

ISSN 0868-854 (Print)

ISSN 2413-5984 (Online). *Algologia*. 2016, 26(1):18-32

<http://dx.doi.org/10.15407/alg26.01.018>

УДК 581.526.325(262.5)

Л.В. СТЕЛЬМАХ

Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского,

пр. Нахимова, 2, Севастополь 299011, Крым

e-mail: lustelm@mail.ru

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ СООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ ОРГАНИЧЕСКИМ УГЛЕРОДОМ И ХЛОРОФИЛЛОМ *a* В ФИТОПЛАНКТОНЕ ПОВЕРХНОСТНОГО СЛОЯ МЕЛКОВОДНЫХ РАЙОНОВ ЧЕРНОГО МОРЯ (КРЫМ)

Представлены результаты исследований пространственно-временной изменчивости соотношения между органическим углеродом и хлорофиллом *a* (С/хл. *a*) в фитопланктоне поверхностного слоя (0–1 м) мелководных районов Черного моря. Исследования проводили в мелководной северо-западной части моря и у берегов Крымского п-ва в разные месяцы 2005–2013 гг. в экспедициях на научно-исследовательских судах «Профессор Водяницкий» и «Владимир Паршин». В Черном море основную биомассу фитопланктона составляли, как правило, *Bacillariophyta*, *Dinophyta* и *Haptophyta*. Исследования показали, что вариабельность абиотических условий среды приводит к изменчивости структурных и функциональных показателей фитопланктона. Ранее было установлено, что соотношение С/хл. *a* в клетках водорослей зависит не только от условий среды, но и от их таксономической принадлежности и размеров клеток. Логично предположить, что в Черном море в условиях пространственно-временной изменчивости среды, а также неоднородности размерной и таксономической структуры фитопланктона соотношение С/хл. *a* в фитопланктоне различных районов моря будет неодинаковым. Для подтверждения этого предположения были проведены комплексные исследования, включающие определение величины соотношения С/хл. *a* в фитопланктоне поверхностного слоя моря, видовой и размерной структуры фитопланктона и сопутствующих параметров среды в различные месяцы теплого времени года. Содержание органического углерода рассчитывали по среднему объему клеток для каждого вида водорослей по уравнениям, полученным эмпирическим путем. Концентрацию хлорофилла *a* определяли флуориметрическим методом в соответствии с международным протоколом (JGOFS Protocols, 1994). На основании проведенных исследований выявлена пространственно-временная вариабельность соотношения С/хл. *a* фитопланктона, степень которой в различные периоды года была неодинакова. Количественные оценки показали, что от 65 до 78 % вариабельности данного пара-

© Л.В. Стельмах, 2016

метра обусловлено различиями световых условий в верхнем квазиоднородном слое, а также неоднородностью таксономической и размерной структуры фитопланктона. Минимальные значения этого показателя (30–72) наблюдались, как правило, в прибрежной полосе моря, где преобладали мелкие виды *Bacillariophyta* и *Haptophyta*. Максимальные значения (240–330) отмечены в районах, наиболее удаленных от берега, где доминировали *Dinophyta* и крупные виды *Bacillariophyta*. Полученные результаты свидетельствуют о необходимости учета изменчивости величины отношения $C/хл. a$ при оценке биомассы фитопланктона по концентрации хлорофилла a .

Ключевые слова: соотношение, органический углерод, хлорофилл a , фитопланктон, Черное море.

Введение

В Черном море основную биомассу фитопланктона ($\geq 90\%$) составляют, как правило, водоросли, линейные размеры которых превышают 2 мкм, т.е. виды, относящиеся к нано- и микрофитопланктону. Среди них преобладают три таксономические группы: *Bacillariophyta*, *Dinophyta* и *Haptophyta*. Вариабельность условий среды приводит к изменчивости структурных и функциональных показателей фитопланктона. Одним из основных структурных показателей, который быстро реагирует на изменения условий среды, является соотношение между органическим углеродом и хлорофиллом a ($C/хл. a$) в клетках водорослей. В экспериментах по определению количественных связей между величиной соотношения $C/хл. a$ и факторами среды используют культуры отдельных видов водорослей.

Установлено, что при оптимальных температурных условиях и достаточном количестве биогенных веществ в среде с увеличением света величина соотношения $C/хл. a$ возрастает в 3–4 раза у водорослей различной таксономической принадлежности (Стельмах, 1982; Geider et al., 1997). Температура оказывает противоположное действие на величину $C/хл. a$. В экспериментах с использованием культур различных видов *Bacillariophyta* показано, что при световом насыщении в процессе роста с повышением температуры от 5–10 до 20–30 °C величина отношения органического углерода к хлорофиллу a снижается в 2–5 раз (Strzpek, Price, 2000; Berges et al., 2002). Увеличение концентрации биогенных веществ в среде также приводит к снижению соотношения $C/хл. a$. Например, при повышении концентрации нитратов или аммония в среде от полного истощения до 50 мкМ это соотношение в культурах диатомовых водорослей *Thalassiosira pseudonana* и *T. weissflogii* снижалось от 100–200 до 67–70 (Clark, 2001). Экспериментальные исследования (Geider et al., 1997) подтверждают важную роль света, температуры и биогенных веществ в регуляции соотношения $C/хл. a$ в водорослях. Однако величина его зависит не только от условий среды, но и от таксономической принадлежности и размеров клеток водорослей. При одинаковых условиях значения $C/хл. a$

у динофитовых видов в 2–3 раза выше, чем у диатомовых (Geider, et al., 1997). В пределах одной таксономической группы с увеличением объема клеток водорослей данное соотношение возрастает (Finkel, 2001). Логично предположить, что в Черном море на фоне пространственно-временной изменчивости условий среды, а также неоднородности размерной и таксономической структуры фитопланктона соотношение между органическим углеродом и хлорофиллом *a* в фитопланктоне различных районов моря будет неодинаковым.

