными нами прибрежными районами, что отражается на сезонной динамике питательных веществ. Максимальные концентрации последних отмечены здесь в зимне-весенний период, минимальные – летом (рис. 3). Так, наибольшее содержание минерального фосфора, полученное в декабре – апреле, составляло 0.2 – 0.4 мкМ, минимальное, наблюдавшееся, как правило, в июне – июле, снижалось до аналитического нуля.

Подобная сезонная динамика отмечена и для нитратов. В зимне-весенний период концентрации этого соединения достигали максимальных значений, которые в разные годы были неодинаковы и колебались от 3 мкМ в декабре 2000 г. до 9 мкМ в апреле 2002 г. В течение летнего периода количество нитратного азота в Севастопольской бухте снижалось до минимальных значений, составлявших 0 – 0.5 мкМ. Такие же изменения отмечены и для аммонийной формы азота. Так, максимальное содержание этого вещества, полученное здесь в декабре – апреле, составляло 2 – 3 мкМ, минимальное, зарегистрированное в июле – августе, снижалось до 0.01 – 0.02 мкМ.

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 2002 г. выявлено от одного до трех максимумов фосфатов, нитратов и аммония, несовпадающих по времени (рис. 4).

Так, на всех 4 станциях максимальное содержание фосфатов, не превышавшее, как правило, 0.1 – 0.2 мкМ, отмечено в зимне-весенний период (декабре – феврале), весенний (апреле) и летне-осенний (июль – сентябрь). Наибольшее содержание нитратов на ст. 2, расположенной в Карантинной бухте, наблюдалось в марте и сентябре – 9 и 5 мкМ соответственно (рис. 4б).

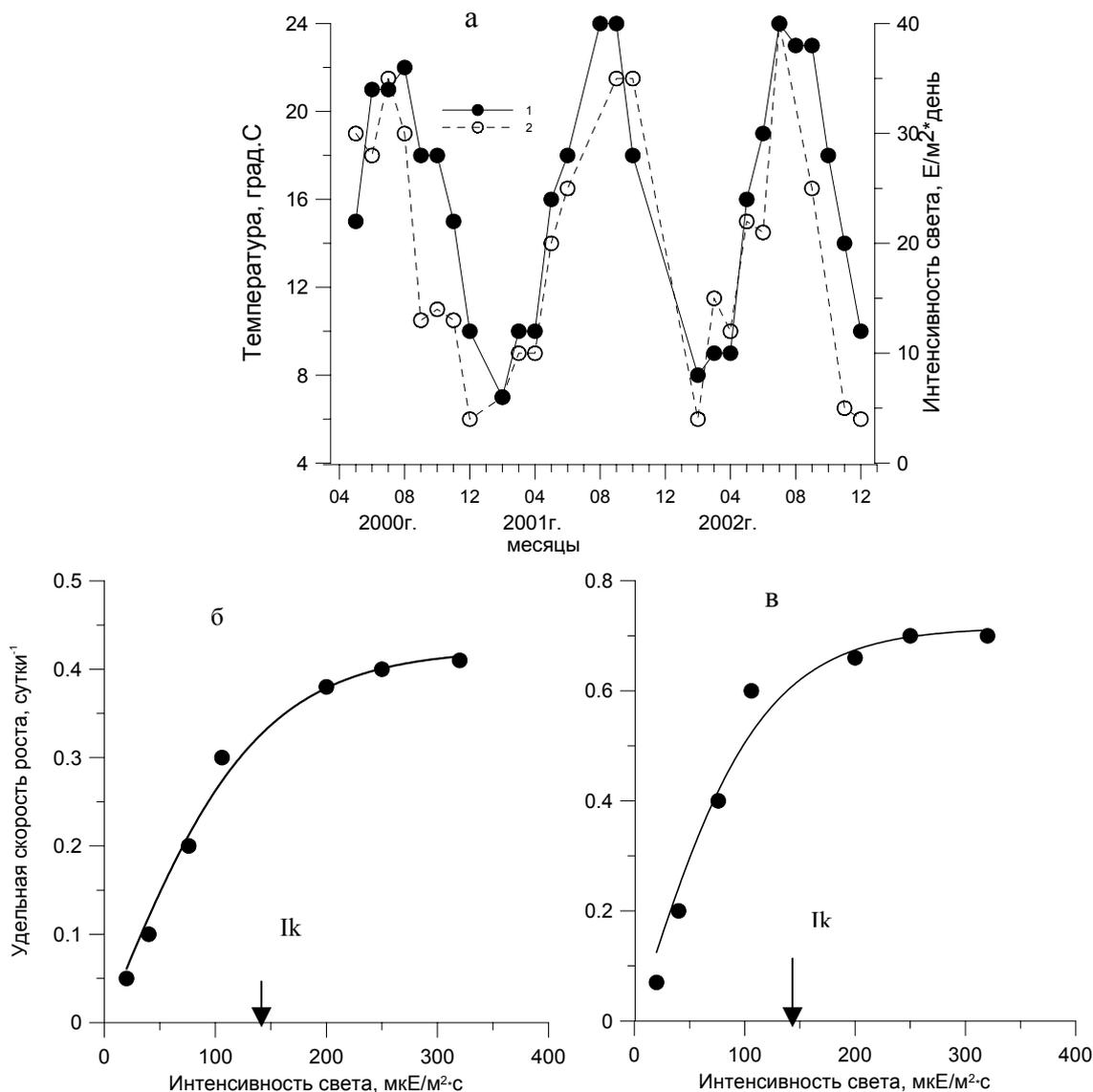


Рис. 2. Сезонные изменения температуры (1) и интенсивности света (2) в исследованных прибрежных поверхностных водах Черного моря (а) и зависимость скорости роста фитопланктона от интенсивности света (б – ст.2, в – ст. 3)

Fig. 2. Seasonal changes of the temperature (1) and light intensities (2) in investigated coastal surface waters of the Black Sea (а) and the dependence of the phytoplankton growth rate from light intensity (б - st. 2, в - st. 3)

В то же время на соседней ст. 3, где существенное влияние на гидрохимическую ситуацию оказывает сток бытовых вод, высокие концентрации данного вещества (8 – 10 мкМ) отмечены в течение всего весенне-летнего периода, а в ноябре они достигали

максимума – 16 мкМ (рис. 4д). В районе бухты Омега получен только один максимум нитратной формы азота, который наблюдался в апреле, когда концентрация данного вещества достигала 1.7 мкМ на станции 4 и 6.5 мкМ на станции 5 (рис.4в, е).

