



УДК 574.583:579:551.464.6 (262.5)

А. В. Пархоменко, канд. биол. наук., с. н. с., **М. В. Кирикова**, канд. биол. наук., с. н. с.

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

ПОТРЕБЛЕНИЕ И ВРЕМЯ ОБОРОТА НЕОРГАНИЧЕСКОГО ФОСФОРА В ВОДАХ ЧЕРНОГО МОРЯ В ОСЕННИЙ ПЕРИОД

Рассмотрены результаты исследования скорости потребления неорганического фосфора микропланктоном (V_p) и времени его оборота (T) в водах Черного моря. У побережья Крыма и северо-западной части моря средние величины скорости (V_p) в верхнем перемешанном слое (ВПС) составили $61 \cdot 10^{-4}$, в глубоководной области моря - $88 \cdot 10^{-4}$ $\text{мкМ} \cdot \text{ч}^{-1}$. Время оборота фосфатов в ВПС у побережья Крыма и глубоководной области моря изменялось от 0.26 до 0.8 сут, в северо-западной части увеличивалось до 1.5 сут, под ВПС 16 – 180 сут. В период осенней сукцессии фитопланктонного сообщества основную роль в потреблении фосфатов микропланктоном играла размерная фракция 0.4 – 20 $\mu\text{м}$, её вклад составлял (97 %). На основании атомарного отношения скоростей потребления неорганических форм углерода, азота и фосфора планктонными организмами сделан вывод об отсутствии лимитирующего влияния неорганического фосфора на рост и развитие фитопланктона в ВПС открытой части моря в осенний период. Обсуждаются сезонные изменения V_p и T и вклада различных фракций микропланктона в суммарное потребление фосфатов в ВПС глубоководной области Чёрного моря. Характер изменений скорости потребления и времени оборота фосфатов указывает на снижение метаболической активности микропланктона от лета к зиме.

Ключевые слова: Чёрное море, неорганический фосфор, скорость, время оборота, микропланктон

Неорганический фосфор является одним из важнейших биогенных элементов, который может контролировать уровень первичной продукции. Его поток через микропланктонное сообщество является ключевым звеном биотического цикла в водных экосистемах [20, 25, 32]. Скорость потока неорганического фосфора зависит от ряда факторов, основными из которых считаются интенсивность солнечной радиации, температура воды, концентрация биогенных элементов, численность и размерно-видовая структура фитопланктонного сообщества. В Черном море, как и в других внутренних морях, расположенных в умеренных широтах, перечисленные выше факторы

подвержены сезонной изменчивости. Проведенные ранее исследования позволяют судить об особенностях потребления фосфатов микропланктоном в летний и зимний периоды, резко отличающиеся по гидролого-гидрохимическим и биологическим условиям [4, 11, 13, 16, 17].

В связи с этим цель данной работы заключалась в изучении особенностей потребления фосфатов микропланктонным сообществом Черного моря в осенний период, характеризующийся переходом экосистемы моря от летнего к зимнему состоянию. Конкретные задачи исследования включали измерение скорости потребления неорганического фосфора

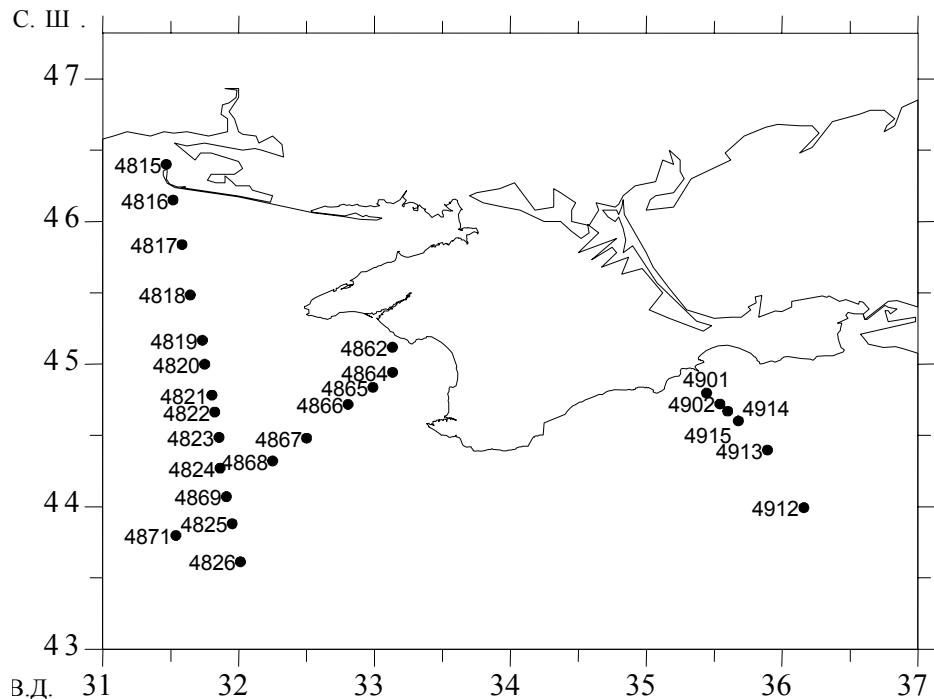
микропланктоном и времени его оборота, определение вклада различных размерных фракций планктонных организмов в его суммарное потребление микропланктоном и оценка лимитирующего влияния содержания фосфатов на рост и развитие фитопланктонного сообщества.

Материал и методы. Исследования проводили в 35-м рейсе НИС «Профессор Водяницкий» с 1 октября по 21 ноября 1991 г. на трех разрезах, расположенных в районах Черного моря с различными гидрологическими, гидрохимическими и биологическими условиями (рис. 1).

Рис. 1. Схема станций
Fig.1. Stations location

Разрез I (ст. 4815 – 4826) начинался от Днепро-Бугского лимана и пересекал северо-западную часть (СЗЧ), свал глубин и заканчивался в глубоководной области западной части моря. Разрез II (ст. 4862 – 4871) брал начало у западного побережья Крымского п-ова и достигал открытой области западной части моря. Разрез III (ст. 4901 – 4910) проходил в юго-восточном направлении от восточного побережья Крыма в пелагиаль восточной части моря.

Отбор проб морской воды проводился кассетой пластиковых батометров зондирующего комплекса «Neil Brown Mark III» с различных глубин в слое от 0 до (40 – 60) м. Содержание неорганического фосфора в морской воде измеряли стандартным методом [9] на фотоэлектрическом колориметре КФК–2. При низком содержании неорганического фосфора в верхнем перемешанном слое (ВПС) глубоководной области Черного моря, когда чувствительность стандартного метода была недостаточна для его определения, использовали подход, основанный на радиохимическом методе изотопного разбавления [12]. Для



количественной оценки скорости потребления неорганического фосфора микропланктоном использовали радиоизотопный индикатор ^{32}P [4, 11, 38].

Под термином «микропланктон» мы подразумеваем фито - и бактериопланктон. Планктонные организмы, меченные радиоактивным фосфором, концентрировали методом прямой фильтрации на мембранные фильтры типа «Sartorius» с размером пор 0.4 мкм (микропланктон). Расчёт скорости потребления фосфатов микропланктоном проводили по поглощению ^{32}P микропланктоном. Опытные склянки с пробами морской воды из ВПС помещали в инкубатор с проточной водой. Температура и освещенность были близкими *in situ*. Склянки с пробами воды, отобранной под ВПС, инкубировались в холодильнике.

В течение экспозиции через определённые промежутки времени из опытных склянок отбирали аликвоты воды в объёме 25 или 50 мл и фильтровали через мембранные фильтры типа «Sartorius» с размером пор 0.4 мкм. Контролем на адсорбцию ^{32}P , не связанную с его биологическим поглощением, служили пробы морской воды с добавлением насыщенного раствора сулемы. В период наблюдений кинетика поглощения ^{32}P микропланктоном в верхнем перемешанном слое имела нелинейный характер. Равновесное состояние в его поглощении наступало через 2 – 5 ч. Для расчёта перехода радиофосфора в микропланктон, полученные данные аппроксимировали зависимостью [3, 15]

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

где R_t – радиоактивность микропланктона в момент времени, t ; $\text{имп}\cdot\text{мин}^{-1}\cdot\text{мл}^{-1}$; R_∞ – равновесное состояние ^{32}P в микропланктоне, $\text{имп}\cdot\text{мин}^{-1}\cdot\text{мл}^{-1}$; k – константа скорости перехода неорганического фосфора в микропланктон, мин^{-1} .

