

Л.В.Стельмах

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

**ЗАКОНОМЕРНОСТИ СЕЗОННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ОТНОШЕНИЯ
МЕЖДУ ОРГАНИЧЕСКИМ УГЛЕРОДОМ И ХЛОРОФИЛЛОМ “А”
В НАНО- И МИКРОФИТОПЛАНКТОНЕ
ПОВЕРХНОСТНОГО СЛОЯ ПРИБРЕЖНЫХ ВОД ЧЕРНОГО МОРЯ**

На основе результатов регулярных исследований, выполненных в течение 2000 – 2010 гг., проведены расчеты отношения между органическим углеродом и хлорофиллом “а” ($C/Xл^a$) для нано- и микрофитопланктона поверхностного слоя (0 – 0,5 м) прибрежных вод Черного моря в районе Севастополя и пгт.Кацивели. Выполнен анализ сезонной изменчивости этого показателя и выявлены ее основные закономерности. Независимо от района работ, характер изменчивости $C/Xл^a$ одинаков для всех исследованных прибрежных районов. Его можно охарактеризовать одновершинной кривой с максимумом в летний период (в среднем 220) и минимумом (в среднем 56) – в зимний. Сезонная изменчивость $C/Xл^a$ зависит не только от условий среды, но и от таксономической и размерной структуры фитопланктона. Полученные результаты свидетельствуют о необходимости учета изменчивости величины отношения $C/Xл^a$ при оценке биомассы фитопланктона по концентрации хлорофилла “а”.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: *фитопланктон, Черное море, отношение между органическим углеродом и хлорофиллом “а”.*

Введение. Известно, что в Черном море основную биомассу фитопланктона ($\geq 90\%$) создают, как правило, водоросли, линейные размеры которых превышают 2 мкм, то есть виды, относящиеся к нано- и микрофитопланктону. Среди них преобладают три таксономические группы водорослей: Bacillariophyta, Dinophyta и Haptophyta. Вариабельность условий среды приводит к изменчивости структурных и функциональных показателей фитопланктона. Одним из основных структурных показателей, который быстро реагирует на изменение условий среды, является отношение между органическим углеродом и хлорофиллом “а” ($C/Xл^a$) в клетках водорослей. Простые модели, полученные на основе анализа экспериментальных исследований, выполненных на культурах [1, 2], а также на основе полевых данных [3], подтверждают важную роль света, температуры и биогенных веществ в регуляции отношения $C/Xл^a$ в водорослях. Однако, как следует из экспериментов на культурах, величина этого отношения зависит не только от условий среды, но и от таксономической принадлежности водорослей [1, 2] и размеров их клеток [4, 5]. Логично предположить, что изменчивость $C/Xл^a$ в море определяется совместным действием факторов среды, а также таксономической и размерной структурой фитопланктона.

Основная цель настоящей работы – выявить закономерности сезонной изменчивости отношения $C/Xл^a$ в нано- и микрофитопланктоне Черного моря и оценить роль основных абиотических факторов, а также таксономической и размерной структуры фитопланктона в этой изменчивости.

Материал и методы исследования. Исследования сезонной динамики структурных характеристик фитопланктона, таких как биомасса, видовая и размерная структура нано- и микрофитопланктона и концентрация хлорофилл “а”, выполнялись в период с 2000 по 2010 гг. в поверхностном слое (0 – 0,5 м) прибрежных вод Черного моря на пяти станциях в районе Севастополя и на двух станциях у пгт.Кацивели, расположенного на южном берегу Крыма (рис.1). Расстояние от берега на ст.1 – 4 не превышало 50 м.

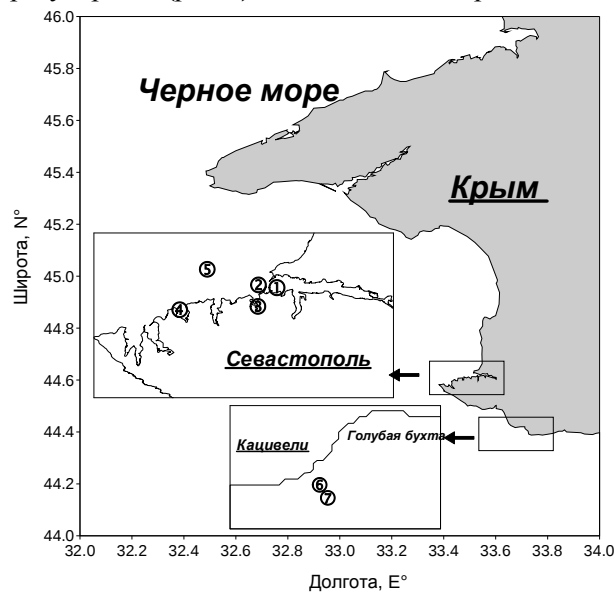


Рис. 1. Расположение станций отбора проб в прибрежных водах Черного моря в районе Севастополя и у пгт.Кацивели (южный берег Крыма) в 2000 – 2010 гг.