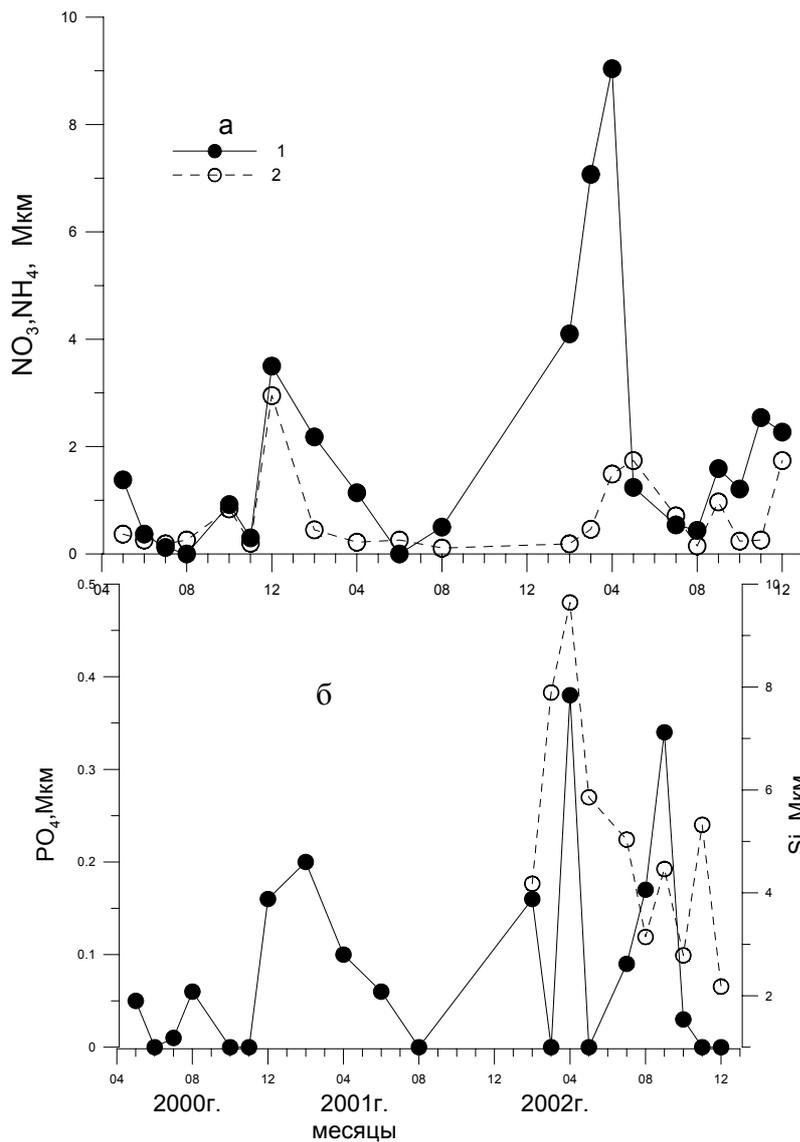


Рис. 3. Сезонные изменения концентрации биогенных веществ в поверхностных водах Севастопольской бухты (ст.1). а): 1- нитраты, 2- аммоний; б): 1- фосфаты, 2 – силикаты

Fig. 3. Seasonal changes of nutrient concentrations in surface waters of Sevastopol Bay (st.1). а): 1 – nitrate, 2 – ammonium; б): 1 - phosphate, 2 - silicate

Концентрация аммонийного азота в Карантинной бухте на обеих станциях (ст. 2 и 3) в течение большей части года была невысокой, не превышая 2 мкМ, и только в декабре она повышалась до 7 мкМ на станции 2 и до 4 мкМ на станции 3. В районе бухты Омега (ст. 4 и 5) на протяжении всего года в целом наблюдалось низкое содержание аммония, а его незначительное увеличение отмечено здесь в летний период и составило 2 – 2.5 мкМ.

Атомарное отношение минеральных форм азота и фосфора (N : P) в холодный период года (с ноября по апрель) на всех станциях

составляло в среднем 6.6 (± 1.3), а в теплый повышалось до 35.7 (± 11.4).

Исследования сезонной динамики растворенных форм кремния, выполненные в 2002 г., показали, что в течение года его концентрации на всех станциях изменялись в 6 – 8 раз. В Севастопольской бухте максимальное значение, составившее 10 мкМ, наблюдалось в апреле (рис.3б). В бухтах Карантинной и Омега максимум силикатов с концентрациями 10 – 16 мкМ отмечен в июне (рис.4а, г). Минимальные величины (1.5 – 2 мкМ) на всей исследованной акватории получены, как правило, в декабре.