Коэффициенты R_∞ и k находили методом наименьших квадратов. Скорость потребления фосфатов микропланктоном рассчитывали по формуле:

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

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

В условиях линейного поглощения ^{32}P , что характерно для микропланктона находящегося в слое термоклина и под ним, для расчёта скорости потребления фосфатов использовали формулу [20, 38]

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

где V – скорость потребления фосфатов микропланктоном, $\text{мкМ}\cdot\text{ч}^{-1}$; r – радиоактивность ^{32}P в микропланктоне, $\text{имп}\cdot\text{мин}^{-1}\cdot\text{л}^{-1}$; r_1 – радиоактивность ^{32}P , сорбированная на фильтрах и планктонных организмах, $\text{имп}\cdot\text{мин}^{-1}\cdot\text{л}^{-1}$; R – радиоактивность ^{32}P в воде в момент времени, равного нулю, $\text{имп}\cdot\text{мин}^{-1}\cdot\text{л}^{-1}$; P – содержание фосфатов в морской воде, мкМ ; U – объём профильтрованной воды, мл ; t – время экспозиции опытных склянок, ч .

Время оборота фосфатов рассчитывали по формуле:

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

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

Вклад различных размерных групп микропланктона в суммарное потребление фосфатов оценивали по измерению ^{32}P на фильтрах с размерами пор 0.4, 1.5, 3 и 8 мкм и на капроновом сите с размером ячеек 20 и 150 мкм. Вакуумное разрежение в процессе фильтрации через фильтры с размером пор 0.4 мкм не превышало $0.4 \text{ кг}\cdot\text{см}^{-2}$; 1.5 и 3 мкм – $0.1 \text{ кг}\cdot\text{см}^{-2}$; 8 мкм – $0.05 \text{ кг}\cdot\text{см}^{-2}$ [14]. Фильтрацию морской воды через капроновое сито с размером ячеек 20 и 150 мкм проводили без вакуумного разрежения. Для оценки процентного вклада различных размерных групп микропланктона в суммарное потребление неорганического фосфора за 100 % принимали радиоактивность микроорганизмов, сконцентрированных на мембранных фильтрах с размером пор 0.4 мкм.

Скорость ассимиляции неорганического углерода фитопланктоном определяли с помощью радиоактивного углерода ^{14}C [22] при тех же условиях, что и потребление неорганического фосфора. Измерения ^{14}C и ^{32}P на фильтрах и в растворе проводили на автоматическом спектральном жидкостно-сцинтилляционном анализаторе 1209-Rack Бета фирмы «LKB Wallac» с использованием сцинтилляционной жидкости OptiPhase «Hisafe II».

Максимальная эффективность измерений ^{32}P составляла 97,5 %.

Для характеристики гидрологических, гидрохимических и биологических условий исследуемых районов моря в работе использовали результаты измерений температуры, солености, содержания фосфатов и хлорофилла «а» в морской воде, содержащиеся в базе данных отдела экологической физиологии водорослей ИнБИУМ НАН Украины. Непрерывные профили температуры и солености получены с помощью зонда Mark III, содержание хлорофилла «а» – флуориметрическим методом [23].

Результаты. Гидрологические условия.

Основной массив данных получен в водах Черного моря, не подверженных влиянию трансформированных речных вод. Лишь область, наиболее приближенная к Днепро-Бугскому лиману, отличалась пониженной соленостью вод, значения которой не достигали 17 ‰ (ст. 4815 – 4816). О динамике вод в исследованных районах можно судить по характеру вертикального распределения температуры (рис. 2А, Б, В). Наибольшей неоднородностью в распределении изотерм отличался разрез I (рис. 2 А). На мелководном шельфе выделялась область охлажденных до 7 – 8 °С и перемешанных до дна вод (ст. 4815 – 4817). Южнее, в соответствии с изменчивостью поля температуры, наблюдалось чередование ряда разнонаправленных динамических образований с резко выраженными фронтальными зонами (ФЗ). Наиболее ярко ФЗ были выражены на северной периферии циклонического вихря, расположенного в СЗЧ (ст. 4818 – 4819), а также на границах Основного Черноморского течения (ОЧТ, ст. 4820 – 4821 и 4822 – 4823), внутри которого в результате конвергенции прослеживалось опускание вод. Толщина ВПС в западной глубоководной области моря варьировала от 25 до 35 м. На разрезе II (рис. 2 Б) к динамически активным зонам относились область опускания вод, сформированная вихрем антициклонической направленности спра-

ва от ОЧТ (ст. 4864 – 4865), и зона подъема, сформированная меандром ОЧТ циклонического направления (ст. 4866 – 4867). Распределение температуры на разрезе III (рис. 2 В) указывало на наличие двух основных зон подъема вод в восточной области моря. В северной части разреза на свале глубин подъем вод происходил в ФЗ, находившейся в ОЧТ (рис.1, ст. 4915). Южная часть разреза располагалась на периферии циклонического круговорота восточной глубоководной области моря (ст. 4912). В центрах зон подъема вод и на их периферии толщина ВПС составляла 15 – 20 и 22 – 26 м, в западной части моря – 25 – 30 м. Меньшая толщина ВПС на разрезе III и незначительный диапазон изменений температуры в этом слое позволяют полагать, что в период исследований восточная область моря по гидрологическим условиям была ближе к летнему типу, чем западная.

Содержание и распределение фосфатов в морской воде. По содержанию неорганического фосфора выделялся мелководный район с глубиной от 4 до 21 м, расположенный вблизи Днепро-Бугского лимана. В этом районе в перемешанных до дна водах концентрация фосфатов достигала максимальных величин – в среднем 0.7 мкМ (табл. 1). Влияние речного стока на содержание неорганического фосфора распространялось до 45°30' с. ш., где среднее значение концентрации неорганического фосфора в ВПС составило 0.13 мкМ. Южнее воды ВПС, независимо от их географической принадлежности, характеризовались низким содержанием фосфатов, в основном не достигающим 0.1 мкМ. Увеличение концентрации фосфатов, как правило, происходило в слое термоклина (СТ) или непосредственно под ним. Влияние динамики вод на вертикальное распределение неорганического фосфора прослеживалось под ВПС в виде куполообразного подъема изолиний в зонах циклонических образований и их заглужении по периферии круговоротов и в зонах опускания вод (рис. 2 Г, Д, Е).

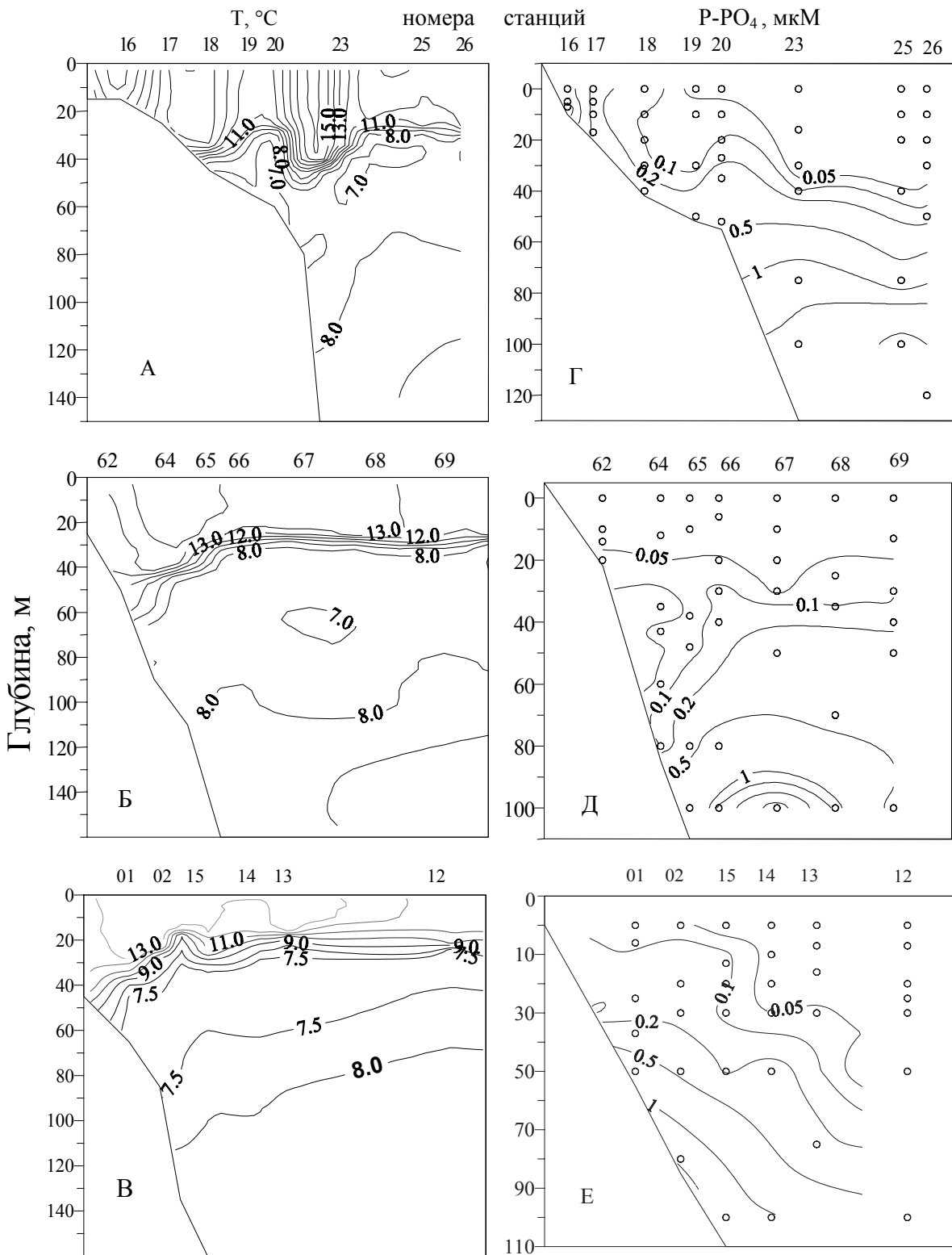


Рис. 2. Вертикальное распределение температуры и фосфатов на I (А, Г), II (Б, Д) и III (В, Е) разрезах
 Fig. 2. Vertical distributions of temperature (T, °C) and phosphates (P-PO₄, μM) on 1st (A, Г), 2nd (Б, Д) and 3rd (B, E) transects