Станции 6 и 7, локализованные в Голубом заливе у пос. Кацивели, располагались на расстоянии 200 – 250 м от берега. Наиболее удаленной от берега (на 500 м) была ст.5. Исследования структурных характеристик фитопланктона сопровождалось измерениями содержания биогенных веществ (нитратов и аммония) в воде, ее температуры и интенсивности солнечной радиации в диапазоне ФАР, падающей на поверхность моря. Весь комплекс работ проводился один раз в месяц. С целью определения всех исследуемых параметров пробы воды объемом

4 – 5 л отбирали в утренние часы (8.00 – 11.00).

Для определения биомассы водорослей, относящихся к нано- и микрофитопланктону, а также концентрации хлорофилла “а” пробы воды объемом 2 – 4 л сгущали в воронке обратной фильтрации на нуклеопоровых фильтрах с диаметром пор 1 мкм [6]. Объем сгущенной пробы составлял 100 мл, из них 10 мл фиксировали 4 % раствором формалина и использовали для оценки численности и биомассы фитопланктона, а 90 мл осаждали на стекловолокнистые фильтры GF/F – для измерения концентрации хлорофилла.

Численность и линейные размеры водорослей, а также их видовую принадлежность определяли в капле объемом 0,1 мл в трех – пяти повторностях под световым микроскопом. Содержание органического углерода рассчитывали по среднему объему клеток для определенных видов водорослей по уравнениям, представленным в работе [7].

Для определения концентрации хлорофилла “а” стекловолокнистые фильтры с осевшей на них взвесью помещали в раствор 90 %-го ацетона и подвергали гомогенизации в течение нескольких минут. Экстрагирование пигментов осуществляли на протяжении 12 – 16 ч при температуре 4 °С. Концентрацию хлорофилла “а” измеряли флуориметрическим методом в

соответствии с международным протоколом [8]. Калибровку флуориметра выполняли с использованием чистого хлорофилла “а” (Sigma Chemical Co).

Содержание нитратов измеряли путем восстановления их до нитритов омедненным кадмием с последующим определением единым “цветным” реактивом, аммония – по Гроссгофу-Юхансену [9].

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 солнечной радиации (ФАР) составлял $10^4 \text{ лк} = 200 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ [10].

Уравнения множественной регрессии, отражающие связь величины $C/\text{Хл}^{\text{“a”}}$ с факторами среды, таксономической и размерной структурой фитопланктона, рассчитывали с помощью программы SigmaPlot 2001 for Windows.

Результаты и обсуждение. Исследования, выполненные в 2000 – 2010 гг. на семи станциях в районе Севастополя, показали, что значения $C/\text{Хл}^{\text{“a”}}$ в нано- и микрофитопланктоне поверхностных вод (0 – 0,5 м) изменялось в течение года приблизительно на порядок: от 25 до 500 ($\text{мгС}/\text{мг Хл}^{\text{“a”}}$). Как видно на примере Севастопольской бухты (рис.2), минимальные значения (25 – 55) были получены в зимний период. В это время при самых низких величинах интенсивности солнечной радиации ($4 - 6 \text{ Э} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{день}^{-1}$) и температуры воды ($7 - 10^\circ \text{C}$) и относительно высоких концентрациях соединений минерального азота ($\geq 1 \text{ мкМ}$) развивались мелкие виды диатомовых водорослей *Skeletonema costatum* (Grev). Cl, *Chaetoceros socialis* (Laud.) и