Цель данной работы – исследование пространственно-временной изменчивости соотношения С/хл. *a* в нано- и микрофитопланктоне Черного моря и определение роли основных абиотических факторов, а также таксономической и размерной структуры фитопланктона в этой изменчивости.

Материалы и методы

Исследования проводили в четырех экспедициях на научно-исследовательских судах «Профессор Водяницкий» и «Владимир Паршин» с 2005 по 2013 гг. в поверхностном слое (до 1 м) мелководных районов Черного моря, расположенных в северо-западной части и у берегов Крымского п-ва. Район работ был ограничен координатами 41,50–46,50° с.ш. и 28,00–36,20° в.д. (табл. 1). Глубина на станциях изменялась от 25 до 200 м. В течение каждого рейса была выполнена работа на 15–21 станциях.

Таблица 1

Район работ, выполненных в поверхностном слое (0–1 м) Черного моря в 2005–2013 гг.

Месяц, год	Координаты	Кол-во станций	Рейс
09–10, 2005	41,50–46,00 с.ш., 28,00–33,00° в.д.	16	ВП
10, 2010	44,00–46,20° с.ш., 29,50–32,50° в.д.	20	ПВ-67
08, 2011	44,00–46,50° с.ш., 30,50–35,00° в.д.	21	ПВ-70
05, 2013	44,00–46,20° с.ш., 30,50–36,20° в.д.	15	ПВ-72
Всего		72	4

Условные обозначения: ВП – «Владимир Паршин», ПВ – «Профессор Водяницкий».

Чтобы определить все исследуемые параметры, пробы воды объемом 4–5 л отбирали на станциях с помощью пластикового батометра в слое толщиной до 1 м в светлое время суток.

Для определения биомассы водорослей, относящихся к нано- и микрофитопланктону, а также концентрации хлорофилла *a* пробы воды объемом 2–4 л сгущали в воронке обратной фильтрации на нуклеопоровых фильтрах с диаметром пор 1 мкм (Сорокин и др., 1975). Объем сгущенной пробы составлял 100 мл, из них 10 мл фиксировали 1 %-ным раствором нейтрализованного формалина и использовали для оценки численности и биомассы фитопланктона, а 90 мл пробы осаждали на стекловолкнистых фильтрах GF/F для измерения концентрации хлорофилла *a*. Фитопланктонные пробы хранили в темноте при температуре 17–18 °С в течение 7–30 дней до начала обработки. Фильтры с осевшей на них взвесью содержали либо в жидком азоте, либо в морозильной камере в течение двух–трех недель.

Численность и линейные размеры клеток водорослей, а также их видовую принадлежность определяли в капле объемом 0,1 мл в трех–пяти повторностях под световым микроскопом ZEISS Primo Star. Содержание органического углерода рассчитывали по среднему объему клеток для каждого вида водорослей по уравнениям, полученным эмпирическим путем (Strathmann, 1967; Menden-Deuer, 2000).

Для определения концентрации хлорофилла *a* стекловолкнистые фильтры с осевшей взвесью помещали в раствор 90 %-ного ацетона и подвергали гомогенизации в течение нескольких минут. Пигменты экстрагировали в течение 12–16 ч при температуре 4 °С. Концентрацию хлорофилла *a* измеряли флуориметрическим методом в соответствии с международным протоколом (JGOFS Protocols, 1994). Калибровку флуориметра выполняли с использованием чистого хлорофилла *a* (Sigma Chemical Co).

Содержание растворенных форм кремния, фосфатов, нитратов и аммония в экспериментальных пробах определяли с помощью стандартных сертифицированных методик (Методы ..., 1988). Суммарную за день естественную освещенность рассчитывали на основе ее измерений каждый час в течение светлого времени суток с помощью люксметра Ю-116. Переходный коэффициент от освещенности в люксах к интенсивности фотосинтетически активной солнечной радиации (ФАР) составлял $10^4 \text{ лк} = 200 \text{ мкЭ}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{с}^{-1}$ (Парсонс и др., 1982). Уравнения множественной регрессии, отражающие связь величины $C/\text{хл. } a$ с факторами среды, таксономической и размерной структурой фитопланктона, рассчитывали с помощью программы SigmaPlot 2001 for Windows. Пространственная изменчивость данного соотношения в поверхностном слое моря представлена на картах, выполненных с использованием программы Surfer 8.

Результаты и обсуждение

Исследования, проведенные нами в различных районах мелководной части Черного моря в теплое время года в период с мая по октябрь, свидетельствуют о различной степени пространственной вариабельности соотношения $C/\text{хл. } a$ ($\text{мгС}\cdot\text{мг хл. } a^{-1}$). Когда условия среды, а также

таксономическая и размерная структура фитопланктона слабо изменялись по акватории, вариабельность $C/\text{хл. } a$ не превышала 2,5 раз. Так, в мае 2013 г. почти на всей исследованной мелководной акватории Черного моря наблюдалось начало «цветения» воды, вызванное кокколитофоридой *Emiliana huxleyi* (Lohm.) Hay & Mohler. Ее доля в общей биомассе нано- и микрофитопланктона составляла 21–66 %, а в среднем – 50 % (табл. 2).

Таблица 2

Соотношение $C/\text{хл. } a$, доля кокколитофориды *Emiliana huxleyi* в общей биомассе фитопланктона (B_{Prymnes}) и сопутствующие параметры в поверхностном слое акватории моря в период «цветения» воды в мае 2013 г.

