

УДК 582.276:591.148:574.52 (262.5)

СЕЗОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ УДЕЛЬНОЙ СКОРОСТИ ВЫЕДАНИЯ ФИТОПЛАНКТОНА МИКРОЗООПЛАНКТНОМ В ПРИБРЕЖНЫХ ПОВЕРХНОСТНЫХ ВОДАХ ЧЕРНОГО МОРЯ В РАЙОНЕ СЕВАСТОПОЛЯ

Стельмах Л. В.

ФГБУН «Институт морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН», г. Севастополь, lustelm@mail.ru

Впервые для Черного моря исследована сезонная изменчивость удельной скорости потребления фитопланктона микрозоопланктоном. В поверхностном слое прибрежных вод в районе Севастополя в течение года этот показатель изменялся на порядок. Среднее значение скорости выедания фитопланктона в теплый период (с мая по октябрь) составило $1,19 \text{ сутки}^{-1}$, тогда как в холодный период (с ноября по апрель) было в 2 раза ниже. Показана важная роль размерной и видовой структуры фитопланктона, а также температуры воды в сезонной изменчивости данного показателя. Выявлено регулирующее влияние микрозоопланктона на сезонную изменчивость биомассы фитопланктона. Установлено, что микрозоопланктон являлся основным потребителем первичной продукции фитопланктона в исследованных водах. Среднегодовое значение первичной продукции, потребленной микрозоопланктоном, составило 68 % от суммарной величины.

Ключевые слова: биомасса фитопланктона, микрозоопланктонное выедание, Черное море.

ВВЕДЕНИЕ

В соответствии с современными определениями, микрозоопланктон – это гетеротрофные организмы с линейными размерами до 200 мкм и способностью к фаготрофии [2]. Установлено, что в морском микрозоопланктоне доминируют гетеротрофные динофлагелляты и инфузории. Среди динофлагеллят преобладают представители двух родов *Gymnodinium* и *Prorocentrum*. Доля гетеротрофных флагаеллят составляет в среднем 64 % от общей биомассы микрозоопланктона во всех типах вод [9]. Начиная с работы [5], в которой впервые предложен так называемый метод разведения для измерения удельной скорости выедания фитопланктона микрозоопланктоном, и до настоящего времени в мировой литературе накоплено большое количество данных по потреблению фитопланктона микрозоопланктоном. Выявлено, что удельная скорость потребления фитопланктона микрозоопланктоном соизмерима со скоростью роста фитопланктона и изменяется в широких пределах: от 0 до $2,80 \text{ сутки}^{-1}$ [11]. Исследования показали, что доля первичной продукции, потребленная микрозоопланктоном, подвержена большому диапазону пространственно-временной изменчивости. Например, на севере Мексиканского залива летом 1990 г. и весной 1991 г. микрозоопланктон поверхностных вод потреблял от 42 до 214 % суточной продукции фитопланктона, а в среднем эта величина составила 82 % [4]. В Калифорнийском заливе доля первичной продукции, потребленная микрозоопланктоном за сутки, была в диапазоне от 0 до 89 % [8]. По данным [6], в восточной экваториальной части Тихого океана в поверхностном слое в период ослабления апвеллинга 100 % суточной первичной продукции было потреблено микрозоопланктоном. Обобщение всех данных, полученных в Мировом океане с 1982 по 2013 гг., показало, что микрозоопланктон выедает в среднем за год 62% первичной продукции [11]. Являясь основным потребителем первичной продукции, микрозоопланктон оказывает существенное влияние на динамику развития фитопланктона, накопление биомассы водорослей и ее убыль.

В Черном море подобные исследования до недавнего времени не проводились. Впервые они были выполнены нами в международной экспедиции на научно-исследовательском судне «Владимир Паршин» в западную часть Черного моря в сентябре – октябре 2005 г. Было показано, что в Черном море, также как и в других районах Мирового океана, микрозоопланктон потреблял основную долю первичной продукции фитопланктона. На

завершающей стадии осеннего "цветения воды" диатомовыми водорослями он ограничивал дальнейшее накопление их биомассы. При этом, удельная скорость выедания фитопланктона микрозоопланктоном изменялась в поверхностном слое моря от 0,10 до 1,00 сутки⁻¹ [1].

Цель настоящей работы состояла в исследовании сезонной динамики удельной скорости потребления фитопланктона микрозоопланктоном и оценке влияния выедания на биомассу фитопланктона в различные сезоны года в поверхностном слое прибрежных вод Черного моря в районе Севастополя.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования были выполнены на трех станциях, расположенных в прибрежных водах Черного моря у Севастополя (рис. 1). На первых двух станциях, расположенных в бухтах, общая глубина составляла 14–19 м, на третьей станции, находившейся в открытом прибрежье, достигала 50 м.