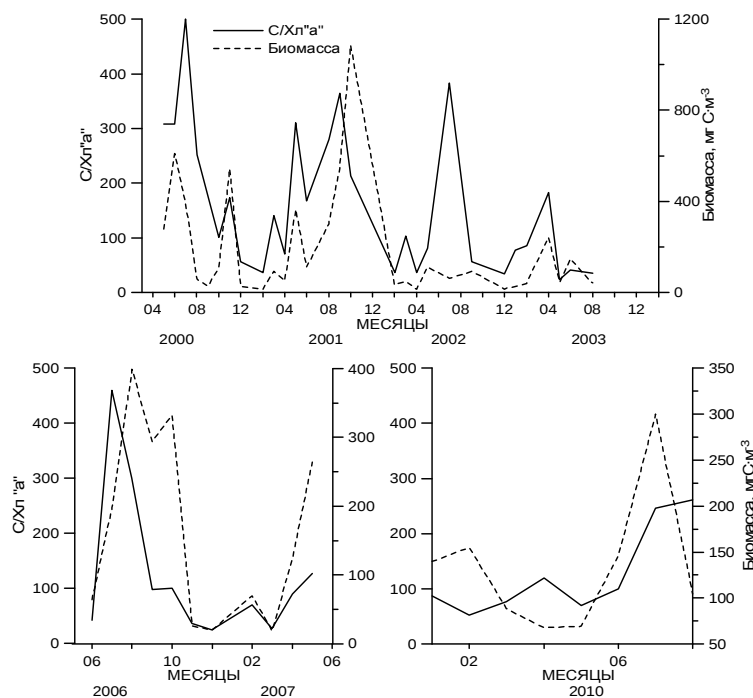


Рис. 2. Сезонные изменения отношения $C/\text{Хл}^{\text{“a”}}$ ($\text{мгС} \cdot \text{мг Хл}^{\text{“a”}^{-1}}$) и биомассы фитопланктона ($\text{мгС} \cdot \text{м}^{-3}$) в поверхностном слое Севастопольской бухты.

C. curvisetus (Cl.) [11, 12]. Весной и осенью на фоне максимальных значений биомассы фитопланктона получены промежуточные величины отношения органического углерода к хлорофиллу “а” (100 – 300). А его наибольшие значения (250 – 500) отмечены в период с июля по сентябрь. В это время наблюдались максимальные или близкие к максимальным величины интенсивности солнечной радиации ($40 - 60 \text{ Э}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{день}^{-1}$) и температуры воды ($\geq 20^\circ\text{C}$). При этом, в планктоне более 50 % биомассы нано- и микрофитопланктона составляли, как правило, динофитовые водоросли *Ceratium tripos* (O.F.Müll.) Nitzsch., *Ceratium furca* (Ehr.) Clap. Et Lachm, *Prorocentrum cordatum* (Ostf.) Dodge, *Scrippsiella trochoidea* (Stein) Balech., а содержание минеральных форм азота часто снижалось до аналитического нуля. В других бухтах и в открытом побережье у Севастополя в целом отмечены подобные изменения $C/Xл\text{“}a\text{”}$. Однако амплитуда этих изменений на разных станциях и в разные годы была неодинакова [11, 12].

Одинаковый характер сезонной изменчивости $C/Xл\text{“}a\text{”}$ в различных районах прибрежных вод моря позволяет представить сезонную динамику средних величин этого показателя по всему массиву полученных данных (рис.3, а). Видно, что в декабре среднее значение $C/Xл\text{“}a\text{”}$ было минимальным и составило $46 (\pm 19)$. Близкие величины наблюдались также в январе и феврале (в среднем 56 и 59 соответственно). Однако уже в начале весны отмечено заметное увеличение отношения. В марте этот показатель составил в среднем $80 (\pm 40)$, а к июню повысился до $166 (\pm 112)$. Максимальное среднее