$C/\text{хл. } a$, мгС·мгхл. a^{-1}	B_{Prymnes} , %	$V_{\text{средн}}$, мкм ³	$\text{NO}_3^- +$	PO_4^{3-}	Si	$I_{\text{ВКС}}$, $\text{Э}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$
			NH_4^+			
			мкМ			
61–53	21–66	68–139	0,91–2,05	0,20–0,30	0,78–3,70	16–32
104±9	50±14	85±26	1,41±0,37	0,28±0,03	1,94±0,66	24±5

Примечание. Здесь и в табл. 3–5 верхняя строка – пределы изменчивости параметров, нижняя – среднее значение и стандартное отклонение.

Размерная структура фитопланктона была достаточно однородной. Средневзвешенный объем его клеток ($V_{\text{средн}}$) составлял 68–139 мкм³. В этот период был четко выражен верхний квазиоднородный слой (ВКС) со средней протяженностью 10 м (± 4 м), где температура воды на разных станциях составляла 19–21 °С. Параметры света и содержания биогенных веществ в воде изменялись на исследованной акватории достаточно слабо. Так, на разных станциях среднее значение интенсивности солнечной радиации в верхнем квазиоднородном слое ($I_{\text{ВКС}}$) находилось в диапазоне 16–32 $\text{Э}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$. Суммарное содержание азота в составе нитратов и аммония изменялось от 0,91 до 2,05 мкМ, а фосфора в составе фосфатов – от 0,2 до 0,3 мкМ. Концентрация кремния была выше, чем азота и составляла 0,78–3,70 мкМ. При таких условиях величина соотношения $C/\text{хл. } a$ варьировала в узких пределах – от 61 до 153 (рис. 1), составляя в среднем 104 (± 29).

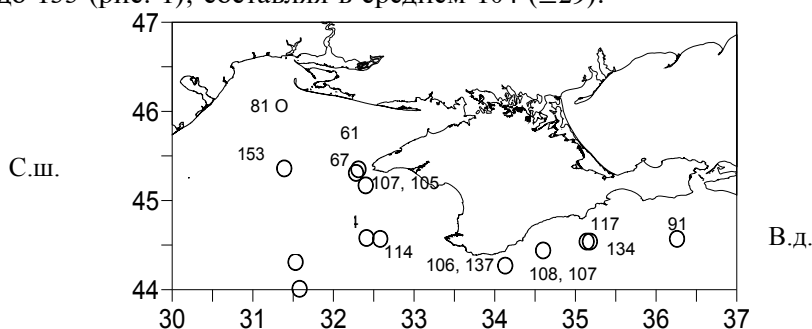


Рис. 1. Вариабельность соотношения $C/\text{хл. } a$ в поверхностных водах мелководной части Черного моря в мае 2013 г.

С усилением пространственной неоднородности условий среды, а также таксономической и размерной структуры нано- и микрофитопланктона изменчивость соотношения $C/хл. a$ возрастала. Так, в конце сентября–начале октября 2005 г. наблюдалось интенсивное развитие *Bacillariophyta* в прибрежных водах западной части моря. Диатомовые доминировали у берегов Болгарии, на северо-западном шельфе у р. Дунай, около западного побережья Крыма, а также у побережья Турции (Стельмах и др., 2009). Среди них преобладали *Proboscia alata* (Brightw.) Sundström, *Pseudonitzschia seriata* (Cleve) H. Perag., *Pseudosolenia calcar-avis* (M. Schultze) Sundström, *Cerataulina pelagica* (Cleve) и *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve. На фоне практически одинаковой таксономической структуры нано- и микрофитопланктона исследованных вод средневзвешенный клеточный объем изменялся от 2200 до 53000 мкм³. В это время в поверхностном слое западной части Черного моря температура воды составляла 15–18 °С. Общее содержание азота в составе аммония и нитратов изменялось в акватории в 30 раз, фосфора в составе фосфатов – более чем в 10 раз, кремния – в 100 раз (табл. 3). Интенсивность солнечной радиации на поверхности моря изменялась от 14 до 38 Э·м⁻²·сут⁻¹ (в 3 раза). Однако в пределах ВКС эти значения по акватории составляли от 2 до 18 Э·м⁻²·сут⁻¹ (в 9 раз). В таких условиях самые низкие значения соотношения $C/хл. a$ были получены в прибрежных водах Турции, составив в среднем 63 при колебаниях от 44 до 71. Здесь преобладали по биомассе наиболее мелкие виды *Bacillariophyta* – *S. costatum* и *C. pelagica*. Объем их клеток составлял 100–300 и 11000–14000 мкм³ соответственно. Из-за низкой прозрачности воды на исследованной акватории интенсивность освещения в ВКС была наименьшей (в среднем 5 Э·м⁻²·сут⁻¹).

Таблица 3

Соотношение $C/хл. a$, относительная биомасса *Bacillariophyta* в общей биомассе нано- и микрофитопланктона и некоторые сопутствующие параметры в поверхностном слое мелководной западной части Черного моря в сентябре–октябре 2005 г.