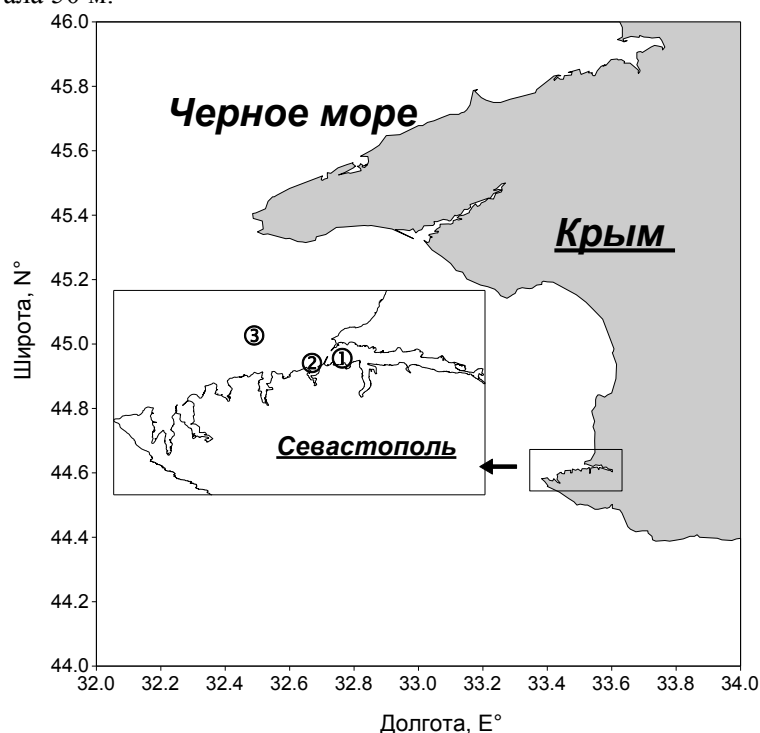


Рис. 1. Схема станций, на которых выполнялись исследования

1 – Севастопольская бухта, 2 – Карантинная бухта, 3 – взморье.

Пробы морской воды объемом 12–15 л отбирали пластиковым батометром в слое 0–1 м в утренние часы (8–10 часов). Мезозоопланктон удаляли путем пропускания исходной пробы воды через нейлоновое сито с размером ячеек 200 мкм. Для получения фильтрата, свободного от взвешенных частиц, часть исходной пробы (6–8 л) пропускали через стекловолокнистый фильтр марки Whatman GF/F (диаметр 47 мм). Фильтрация осуществлялась при слабом давлении (< 0,1 атм.) для того, чтобы снизить вероятность разрушения клеток водорослей на фильтре и исключить их проникновение в фильтрат. Исходную воду разбавляли фильтратом таким образом, чтобы получить серию разбавленных проб с различным коэффициентом разведения (КР): 1,0, 0,8, 0,6, 0,4, 0,2 и в богатых водах 0,1 в двух повторностях. Коэффициенту 1,0 соответствовала неразбавленная проба, тогда как при значении коэффициента 0,1 исходная проба была разбавлена в 10 раз.

Подготовленные пробы помещали в поликарбоновые бутылки объемом 1 л, предварительно промытые 10 % раствором соляной кислоты и дистиллированной водой. Их экспонировали в течение суток в инкубаторе проточного типа при естественном освещении и температуре, которая отличалась от температуры воды в море на 1–3 °С. В те дни, когда интенсивность солнечной радиации в полуденные часы достигала $600 \text{ мкЭ} \times \text{м}^{-2} \times \text{с}^{-1}$ или была выше, падающий свет ослабляли в 2–3 раза для того, чтобы избежать угнетающего действия света на рост фитопланктона. Исходные пробы и пробы, полученные после суточной экспозиции, фильтровали через стекловолоконистые фильтры Whatman GF/F. Полученные фильтры помещали в раствор 90 % ацетона. После экстрагирования пигментов проводили определение концентрации хлорофилла *a* флуориметрическим методом, как описано в работе [1].

Скорость роста фитопланктона рассчитывали по суточному приросту концентрации хлорофилла в экспериментальных сосудах. Так называемая видимая скорость роста ($\mu_{(ap.)}$) для каждого разведения была рассчитана по уравнению:

$$\mu_{(ap.)} = \ln (X_{л(t)} / X_{л(0)}), \quad (1)$$

где $X_{л(0)}$ и $X_{л(t)}$ – начальная и конечная концентрация хлорофилла *a*, $\text{мг} \times \text{м}^{-3}$.

На основе полученных значений $\mu_{(ap.)}$ для каждого эксперимента были рассчитаны уравнения линейной регрессии, связывающие видимую удельную скорость роста водорослей ($\mu_{(ap.)}$) с истинной ее величиной (μ) и скоростью их выедания микрозоопланктоном (*g*):

$$\mu_{(ap.)} = \mu - g \cdot \text{КР}, \quad (2)$$

Значения коэффициента детерминации (R^2) для уравнений линейной регрессии в экспериментах находились в диапазоне от 0,70 до 0,96 и зависели от концентрации хлорофилла *a* в планктоне. При средних и высоких концентрациях хлорофилла ($0,50\text{--}3 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) он был в диапазоне от 0,80 до 0,96, тогда как при низких концентрациях пигмента ($< 0,50 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) снижался до 0,70. Однако 90 % всех данных имели коэффициент детерминации не менее 0,75. Достоверность уравнения регрессии оценивали по F-критерию (критерию Фишера), а достоверность коэффициентов уравнения – по t-критерию (критерию Стьюдента). Стандартная ошибка коэффициентов уравнения (2), соответствующих истинной удельной скорости роста фитопланктона (μ) и удельной скорости его потребления микрозоопланктоном (*g*), была, как правило, в диапазоне от 5 до 15 %. Выполненные исследования показали, что практически во всех экспериментах предложенная авторами метода разведения линейная модель [5] была удачно использована нами в исследованных водах.

Разница между величинами μ и *g* представляет собой чистую скорость роста фитопланктона, а отношение между удельной скоростью выедания и удельной скоростью роста (g/μ), выраженное в процентах, соответствует доле первичной продукции фитопланктона, потребленной микрозоопланктоном.