Таблица 1. Содержание неорганического фосфора в морской воде (P-PO₄, мкМ), скорость его потребления микропланктоном (V_p, 10⁻⁴ мкМ·ч⁻¹) и время оборота (Т, сут.) в различных районах Черного моря
Table 1. Inorganic phosphorus content in sea water (P-PO₄, μM), its uptake rate by microplankton (V_p, 10⁻⁴ μM·h⁻¹) and turnover time (T, day) in different regions of the Black Sea.

Слой	P-PO ₄ среднее пределы колебаний	V _p среднее пределы колебаний	T среднее пределы колебаний	Количество измерений
Мелководный шельф северо-западной части моря (станции 4815 - 4817)				
Глубина 4 – 21 м	<u>0.7</u> 0.35 – 1.29	<u>6.2</u> 1.6 – 18.0	<u>62</u> 23.1 – 101.6	7
Северо-западная часть Чёрного моря (станции 4818 – 4823; 4865 – 4867)				
ВПС (0 – 24) – (0 – 35) м	<u>0.04</u> 0.01 – 0.16	<u>63.4</u> 2,1 – 126.0	<u>1.5</u> 0.03 – 19.8	18
СТ (24 – 32) – (35 – 50) м	<u>0.08</u> 0.04 – 0.16	<u>15.7</u> 0.6 – 64.0	<u>15.8</u> 0.3 – 41.7	7
ПСТ (40 – 52) м	<u>0.31</u> 0.13 – 0,39	<u>3.2</u> 0.6 – 11.0	<u>93.1</u> 12.1 – 201.4	6
Глубоководная область моря (станции 4826, 4868, 4869, 4912)				
ВПС (0 – 20) – (0 – 25) м	<u>0.04</u> 0.01 – 0.13	<u>88.7</u> 35.0 – 116,0	<u>0.26</u> 0.04 – 1.5	10
СТ (20 – 30) – (25 – 40) м	<u>0.08</u> 0.01 – 0.13	<u>12.2</u> 1.9 – 29.0	<u>3.3</u> 1.9 – 5.2	5
ПСТ 50 м	1.00	2.5	166.7	1
Шельф у юго-западного побережья Крыма (станции 4862, 4864)				
ВПС (0 – 14) – (0 – 40) м	<u>0.01</u> 0.01 – 0.02	<u>60.6</u> 13.0 – 128.0	<u>0.14</u> 0.04 – 0.32	6
СТ (14 – 20) – (40 – 60) м	<u>0.08</u> 0.06 – 0.10	<u>8.0</u> 2.0 – 14.0	<u>7.7</u> 3.0 – 12.5	2
Шельф у юго-восточного побережья Крыма (станции 4901, 4902)				
ВПС (0 – 24) – (0 – 28) м	<u>0.01</u> 0.01 – 0.01	<u>59.7</u> 40.0 – 87.0	<u>0.08</u> 0.05 – 0.10	6
СТ (24 – 30) – (28 – 40) м	<u>0.06</u> 0.05 – 0.07	<u>7.7</u> 2.5 – 13.0	<u>5.7</u> 1.6 – 9.8	2
ПСТ 50 м	0.02	0.2	41.7	1
Свал глубин (станции 4915)				
ВПС 0 – 15 м	0.03	160.0	0.08	1
ПСТ 25 м	0.05	1.2	17.4	1

Примечания: ВПС – верхний перемешанный слой; СТ – слой термоклина; ПСТ – под слоем термоклина

Кинетика поглощения радиоактивного фосфора ³²P микропланктоном. В водной толще мелководного шельфа СЗЧ (станции 4815 – 4818), при относительно высоком содержании фосфатов (в среднем 0.7 мкМ) и низкой температуре воды 7 – 8 °С, наблюдалась линейная зависимость поглощения ³²P микропланктоном от времени в течение 8 ч. (рис. 3А). Аналогичный характер зависимости

поглощения ³²P отмечался в слое термоклина и под ним (рис. 3В), где с глубиной наблюдалось увеличение концентрации фосфатов и снижение температуры воды. В ВПС шельфовых зон моря и в его глубоководной области в условиях низкого содержания фосфатов 0.01 – 0.05 мкМ и при температуре воды 11 – 16 °С, кинетика поглощения ³²P имела нелинейный характер.

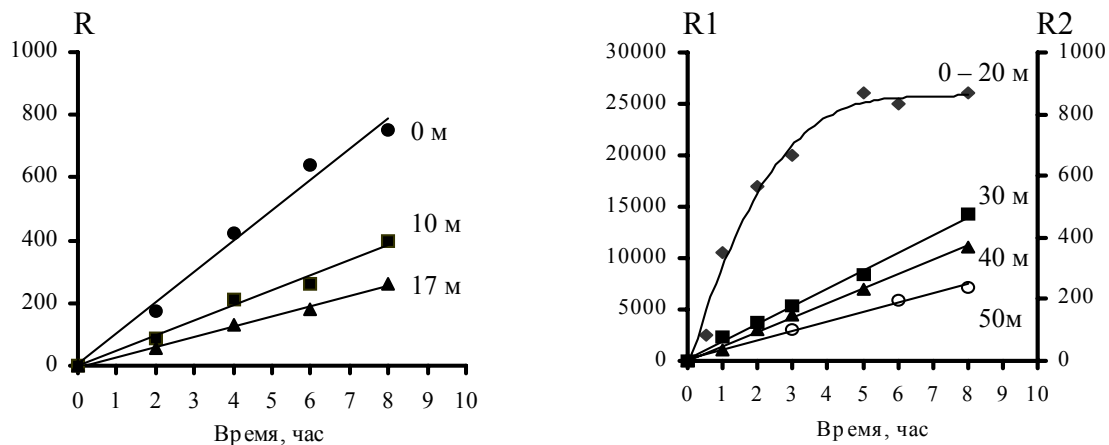


Рис. 3. Кинетика поглощения ^{32}P микропланктоном в разных районах Чёрного моря: А – мелководный шельф СЗЧ (ст. 4815 – 4817); Б – СЗЧ (ст. 4821 – 4823). R и R1 – поглощение ^{32}P микропланктоном, имп·мин $^{-1}$ (объём фильтруемой пробы воды 50 мл). На рис. Б шкала R – для слоя 0 – 20 м., R1 – для слоя 30 – 50 м.
 Fig. 3. Kinetic uptake ^{32}P by microplankton in different areas of the Black Sea: А – shallow shelf north-western part (st. 4815 – 4817); Б – north-western part (st. 4821 – 4823). R and R1 – uptake ^{32}P by microplankton, DPN (filtered water samples 50 ml). Fig. Б: scale R – for the layer 0 – 20 m., R1 – for the layer 30 – 50 m.

В течение 1 – 3 ч прослеживалось резкое увеличение скорости поглощения ^{32}P планктонными организмами, с последующим установлением равновесного состояния (рис. 3Б).

Учитывая отмеченные особенности поглощения ^{32}P в зависимости от времени, для расчёта скорости потребления фосфатов микропланктоном использовали различные подходы. В условиях линейного поглощения ^{32}P применялся способ расчёта, при котором признаётся значимым только процесс потребления радиоактивного фосфора микропланктоном без учёта его выведения [20, 38].

В ВПС шельфовых зон и глубоководной области моря, где отмечался нелинейный характер поглощения ^{32}P , использовали способ расчёта скорости потребления фосфатов, основанный на концепции динамического равновесия с учётом процессов поглощения и выведения радиоактивного фосфора микропланктоном, детально описанный в обзорных работах [3, 15].