$C/хл. a$, мгС·мг хл. a^{-1}	B_{Bacil} , %	$V_{средн}$, мкм ³	$NO_3^- +$	PO_4^{3-}	Si	$I_{ВКС}$, Э·м ⁻² ·сут ⁻¹
			NH_4^+	мкМ		
Северо-западная часть ($n = 7$)						
30–259	36–77	2200–27000	0,12–3,41	0,02–0,39	0,30–7,30	2,5–15
101±93	53±16	15100±12500	0,78±1,30	0,11±0,14	2,57±2,35	7,0±6,5
Прибрежные воды у берегов Болгарии ($n = 5$)						
31–230	44–92	5000–53000	0,04–2,55	0,03–0,23	0,05–8,55	2,0–18
78±77	61±17	20000±19000	1,33±1,19	0,08±0,08	6,38±3,57	7,0±4,5
Прибрежные воды у берегов Турции ($n = 4$)						
44–71	54–94	4000–13000	0,11–0,30	0,02–0,04	0,43–0,53	2,3–9,0
63±13	80±18	7900±3700	0,21±0,07	0,03±0,01	0,48–0,05	5,0±3,5

У берегов Болгарии соотношение $C/\text{хл. } a$ колебалось от 31 до 230, а среднее его значение повысилось до 78. На северо-западном шельфе оно изменялось практически в тех же пределах, что и у болгарского побережья, достигнув в среднем 101. В этих районах интенсивность освещения в ВКС увеличилась в среднем до $7 \text{ Э}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$, а среди *Bacillariophyta* возросла доля видов с крупными клетками. Среди них *Proboscia alata* (Brightw.) Sundström ($V_{\text{кл}}$ около 50000 мкм^3) и *P. calcar-avis* (M. Schultze) Sundström ($V_{\text{кл}}$ около 100000 мкм^3).

Исследования показали, что величины соотношения $C/\text{хл. } a$ зависят от интенсивности освещения в пределах ВКС и средневзвешенного объема клеток в фитопланктоне. Эти два параметра определяли 78 % изменчивости соотношения $C/\text{хл. } a$ в фитопланктоне поверхностных вод западной мелководной части Черного моря в сентябре–октябре 2005 г.:

$$C/\text{хл. } a = 4,777 \cdot I_{\text{вкс}} + 0,0036 \cdot V_{\text{средн}},$$

$$R^2 = 0,78, SE = \pm 47,0; F = 55,6 \text{ при } p < 0,0001, \quad (1)$$

где $I_{\text{вкс}}$ – среднее значение интенсивности солнечной радиации в слое ВКС, $\text{Э}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$; $V_{\text{средн}}$ – средневзвешенный объем клеток фитопланктона, мкм^3 .

В условиях пространственной неоднородности таксономической структуры фитопланктона возрастало ее влияние на вариабельность соотношения $C/\text{хл. } a$. Так, в августе 2011 г. при температуре воды в слое ВКС $22\text{--}24 \text{ }^\circ\text{C}$ на большей части исследованной мелководной акватории Черного моря преобладали *Bacillariophyta*, доля которых превышала 50 % суммарной биомассы нано- и микрофитопланктона (рис. 2). Среди последних доминировали *Proboscia calcar-avis* (M. Schultze) Sundström, *Thalassionema nitzschoides* Grunow, *Chaetoceros affinis* Laud., *Ch. curvisetus* Cleve. Только в локальных зонах, расположенных в центре северо-западного района и в Каркинитском заливе, их доля составляла менее 30–40 %, тогда как основную биомассу фитопланктона составляли динофитовые виды из родов *Ceratium* Schrank, *Protoperidinium* Bergh, *Gymnodinium* Stein. Доля других таксономических групп была незначительной.

В мелководных районах, близко расположенных к стоку р. Днепр, наблюдались самые низкие значения соотношения $C/\text{хл. } a$ (72–134), в среднем 108 (табл. 4). Здесь преобладали *Bacillariophyta*, доля *Dinophyta* составила в среднем $30 \pm 20 \%$. На остальной акватории соотношение $C/\text{хл. } a$ изменялось от 164 до 400, составляя в среднем 217. При этом доля *Bacillariophyta* в суммарной биомассе нано- и микрофитопланктона снижалась, а *Dinophyta* увеличивалась в среднем до $52 \pm 23 \%$. Такое увеличение не вызвало существенного возрастания средневзвешенного объема клеток в фитопланктоне.

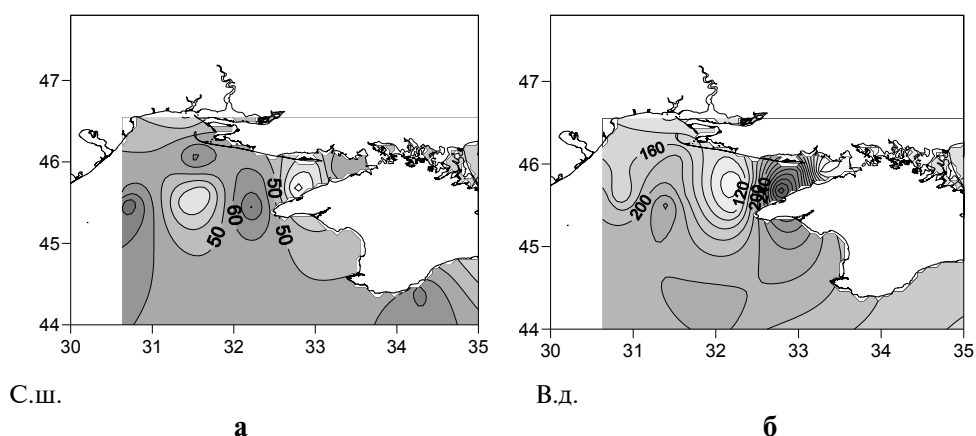


Рис. 2. Пространственная вариабельность относительной биомассы *Bacillariophyta*, % суммарной биомассы нано- и микрофитопланктона (а), соотношения С/хл. а (б) в фитопланктоне поверхностного слоя мелководной западной части Черного моря в августе 2011 г.

В районах преобладания *Bacillariophyta* средневзвешенный объем клеток нано- и микрофитопланктона был равен 12300 ± 9000 мкм³. В тех участках моря, где чаще доминировали *Dinophyta*, значение $V_{\text{сред}}$ составляло 11400 ± 10200 мкм³. При этом температура воды в поверхностном слое изменялась слабо (22–24 °С). Средняя интенсивность света в пределах ВКС колебалась от 10 до 32 Э·м⁻²·сут⁻¹, концентрация фосфора в составе фосфатов – от 0,1 до 0,3 мкМ, суммарное содержание азота нитратов и аммония – от 0,1 до 2,5 мкМ, а кремния – от 0,10 до 8,14 мкМ.