Как описано нами ранее [1], для определения видового состава фитопланктона, его численности и биомассы 2–4 л морской воды сгущали в воронке обратной фильтрации с использованием нуклеопорового фильтра с размером пор 1 мкм. Сгущенные пробы фиксировали раствором формалина в конечной концентрации 1 % и обрабатывали под световым микроскопом ZEISS Primo Star при общем увеличении системы в 400 раз. Все расчеты проводили с использованием программ Excel 2007 и Sigma Plot 2001 для Windows, построение графиков осуществляли в программе Grapher 3.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Сезонная динамика удельной скорости выедания фитопланктона микрозоопланктоном. Исследования сезонной динамики удельной скорости потребления

фитопланктона микрозоопланктоном (g) в поверхностном слое Севастопольской бухты в 2006–2007 гг. показали, что в течение года этот параметр изменялся приблизительно в 8 раз (рис.2). Первый максимум (1,80 сутки⁻¹) был зарегистрирован в июне 2006 г. В это время наблюдалось интенсивное развитие фитопланктона, биомасса которого была равна около 200 мгС×м⁻³. Основу биомассы создавали диатомовые виды водорослей рода *Chaetoceros* (табл.1). В период с июля по декабрь 2006 г. отмечено постепенное снижение скорости выедания фитопланктона от 0,50 до 0,10 сутки⁻¹. На фоне низкой скорости выедания в октябре биомасса фитопланктона достигла наибольших для 2006 г. значений (330 мгС×м⁻³) и была связана с интенсивным развитием наиболее крупной диатомовой водоросли Черного моря *Pseudosolenia calcar-avis* (Schultze) B.G.Sundström.

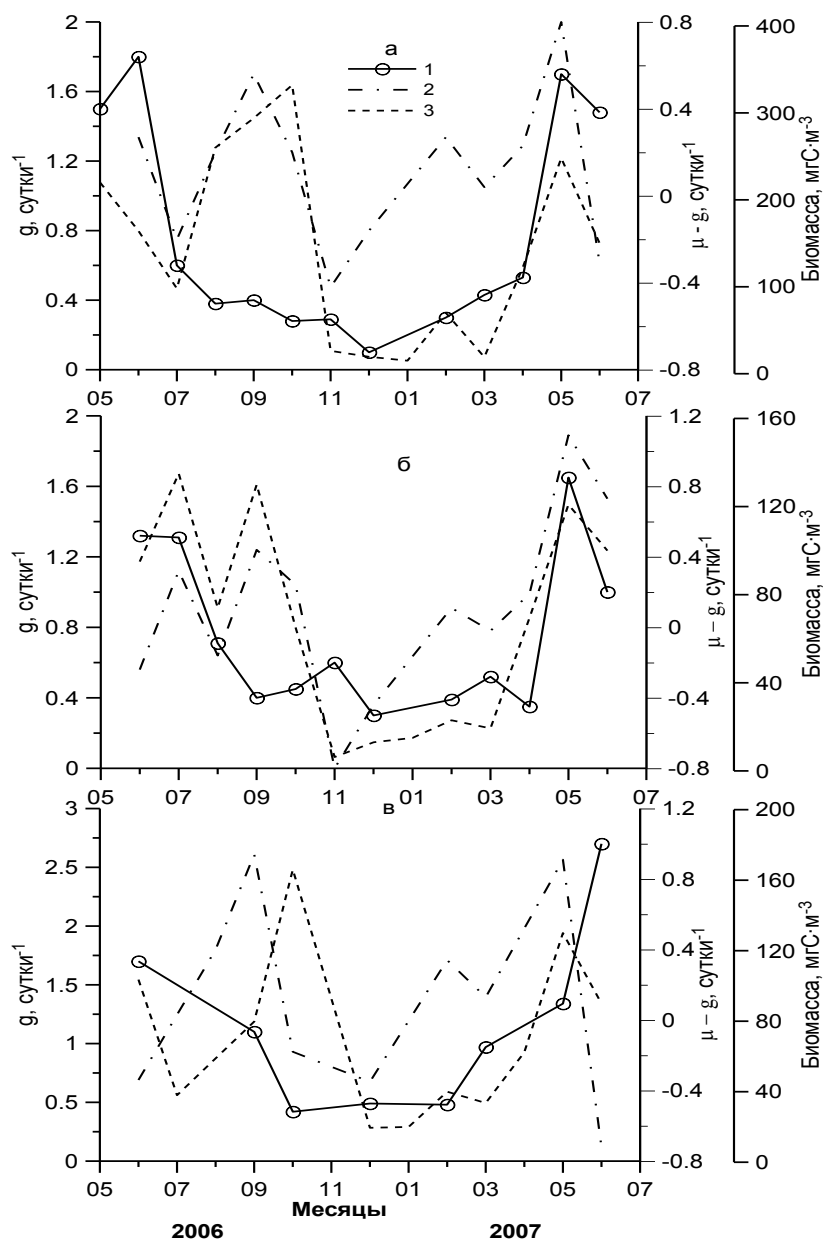


Рис. 2. Сезонная динамика удельной скорости потребления фитопланктона микрозоопланктоном (1), чистой скорости роста фитопланктона (2) и биомассы фитопланктона (3) в поверхностных водах Севастопольской бухты (а), Карантинной бухты (б) и на взморье (в) в 2006 – 2007 гг.

С начала 2007 г. величина g возрастала и в мае вновь достигла максимума ($1,70 \text{ сутки}^{-1}$), сопровождавшегося максимальной биомассой фитопланктона ($230 \text{ мгС} \times \text{м}^{-3}$), в котором преобладали диатомовые водоросли рода *Chaetoceros*.

Подобный характер сезонной динамики удельной скорости выедания фитопланктона микрозоопланктоном получен на станции, расположенной на взморье. Значения g в максимумах составили $1,70 \text{ сутки}^{-1}$ в июне 2006 г. и $2,70 \text{ сутки}^{-1}$ в июне 2007 г. и наблюдались на фоне высоких величин биомассы фитопланктона ($110\text{--}120 \text{ мгС} \times \text{м}^{-3}$). Минимальные значения удельного выедания ($0,40\text{--}0,50 \text{ сутки}^{-1}$) наблюдались здесь с октября 2006 г. по февраль 2007 г. и были сопряжены как с высокими, так и с низкими значениями биомассы фитопланктона.