Пространственное распределение скорости потребления неорганического фосфора микропланктоном в ВПС. Пространственные и вертикальные изменения скорости потребления неорганического фосфора микропланкто-

ном в период исследований находились в широком диапазоне величин (табл. 1). Наибольшей вариабельностью отличался разрез I, характеризовавшийся ярко выраженной неоднородностью в распределении гидрологических, гидрохимических и биологических параметров (рис. 2). На мелководном шельфе СЗЧ наблюдались минимальные величины скорости потребления фосфатов микропланктоном при практически равномерном её вертикальном распределении в перемешанных до дна водах (табл. 1). На этом участке по мере удаления от Днепро-Бугского лимана при увеличении солёности от 16.14 до 17.73 ‰ и снижения концентрации неорганического фосфора в столбе воды от 1.13 до 0.38 мкМ, скорость его потребления микропланктоном уменьшалась в 8 раз: от 15.1 до $1.9 \cdot 10^{-4}$ мкМ·ч $^{-1}$.

На границе зоны, подверженной обогащающему влиянию стока рек (станция 4818), при уменьшении концентрации неорганического фосфора в пять раз, по сравнению со средним содержанием на мелководном шельфе, скорость его потребления микропланктоном была в четыре раза выше. Южнее, как в западной половине моря, включая СЗЧ,

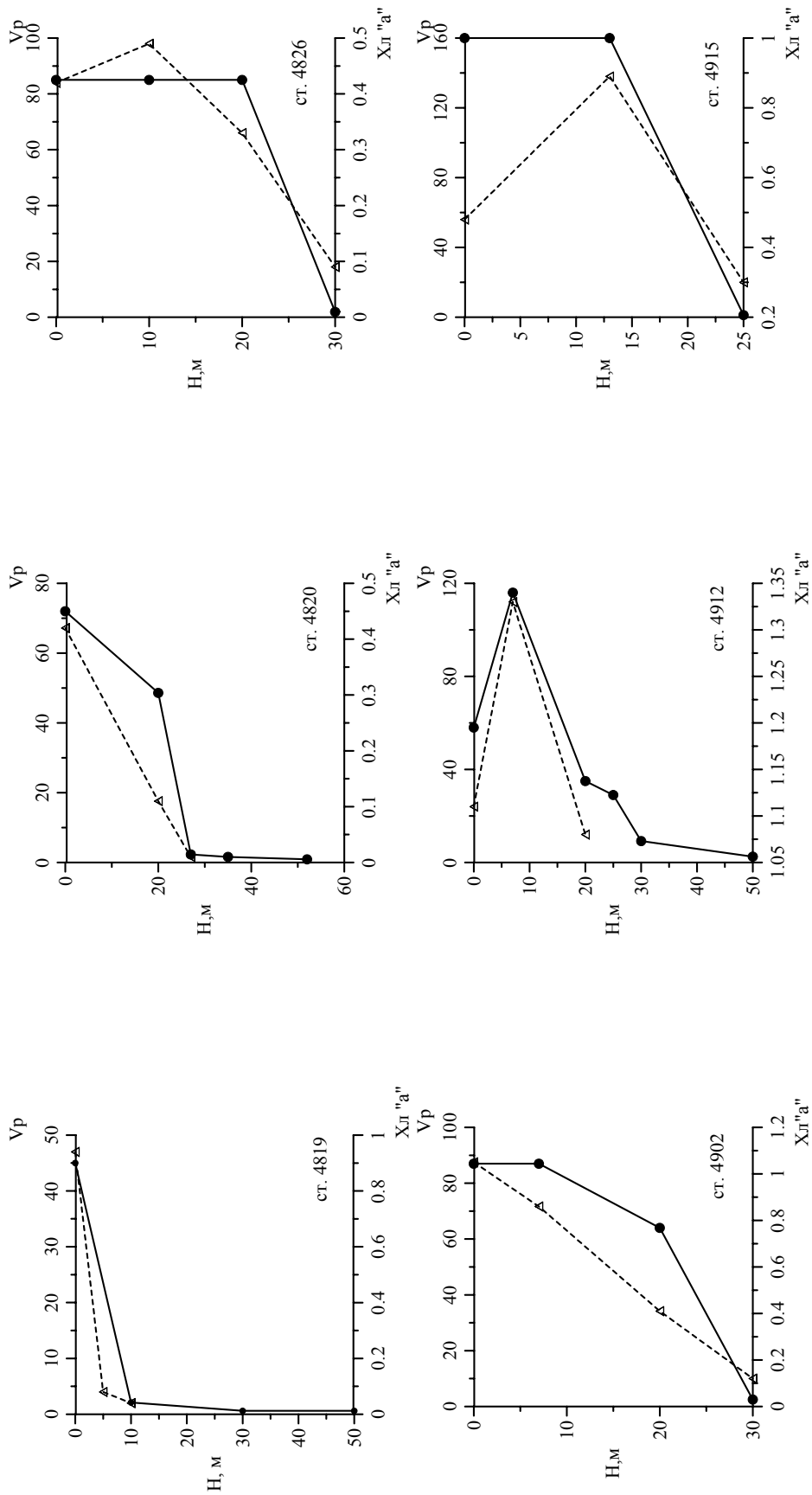
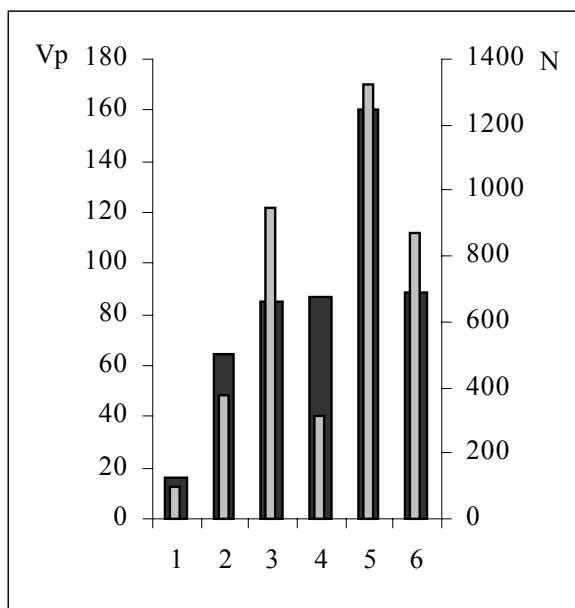


Рис. 4. Характерные профили скорости потребления фосфатов микропланктоном (— Vp, 10⁴ мкМ·ч⁻¹) и содержания хлорофилла "а" (---- Xchl "а", мкг·л⁻¹)
 Fig. 4. Uptake rate profiles of phosphates by microplankton (— Vp, 10⁴ µM·h⁻¹) and chlorophyll a content (---- Xchl "a", µg·l⁻¹)

так и в восточной, в условиях низких запасов неорганического фосфора в ВПС, скорость его потребления микропланктоном не зависела от содержания субстрата в морской воде. Так, в зонах конвергенции и антициклонов значения скорости потребления фосфатов микропланктоном составляли соответственно $(16 - 41) \cdot 10^{-4}$ и $(50 - 60) \cdot 10^{-4}$ $\text{мкМ} \cdot \text{ч}^{-1}$ и были меньше, чем в зонах подъёма вод $(109 - 124) \cdot 10^{-4}$ $\text{мкМ} \cdot \text{ч}^{-1}$. В водах фронтальной зоны на свале глубин восточной части моря они достигали максимальных значений – $160 \cdot 10^{-4}$ $\text{мкМ} \cdot \text{ч}^{-1}$. Исключением из общей картины были относительно высокие скорости полученные в южной части зоны конвергенции, сформированной водами ОЧТ в западной части моря, которые достигали $106 \cdot 10^{-4}$ $\text{мкМ} \cdot \text{ч}^{-1}$.

Вертикальное распределение скорости потребления неорганического фосфора микропланктоном. Для вертикального распределения скорости потребления фосфатов



Получено, что с увеличением численности фитопланктона в ВПС шельфовых вод у юго-западного побережья Крыма и в глубоководной области моря, по сравнению с её величинами на мелководном шельфе СЗЧ, на порядок, скорость потребления фосфатов в этих районах возрастала в среднем в 5 раз. На свале

микропланктоном характерно уменьшение её значений с глубиной (табл. 1). Как правило, наиболее существенные изменения величин скорости наблюдались в слое от нижней границы зоны фотосинтеза (15 – 25 м) до нижней границы СТ. Вертикальное распределение скорости потребления неорганического фосфора микропланктоном в общих чертах соответствовало профилям хлорофилла «а» (рис. 4). Это позволяет предположить, что основное значение в потреблении фосфатов принадлежит фитопланктонному сообществу, что соответствует данным проведенных ранее исследований [4, 17].

Ключевая роль микроводорослей в потреблении неорганического фосфора подтверждается сопоставлением средних величин скорости его потребления и их численности в ВПС (рис. 5).