Таблица 4

Величина соотношения С/хл. а, доля *Dinophyta* в суммарной биомассе нано- и микрофитопланктона, а также некоторые сопутствующие параметры в поверхностных водах мелководных районов Черного моря в августе 2011 г.

С/хл. а, мгС·мг хл. а ⁻¹	$B_{\text{Dinoph.}}$, %	$V_{\text{сред}}$, мкм ³	NO ₃ ⁻ +	PO ₄ ³⁻	Si	$I_{\text{ВКС}}$, Э·м ⁻² ·сут ⁻¹
			NH ₄ ⁺			
72–134	9–58	2000–32000	0,4–1,3	0,1–0,3	0,12–8,14	16–32
108±22	30±20	12300±9000	0,8±0,3	0,2±0,1	3,63±3,01	21±5
164–400	20–91	1400–38000	0,1–2,5	0,1–0,3	0,10–7,42	10–29
217±68	52±23	11400±10200	0,9±0,6	0,2±0,1	2,11±2,07	22±5

В период исследований доля *Dinophyta* в суммарной биомассе нано- и микрофитопланктона ($B_{\text{Dinoph.}}$, %) вместе с интенсивностью солнечной радиации в слое ВКС на 65 % определяли пространственную вариабельность соотношения С/хл. а, что следует из представленного ниже уравнения множественной регрессии:

$$C/\text{хл. } a = 4,392 \cdot I_{\text{ВКС}} + 1,962 \cdot B_{\text{Dinoph}}, R^2 = 0,65,$$

$$SE = \pm 38,6, F = 36,95 \text{ при } p < 0,0001. \quad (2)$$

Остальная доля изменчивости соотношения $C/\text{хл. } a$ обусловлена, вероятно, разным уровнем биогенной обеспеченности фитопланктона в слое ВКС и другими неучтенными факторами.

Определяющее влияние интенсивности солнечной радиации и таксономической структуры фитопланктона на пространственную вариабельность соотношения $C/\text{хл. } a$ выявлено также в осенний период. Так, в октябре 2010 г. в фитопланктоне поверхностного слоя мелководной западной части моря отмечено развитие диатомовых водорослей, динофитовых и кокколитофорид (Стельмах и др., 2013). Доля *Bacillariophyta* в суммарной биомассе нано- и микрофитопланктона изменялась от 0 до 90 % (рис. 3). Самые низкие показатели отношения органического углерода к хлорофиллу a (от 25 до 58) отмечены в наиболее продуктивном придунайском районе. Здесь преобладали *Bacillariophyta*, а средняя интенсивность света в ВКС была минимальной, составляя в среднем $5 \text{ Э} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ (табл. 5).

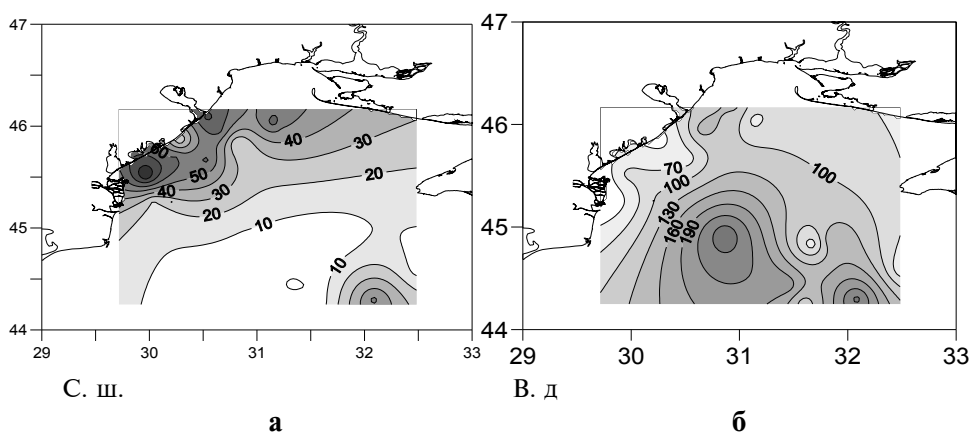


Рис. 3. Пространственная вариабельность относительной биомассы *Bacillariophyta*, % суммарной (а), соотношения $C/\text{хл. } a$ (б) в фитопланктоне поверхностного слоя мелководной западной части Черного моря в октябре 2010 г.

В центре северо-западной части этот показатель возрастал до 120–276. Здесь преобладали *Dinophyta*, а средняя интенсивность света в ВКС увеличивалась до $13 \text{ Э} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$. Как видно, в условиях доминирования диатомовых водорослей и кокколитофорид при минимальной доли динофитовых (14 ± 8 %) среднее значение $C/\text{хл. } a$ составило 47 ± 11 , тогда как в условиях, при которых в фитопланктоне преобладали динофитовые водоросли (68 ± 16 %), оно повысилось до 200 ± 71 . Увеличение соотношения между органическим углеродом и хлорофиллом a сопровождалось не только увеличением интенсивности солнечной радиации в верхнем квазиоднородном слое, но и снижением содержания биогенных веществ. Так, минимальные значения соотношения $C/\text{хл. } a$

(25–58) были получены в условиях максимального содержания минеральных форм азота, кремния и фосфора. Среднее содержание фосфора в составе фосфатов составило 0,5 мкМ, азота в составе нитратов и аммония – 4 мкМ, а кремния – 4,9 мкМ. Максимальные значения $C/\text{хл. } a$ (120–276) отмечены при самых низких концентрациях фосфора (0,1 мкМ), а также минеральных форм азота (0,5 мкМ) и кремния (0,7 мкМ). Как показано ранее (Стельмах и др., 2013), средневзвешенный объем клеток нано- и микрофитопланктона изменялся слабо – от 1000 до 5000–7000 мкм³, составив в среднем 2500±1600 мкм³.