Таблица 1

Доля первичной продукции, потребленная микрозоопланктоном ($g/\mu, \%$), относительная биомасса основных таксономических групп водорослей (% от суммарной) и доминирующие виды в фитопланктоне поверхностных прибрежных вод Черного моря в районе Севастополя в 2006 – 2007 гг.

Сезон, месяц	g/μ	B_{Bacil}	B_{Dinoph}	$B_{\text{Прочих}}$	Доминирующие виды
Зима (декабрь - февраль)	48 ± 22	60 ± 37	34 ± 34	6 ± 4	<i>Skeletonema costatum</i> (Grev.) Cl., <i>Chaetoceros socialis</i> Pr. Lavr., <i>Thalassiosira parva</i> Pr.–Lavr., <i>Thalassionema nitzschoides</i> (Grunow) Van Heurck, <i>Prorocentrum cordatum</i> Ostf.
Весна (март – май)	73 ± 16	47 ± 30	47 ± 25	6 ± 3	<i>Chaetoceros curvisetus</i> Cleve, <i>C. socialis</i> , <i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i> (Cleve) Heiden, <i>Prorocentrum micans</i> Ehrenberg, <i>P. cordatum</i>
Лето (июнь – август)	74 ± 44	28 ± 23	67 ± 25	5 ± 3	<i>C. curvisetus</i> , <i>Gymnodinium simplex</i> (Lohmann) Kofoid & Swezy, <i>Gymnodinium sp.</i> , <i>P. cordatum</i>
Осень (сентябрь – ноябрь)	77 ± 41	48 ± 22	48 ± 23	4 ± 2	<i>P. delicatissima</i> , <i>C. curvisetus</i> , <i>P. calcar-avis</i> , <i>Dactyliosolen fragilissimus</i> (Bergon) Hasle, <i>Cerataulina pelagica</i> (Cleve) Hendey, <i>P. micans</i> , <i>P. cordatum</i>
Среднегодовое значение	68 ± 34				

Примечание к таблице. Удельная биомасса Bacillariophyta – B_{Bacil} , Dinophyta – B_{Dinoph} и прочих – $B_{\text{Прочих}}$.

В Карантинной бухте первый максимум скорости выедания ($1,30 \text{ сутки}^{-1}$) был отмечен в июне – июле 2006 г., второй ($0,60 \text{ сутки}^{-1}$) – в ноябре этого года, а третий ($1,60 \text{ сутки}^{-1}$) – в мае 2007 г. При этом, первый и третий максимумы значений g практически совпадали с максимумами биомассы фитопланктона, которая достигала $90\text{--}110 \text{ мгС} \times \text{м}^{-3}$. Однако второй максимум наблюдался на фоне минимальной биомассы фитопланктона ($10 \text{ мгС} \times \text{м}^{-3}$). Самые низкие значения удельной скорости выедания фитопланктона микрозоопланктоном ($0,40\text{--}0,50 \text{ сутки}^{-1}$) в Карантинной бухте были отмечены в сентябре 2006 г. и в период с декабря по апрель 2007 г.

Известно, что процесс выедания фитопланктона микрозоопланктоном зависит от совместного действия абиотических и биотических факторов, среди которых основными являются температура воды, количество пищи и ее качество. Для количественной оценки этих

факторов на удельное потребление фитопланктона микрозоопланктоном все наши данные условно разделили на две группы. В первую группу вошли результаты, полученные в холодное время года в период с ноября по апрель включительно, при средней температуре 11 °С (± 3 °С). Во вторую группу включили данные, полученные в теплое время с мая по октябрь при средней температуре воды 23 °С (± 4 °С). Анализ результатов показал, что в теплое время удельная скорость потребления фитопланктона микрозоопланктоном составила в среднем $1,19 \pm 0,61$ сутки⁻¹, а в холодное – $0,54 \pm 0,36$ сутки⁻¹. Вероятно, основная причина таких различий связана в основном с температурой воды. В качестве показателя количества пищи для микрозоопланктона была использована биомасса фитопланктона. Корреляция между этим параметром и скоростью выедания фитопланктона в теплый и в холодный периоды года не выявлена (рис. 3).