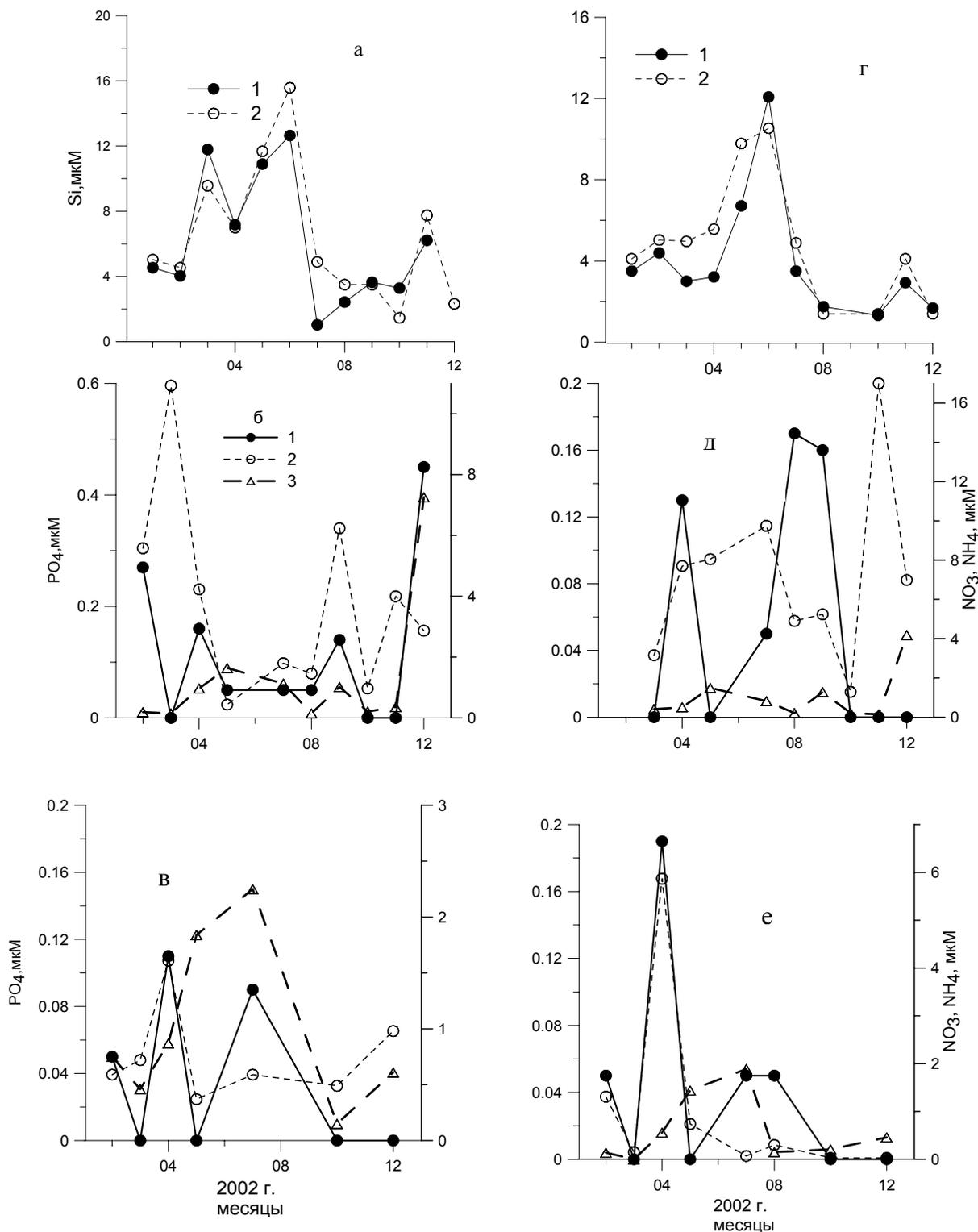


Рис. 4. Сезонные изменения содержания биогенных веществ в прибрежных поверхностных водах Черного моря в районе Севастополя: а – силикаты (1 - ст. 2, 2 – ст. 3), г – силикаты (1 - ст. 4, 2 - ст. 5); б – ст. 2, в – ст. 4, д – ст. 3, е – ст. 5 (1- фосфаты, 2 – нитраты, 3 – аммоний)

Fig. 4. Seasonal changes of nutrient concentrations in coastal surface waters of the Black Sea near Sevastopol: а – silicate (1 - st. 2, 2 - st. 3), г - silicate (1 - st. 4, 2 - st. 5); б – st. 2, в – st. 4, д – st. 3, е – st. 5 (1 –phosphate, 2 – nitrate, 3- ammonium)

Систематический состав и скорость роста фитопланктона. В течение большей части года в поверхностных прибрежных водах Черного моря в нано- и микрофитопланктоне доминировали диатомовые водоросли, создавая 70 – 90 % биомассы. Среди них преобладали *Chaetoceros socialis* Laud., *C. curvisetus* Cl., *C. affinis* Laud., *Skeletonema costatum*

(Grev.) Cl., *Cerataulina pelagica* (Cl.) Hende, *Pseudonitzschia delicatissima* (Cl.) Heiden, *Dactyliosolen fragilissimus* (Berg.) Hasle. И только в июле основную долю нано- и микропланктона создавали динофитовые виды *Scrippsiella trochoidea* (Stein) Balech., *Ceratium furca* (Ehr.) Clap. et Lachm., *C. tripos* (O.F. Müll.) Nitzsch., *Prorocentrum cordatum* (Ostf.) Dodge (табл. 3).

Таблица 3. Относительная биомасса (Б,%) основных систематических групп водорослей и доминирующие виды нано- и микрофитопланктона в прибрежных поверхностных водах Черного моря в районе Севастополя
Table 3. Relative biomass (Б,%) of main systematic groups of algae and dominant species of nano- and microphytoplankton in coastal surface waters of the Black Sea in region of Sevastopol

Сезон, месяц	Б _{диатом.}	Б _{динофит.}	Б _{прочих}	Доминирующие виды водорослей
Осень (сентябрь – ноябрь)	83 ± 8	15 ± 6	2 ± 1	<i>S. costatum</i> , <i>C. curvisetus</i> , <i>C. pelagica</i> , <i>D. fragilissimus</i> ;
Зима (декабрь – февраль)	82 ± 10	15 ± 10	3 ± 1	<i>S. costatum</i> , <i>N. reversa</i> , <i>C. socialis</i> , <i>P. cordatum</i> ;
Весна (март – май)	80 ± 12	20 ± 10	-	<i>C. socialis</i> , <i>S. costatum</i> , <i>P. cordatum</i> , <i>P. delicatissima</i> , <i>N. reversa</i> ;
Лето июнь	90 ± 5	6 ± 2	4 ± 2	<i>C. socialis</i> , <i>C. curvisetus</i> ;
июль	20 ± 5	76 ± 6	4 ± 3	<i>P. cordatum</i> , <i>S. trochoidea</i> , <i>C. furca</i> , <i>C. tripos</i> ;
август	70 ± 15	25 ± 10	5 ± 2	<i>C. affinis</i> , <i>C. socialis</i> , <i>C. pelagica</i> , <i>P. cordatum</i>

Скорость роста фитопланктона изменялась в течение года от 0.10 до 1.68 сутки⁻¹ (рис. 5).

В Севастопольской бухте (ст. 1) максимальные величины этого показателя отмечены в период с февраля по май, когда концентрация биогенных веществ в среде была наибольшей. Иногда в октябре наблюдался второй максимум. Минимальные величины скорости роста зарегистрированы в период весеннего и осеннего “цветения” фитопланктона при самых низких концентрациях питательных солей. На остальных станциях (ст. 2 – 5) максимальная скорость роста зарегистрирована, как правило, в зимне-весенний период, когда отмечались относительно высокие концентрации биогенных веществ, особенно нитратов. Пре-

делы изменения скорости роста на всех пяти станциях практически одинаковы.

Как следует из анализа результатов, полученных на станции 1, в одной и той же пробе разные виды водорослей делятся с разной скоростью, а суммарная скорость роста фитопланктонного сообщества определяется скоростью роста доминирующих видов (табл. 4).

В зимний период (декабрь – февраль) максимальная скорость роста (0.85 – 1.05 сутки⁻¹) зарегистрирована у *S. costatum*, которая создавала 90 % численности фитопланктона. В марте – апреле она была максимальна (0.70 – 1.50 сутки⁻¹) у *S. costatum*, *C. socialis*, *C. curvisetus* и *P. delicatissima*, преобладавших по численности (50 – 85 %).