Рис. 5. Средние величины скорости потребления фосфатов микропланктоном – V_p , 10^{-4} $\text{мкМ} \cdot \text{ч}^{-1}$ (чёрный) и численности фитопланктона – N , млн. кл. $\cdot \text{м}^{-3}$ (серый) в ВПС в различных районах Черного моря

1 – мелководный шельф СЗЧ – (ст. 4815, 4816), 2 – СЗЧ (ст. 4818, 4820, 4865, 4866), 3 – шельф у юго-западного побережья Крыма (ст. 4862), 4 – шельф у юго-восточного побережья Крыма (ст. 4902), 5 – свал глубин (ст. 4915), 6 – открытая часть моря (ст. 4826, 4868, 4869, 4912)

Fig. 5. Uptake rate average values of inorganic phosphorus by microplankton – V_p , 10^{-4} $\text{мкМ} \cdot \text{ч}^{-1}$ (black) and phytoplankton quantity – N , mln. cell $\cdot \text{m}^{-3}$ (grey) in the upper mixed layer in different regions of the Black Sea

глубин в восточной части моря наибольшей численности микроводорослей соответствовали максимальные величины скорости поглощения фосфатов. Несоответствие характера связи между скоростью потребления фосфатов и численностью фитопланктона отмечено у юго-восточного побережья Крыма. В этом

районе при относительно небольшом количестве клеток микроводорослей потребление неорганического фосфора происходило со скоростью, соизмеримой с величинами, наблюдаемыми в глубоководной области моря и на юго-западном шельфе Крыма.

По-видимому, объяснение этому можно найти в изменении размерно-видовой структуры фитопланктонного сообщества. В период работ, по данным [19], в составе фитопланктона на большей части исследованной акватории в процентном отношении доминировали диатомовые водоросли, объем клеток которых в среднем составлял около 230 мкм³, и лишь на шельфе у юго-восточного побережья Крыма основной вклад (более 80 %) вносили диатомовые водоросли, основу которых

составляли мелкогабаритные виды объемом около 100 мкм³ (расчет объема клеток выполнен по [18]). Вероятнее всего, наблюдаемая относительно высокая скорость потребления фосфатов микропланктоном у юго-восточного побережья Крыма была обусловлена повышенной метаболической активностью мелких видов диатомовых водорослей.

Вклад различных размерных фракций микропланктона в суммарное потребление фосфатов в ВПС. Соответствующие работы проводились в обеднённых водах ВПС западной и восточной глубоководной области моря. Установлено, что минимальный вклад в суммарное потребление фосфатов (в среднем 3 %) приходился на размерную фракцию микропланктона 20 – 150 мкм (табл. 2).

Таблица 2. Вклад различных размерных фракций микропланктона в суммарную скорость потребления неорганического фосфора

Table 2. Contribution of microplankton different size fractions in total uptake rate of inorganic phosphorus

Район исследований в Чёрном море	Номер станции	Глубина, м	Размер фракций микропланктона, мкм	Вклад фракций в суммарное потребление фосфатов микропланктоном, %
Западная глубоководная область	4826	0 м	0.4 – 3.0	25
			3.0 – 8.0	20
			8.0 – 20	52
			20 – 150	3
Западная глубоководная область	4826	10 м	0.4 – 3.0	21
			3.0 – 8.0	22
			8.0 – 20	54.6
			20 – 150	2.4
Западная глубоководная область	4871	0 м	0.4 – 1.5	15
			1.5 – 3.0	16
			3.0 – 8.0	18
			8.0 – 20	47
Восточная глубоководная область	4912	0 м	20 – 150	4
			0.4 – 1.5	18
			1.5 – 3.0	18
			3.0 – 8.0	19
Восточная глубоководная область	4913	10 м	8.0 – 20	42
			20 – 150	3
			0.4 – 3.0	33
			3.0 – 8.0	24
Восточная глубоководная область	4913	10 м	8.0 – 20	40
			20 – 150	3

Ключевую роль в потреблении фосфатов играли планктонные организмы, входящие

в состав размерной фракции микропланктона 0,4 – 20 мкм. В результате их жизнедеятельно-

сти потреблялось 97 % неорганического фосфора. В пределах этой размерной группы микроводоросли размерами 0.4 – 8 и 8 – 20 мкм составляли в среднем 50.8 и 46.4 % соответственно. На долю планктонных организмов размерами 0.4 – 1.5 мкм, соответствующих по размеру бактериям, приходилось не более 20 % потребляемого фосфора, что указывает на снижение роли бактерий в потреблении фосфатов в осенний период.

Время оборачиваемости фосфатов.

Относительно высокая метаболическая активность микропланктона в поверхностных водах с одной стороны и незначительные запасы неорганического фосфора – с другой обусловили малое время его оборота в ВПС в преобладающей части исследованных районов. На общем фоне выделялся мелководный шельф СЗЧ, где при низкой температуре, незначительной скорости потребления неорганического фосфора микропланктоном и его высоком содержании в морской воде время оборота достигало максимальных величин – в среднем более 60 сут (табл. 1). На южной границе зоны, подверженной обогащающему фосфатами влиянию стока рек Днепра и Буга (рис.1, ст. 4818), где прослеживалось уменьшение концентрации неорганического фосфора и увеличение скорости его потребления микропланктоном, время его оборота снижалось до 2 сут. На ос-

тальной акватории существенное увеличение скорости потребления фосфатов в условиях их незначительных запасов в ВПС и температуре воды 11 – 16 °С обусловило малое время оборота неорганического фосфора (табл. 1). В приповерхностном слое (0 м) оно варьировало от 0.8 до 10.3 ч и, как правило, равномерно распределялось по глубине в пределах ВПС. В отдельных случаях, в соответствии с вертикальными изменениями содержания неорганического фосфора и скорости его потребления, время оборота увеличивалось к нижней границе этого слоя до 1.5 – 19.8 сут. В глубоководной области моря под слоем сезонного термоклина наблюдались максимальные величины времени оборота неорганического фосфора, достигающие 166 сут (табл. 1).

Атомарное отношение потоков неорганических форм углерода и фосфора С:Р. Для расчёта величин атомарного отношения ассимиляционных потоков С:Р использовали результаты измерений скорости ассимиляции неорганических форм углерода и фосфора микропланктоном. Расчёт величин отношения скоростей потребления углерода и фосфора в ВПС восточной и западной глубоководной области моря показал, что в условиях низких концентраций фосфатов величина отношения С:Р составляла в среднем 43 (пределы колебаний 19 – 85) (табл. 3).

Таблица 3. Скорости потребления неорганического углерода (V_c , 10^{-4} мкм·ч⁻¹), азота (нитратов и аммония, V_N , 10^{-4} мкм·ч⁻¹) и фосфора (V_p , 10^{-4} мкм·ч⁻¹) микропланктоном и их атомные отношения

Table 3. Uptake rates of inorganic carbon (V_c , 10^{-4} $\mu\text{M}\cdot\text{h}^{-1}$), nitrogen (nitrates and ammonium, V_N , 10^{-4} $\mu\text{M}\cdot\text{h}^{-1}$), phosphorus (V_p , 10^{-4} $\mu\text{M}\cdot\text{h}^{-1}$) by microplankton and their atomic ratios

Номер станции	Глубина, м	V_c	V_N	V_p	C: N	N:P	C:P
4862	0	4200	113	128	37	0.9	33
	10	-	62	43	-	1.4	-
4864	0	6400	-	108	-	-	59
	0	4900	141	116	35	1.2	42
4866	20	-	38	63	-	0.6	-
	0	2600	-	96	-	-	26
4868	0	3400	-	40	-	-	85
4901	0	3400	300	87	11	3.4	39
	20	-	38	64	-	0.6	-
4915	0	3000	140	160	21	0.9	19

Средние величины атомарного отношения ассимиляционных потоков C:P не достигали стехиометрического значения 106, что свидетельствует об отсутствии дефицита фосфатов в ВПС глубоководной области моря.