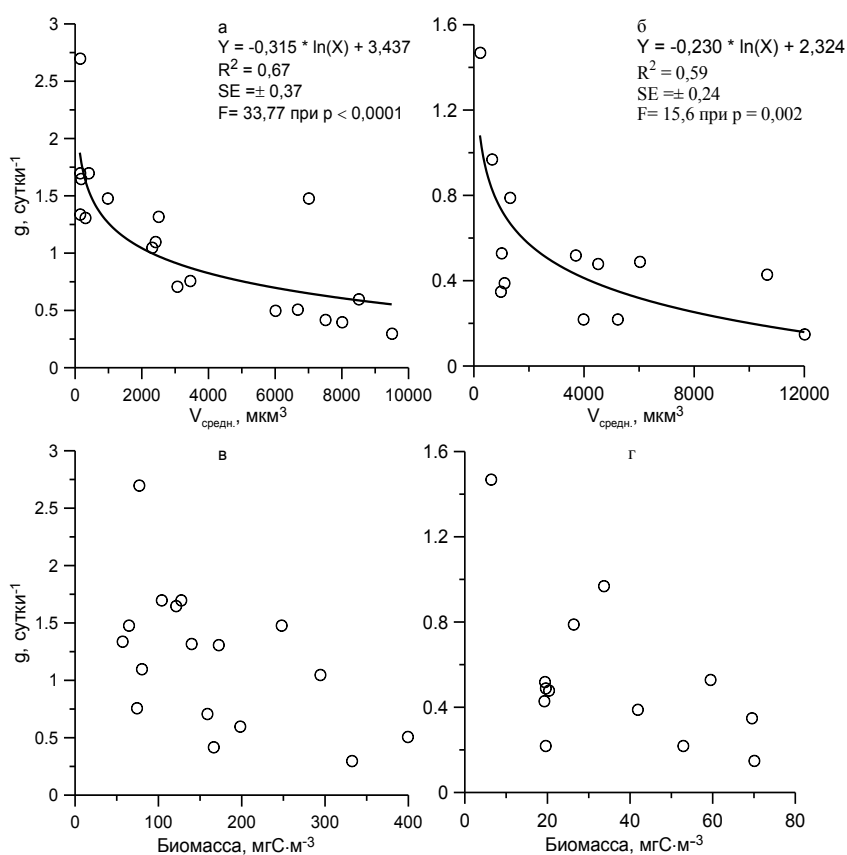


Рис. 3. Зависимость удельной скорости выедания фитопланктона микрозоопланктоном от средневзвешенного объема клеток фитопланктона и его биомассы в теплый (а, в) и холодный (б, г) периоды 2006–2007 гг.

В качестве показателей качества пищи были использованы средневзвешенный объем клеток фитопланктона и его видовая структура. Для теплого периода получено, что между значениями g и средневзвешенным объемом клеток водорослей наблюдалась логарифмическая зависимость с коэффициентом детерминации $R^2 = 0,67$. Видно, что фитопланктон со средним объемом клеток около 150 мкм³ потреблялся наиболее интенсивно. При увеличении $V_{\text{средн.}}$ водорослей их удельное потребление микрозоопланктоном постепенно снижалось, и было минимальным для наиболее крупного фитопланктона со средневзвешенным клеточным объемом 8000–10000 мкм³. Подобная зависимость с коэффициентом детерминации 0,59 наблюдалась и для холодного периода года (рис. 3).

Остальная доля изменчивости удельной скорости потребления фитопланктона микрозоопланктоном связана, вероятно, с другими факторами, включая видовую структуру фитопланктона. Получено, что в теплый и холодный периоды максимальные значения

скорости выедания ($1,10-2,70$ сутки⁻¹) наблюдались в тех случаях, когда основу пищи для микрозоопланктона составляли наиболее мелкие среди диатомовых виды водорослей *C. socialis* и *C. affinis* (табл.2). Минимальные величины g ($0,10-0,41$ сутки⁻¹) связаны с преобладанием в фитопланктоне либо мелких видов, таких как диатомовая водоросль *S. costatum* и кокколитофорида *Emiliania huxleyi* (Lohmann) Hay & Mohler, либо крупных диатомовых водорослей *P.a calcar-avis*, *D. fragilissimus*, *C. pelagica* и *C. curvisetus*. Последний вид имеет длинные жесткие щетинки на поверхности клеток, что может затруднять его потребление простейшими.

Отношение удельной скорости выедания фитопланктона микрозоопланктоном к скорости его роста (g/μ), выраженное в процентах и отражающее долю первичной продукции фитопланктона, потребленную микрозоопланктоном, в течение года изменялось в несколько раз. Однако средние значения этого показателя в весенний, летний и осенний периоды различались слабо и составляли 73–77 % (табл. 1). Только в зимний период эта величина снизилась до 48 %. А в целом за год в исследованных водах среднее значение продукции фитопланктона, потребленной микрозоопланктоном, составило 68 %.

Сезонная динамика чистой удельной скорости роста фитопланктона и ее связь с биомассой. В период с мая 2006 по июнь 2007 гг. чистая удельная скорость роста суммарного фитопланктона ($\mu-g$) в прибрежных водах Черного моря в районе Севастополя изменялась в широком диапазоне: от $-0,80$ до $1,10$ сутки⁻¹ (рис. 1). В Севастопольской бухте ее максимальные величины ($0,25-0,80$ сутки⁻¹) были отмечены в мае и в сентябре 2006 г., а также в феврале и в мае 2007 г. Они совпадали с максимальными значениями биомассы фитопланктона, основу которой создавали, как отмечено выше, диатомовые водоросли, или со значениями, близкими к максимальным. После достижения фитопланктоном максимальных значений чистой скорости роста наблюдалось ее снижение до минимальных величин (от 0 до $-0,4$ сутки⁻¹) в течение одного – двух месяцев. Они были получены в июле и в ноябре 2006 г., а также в марте и в июне 2007 г., когда биомасса фитопланктона также снижалась до минимальных величин. Затем чистая скорость роста фитопланктона и его биомасса вновь постепенно возрастали.

Таблица 2

Доминирующие виды фитопланктона, средневзвешенный объем его клеток ($V_{\text{Средн.}}$) и концентрация хлорофилла a при максимальных и минимальных значениях удельной скорости выедания фитопланктона микрозоопланктоном

Месяц	g , сутки ⁻¹	$V_{\text{Средн.}}$, мкм ³	$X_{\text{л } a}$, мг \times м ⁻³	Доминирующие виды
Теплый период 2006–2007 гг.				
Май*	1,65–1,70	144–400	1,53–2,20	<i>C. socialis</i> , <i>C. affinis</i>
Июнь*	1,70–2,70	140–400	0,75–1,66	<i>C. socialis</i> , <i>C. affinis</i> , <i>P. cordatum</i> , <i>G. simplex</i> , <i>Gymnodinium sp</i>
Октябрь**	0,30–0,40	340–9400	0,65–3,32	<i>E. huxleyi</i> , <i>S. costatum</i> , <i>P. calcar-avis</i>
Август– сентябрь**	0,40–0,41	7500–8000	1,30–3,00	<i>D. fragilissimus</i> , <i>C. pelagica</i> , <i>C. curvisetus</i>
Холодный период 2006–2007 гг.				
Ноябрь– декабрь*	1,10–1,50	970–2300	0,20–0,44	<i>C. socialis</i>
Ноябрь– декабрь**	0,10–0,25	400–1300	0,70–0,80	<i>E. huxleyi</i> , <i>S. costatum</i> , <i>C. curvisetus</i>