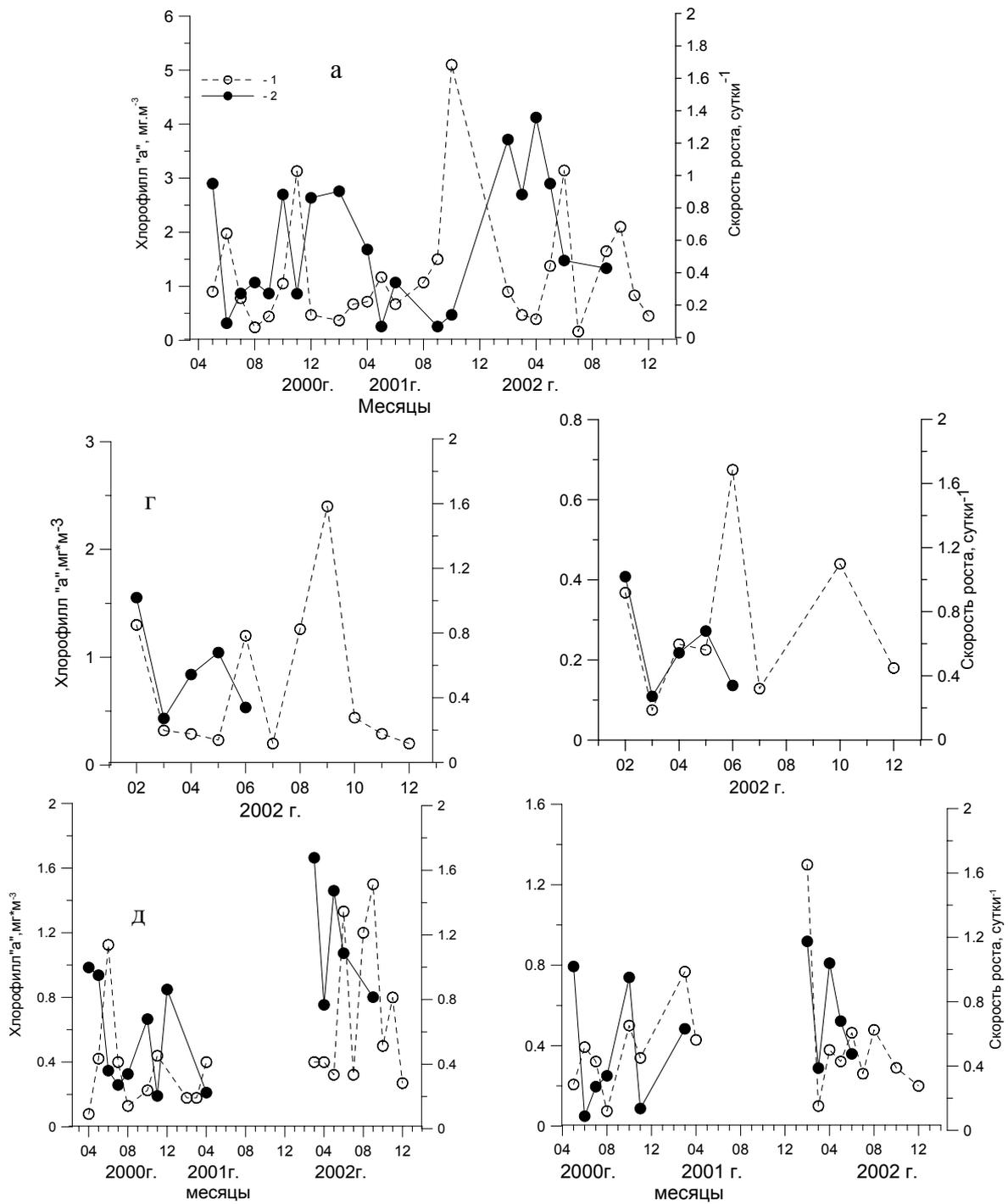


Рис. 5. Сезонные изменения скорости роста фитопланктона и содержания хлорофилла “а” в прибрежных поверхностных водах Черного моря в районе Севастополя: а – ст. 1, б – ст. 2, в – ст. 3, г – ст. 4, д – ст. 5; 1 – концентрация хлорофилла “а”, $\text{мг}/\text{м}^3$, 2 – скорость роста, сутки^{-1}
 Fig. 5. Seasonal changes of phytoplankton growth rate and chlorophyll “a” concentration in the coastal surface waters of the Black Sea near Sevastopol: а – st. 1, б – st. 2, в – st. 3, г – st. 4, д – st. 5; 1 – chlorophyll “a” concentration, mg/m^3 , 2 – growth rate, day^{-1}

Табл. 4. Сезонные изменения удельной скорости роста (μ , сутки⁻¹ - в числителе) и численности массовых видов фитопланктона (% от общей численности нано- и микрофитопланктона – в знаменателе) в поверхностных водах Севастопольской бухты (ст. 1)

Table 4. Seasonal changes of the specific growth rate (μ , day⁻¹ - in numerator) and abundance of mass phytoplankton species (% from the general abundance of nano- and microphytoplankton - in denominator) in the surface waters of Sevastopol bay (st. 1)

Дата	<i>Sceletonema costatum</i>	<i>Chaetoceros socialis</i>	<i>Chaetoceros curvisetus</i>	<i>Chaetoceros affinis</i>	<i>Pseudonitzschia delicatissima</i>	<i>Cerataulina pelagica</i>	<i>Dactyliosolen fragilissimus</i>	<i>Emiliana huxleyi</i>	<i>Scropsiella trochoidea</i>	<i>Prorocentrum cordatum</i>	<i>Gymnodinium</i> sp.
19.05.00	1.43/90	1.90/8									
14.06.00		0.10/90	1.53/3		0.10/5						
13.07.00		0/40				0.10/10		0.50/8	0/3	0.51/40	
8.08.00				0.50/60				0.10/16		0.50/16	
28.09.00			0.80/20	0.52/64				0/5			
4.10.00	1.49/4			1.11/63	1.00/13	1.00/2					
3.11.00						0.23/97					
25.12.00	0.85/83										
8.02.01	0.85/90	0.20/9									
15.03.01		0.78/20	0.70/22		0.80/19						
19.04.01	0.50/9	0.13/19	0.53/12		0.10/45						
21.05.01		0.10/10	0/5		0.10/73						
25.06.01	0.95/25	0.22/30	0/22		0.10/5						
6.09.01		0.10/20	0.10/10	1.10/55							
13.02.02	1.05/85										
13.03.02	0.40/30	1.50/10	0.76/40								
11.04.02	1.38/50	1.30/15			0.92/20						
15.05.02	0.10/9	1.11/73	0.53/14								
12.06.02		0.30/70						1.40/10	0.10/10	0.70/5	
11.09.02			0.79/31				1.57/25	1.10/9			
3.08.04									0.70/25	0.40/25	1.80/40