Обсуждение. В вертикальной структуре исследованного слоя по характеру распределения температуры были выделены ВПС, слой термоклина и ХПС. Минимальная толщина ВПС и слоя термоклина отмечалась в районах подъёма глубинных вод, максимальная – на периферии циклонических круговоротов. На всей исследованной акватории моря максимальные вертикальные градиенты температуры варьировали от 0.7 до 3°C на 1м. Значения толщины слоя термоклина и максимальных градиентов температуры в нем согласуются с ранее полученными данными для осеннего сезона [10]. В структуре вертикального распределения неорганического фосфора в водной толще 0 – 100 м выделялись два слоя, которые отличались по его содержанию. ВПС, толщина которого варьировала от 20 до 35 м, характеризовался относительно равномерным распределением неорганического фосфора, причём его концентрация не превышала 0,1 мкМ. Под ВПС, на глубинах 60 – 80 м, происходило резкое увеличение концентрации фосфатов, значения которой достигали 1 мкМ. В период исследований при малых концентрациях неорганического фосфора в ВПС на преобладающей части исследованной акватории скорость его потребления микропланктоном не зависела от содержания субстрата в среде. Пространственные вариации скорости потребления в целом отражали характер изменений численности фитопланктона и находились под влиянием гидродинамических условий, что выражалось в увеличении её значений в зонах подъёма вод, по сравнению с зонами конвергенций и антициклонов. Малые величины скорости в обогащенной фосфатами локальной зоне на мелководном шельфе СЗЧ определялись как минимальной численностью фитопланктона, так и низкой температурой воды,

которая не превышала 8 °С. В шельфовых зонах и в глубоководной области моря для вертикального распределения скорости потребления фосфатов микропланктоном характерно уменьшение её значений с глубиной. Наиболее существенные вариации величин скорости наблюдались на нижней границе зоны фотосинтеза и в слое термоклина. Сопоставление скорости потребления неорганического фосфора с профилями хлорофилла «а» и численностью фитопланктона, а также анализ данных по оценке вклада различных размерных фракций микропланктона в его суммарное потребление указывают на ключевую роль фитопланктона в потреблении фосфатов в период исследований.

Полученные в осенний период данные, наряду с использованием результатов ранее проведенных исследований [4, 11, 13, 16, 17], позволяют судить о сезонной динамике скорости потребления фосфатов микропланктоном. Наиболее полно соответствующие материалы представлены для ВПС глубоководной области моря. Летом скорость потребления фосфатов микропланктоном достигает наибольших величин – в среднем $178 \cdot 10^{-4}$ мкМ·ч⁻¹, пределы колебаний $(40 - 359) \cdot 10^{-4}$ [4, 13]. Осенью значение средней скорости уменьшается до $89 \cdot 10^{-4}$ мкМ·ч⁻¹, пределы колебаний $(35 - 116) \cdot 10^{-4}$ мкМ·ч⁻¹, а зимой в среднем до $15 \cdot 10^{-4}$ мкМ·ч⁻¹, пределы колебаний $(10 - 27) \cdot 10^{-4}$ мкМ·ч⁻¹ [11, 16]. Аналогичная тенденция сезонных изменений скорости потребления неорганического фосфора микропланктоном была установлена и в прибрежной зоне Чёрного моря [6].

Механизмы, определяющие вариации метаболической активности планктонных организмов, можно оценить по вкладу их различных размерных групп в суммарное потребление неорганического фосфора микропланктонным сообществом. Опубликованные материалы [4, 11, 13, 16] и данные настоящих наблюдений дает возможность сравнить вклад мелких (фракция от 0.4 до 1.5 – 3 мкм) и крупных (1.5 – 3 до 150 мкм) форм фитопланктона

в суммарное потребление фосфатов в различные сезоны года. Летом, в условиях ярко выраженной температурной стратификации вод и крайне низкого содержания биогенных элементов в ВПС глубоководной области моря в видовом составе фитопланктона по численности доминируют мелкие жгутиковые (29 – 74 %) и кокколитофориды (25 – 50 %) [2]. В это время до 75 % неорганического фосфора потребляется мелкими планктонными организмами [4, 13]. В осенний период (октябрь – ноябрь) основная часть (примерно 80 %) микроводорослей сосредоточена в ВПС, а в таксономическом составе фитопланктона преобладают диатомовые и золотистые водоросли с объёмом клеток от 65 до 500 мкм³ [2, 19]. Вклад мелкой фракции планктонных организмов (0.4 – 3 мкм) в суммарное потребление фосфатов, по сравнению с летним периодом, существенно снижается и не превышает 35 % (табл. 2). В зимний период, когда в результате конвективного перемешивания вод в ВПС создаются наиболее благоприятные для первичного продуцирования гидрохимические условия, в фитопланктонном сообществе по численности преобладают крупные формы диатомовых водорослей [2]. Основная доля (около 92 %) в суммарном потреблении неорганического фосфора в холодный период приходится на размерную фракцию микропланктона 3 – 150 мкм [11, 16]. Вклад мелкой фракции микропланктона (0.4 – 3 мкм) составляет всего 8 %, что, вероятно, связано с уменьшением доли физиологически активных клеток бактерий, входящих в состав данной размерной фракции, которая при температуре 7 – 8°C не превышает 10 % [41]. О влиянии температуры на скорость потребления фосфатов микроводорослями можно судить по результатам экспериментов с диатомовыми водорослями, в которых было показано, что при понижении температуры от 26.5 до 15°C скорость потребления ими фосфатов уменьшается в 2 раза [39].

Из представленных выше данных следует, что в ВПС глубоководной области моря

вклад мелкой фракции микропланктона в суммарное потребление фосфатов снижается от лета к зиме, а вклад крупной фракции возрастает. Подобный характер сезонных изменений роли различных размерных групп микропланктона в потреблении фосфатов в связи с вариациями содержания неорганического фосфора и температуры наблюдается и в прибрежной зоне Чёрного моря [5]. Рассмотренные выше результаты вполне согласуются и с данными экспериментальных исследований, из которых следует, что удельная скорость роста и фотосинтеза у видов с мелкими размерами значительно выше, чем у крупных водорослей, а в условиях низкого содержания фосфатов в среде наибольшей конкурентоспособностью обладают мелкие формы фитопланктона [21]. Таким образом, наблюдаемые сезонные вариации потребления неорганического фосфора микропланктоном в ВПС глубоководной области Чёрного моря определяются интенсивностью солнечной радиации, содержанием неорганического фосфора и температурой воды, численностью и размерно-видовой структурой фитопланктона, физиологической активностью планктонных организмов.

Для сравнения скорости обмена неорганического фосфора между различными компонентами экосистемы наиболее удобно пользоваться таким параметром, как время его оборота. В экосистемах, характеризующихся наиболее низкими величинами времени оборота неорганического фосфора, как правило, наблюдаются высокие скорости его регенерации. Напротив, высокие значения времени оборота фосфатов указывают на незначительную скорость их рециклинга. Малое время оборота следует ожидать в обедненных по фосфору морских водах с высокими скоростями его потребления микропланктоном или в таких чрезвычайно активных системах, которые наблюдаются при массовом развитии фитопланктона. По результатам наших исследований, в осенний период воды ВПС глубоководной области моря характеризовались относительно не-

большими величинами времени оборота фосфатов. Диапазон их изменений находился в пределах от 1 до 36 ч, что существенно выше показателя, установленного для летнего периода – 0.3 – 5 ч [4, 13]. Средние величины времени оборота от лета к осени увеличиваются в 6 раз, составляя 0.9 и 6 ч соответственно. Эти данные позволяют полагать, что в летний период в ВПС глубоководной области моря ключевую роль в потоке неорганического фосфора играют процессы его потребления и регенерации, связанные с деятельностью микробиальной «петли». Основными компонентами микробиальной «петли» являются бактерии, фитопланктон и простейшие (гетеротрофные флагаеллы и цилиаты), в совокупности отвечающие за автотрофный синтез, регенерацию биогенных элементов и обеспечение метаболизма планктона органическим веществом [1, 24, 34]. Активность микробиальной «петли» зависит от интенсивности экологических взаимоотношений, таких как хищничество, конкуренция, комменсализм. У простейших хищничество проявляется по отношению к бактериям и мелким клеткам фитопланктона, что, в свою очередь, влияет на конкуренцию в потреблении биогенных элементов фито- и бактериопланктоном, а комменсализм выражается в продуцировании фитопланктоном органического вещества, потребляемого бактериями [33, 37, 40]. В процессе выедания бактерий и мелкоразмерного фитопланктона простейшие выделяют во внешнюю среду биогенные вещества (азот и фосфор) с большей скоростью, чем другие виды зоопланктона [26]. При этом микроорганизмы, составляющие компоненты микробиальной «петли», имеют низкую скорость оседания, что способствует их удержанию в ВПС и, как следствие, многократному использованию биогенных элементов внутри планктонного сообщества [1, 34].

Из выше сказанного следует, что в летнее время содержание неорганического фосфора в ВПС глубоководной области моря, необходимое для удовлетворения потребностей

фитопланктона, в значительной степени зависит от интенсивности взаимоотношения процессов выедания, экскреции и потребления фосфатов. Как отмечено выше, осенью наблюдается уменьшение скорости потребления фосфатов микропланктоном, вклад мелкой его фракции в этот процесс и увеличение времени оборота фосфатов в ВПС. В связи с этим можно предположить, что особенностью осеннего периода является снижение активности микробиальной «петли», основанной на регенерации биогенных элементов внутри сообщества, и переход к классической линейной пищевой цепи в передаче вещества и энергии на высшие трофические уровни, характерной для зимнего конвективного перемешивания вод [1, 27].