Таблица 5

Соотношение $C/\text{хл. } a$, удельная биомасса диатомовых (B_{Bacil}), динофитовых (B_{Dinoph}) и хризифитовых (B_{Chrysoph}) водорослей в общей биомассе нано- и микрофитопланктона и некоторые сопутствующие параметры в поверхностных водах мелководной части Черного моря в октябре 2010 г.

$C/\text{хл. } a$, мгС·мг хл. a^{-1}	B_{Bacil}	B_{Dinoph}	B_{Chrysoph}	NO_3^- + NH_4^+	PO_4^{3-}	Si	$I_{\text{ВКС}}$, $\text{Э}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$
	%			мкМ			
25–58 47±11	36–90 57±18	1–26 14±8	2–58 22±17	1,1–13,6 4,0±3,6	0,2–1,2 0,5±0,4	2,2–12,0 4,9±3,0	4–9 5±1
62–114 87±19	6–72 43±24	1–74 39±27	2–32 17±13	0,8–3,4 1,7±0,9	0,1–0,7 0,3±0,2	0,9–6,8 3,0±2,4	4–14 10±3
120–276 200±71	0–9 5±3	43–80 68±16	10–57 27±19	0,3–0,9 0,5±0,2	0,1–0,1 0,1±0	0,6–0,9 0,7±0,2	10–16 13±2

Получено уравнение множественной регрессии, которое показывает, что 70 % вариабельности соотношения $C/\text{хл. } a$ вызвано изменением по акватории средних для слоя ВКС значений интенсивности солнечной радиации и относительной доли *Dinophyta* в суммарной биомассе фитопланктона при определяющей роли света:

$$C/\text{хл. } a = 8,382 \cdot I_{\text{ВКС}} + 0,865 \cdot B_{\text{Dinoph}}, R^2 = 0,70, \\ SE = \pm 38,0, F = 42,14 \text{ при } p < 0,0001. \quad (3)$$

Остальная доля изменчивости была обусловлена, вероятно, разным уровнем содержания биогенных веществ в воде. Однако несмотря на большие различия в концентрациях биогенных веществ на исследованной акватории, количественную оценку их влияния получить не удалось.

Обобщение данных для теплого периода года показывает, что минимальное значение соотношения $C/\text{хл. } a$ в фитопланктоне мелководных районов поверхностного слоя моря составило 30, максимальное – 330. Показано, что 87 % значений соотношения не превышало 200, а 95 % – 270 (рис. 4). Следовательно, изменчивость данного отношения находится в пределах одного порядка величин. Полученные результаты отражают широкий диапазон адаптационных возможностей фитопланктона к условиям среды для оптимизации его роста.

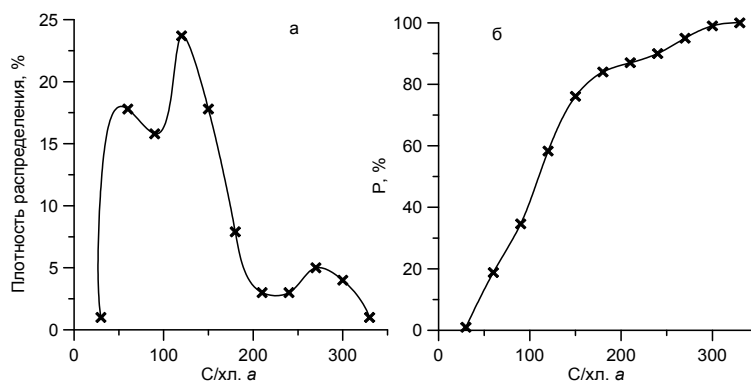


Рис. 4. Эмпирическая дифференциальная (а) и интегральная (б) функции распределения величины соотношения $C/\text{chl. } a$ фитопланктона поверхностного слоя мелководных районов Черного моря с мая по октябрь 2010 г.

Биомассу фитопланктона часто определяли по концентрации хлорофилла a . Такой подход был основан на предположении об относительном постоянстве количественного соотношения между органическим углеродом и $\text{chl. } a$ в водах определенной трофности (Стельмах, Бабич, 2003). Однако исследования выявили широкий диапазон изменчивости этого параметра. Была показана сезонная динамика соотношения $C/\text{chl. } a$ в прибрежных водах Черного моря (Ведерников, 1983, Стельмах, Бабич, 2003), а также его изменчивость в пределах зоны обитания фитопланктона от поверхности моря до глубины 50–75 м (Финенко и др., 2005). Представленные нами данные выявили пространственно-временную вариабельность этого показателя в поверхностном слое Черного моря. Совершенно очевидно, что для корректных расчетов биомассы фитопланктона по концентрации хлорофилла a в море необходимо учитывать изменчивость данного соотношения. Эти результаты имеют важное практическое значение при разработке алгоритмов расчета биомассы фитопланктона в Черном море по спутниковым данным.

Заключение

В теплый период года (с мая по октябрь) соотношение $C/\text{chl. } a$ в фитопланктоне поверхностного слоя мелководной части Черного моря подвержено разной степени пространственной вариабельности. В мае, в условиях слабо различающихся по свету, температуре и содержанию биогенных элементов в воде, а также достаточно однородной таксономической и размерной структуры фитопланктона величина соотношения $C/\text{chl. } a$ изменялась по акватории в 2,5 раза. С августа по октябрь увеличение различий в световых условиях и содержании биогенных элементов в зоне ВКС, а также в таксономической и

размерной структуре фитопланктона приводило к увеличению пространственной изменчивости данного соотношения.