Затем в мае – июне в период “цветения” фитопланктона скорость роста видов *C. socialis* и *P. delicatissima*, доминирующих в планктоне, снижалась до 0.10 сутки⁻¹. В то же время другие виды водорослей, численность которых в этих пробах невысока, часто делились с высокой скоростью. Так, в июне 2000 г. в период “цветения” *C. socialis* скорость его роста снижалась до 0.10 сутки⁻¹, тогда как у *C. curvisetus* она составляла 1.53 сутки⁻¹. В июне 2002 г., когда вновь было отмечено “цветение” *C. socialis*, максимальная скорость роста, составившая 1.40 сутки⁻¹, была получена у *Emiliania huxleyi* (Lohm.) Hay et Mohler (табл. 4). В июле – августе удельная скорость роста всего фитопланктонного сообщества и его доминирующих видов не превышала, как правило, 0.5, за исключением августа 2004 г. В это время зарегистрированы высокие значения скорости роста у *S. trochoidea* (0.70 сутки⁻¹) и *Gymnodinium sp.* (1.80 сутки⁻¹). В сентябре – октябре, в период, предшествующий осеннему “цветению” водорослей, этот показатель у *Chaetoceros affinis* Laud., *P. delicatissima*, *C. pelagica*, *D. fragilissimus*, доминирующих в планктоне, составлял 1.00 – 1.50 сутки⁻¹.

Влияние интенсивности света на скорость роста фитопланктона. Эксперименты, отражающие действие света на скорость роста нано- и микрофитопланктона, выполненные в октябре 2002 года, показали, что интенсивность света, при которой начинается световое насыщение скорости роста (I_k) фитопланктона, составила 120 - 140 мкЕ/м²*с (рис.2б, в), что не превышает 50 % от интенсивности солнечной радиации, падающей на поверхность моря в осенний и весенний периоды и 10 – 20% в летний. В зимний период, когда температура воды ниже, чем в октябре почти на десять градусов, величина I_k в соответствии с коэффициентом Q_{10} , вероятно, будет в 2 раза меньше. Как отмечено выше, в этот период зарегистрированы минимальные значения интенсивности солнечной радиации, которые составили 4 Е/м²*день, что соответство-

вало в среднем 160 мкЕ/м²*с. Это значительно выше величины светового насыщения скорости роста. Отсюда можно предположить, что количество света, получаемое фитопланктоном в поверхностном слое, даже в зимний период не лимитирует его рост.

Связь между скоростью роста фитопланктона и концентрацией биогенных веществ. Для выявления связи между 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, когда температура воды в экспериментах изменялась от 7 до 16⁰С, составляя в среднем 11 ± 4⁰С, а во вторую группу вошли данные, полученные в теплое время с мая по октябрь при температуре 17 – 24⁰С и ее среднем значении, составившим 20 ± 3⁰С.

В холодное время года скорость роста нано- и микрофитопланктона не коррелирует с содержанием фосфатов и аммония (рис. 6а, в), тогда как между концентрацией нитратов в среде и скоростью роста получена зависимость, которая описывается уравнением Михаэлиса-Ментен (рис. 6б):

$$\mu = \mu_{\text{макс}} * S_{\text{NO}_3} / (K_S + S_{\text{NO}_3}), \quad n=20; \quad r^2=0.68$$

где μ - 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, при которой скорость роста составляет половину от максимальной, S_{NO_3} - концентрация нитратов в воде, мкМ.

Из полученной зависимости следует, что максимальная скорость роста фитопланктона в холодный период в среднем равна 1.2 сутки⁻¹, а константа полунасыщения – 0.5 мкМ.

В теплое время года корреляционная зависимость между скоростью роста фитопланктона и содержанием фосфатов и нитратов не отмечена (рис. 6 г, д).