В период наблюдений ВПС глубоководной области моря характеризовался относительно высокой скоростью потребления неорганического фосфора микропланктоном и малым его содержанием. Это указывает на то, что функционирование фитопланктонного сообщества в ВПС шельфовых зон и глубоководной области моря определяется не содержанием неорганического фосфора в среде, а скоростью его потока. Поэтому для оценки обеспеченности фитопланктона биогенными элементами (азотом и фосфором) применяли подход, в основу которого положен анализ величин атомарного отношения ассимиляционных потоков неорганических форм углерода, азота и фосфора [7, 35, 28, 31]. С этой целью использовали полученные нами результаты измерений скорости потребления углерода и фосфора, а также данные прямых определений скорости потребления нитратов и аммония микропланктоном, полученные в период исследований [8]. Известно, что стехиометрическое отношение потоков $C : N : P$ для планктонных организмов при оптимальных условиях составляет $106 : 16 : 1$ [36]. В природных условиях величины атомарного отношения ассимиляции $C : P$ значительно отличаются от стехиометрического и имеют широкий диапазон

изменений. Например, в открытых океанических водах значения ассимиляционных потоков $C : P$ изменяются от $7 : 1$ до $81 : 1$ [31, 35], а в прибрежных водах эти величины могут варьировать в пределах $(6 - 465) : 1$ [7, 29, 30]. На основании анализа величин атомарного отношения потоков $C : P$, полученных как в экспериментальных условиях с монокультурами микроводорослей, так и в природных условиях, высказывается суждение, согласно которому фитопланктон, лимитированный по фосфору, имеет высокие значения отношения, тогда как при избытке фосфатов в среде характерны его низкие величины [35]. В период исследований в условиях низкого содержания фосфатов в ВПС глубоководной области моря величина отношения скоростей потребления углерода и фосфора ($C : P$) составляла в среднем 43 (пределы колебаний $19 - 85$), а отношение потоков $N : P - 1.3$ (пределы колебаний $0.6 - 3.4$) (табл. 3). Значения $C : P$ и $N : P$ не достигали стехиометрических величин 106 и 16, что указывает на отсутствие дефицита неорганического фосфора в среде. Исходя из полученных данных, наиболее вероятным можно считать недостаток неорганических форм азота в ВПС. На его дефицит указывает и средняя величина отношения потоков $C : N$, которая составляла в среднем 26 (пределы колебаний $11 - 37$), что значительно выше оптимальной величины 6,7 (табл. 3). На основании анализа величин ассимиляционных потоков углерода, азота и фосфора можно полагать, что в осенний период в ВПС глубоководной области Чёрного моря неорганический фосфор не оказывает ограничивающего влияния на рост и развитие фитопланктона. Вероятнее всего, лимитирующее влияние связано с дефицитом неорганического азота в среде. Этот вывод согласуется с результатами исследований по изучению потребления нитратов и аммония микробиотой, которые показали, что в осенний период развитие микробиоты лимитируется дефицитом неорганического азота из-за несбалансированности процессов его по-

требления и поступления с глубинными водами в ВПС [8].

Таким образом, в осенний период в результате изменяющихся метеорологических, гидрологических и гидрохимических условий экосистема глубоководной области Чёрного моря находится в переходном состоянии от летнего к зимнему типу. Ответная реакция микробиоты на изменение условий среды осуществляется сменой видового состава фитопланктона. В условиях низкой концентрации неорганического фосфора в ВПС глубоководной области моря его запасы восполняются как за счёт эффективного круговорота между автотрофными и гетеротрофными организмами, так и в результате его частичного поступления с глубинными водами в результате активизации гидродинамических процессов.

Выводы. 1. В осенний период в Чёрном море средние значения скорости потребления неорганического фосфора микробиотой в ВПС у юго-восточного и юго-западного побережья Крыма, в СЗЧ составили $61 \cdot 10^{-4}$, а в глубоководной области моря – $88 \cdot 10^{-4}$ $\text{мкМ} \cdot \text{ч}^{-1}$. Время оборота фосфатов в ВПС у побережья Крыма и глубоководной области моря было небольшим и изменялось от 0.26 до 0.8, а в СЗЧ увеличивалось до 1.5 сут. **2.** В условиях низких запасов фосфатов в ВПС на преобладающей части исследованной акватории пространственные вариации скорости потребления фосфатов микробиотой соответствовали характеру изменений численности фитопланктона и находились под влиянием гидродинамических условий, что выражалось в увеличении её значений в зонах подъёма вод, по сравнению с зонами конвергенций и антициклонов. **3.** В ВПС глубоководной области Чёрного моря скорость потребления неорганического фосфора микробиотой подвержена сезонным колебаниям. Летом фосфаты потребляются со средней скоростью $178 \cdot 10^{-4}$ $\text{мкМ} \cdot \text{ч}^{-1}$, осенью значения скорости уменьшаются примерно в два раза – $88 \cdot 10^{-4}$ $\text{мкМ} \cdot \text{ч}^{-1}$,

зимой наблюдаются её минимальные величины – $15 \cdot 10^{-4}$ мкм \cdot ч $^{-1}$. Характер изменений скорости потребления фосфатов в ВПС глубоководной области Чёрного моря указывает на снижение метаболической активности микропланктона от лета к зиме. 4. В период осенней сукцессии фитопланктона основной вклад, в среднем 97 %, в суммарную скорость потреб-

ления фосфатов микропланктоном вносила размерная фракция 0.4 – 20 мкм. 5. Анализ величин отношения ассимиляционных потоков углерода, азота и фосфора позволяет полагать, что в осенний период в ВПС глубоководной области Чёрного моря неорганический фосфор не оказывает лимитирующего влияния на рост и развитие фитопланктонного сообщества.

1. Бульон В. В. Структура и функция «микробальной петли» в планктоне озёрных экосистем // Журнал Биологии внутренних вод. – 2002. – №2. – С. 5 – 14.
2. Георгиева Л. В. Видовой состав и динамика фитоценоза / Под ред. А. В. Ковалева, З. З. Финенко. Планктон Чёрного моря - Киев: Наук. Думка, 1993. – С. 31 – 55.
3. Гутельмахер Б. Л., Пашкевич А. И. Методы измерения скоростей перехода минерального фосфора в сестон и обеспеченность водорослей этим элементом / Петрова Н. А., Гутельмахер Б. Л. Элементы круговорота фосфора в водоемах. – Л.: Наука, 1987. – С. 32 – 39.
4. Кирикова М. В., Пархоменко А. В. Поглощение фосфатов в эвфотической зоне Чёрного моря в летний период // Гидробиол. журн. – 2001. – 37, № 6. – С. 18 – 24
5. Кирикова М. В. Поглощение неорганического фосфора различными размерными группами микропланктона в Севастопольской бухте // Экология моря. – 1988. – вып. 30. – С. 50 – 53.
6. Кирикова М. В. Сезонные изменения скорости поглощения реактивного фосфора микропланктонным сообществом Севастопольской бухты // Экология. – 1988. – №3. – С. 45 – 50.
7. Кирикова М. В., Стельмах Л. В. Поглощение неорганических форм углерода и фосфора микропланктонным сообществом Севастопольской бухты // Экология моря. – 1987. – вып. 29. – С. 50 – 53.
8. Кривенко О. В., Лукьянова А. И. Потребление минерального азота микропланктоном Черного моря в связи с гидрохимическими условиями // Океанология. – 1994 – 34, № 2. – С. 232 – 239.
9. Методы гидрохимических исследований океана. – М.: Наука, 1978. – 271 с.
10. Назаретский Л. Н., Поярко С. Г. Гидробиологические условия и особенности стратификации вод фотического слоя / в сб. Экосистемы пелагиали Чёрного моря, М.: Наука. 1980. – С. 7 – 20.
11. Пархоменко А. В. Количественная оценка потребления фосфата микропланктоном в Черном море в зимний период // Экология моря. – 2000. – вып. 51. – С. 14 – 19.
12. Пархоменко А. В. Определение низких концентраций минерального фосфора в морской воде с применением ^{32}P // Гидробиол. журн. – 1984. – 20, № 3. – С. 92 – 96.
13. Пархоменко А. В. Поглощение фосфатов микропланктоном в эвфотической зоне Чёрного и Средиземного морей // Автореф. дисс. канд. биол. наук. – Севастополь, 1989. – 25 с.
14. Пархоменко А. В. Применение фосфора-32 для оценки задерживающей способности мембранных фильтров в экспериментах с микропланктоном // Гидробиол. журн. – 1984. – 20, № 2. – С. 76 – 79.
15. Пашкевич А. И. Формирование представлений о скорости потребления минерального фосфора планктоном / Петрова Н. А., Гутельмахер Б. Л. Элементы круговорота фосфора в водоемах. – Л.: Наука, 1987. – С. 17 – 32.
16. Поповичев В. Н., Егоров В. Н. Поглощение минерального фосфора взвешенным веществом фотического слоя / Отв. ред. Поликарпов Г. Г. Молисмология Черного моря. – Киев : Наук. Думка, 1992. – С. 62 – 70.
17. Поповичев В. Н., Егоров В. Н. Биотический обмен минерального фосфора в эвфотической зоне западной части Чёрного моря / Чтения памяти Н. В. Тимофеева – Ресовского: 100-летию со дня рождения Н. В. Тимофеева – Ресовского посвящается. – Севастополь: ЭКОСИ – Гидрофизика, 2000. – С. 140 – 150.
18. Сеничкина Л. Г. Вычисление объёмов клеток диатомовых водорослей с использованием коэффициентов объёмной полноты // Гидробиол. журн. – 1986. – 22, № 1. – С. 56 – 60
19. Сеничкина Л. Г., Ковалева Т. М., Манжус Л. А. Черноморский фитопланктон осенью 1991 г.: изменение структуры от шельфовых до глубоководных акваторий моря // Гидробиол. журн. –