Примечание к таблице: * – максимальные и ** – минимальные значения удельной скорости выедания

В Карантинной бухте максимальные значения чистой удельной скорости роста ($0,35-1,00$ сутки⁻¹) были зарегистрированы в июле и сентябре 2006 г., а также в мае 2007 г. Преобладание процессов роста фитопланктона над его потреблением микрозоопланктоном в эти периоды стало основной причиной увеличения биомассы фитопланктона до

максимальных значений. Самые низкие отрицательные значения этого параметра (от $-0,10$ до $-0,80$ сутки $^{-1}$), сопровождавшие, как правило, снижение биомассы фитопланктона, наблюдались в июне, августе и ноябре 2006 г.

На взморье максимальные значения чистой удельной скорости роста фитопланктона ($0,90$ – $0,95$ сутки $^{-1}$) наблюдались в сентябре 2006 г., а также в мае 2007 г. Первый максимум чистого роста совпадал с начальным периодом нарастания биомассы диатомовых водорослей рода *Chaetoceros*, максимум которой был достигнут на месяц позже. Второй максимум чистой скорости роста по времени совпадал с максимальным значением биомассы фитопланктона, в которой преобладали представители рода *Chaetoceros*. Минимальные величины этого показателя (около $-0,4$ сутки $^{-1}$) были получены, прежде всего, в июне и декабре 2006 г., а также в июне 2007 г. что свидетельствует о существенном преобладании в микропланктоне процессов потребления фитопланктона по сравнению с его ростом, вызывающее снижение биомассы фитопланктона.

Таким образом, максимальные значения чистой удельной скорости роста, которые периодически наблюдались в исследованных водах, чаще всего были сопряжены с максимальными величинами биомассы фитопланктона или наблюдались в начальный период ее нарастания. Снижение чистой удельной скорости роста фитопланктона до минимальных значений было одной из основных причин падения биомассы водорослей. В результате для фитопланктона Севастопольской и Карантинной бухт получена корреляционная зависимость между чистой скоростью роста и биомассой водорослей (рис. 4). Хотя коэффициенты детерминации для этих зависимостей невысокие ($0,38$ и $0,51$ соответственно), в целом можно сказать, что увеличение чистой скорости роста приводит к нарастанию биомассы фитопланктона.

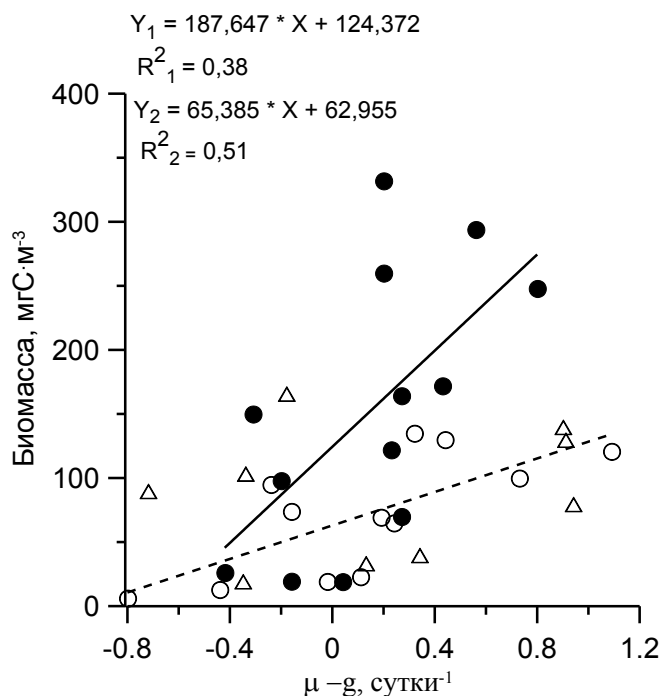


Рис. 4. Зависимость биомассы фитопланктона от чистой удельной скорости роста водорослей в Севастопольской бухте (сплошная линия – уравнение 1), Карантинной бухте (пунктир – уравнение 2) и на взморье (треугольники)

Обсуждение. В исследованных прибрежных водах Черного моря наблюдается четко выраженная сезонная изменчивость удельной скорости потребления фитопланктона микрозоопланктоном, амплитуда которой достигает порядка величин. К основным

факторам, определяющим эту изменчивость, следует отнести температуру воды, а также состав пищи: размеры и видовую структуру фитопланктона. Сезонная изменчивость этого параметра показана и для других районов Мирового океана. Так, исследования в Южно-Китайском море у берегов Гон-Конга на двух станциях показали, что минимальные значения g ($0,20 \text{ сутки}^{-1}$) наблюдались в феврале при температуре воды $16 \text{ }^\circ\text{C}$ [3]. В это время суммарная концентрация хлорофилла a составляла $0,5\text{--}1 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$. В августе, когда температура воды повысилась до $30 \text{ }^\circ\text{C}$, а суммарная концентрация хлорофилла составила на первой станции $2 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$, а на второй – $15 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$, удельная скорость выедания фитопланктона микрозоопланктоном достигла $2,2\text{--}2,6 \text{ сутки}^{-1}$. Вероятно, в феврале недостаточное количество пищи, а также относительно низкая температура воды были основными причинами слабого выедания фитопланктона.