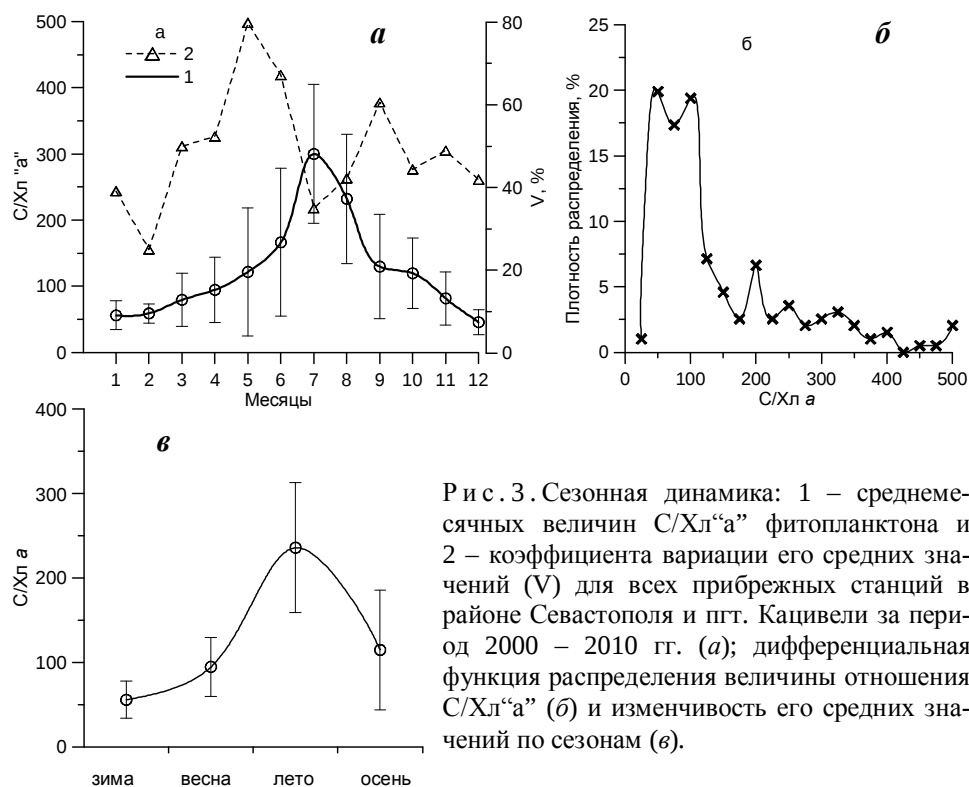


Рис.3.Сезонная динамика: 1 – средне-
месячных величин $C/Xл\text{“}a\text{”}$ фитопланктона и
2 – коэффициента вариации его средних зна-
чений (V) для всех прибрежных станций в
районе Севастополя и пгт. Кацивели за пери-
од 2000 – 2010 гг. (а); дифференциальная
функция распределения величины отношения
 $C/Xл\text{“}a\text{”}$ (б) и изменчивость его средних зна-
чений по сезонам (в).

значение наблюдалось в июле и составило $300 (\pm 105)$. В конце лета данный показатель начинает постепенно снижаться. Так, в августе его среднее значение было равно $232 (\pm 98)$, к сентябрю снизилось до $130 (\pm 79)$, а к ноябрю – до $82 (\pm 40)$. Наибольшая вариабельность отношения составил 80 и 60 % соответственно. Именно в эти периоды осуществлялась перестройка таксономического состава фитопланктона: от зимних форм к летним в мае и от летних к зимним в сентябре.

В целом характер сезонной изменчивости $C/Xл^a$ в прибрежных водах можно описать одновершинной кривой с летним максимумом. Амплитуда сезонной изменчивости данного отношения (по среднемесячным значениям) в исследованных водах достигала 6 раз. Подобная картина была получена для фитопланктона поверхностных вод в проливе Ла-Манш [13], где в течение ряда лет (с 1999 по 2002 гг.) выполнялись ежемесячные измерения концентрации хлорофилла и оценивалась биомасса фитопланктона в углеродных единицах, рассчитанная по объемам клеток водорослей. Здесь амплитуда сезонной изменчивости данного отношения составляла 4 – 5 раз. Близкие результаты по сезонной изменчивости $C/Xл^a$ получены для поверхностных вод Мирового океана из анализа спутниковым измерений [14]. Вполне вероятно, что в умеренных широтах характер сезонных изменений этого отношения в поверхностных водах Мирового океана одинаков, а ее амплитуда может изменяться в широких пределах.

Несмотря на широкую вариабельность отношения $C/Xл^a$ в исследованных нами водах, наибольшая плотность распределения данного показателя наблюдается в диапазоне его значений от 25 до 175, что соответствует основному максимуму на графике. А основной массив значений не превышал величину, равную 200 (рис.3, б).

Анализ средних значений отношения $C/Xл^a$, рассчитанных для каждого сезона за весь период исследований (с 2000 по 2010 гг.), показал, что в исследованных водах минимальные величины данного параметра отмечены в зимний период: 56 ± 23 (рис.3, в). Максимальные средние величины отношения наблюдались летом (220 ± 85), а промежуточные величины $C/Xл^a$ отмечены весной (98 ± 21) и осенью (110 ± 70).

Таким образом, на большом фактическом материале впервые для Черного моря установлены пределы изменчивости $C/Xл^a$ в нано- и микрофитопланктоне поверхностного слоя в течение года. Выявлен характер сезонной изменчивости этого показателя. Независимо от района работ, характер изменчивости $C/Xл^a$ одинаков для всех исследованных прибрежных районов.