1993. – 17 с. – Деп в ВИНТИ 09. 08. 95. - № 2417 – 1395.
20. *Сорокин Ю. И.* Количественная оценка потоков минерального фосфора в планктонных сообществах пелагиали океана // Журн. Общ. Биол. – 1985. – 46, № 5. – С. 606 – 624.
 21. *Финенко З. З.* Эколого-физиологические основы первичной продукции в море: автореф. дис. докт. биол. наук. – Севастополь, 1976. – 46 с.
 22. *Финенко З. З., Крупаткина Д. К.* Первичная продукция в Черном море в зимне – весенний период // Океанология. – 1993. – 33, № 1. – С. 97 – 104.
 23. *Юнев О. А., Берсеньева Г. А.* Флуориметрический метод определения концентрации хлорофилла "а" и феофетина "а" в фитопланктоне // Гидробиол. журн. - 1986. – 2, № 2. - С. 89-95
 24. *Azam F., Fenchel T., Field J. C., Gray J. S., Meyer – Reil L. S., Thingstad F.* The ecological role of water – column microbes in the sea // Mar. Ecol. Prog. Ser. - 1983. – 10. - P. 257 – 263.
 25. *Benitez - Nelson C. R.* The biogeochemical cycling of phosphorus in marine systems // Earth Sci. Rev. –2000. – 51. – P. 109 - 135.
 26. *Caron D. A., Goldman J. C.* Protozoan nutrient regeneration / Ecology of marine protozoa. - New York, Oxford University Press, 1990. - P 283 – 306.
 27. *Cushing D. H.* A difference in structure between ecosystems in strongly stratified waters and in those that are only weakly stratified // J. Plankton Res. – 1989. – 11. - P. 1 – 13.
 28. *Harrison W. G.* Uptake and recycling of soluble reactive phosphorus by marine microplankton // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1983. – 10. – P. 127 – 135.
 29. *Harrison W. G., Azam F., Renger E. H., Eplley R., W.* Some experiments on phosphate assimilation by coastal marine plankton // Mar. Biol. – 1977. – 40, N.1. – P. 9 – 18.
 30. *Harrison W. G., Trevor P., Brian J.* Primary production and nutrient assimilation by natural phytoplankton populations of the Eastern Canadian Arctic // Can. J. Fish. And Aquati. Sci.- 1982 –39. - P. 335 – 345.
 31. *Kirsten M. Donald, Ian Joint, Andrew P. Rees, E. Malcom S. Woodward, Graham Savidge* Uptake of carbon, nitrogen and phosphorus by phytoplankton along the 20°W meridian in the NE Atlantic between 57.5 °N and 37 °N // Deep – Sea Res. 2. . – 2001, V. 48. - P. 873 – 897.
 32. *Krom, M. D., N. Kress, S. Benner, L. I. Gordon.* Phosphorus limitation of primary productivity in the eastern Mediterranean Sea // Limnol. Oceanogr. – 1991. – 36. – P. 424 - 432.
 33. *Pace M. L.* An empirical analysis of zooplankton community size structure across lake trophic gradients // Limnol. Oceanogr. - 1986. – 31, № 1. - P. 45 – 55.
 34. *Pace M. L.* Heterotrophic microbial processes // The trophic cascade in lakes. Cambridge: Cambridge University press, 1993. - P. 252 – 277.
 35. *Perry M. J., Eppley R. V.* Phosphate uptake by phytoplankton in the central Nort Pacific Ocean // Deep – Sea Res. – 1981. - 28A. - P. 39 – 49
 36. *Redfield A. C., Ketchum B. A., Richards F. A.* The influences of organisms on the composition of sea water // The sea inecience - New York, 1963. - P. 26 –77.
 37. *Riegman R., Kuipers B. R., Noordeloos A. A., Witte H. J.* Size differential control of phytoplankton and the structure of plankton communities. // Neth. J. Sea Res. – 1993. – 31. – P. 255 – 265.
 38. *Sorokin, Y. I.* Radioisotopic methods in hydrobiology – Berlin: Springer. – Verlag, 1999. – 322 p.
 39. *Terry K. L.* Temperature dependence of ammonium and phosphate uptake and their interactions, in the marine diatom *Phaeodactylum tricornutum* Bohlin // Marine Biology Letters. - 1983. - 4. - P. 309 – 320.
 40. *Williams P. J.* The central role of protozoa in the marine food chain / Investigating marine microbial loops: new tools and perspectives (Zichron Yaakov, 5-8 May 2000 CIESM Workshop Series №11): Abstr. - P. 53 – 55.
 41. *Hoppe H. G.* Relations between active bacteria and heterotrophic potential in the Sea // Neth. J. Sea Res. – 1978. – 12, - №1. – P. 78-98.

Поступила 10 марта 2004 г.

Uptake and turnover time of inorganic phosphorus in Black Sea waters over the autumn season. A. V. Parkhomenko, M. V. Kirikova. The results of researches in uptake rate of inorganic phosphorus by microplankton (V_p) and its turnover time (T) in Black Sea waters are considered. In the area of Crimean coast and north-western part of the sea the average values rate (V_p) in the upper mixed layer (UML) was recorded at $61 \cdot 10^{-4}$, in open part of the sea it was $88 \cdot 10^{-4} \mu\text{M} \cdot \text{h}^{-1}$. Phosphates turnover time in UML at Crimean coast and open part of the sea varied from 0.26 up to 0.8 day, in north-western part it increased up to 1.5, under UML it was 16 – 180 days. Over autumn succession

of phytoplankton community, the size fraction 0.4 - 20 μm was assigned as the main in phosphates uptake by microplankton, it constituted 97 %. On the basis of the data on flux ratio of inorganic carbon, nitrogen and phosphorus, the conclusion on the lack of limiting influence of inorganic phosphorus on phytoplankton growth and its development in the upper mixed layer over autumn season was made. The seasonal variations of parameters V_p and T and contribution of different size fractions of microplankton in total uptake of phosphates are discussed. The character of change of uptake rate and time of turnover of phosphates shows the decrease of metabolic activity of microplankton from summer to winter.

Key words: Black Sea, inorganic phosphorus, uptake, rate, microplankton

Споживання і час оборту неорганічного фосфору у водах Чорного моря в осінній період. О. В. Пархоменко, М. В. Кірікова. Розглянуті результати дослідження швидкості споживання неорганічного фосфору мікропланктоном (V_p) і часу його оборту (T) у водах Чорного моря. Біля узбережжя Криму та у північно-західній частині моря середні величини швидкості (V_p) у верхньому перемішаному шарі (ВПШ) дорівнювали $61 \cdot 10^{-4}$, у глибоководній частині моря – $88 \cdot 10^{-4}$ мкМ год^{-1} . Час оборту фосфатів в ВПШ біля узбережжя Криму і глибоководній області моря змінювався від 0.26 до 0.8, у північно-західній частині зростав до 1.5 діб, під ВПШ він дорівнював 16 - 180 діб. Під час весінньої сукцесії фітопланктонного угруповання головну роль у споживанні фосфатів мікропланктоном виконувала розмірна фракція 0.4 – 20 $\mu\text{м}$, її внесок дорівнював 97 %. На основі атомарного співвідношення експериментально одержаних швидкостей споживання неорганічних форм вуглецю, азоту і фосфору планктонними організмами зробили висновок про відсутність лімітуючого впливу неорганічного фосфору на ріст і розвиток фітопланктону в ВПШ відкритої частини моря в осінній період. Обговорюються сезонні зміни V_p і T та внесок різних фракцій мікропланктону в загальне споживання фосфатів в ВПШ глибоководної області Чорного моря. Характер змін швидкості споживання та часу оборту фосфатів вказує на зниження метаболічної активності мікропланктону від літа до зими.

Ключові слова: Чорне море, неорганічний фосфор, швидкість, споживання, мікропланктон