Полученные нами данные свидетельствуют о том, что такие мелкие виды диатомовых водорослей, как *C. socialis* и *C. affinis* являлись благоприятной пищей для микрозоопланктона. Результаты, опубликованные в литературе, подтверждают важную роль диатомовых водорослей в его питании. Так, в июле 2001 г. в субарктической части Тихого океана индуцирование внесением железа “цветения воды” диатомовыми водорослями, такими как *Chaetoceros* sp., *Pseudonitzschia* sp., и *Thalassiosira* sp., вызывало активное их выедание гетеротрофными флагеллятами рода *Gyrodinium*. Скорость выедания в это время была максимальна и составляла $0,56\text{--}0,70 \text{ сутки}^{-1}$. Показано, что в этих водах представители рода *Gyrodinium* поглощали цепочки диатомовых водорослей *Chaetoceros* sp. и *Pseudonitzschia* sp. путем фаготрофии [10].

По мнению некоторых исследователей [12], гетеротрофные диофлагелляты являются главными потребителями диатомовых водорослей в море. Однако в некоторых случаях диатомовые водоросли не являлись предпочтительной пищей для микрозоопланктона. По нашим данным, среди диатомовых водорослей мелкий вид *S. costatum* и наиболее крупный представитель *P. calcar-avis* потреблялись простейшими слабо. Ранее нами было отмечено, что в Черном море в сентябре 2005 г. при температуре около $20 \text{ }^\circ\text{C}$ в период интенсивного развития диатомовой *P. calcar-avis*, составлявшей около 80 % биомассы фитопланктона, ее удельное потребление микрозоопланктоном снижалось до $0,10\text{--}0,20 \text{ сутки}^{-1}$ [1]. Исследования, выполненные в июле и августе 1990 г. в Мексиканском заливе, также показали, что удельная скорость потребления *S. costatum* микрозоопланктоном была низкой даже при высокой температуре (около $30 \text{ }^\circ\text{C}$) и составила $0,30 \text{ сутки}^{-1}$ [4]. Это связано, вероятно, со способностью данного вида продуцировать полиненасыщенные альдегиды, которые угнетают рост гетеротрофных флагеллят и инфузорий.

Для питания микрозоопланктона важное значение играет структура поверхности клеток водорослей. Например, в период наших исследований в конце лета, осенью и в начале зимы 2006–2007 гг. удельная скорость потребления фитопланктона микрозоопланктоном была низкой и не превышала $0,41 \text{ сутки}^{-1}$. В это время значительную биомассу фитопланктона создавал такой вид диатомовых водорослей, как *C. curvisetus*. Поверхность его клеток покрыта длинными щетинками, которые предотвращают, вероятно, потребление этого вида не только копеподами, но и простейшими.

На основе высоких скоростей потребления фитопланктона микрозоопланктоном можно полагать, что среди диофитовых водорослей в исследованных нами водах, наиболее интенсивно потреблялись мелкие виды, линейные размеры которых составляли $8\text{--}10 \text{ мкм}$: *P. cordatum*, *G. simplex*, *Gymnodinium* sp. Считают, что такие клетки являются оптимальными по размеру для питания микрозоопланктона [13]. А наиболее крупные представители диофитовых, например *Ceratium furca* (Ehrenberg) Claparede & Lachmann может быть лишь эпизодически источником пищи для некоторых гетеротрофных форм диофитовых, например *Protoperidinium steinii* (Jørgensen) Valech [7].

Однако не всегда размер жертвы играет определяющую роль в питании микрозоопланктона. Известно, что мелкоклеточная кокколитофориды *E. huxleyi* с линейными размерами $5\text{--}8 \text{ мкм}$, очень слабо потребляется микрозоопланктоном. Это обусловлено

способностью данного вида продуцировать диметилсульфид, который отрицательно влияет на микрозоопланктон [14].

Наши исследования показали важную роль микрозоопланктона в сезонной изменчивости биомассы фитопланктона. Накопление биомассы водорослей происходит в тех случаях, когда удельная скорость роста фитопланктона значительно превышает скорость его потребления микрозоопланктоном, то есть чистая скорость роста имеет положительные значения и в микропланктоне преобладают автотрофные процессы.

ВЫВОДЫ

1. В исследованных прибрежных водах Черного моря удельная скорость выедания фитопланктона микрозоопланктоном изменялась в течение года на порядок. В теплый период года среднее значение этого показателя составило $1,19 \text{ сутки}^{-1}$, а в холодный было в 2 раза ниже.

2. Показано, что основная доля сезонной изменчивости удельной скорости выедания фитопланктона микрозоопланктоном определялось размерами клеток и видовой структурой фитопланктона, а также температурой воды.

3. Выявлена важная роль микрозоопланктона в регуляции сезонной изменчивости биомассы фитопланктона. Для закрытых бухт (Севастопольской и Карантинной) получена корреляционная зависимость между чистой удельной скоростью роста и биомассой фитопланктона, которая показывает, что по мере увеличения чистой скорости роста фитопланктона его биомасса возрастала.

4. В исследованных прибрежных водах среднегодовое значение первичной продукции фитопланктона, потребленной микрозоопланктоном, составило 68 % (± 34 %). Это позволяет заключить, что микрозоопланктон являлся основным потребителем продукции фитопланктона.