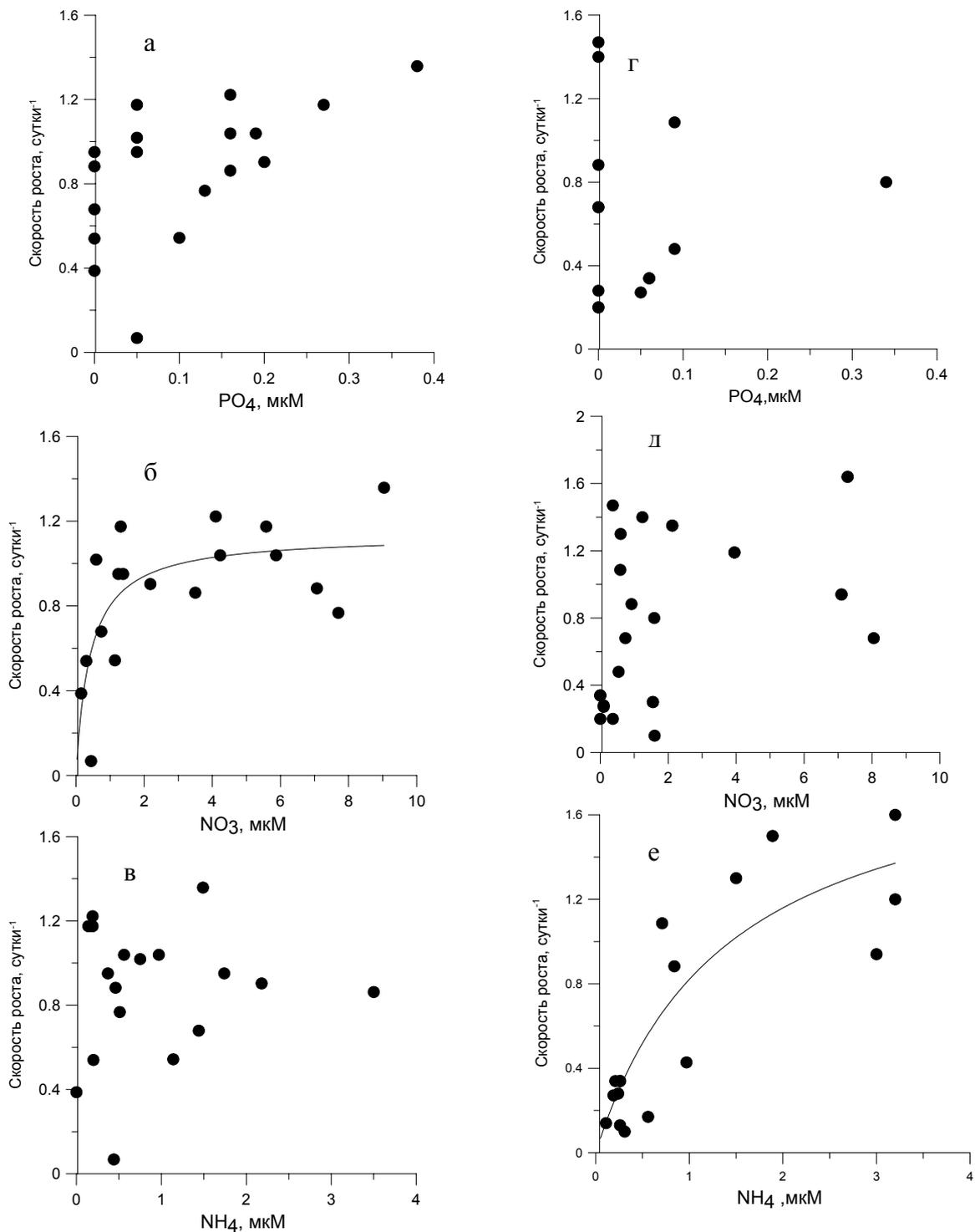


Рис. 6. Связь скорости роста фитопланктона исследованных вод Черного моря с концентрацией биогенных веществ в среде в холодный (а, б, в) и теплый (г, д, е) периоды.

Fig. 6. Relationship between phytoplankton growth rate of investigated waters of the Black Sea and nutrient concentration in cold (а, б, в) and warm (г, д, е) seasons

В то же время между концентрацией аммония и удельной скоростью роста водорослей получена зависимость, которая также может быть описана с помощью уравнения Михаэлиса-Ментен (рис. 6е). Согласно расчетам, максимальная скорость роста для летнего периода составила 2.00 сутки^{-1} , а константа полунасыщения (K_s) - 1.40 мкМ ($r^2 = 0.76$).

Сопоставление сезонной динамики скорости роста фитопланктона и концентрации хлорофилла "а" в планктоне Севастопольской бухты (ст. 1) показывает, что максимальные концентрации хлорофилла ($2 - 5 \text{ мг/м}^3$), отмеченные в начале лета и осенью, сопровождались снижением скорости роста фитопланктона до минимальных значений - $0.10 - 0.30 \text{ сутки}^{-1}$ (рис. 5а). Это связано со снижением концентрации питательных солей в среде в периоды наибольшего развития фитопланктона. Максимальные величины скорости роста ($0.90 - 1.40 \text{ сутки}^{-1}$) наблюдались в зимний период (декабрь - февраль) и, как правило, за один - два месяца до весеннего и осеннего "цветения" фитопланктона при низких концентрациях хлорофилла "а", не превышавших 0.30 мг/м^3 и максимальном содержании питательных солей в воде.

Обсуждение. В практике гидробиологических исследований скорость роста фитопланктона определяют с помощью метода разведения [18], по скорости фотосинтеза с использованием радиоизотопного индикатора ^{14}C [20] и по приросту численности клеток в экспериментальных сосудах, когда отсутствует выедание фитопланктона зоопланктоном [3]. Первые два метода предполагают допущение о том, что скорость фотосинтеза и синтез хлорофилла "а" пропорциональны росту водорослей, однако, это наблюдается не всегда.

Определение скорости роста фитопланктона по приросту численности клеток также сопряжено с рядом трудностей. К ним относятся: наличие выедания фитопланктона зоопланктоном и присутствие пикопланктонной фракции водорослей, которую невозмож-

но учесть под световым микроскопом. Поэтому мы использовали метод прямого счета клеток водорослей для определения скорости роста нано- и микрофитопланктона, а для удаления мезозоопланктона, как основного потребителя этой фракции фитопланктона, пробы воды до начала эксперимента пропускали через нейлоновое сито с размером ячеек 150 мкм . Так как в большинстве случаев численность фитопланктонных клеток в море невелика, их количество определяют после сгущения пробы. Результаты наших опытов подтверждают возможность применения сгущения проб перед началом эксперимента при условии соблюдения некоторых ограничений. Показано, что в тех случаях, когда численность нано- и микрофитопланктона в исходных пробах $\leq 100 \text{ кл/мл}$, а сгущение не превышает 10 раз, удельная суточная скорость роста фитопланктона в сгущенных и несгущенных пробах одинакова. Вероятно, это явление обусловлено тем, что скорость роста микроводорослей в первые сутки зависит от того уровня биогенной обеспеченности, при котором они обитали. Известно, что скорость роста водорослей определяется внутриклеточным содержанием питательных веществ, которое находится в соответствии с их концентрацией в среде [5]. При изменении концентрации питательных солей вне клеток их внутриклеточное содержание приходит в соответствие со средой через двое - трие суток [1, 25].

Когда исходная численность водорослевых клеток была высокой ($300 - 600 \text{ кл.мл}^{-1}$), сгущение проб в 5 раз вызывало снижение скорости роста не более чем на 30 %. Это обусловлено, возможно, тем, что в условиях высокой концентрации водорослей в склянках могло наблюдаться снижение содержания растворенного CO_2 .

Полученные нами результаты показали, что в течение года скорость роста нано- и микрофитопланктона в поверхностных прибрежных водах Черного моря изменялась приблизи-

тельно на порядок. В период весеннего “цветения” диатомовых водорослей удельная скорость роста фитопланктона была минимальна ($0.10 - 0.30$ сутки⁻¹). Максимальные величины ($0.90 - 1.68$ сутки⁻¹) отмечены на один - три месяца раньше и обусловлены интенсивным ростом трех – четырех доминирующих видов. Так, в весенний период наиболее быстро делились *S. costatum*, *C. socialis*, *C. curvisetus* и *P. delicatissima*, создававшие основную численность и биомассу фитопланктона, в осенний – *C. affinis*, *P. delicatissima* и *C. bergonii*. Для динофитовых видов самые низкие скорости роста ($0 - 0.10$ сутки⁻¹) получены в июне – июле у *S. trochoidea* и *C. furca*, самые высокие (1.80 сутки⁻¹) – в августе у *Gymnodinium* sp. (табл. 4). Близкие величины скорости роста доминирующих видов фитопланктона в Севастопольской бухте получены Т. М. Кондратьевой [3]. По ее данным, как и в наших экспериментах, максимумы численности вида в планктоне и скорости его роста не совпадают между собой. Чаще всего наибольшая скорость деления наблюдалась за один – два месяца до массового развития видов в бухте. Так, в феврале 1957 г. удельная скорость роста *S. costatum* составляла 2 сутки⁻¹, а *C. socialis* – 1.2 сутки⁻¹, тогда как в апреле в период массового развития этих видов скорость роста *S. costatum* снижалась до 0.35 сутки⁻¹, а *C. socialis* совсем прекратил деление. 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.