В мелководной части моря минимальные значения этого соотношения (30–72) наблюдались в районах, прилегающих к берегу, так как здесь из-за низкой прозрачности воды среднее для ВКС значение интенсивности солнечной радиации минимально, а в фитопланктоне преобладают сравнительно мелкие виды *Bacillariophyta*. Максимальные значения (240–330), как правило, наблюдались в районах, наиболее удаленных от берега, где прозрачность воды и количество света в пределах ВКС возрастает, а основную биомассу фитопланктона составляют либо *Dinophyta*, либо крупные формы *Bacillariophyta*.

Количественные оценки показали, что от 65 до 78 % вариативности данного параметра обусловлены различиями на исследованной акватории средних для верхнего квазиоднородного слоя значений интенсивности солнечной радиации и неоднородностью таксономической и размерной структуры фитопланктона. Полученные результаты свидетельствуют о необходимости учета величины соотношения $C/хл. a$ при расчете биомассы фитопланктона в Черном море по концентрации хлорофилла a .

Автор выражает искреннюю благодарность ведущим инженерам Бабич И.И. и Георгиевой Е.Ю. за помощь в определении видового состава фитопланктона и младшему научному сотруднику Родионовой Н.Ю. за выполнение гидрохимического анализа проб.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ведерников В.И., Коновалов Б.В., Кобленц-Мишке О.И. Сезонные изменения пигментов фитопланктона в прибрежных водах северо-восточной части Черного моря // Сезонные изменения черноморского планктона. – М.: Наука, 1983. – С. 66–84.
- Методы гидрохимических исследований основных биогенных элементов. – М.: ВНИРО, 1988. – 119 с.
- Парсонс Т.Р., Такахаши М., Харгрейв В. Биологическая океанография. – М.: Легкая и пищ. пром., 1982. – 432 с.
- 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.
- Стельмах Л.В. Суточные изменения относительного содержания хлорофилла a в культурах морских планктонных водорослей // Экол. моря. – 1982. – Вып. 11. – С. 68–72.
- Стельмах Л.В., Бабич И.И. Сезонные изменения отношения органического углерода к хлорофиллу a в фитопланктоне прибрежных вод Черного моря в районе Севастополя // Океанология. – 2003. – 43(6). – С. 875–884.

- Стельмах Л.В., Бабич И.И., Тугрул С., Мончева С., Стефанова К. Скорость роста фитопланктона и его выедание зоопланктоном в западной части Черного моря в осенний период // *Океанология*. – 2009. – **49**(1). – С. 90–100.
- Стельмах Л.В., Куфтаркова Е.А., Бабич И.И. Скорость роста фитопланктона и его потребление микрозоопланктоном в период осеннего «цветения» *Emiliania huxleyi* в западной части Черного моря // *Мор. экол. журн.* – 2013. – **12**(2). – С. 51–62.
- Финенко З.З., Чурилова Т.Я., Ли Р.И. Вертикальное распределение хлорофилла и флуоресценции в Черном море // *Мор. экол. журн.* – 2005. – **4**(1). – С. 15–45.
- 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.
- Clark D.R. Growth rate relationships to physiological indices of nutrient status in marine diatoms // *J. Phycol.* – 2001. – **37**. – P. 249–256.
- Finkel Z.V. Light absorption and size scaling of light-limited metabolism in marine diatoms // *Limnol. Oceanogr.* – 2001. – **46**. – P. 86–94.
- Geider R.J., MacIntyre H.L., Kana T.M. Dynamic model of phytoplankton growth and acclimation: responses of the balanced growth rate and the chlorophyll *a*: carbon ratio to light, nutrient-limitation and temperature // *Mar. Ecol.* – 1997. – **148**. – P. 187–200.
- JGOFS Protocols*. Protocols for the Joint Global Ocean Flux Study (JGOFS) Core Measurements. Manual and Guides. – Paris, 1994. – Vol. 29. – 100 p.
- Menden-Deuer S., Lessard E.J. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms and other protist plankton // *Limnol. Oceanogr.* – 2000. – **45**. – P. 569–579.
- Strathmann R.R. Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume // *Limnol. Oceanogr.* – 1967. – **12**. – P. 411–418.
- Strzpek R.F., Price N.M. Influence of irradiance and temperature on the iron content of the marine diatom *Thalassiosira weissflogii* (*Bacillariophyceae*) // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 2000. – **206**. – P. 107–117.

Поступила 7 апреля 2015 г.

Подписала в печать А.В. Лишук-Курейшевич

REFERENCES

- Berges J.A., Varela D.E., and Harrison P.J., *Mar. Ecol.*, 2002, 225:139-146.
- Clark D.R., *J. Phycol.*, 2001, 37:249-256.
- Finenko Z.Z., Churilova T.Ya., and Li R.I., *Mor. ekol. zhurn.*, 2005, 4(1):15-45.
- Finkel Z.V., *Limnol. Oceanogr.*, 2001, 46:86-94.
- Geider R.J., MacIntyre H.L., and Kana T.M., *Mar. Ecol.*, 1997, 148:187-200.
- JGOFS Protocols. Protocols for the Joint Global Ocean Flux Study (JGOFS) Core Measurements. Manual and Guides*, UNESCO, Paris, 1994, Vol. 29, 100 p.
- Menden-Deuer S. and Lessard E.J., *Limnol. Oceanogr.*, 2000, 45:569-579.