Список литературы

1. Стельмах Л. В. Скорость роста фитопланктона и его выедание зоопланктоном в западной части Черного моря в осенний период / Л. В. Стельмах, И. И. Бабич, С. Тугрул, С. Мончева, К. Стефанова // *Океанология*, 2009. – Т.49, №1. - С. 90–100.
2. Calbet A. The trophic roles of microzooplankton in marine systems / A. Calbet // *ICES J. Mar. Science*. – 2008. – Vol. 65.–P. 325–331.
3. Chen B. Estuarine nutrient loading affects phytoplankton growth and microzooplankton grazing at two contrasting sites in Hong Kong coastal waters / B. Chen, Liu Hongbin, M. R Landry, M. Chen, J.Sun, L. Shek, X. Chen, P. J. Harrison // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 2009. – Vol. 379. – P. 77–90.
4. Fahnenstiel G. L. Taxon-specific growth and loss rates for dominant phytoplankton populations from the northern Gulf of Mexico / G. L. Fahnenstiel, M. J. McCormick, G. A. Lang, D. G. Redalje, S. E. Lohrenz, M. Markowitz, B. Wagoner, H. J.Carrick // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 1995. – Vol. 117. – P. 229–239.
5. Landry M. R. Estimating the Grazing Impact of Marine Micro-Zooplankton / M. R. Landry, R. P. Hassett // *Mar. Biol.* – 1982. – Vol. 67. – P. 283–288.
6. Landry M. R. Biological response to iron fertilization in the eastern equatorial Pacific (IronEx II). III. Dynamics of phytoplankton growth and microzooplankton grazing / M. R.Landry, J. Constantinou, M. Latasa, S. L. Brown, R. R.Bidigare, M. E. Ondrusek // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 2000. – Vol. 201. – P. 57–72.
7. Olseng C. D. Grazing by the heterotrophic dinoflagellate *Protoperidinium steinii* on a *Ceratium* bloom / C. D. Olseng, L. Naustvoll, E. Paasche // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 2002. – Vol. 225. – P. 161–167.
8. Palomares-Garcia R. Pigment-specific rates of phytoplankton growth and microzooplankton grazing in a subtropical lagoon / Palomares-Garcia R., Bustillos-Guzman J. J., Lopez-Cortes D. // *J. Plankton Res.* – 2006. – Vol. 28. – P. 1217–1232.
9. Paterson H. L. Microzooplankton community structure and grazing on phytoplankton, in an eddy pair in the Indian Ocean off Western Australia / H. L. Paterson, B. Knott, A. M. Waite // *Deep-Sea Research II*. – 2007. – 54. – P. 1076–1093.
10. Saito H. A. Role of heterotrophic dinoflagellate *Gyrodinium* sp. in the fate of an iron induced diatom bloom / Saito H., Ota T., Suzuki K. Nishioka J., Tsuda A. // *Geophysical Res. Let.* – 2006.– Vol. 33 (L09602). – P. 1–4.
11. Schmoker C. Microzooplankton grazing in the oceans: impacts, data variability, knowledge gaps and future directions / C. Schmoker, S. Hernandez-Leon, A. Calbet // *J. Plankton Res.* – 2013. – Vol. 35. – P. 691–706.
12. Sherr E. B. Heterotrophic dinoflagellates: a significant component of microzooplankton biomass and major grazers of diatoms in the sea / E. B. Sherr, B. F. Sherr // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 2007. – Vol. 352. – P. 187–197.

13. Strom S. L. Microzooplankton grazing in the coastal Gulf of Alaska: Variations in top-down control of phytoplankton / S. L. Strom, E. L. Macri, M. B. Olson // *Limnol. Oceanogr.* – 2007. – Vol. 52. – P. 1480–1494.

14. Tyrrell T. *Emiliania huxleyi*: bloom observations and the conditions that induce them. / T. Tyrrell, A. Merico // *Coccolithophores - From Molecular Processes to Global Impact* [Eds. Thierstein, H. R., Youngs, J. R.]. – Springer, 2004. – P. 75–97.

Стельмах Л. В. Сезонна мінливість питомої швидкості споживання фітопланктону мікрозоопланктоном у прибережних поверхневих водах Чорного моря в районі Севастополя // *Екосистеми*. Сімферополь: КФУ, 2015. Вип. 1 (31). С. 30–40.

Вперше для Чорного моря досліджена сезонна мінливість питомої швидкості споживання фітопланктону мікрозоопланктоном. У поверхневому шарі прибережних вод в районі Севастополя протягом року цей показник змінювався на порядок. Середні значення швидкості споживання фітопланктону в теплий період (з травня по жовтень) склали 1,19 на добу, тоді як в холодний період (з листопада по квітень) було в 2 рази нижче. Показано важливу роль розмірної і видової структури фітопланктону, а також температури води в сезонній мінливості даного показника. Виявлено регулюючий вплив мікрозоопланктону на сезонну мінливість біомаси фітопланктону. Встановлено, що мікрозоопланктон був основним споживачем первинної продукції фітопланктону в досліджених водах. Середньорічне значення первинної продукції, спожитої мікрозоопланктоном, склали 74% від сумарної її величини.

Ключові слова: біомаса фітопланктону, мікрозоопланктонне виїдання, Чорне море.

Stelmakh L. V. Seasonal variability of the microzooplankton grazing of phytoplankton in coastal surface waters of the Black Sea near Sevastopol // *Ekosystemy*. Simferopol: CFU, 2015. Iss. 1 (31). P. 30–40.

For the first time the seasonal variability of the specific consumption rate of phytoplankton by microzooplankton was investigated for the Black Sea. During the year this indicator changed 10 times in the surface layer of the coastal waters near Sevastopol. The average growth rate of phytoplankton during the warm period (May to October) was 1,19 day⁻¹, while during the cold period (November to April) it was 2 times lower. The important role of the size and structure of phytoplankton species and water temperature in the seasonal variability of this indicator was showed. The microzooplankton regulating effect on the seasonal variability of phytoplankton biomass was showed. It was determined that microzooplankton is the main consumer of primary production of phytoplankton in the investigated waters. The average value of primary production consumed by microzooplankton amounted to 68 % of its total value.

Keywords: phytoplankton biomass, microzooplankton grazing, Black Sea.

Стельмах Людмила Васильевна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник. ФГБУН «Институт морских биологических исследований им. А. О. Ковалевского РАН», пр. Нахимова, 2, г. Севастополь, 299011.

Поступила в редакцию 17.09.2015 г.