Известно, что к основным факторам, определяющим скорость роста фитопланктона в море, относятся свет, температура и биогенные вещества.

Сопоставление средних за день интенсивностей солнечной радиации, при которых вегетировал фитопланктон исследованных вод,

с величинами начала светового насыщения скорости его роста позволяет предположить, что в течение года скорость роста нано- и микрофитопланктона поверхностных прибрежных вод Черного моря светом не лимитируется. Это подтверждается результатами, полученными на культурах водорослей, изолированных из планктона Черного моря в различные сезоны года [13]. Показано, что при 20°C у подавляющего числа видов величины I_k находились в пределах $120 - 240$ мкЕ/м²*с, что, как правило, ниже средних интенсивностей света, наблюдавшихся в наших исследованиях.

В течение большей части года скорость роста фитопланктона исследованных прибрежных вод лимитируется соединениями азота. В холодное время года (с ноября по апрель) она зависела от концентрации нитратов в среде. Константы полунасыщения (K_s), полученные в холодное время года по скорости роста в прибрежных водах и по поглощению нитратов в открытой части Черного моря [23], довольно близки – 0.5 и 0.35 мкМ соответственно.

Скорость роста фитопланктона в теплый период определяется концентрацией аммония. В это время года, вероятно, проявляется ингибирующее действие аммония на скорость поглощения нитратов микроводорослями, что может подтверждаться отсутствием корреляционной зависимости между концентрацией нитратов в среде и скоростью роста фитопланктона. Многочисленные исследования, как на культурах микроводорослей [17, 22, 26], так и на морском фитопланктоне [22], свидетельствуют о наличии ингибирующего действия аммония на скорость поглощения нитратного азота водорослями даже при низком содержании аммонийного азота в воде. Так, на культуре *E. huxleyi*, выделенной из вод северо-восточной части Тихого океана, показано, что присутствие аммония в концентрации 0.24 мкМ подавляет усвоение нитратов на 50% , а повышение его концентрации до 2.20 мкМ приводит к полному подавлению поглощения

нитратов водорослями. Присутствие аммонийного азота в концентрациях 0.10- 0.58 мкМ в прибрежных поверхностных водах Северной Атлантики привело к ингибированию аммонием поглощения нитратов микропланктоном на 57–83 % [22]. По данным Вейлера с соавторами [27], полученным в Субарктической части Тихого океана в период весенне-летнего развития фитопланктона, аммоний в концентрациях 0.10 – 0.30 мкМ полностью подавлял поглощение нитратов, концентрация которых в среде была высокой (8 – 12 мкМ). По мнению некоторых авторов [26], процесс ингибирования поглощения нитратного азота аммонием может наблюдаться только при оптимальных для роста фитопланктона световых и температурных условиях. Подобные условия имеют место в Черном море в теплое время года. Однако, в этот период, вероятно, из-за относительно низких концентраций аммонийного азота в среде максимальная скорость роста фитопланктона в экспериментах не достигнута. Согласно нашим расчетам, потенциальная максимальная скорость роста фитопланктона в исследованных водах в теплый период может достигать 2.00 сутки⁻¹.

Средняя скорость роста фитопланктона в холодное время года составила 0.75 сутки⁻¹ при колебаниях от 0.10 до 1.36 сутки⁻¹, что равно 63 % от максимальной для данного периода. Это позволяет заключить, что в холодное время года скорость роста водорослей лимитируется соединениями азота (нитратами) на 37 %. При этом, среднее значение атомарного отношения между неорганическими соединениями азота и фосфора в среде было приблизительно в 2 раза выше, чем классическое Редфильдское (16:1). Это может свидетельствовать о хорошей обеспеченности фитопланктона в этот период минеральным азотом, по сравнению с фосфором.

В теплое время года средняя скорость роста нано- и микрофитопланктона была равна 0.65 сутки⁻¹ при колебаниях от 0.10 до 1.68 сутки⁻¹, что составляет 38 % от рассчитанной

нами максимально возможной величины в это время. Отсюда можно заключить, что в теплый период скорость роста фитопланктона была лимитирована соединениями азота (аммонием) в большей степени, чем в холодный. Показателем более низкого уровня обеспеченности фитопланктона соединениями азота в теплое время по сравнению с холодным может служить также величина атомарного отношения между минеральными соединениями азота и фосфора, которая была значительно ниже классической и составила в среднем 6.6.

Известно, что для развития диатомовых водорослей необходим кремний. По данным, полученным в водах Перуанского апвеллинга [16], а также в прибрежных водах центральной Калифорнии и у побережья Коста Рики [21], концентрации силикатов, лимитирующие процесс их потребления фитопланктоном (K_s), составляют 0.75 – 2.93 мкМ. В исследованных нами водах минимальные значения концентрации растворенного кремния, как правило, были выше 2 мкМ, а максимальные достигали 10 - 16 мкМ, что значительно выше лимитирующих.

Из приведенных выше данных можно заключить, что в течение большей части года скорость роста фитопланктона исследованных прибрежных вод лимитируется неорганическими соединениями азота: летом – аммонием, зимой – нитратами. Степень этого лимитирования неодинакова по сезонам и в теплое время оно в 1.7 раза выше, чем в холодное.

Выводы. В исследованных прибрежных водах Черного моря скорость роста фитопланктона (нано- и микрофитопланктона) в течение года изменяется приблизительно на порядок, и лимитируется в течение большей части года соединениями азота. Степень лимитирования в холодный период составляет в среднем 37 %, в теплый повышается до 62 %. Лимитирующие соединения в холодное и теплое время года неодинаковы. Так, в холодное время скорость роста фитопланктона определялась концентрацией нитратов в соответствии

с уравнением Михаэлиса-Ментен. В теплое время года скорость роста водорослей связана гиперболической зависимостью с содержанием аммония.

Благодарности. Авторы выражают искреннюю благодарность д. б. н., профессору Финенко З. З за ценные советы и замечания при выполнении рабо-

ты, а также ведущему инженеру Бобко Н.И и инженеру Родионовой Н.Ю. (ИнБЮМ НАН Украины, Севастополь) за помощь в отборе проб и выполнении гидрохимических анализов.