- Metody gidrokhimicheskikh issledovaniy osnovnykh biogennykh elementov (Methods of hydro-chemical studies of major nutrients)*, VNIRO Publ., Moscow, 1988, 119 p. (In Rus.)
- Parsons T.R., Takahashi M., and Khargreya V., *Biologicheskaya okeanografiya (Biological oceanography)*, Legkaya i pishch. prom. Publ., Moscow, 1982, pp. 89-91. (In Rus.)
- Sorokin Yu.I., Sukhanova I.N., Konovalova G.V., and Paveleva E.V., *Trudy IO AN SSSR*, 1975, 102:108-122.
- Stelmakh L.V., *Ekol. morya*, 1982, 11:68-72.
- Stelmakh L.V. and Babich I.I., *Okeanologia*, 2003, 43(6):875-884.
- Stelmakh L.V., Babich I.I., Tugrul S., Moncheva S., and Stefanova K., *Okeanologia*, 2009, 49(1):90-100.
- Stelmakh L.V., Kuftarkova E.A., and Babich I.I., *Mor. ekol. zhurn.*, 2013, 12(2):51-62.
- Strathmann R.R., *Limnol. Oceanogr.*, 1967, 12:411-418.
- Strzepek R.F. and Price N.M., *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 2000, 206:107-117.
- Vedernikov V.I., Konovalov B.V., and Koblents-Mishke O.I., *Sezonnye izmeneniya chernomorskogo planktona (Seasonal changes in the Black Sea plankton)*, Nauka Publ., Moscow, 1983, pp. 66-84. (In Rus.)

ISSN 0868-854 (Print)

ISSN 2413-5984 (Online). *Algologia*. 2016, 26(1):18-32

<http://dx.doi.org/10.15407/alg26.01.018>

L.V. Stelmakh

A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas,
2, Nakhimov Av., Sevastopol 299011, Crimea
e-mail: lustelm@mail.ru

SPATIAL AND TEMPORAL VARIABILITY OF CARBON TO CHLOROPHYLL A RATIO IN PHYTOPLANKTON OF THE SURFACE LAYER IN SHALLOW WATER AREAS OF THE BLACK SEA (CRIMEA)

The results of investigations of spatial and temporal variability of C/chl *a* ratio in phytoplankton of the surface layer (0–1 m) in the shallow waters of the Black Sea are presented. The work was carried out in the north-western part of the sea and near Crimean coast in different months during 2005–2013 in expeditions on research vessels "Professor Vodyanitsky" and "Vladimir Parshin". *Bacillariophyta*, *Dinophyta* and *Haptophyta* produce the main biomass of phytoplankton in the Black Sea. The variability of abiotic environmental conditions leads to a variability of the structural and functional parameters of phytoplankton. Early studies on cultures of microalgae has been shown that the ratio between organic carbon and chlorophyll *a* (C/chl. *a*) in the algal cells depends on environmental conditions, taxonomy and cell size of algae. It is logical to assume that in the Black Sea ratio between organic carbon and chl. *a* will change on the background of spatial and temporal variability of environmental conditions, as well as the heterogeneity of the cell size and taxonomic structure of phytoplankton. To confirm this hypothesis, we conducted a study on the variability of the C/chl. *a* ratio, species and size structure of phytoplankton

and associated parameters of the environment in the sea surface in different months of the warm season. Organic carbon content was calculated from the mean cell volume for each type of algae on equations (Strathmann, 1967; Menden-Deuer, 2000). Chlorophyll *a* concentration was measured using fluorimetric technique (Protocol JGOFS, 1994). Studies have shown that the degree of spatial and temporal variability of the C/chl. *a* ratio was not the same in the different periods of the year. The minimum values of this parameter (30–72) have been observed usually in the coastal zone dominated by smaller species of *Bacillariophyta* and *Haptophyta*. The maximum values (240–330) marked in the areas farthest from the coast, dominated by *Dinophyta* and larger species of *Bacillariophyta*. Quantitative estimates show that 65 to 78 % of the variability of this parameter due to differences in light conditions in the upper quasi-homogeneous layer, as well as the heterogeneity of taxonomic and size structure of phytoplankton. The results suggest the need to consider the variability of the C/chl. *a* ratio for the assessment of phytoplankton biomass on concentration of chlorophyll *a*.

Key words: carbon to chlorophyll *a* ratio, phytoplankton, the Black Sea.

НОВЫЕ КНИГИ

Лимнология и палеолимнология Монголии. 2-е изд., доп. / Отв. ред. Ю.Ю. Дгебуадзе. – Москва, 2014. – 412 с.

Limnology and Palaeolimnology of Mongolia. 2-nd ed. / Yu.Yu. Dgebuadze (Ed.). – Moscow, 2014. – 412 p.

В книге обсуждаются проблемы пространственного распространения озер Монголии, их морфометрические, гидрохимические, гидробиологические черты, типизация озер. Обобщается история озер с юрского до голоценового времени включительно. Выявлены особенности развития озер в зависимости от рельефа, климата, тектоники, вулканизма. Рассматриваются условия формирования полезных ископаемых озерного происхождения, вопросы рационального использования озерных ресурсов и экологии древних и современных бассейнов. Все проблемы решаются на базе оригинальных материалов, полученных авторами в годы исследований в составе совместных Российско-Монгольских биологической, геологической и палеонтологической экспедиций Академии наук России и Академии наук Монголии.

The book treats the problems of Mongolian lakes spatial distribution, its morphometric, hydrochemical, hydrobiological characteristics and lake types design. The history of lakes from the Jurassic to the Holocene is considered. Peculiarities of lakes development, depending on terrain, climate, tectonics and volcanism are provided. The conditions of lacustrine-origin minerals formation, the rational use of lake resources and ecology of ancient and recent basins are discussed. All problems are treated by the authors on the basis of original materials, obtained in the course of a Joint Russian-Mongolian biological, geological and palaeontological expeditions of Russian Academy of Sciences and the Academy of Sciences of Mongolia.