1. *Ведерников В. И., Сергеева О. М., Коновалов Б. В.* Экспериментальное изучение зависимости скорости роста и фотосинтеза фитопланктона Черного моря от условий минерального питания / Экосистемы пелагиали Черного моря. - М.: Наука, 1980. - С. 140 – 157.
2. *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.
3. *Кондратьева Т. М.* Определение суточной продукции фитопланктона в Севастопольской бухте / Первичная продукция морей и внутренних вод. – Минск: Издательство Министерства высшего и среднего образования БССР, 1961. - С. 77 – 82.
4. *Микаэлян А. С., Ведерников В. И.* Фракционирование фитопланктона: проблемы и возможности / Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Черного моря. - М.: Наука, 1989. - С. 53 - 64.
5. *Парсонс Т. Р., Такахаши М., Харгрей В.* Биологическая океанография. - М.: Легкая и пищ. пром-сть, 1982. - С. 89 – 91.
6. *Пархоменко А. В.* Поглощение фосфатов микропланктоном в эвфотической зоне Черного и Средиземного морей: автореф. дис. ...канд. биол. наук. - Севастополь, 1988. - 17 с.
7. *Поповичев В. Н., Егоров В. Н.* Биотический обмен минерального фосфора в эвфотической зоне западной части Черного моря / Чтения памяти Н. В. Тимофеева-Ресовского: 100-летию со дня рожд. Н. В. Тимофеева-Ресовского посвящается. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2000. – С. 140 – 158.
8. *Орадовский С. Г.* Руководство по химическому анализу морских вод (РД52.10.243-293). – С.-Петербург: Гидрометеиздат, 1993. - 264 с.
9. *Сорокин Ю. И., Суханова И. Н., Коновалова Г. В., Павельева Е. В.* Первичная продукция и фитопланктон района экваториальной дивергенции в восточной части Тихого океана // Тр. ИО АН СССР. - 1975. - **102**. - С. 108 – 122.
10. *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.
11. *Финенко З. З., Ланская Л. А.* Рост и скорость деления водорослей в лимитированных объемах воды / Экологическая физиология морских планктонных водорослей. – Киев: Наук. думка, 1971. - С. 22 – 50.
12. *Финенко З. З., Крупаткина-Акинина Д. К.* Влияние неорганического фосфора на скорость роста диатомовых водорослей / Биологическая продуктивность южных морей. – Киев: Наук. думка, 1974. - С. 120 -135.
13. *Финенко З. З.* Эколого-физиологические основы первичной продукции в море: автореф. дис. ... докт. биол. наук. - М., 1976. - 46 с.
14. *Финенко З. З.* Скорость роста фитопланктона / Основы биологической продуктивности Черного моря. – Киев: Наук. думка, 1979. - С. 97 – 99.
15. *Юнев О. А., Берсенева Г. П.* Флюориметрический метод определения концентрации хлорофилла «а» и феофитина «а» в фитопланктоне // Гидробиол. журн. – 1986. - **2**. - № 2. - С. 89 - 95.
16. *Azam F., Chisholm S. W.* Silicic acid uptake and incorporation by natural marine phytoplankton populations // Limnol. Oceanogr. – 1976. – **21**. – P. 427 – 435.
17. *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.
18. *Calbet A., Landry M. R.* Phytoplankton growth, microzooplankton grazing, and carbon cycling in

- marine systems // *Limnol. Oceanogr.* – 2004. – **49**. – P. 51 - 57.
19. *Dugdale R. C., Goering J. J.* Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity // *Limnol. Oceanogr.* – 1967. – **12**. – P. 196 – 206.
 20. *Eppley R. W.* Temperature and phytoplankton growth in the sea // *Fish. Bull.* – 1972. – **70**. – P. 1063 – 1085.
 21. *Frank V. M., Bruland K. W., Hutchins D. A., Brzezinski M. 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. *Harrison W. G., Harris L. R., Irwin B. D.* The kinetics of nitrogen utilization in the oceanic mixed layer: Nitrate and ammonium interactions at nanomolar concentrations. // *Limnol. Oceanogr.* – 1996. – **41**. – P. 16 – 32.
 23. *Krivenko O. V., Burlakova Z. P., Eremeeva 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 Publishers, 1998. - **1**. - P. 121 – 136.
 24. *Smayda T. J.* Harmful algal blooms: Their eco-physiology and general relevance to phytoplankton blooms in the sea // *Limnol. Oceanogr.* – 1997. – **42**. – P. 1137 - 1153.
 25. *Thomas W. H., Dobson A. N.* Effect of interactions between temperature and nitrate supply on the cell-division of two marine phytoflagellates // *Mar. Biol.* – **24**. – 1974. - P. 213 - 217.
 26. *Varela D. E., Harrison P. J.* Effect of ammonium on nitrate utilization by *Emiliania huxleyi*, a coccolithophore from the oceanic northeastern Pacific // *Mar. Ecol.* – 1999. – **186**. – P. 67 - 74.
 27. *Wheeler P. A., Kokkinakis S. A.* Ammonium recycling limits nitrate use in the oceanic subarctic Pacific // *Limnol. Oceanogr.* – 1990. – **35**. – P. 1267 – 1278.

Поступила 06 февраля 2004 г.

После доработки 04 октября 2004 г.

Сезонні зміни швидкості росту та лімітування фітопланктону основними біогенними сполуками у прибережних водах Чорного моря у районі Севастополя. Л. В. Стельмах, В. І. Губанов, І. І. Бабіч. Досліджені сезонні зміни швидкості росту фітопланктону та її залежність від концентрації основних біогенних сполук у середовищі. Виявлено, що в прибережних поверхніх водах Чорного моря у районі Севастополя швидкість росту фітопланктону (нано- та мікрофітопланктону) лімітується сполуками азоту протягом більшої частини року. У холодний період (листопад – квітень) швидкість росту фітопланктону визначалась концентрацією нітратів відповідно з рівнянням Міхаеліса-Ментен. У теплий період (травень – жовтень) швидкість росту водоростей зв'язана гіперболічною залежністю з кількістю амонію. Рівень азотного лімітування водоростей для холодного періоду складає у середньому 37 %, для теплого зростає до 62 %.

Ключові слова: фітопланктон, лімітування, біогенні елементи, Чорне море

Seasonal variations of phytoplankton growth rate and its limitation by nutrients in coastal waters of the Black Sea near Sevastopol. L.V. Stelmakh, V. I. Gubanov, I. I. Babich. Seasonal variations of phytoplankton growth rate and its dependence upon nutrient concentrations in ambience are explored. It is shown that in coastal surface waters of the Black Sea near Sevastopol the growth rate of phytoplankton is restricted by the nitrogen during the most part of the year. At cool period (November – April) phytoplankton growth rate was defined in concentration of nitrates in accordance with the Michaelis-Menten equation. At warm time (May - October) the growth rate of algae is bound with the hyperbolic dependency with ammonium contents. The degree of nutrient limitation of phytoplankton growth rate constituted to 37 % in average for cold period and increased to 62 % for the warm.

Key words: phytoplankton, limitation, nutrients, Black Sea