Обобщение всего полученного массива данных показывает, что по сезонам изменяется не только таксономическая, но и размерная структура нано- и микрофитопланктона исследованных вод (табл.1). В зимний период доля динофитовых водорослей в суммарной биомассе нано- и микрофитопланктона минимальна и составляла в среднем 22 %. Остальную биомассу создавали преимущественно диатомовые водоросли. Летом этот показатель достигал 53 %. Весной и осенью получены промежуточные значения данного параметра. Подобный характер изменчивости отмечен и для средневзвешенного объема клеток водорослей ($V_{\text{средн.}}$). В зимний период во фракции нано- и микрофитопланктона были представлены самые мелкие клетки

Т а б л и ц а 1. Значения $C/X_{л}^{a}$, доля динофитовых водорослей в суммарной биомассе нано- и микрофитопланктона ($B_{Din.}$, %), средневзвешенный объем клеток ($V_{ср.дн.}$), а также некоторые сопутствующие параметры среды в прибрежных поверхностных водах в различные сезоны года.

$C/X_{л}^{a}$	$I,$ $\text{Э}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$	$T_{\text{воды}},$ $^{\circ}\text{C}$	$N-(\text{NO}_3+\text{NH}_4),$ мкМ	$B_{Din.},$ %	$V_{ср.дн.},$ мкм ³
зима ($n = 65$)					
56 ± 23	8 ± 5	9 ± 2	$5,6 \pm 4,9$	22 ± 21	2700 ± 2000
весна ($n = 60$)					
98 ± 21	16 ± 6	15 ± 6	$2,6 \pm 2,3$	34 ± 25	3700 ± 2500
лето ($n = 55$)					
220 ± 85	45 ± 15	23 ± 4	$1,2 \pm 1,1$	53 ± 28	15500 ± 15000
осень ($n = 40$)					
110 ± 70	14 ± 5	18 ± 3	$2,3 \pm 2,2$	33 ± 24	3900 ± 2700

(в среднем 2700 мкм^3). Наиболее крупные виды развивались летом, когда $V_{ср.дн.}$ было приблизительно в 5 раз больше. Вероятно, различия в таксономической и размерной структуре фитопланктона, оказывали влияние на изменчивость отношения $C/X_{л}^{a}$ в исследованных водах. Основой таких предположений служат экспериментальные исследования, выполненные на культурах. В соответствии с результатами экспериментов, при одинаковых условиях по свету и температуре и достаточном количестве биогенных веществ величина отношения $C/X_{л}^{a}$ у динофитовых видов, как правило, в 2 – 3 раза выше, чем у диатомовых [1, 2]. Кроме того, для динофитовых водорослей показано, что величина $C/X_{л}^{a}$ зависит не только от абиотических условий, но и биотических. Для многих видов динофитовых, имеющих собственную пигментную систему, помимо автотрофного способа питания выявлена способность к фаготрофии. В экспериментах на культурах показано, что многие из них, обладая пищевой вакуолью, осуществляют поглощение других видов водорослей и, в том числе, динофитовых [15]. При наличии подходящей пищи осуществление гетеротрофного питания одновременно с фотосинтезом может приводить к существенному изменению скорости фотосинтеза, скорости роста, а также отношения $C/X_{л}^{a}$ в клетках таких водорослей. Чаще всего это отношение при фаготрофном питании повышается.

Величина отношения $C/X_{л}^{a}$ зависит также от объема клеток водорослей. Показано, что в пределах одной таксономической группы водорослей, для которых объем клеток различался на несколько порядков, значения этого показателя возрастали в 2 – 3 раза по мере увеличения клеточного объема [4, 5]. Можно полагать, что самые высокие значения отношения следует ожидать у наиболее крупных представителей динофитовых водорослей.

Совершенно очевидно, что не только абиотические факторы, но таксономическая и размерная структура фитопланктона оказывают влияние на сезонную изменчивость $C/X_{л}^{a}$. Минимальные величины этого отношения, наблюдаемые в зимний период, сопряжены не только с наименьшей долей динофитовых водорослей в суммарной биомассе фитопланктона и наиболее

мелкими клетками, но и с минимальными значениями света и температуры, а также с наибольшим содержанием минеральных форм азота (нитратов и аммония) в воде (табл.1). Так, в зимний период интенсивность солнечной радиации составила в среднем $8 (\pm 5) \text{ Э}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$, температура – $9 (\pm 2) ^\circ\text{C}$, а суммарное содержание нитратов и аммония в воде было равно в среднем $5,6 (\pm 4,9) \text{ мкМ}$.

На фоне повышения от зимы к лету интенсивности солнечной радиации в среднем до $45 \text{ Э}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$ и температуры воды в среднем до $23 ^\circ\text{C}$ наблюдалось снижение содержания соединений азота приблизительно в 4,5 раза. Усиление света и снижение содержания азота в воде, а также доминирование в фитопланктоне наиболее крупных водорослей, относящихся чаще всего к динофитовым, вероятно, приводило к росту $C/Xл\text{“}a\text{”}$ от зимы к лету. В результате совместного действия факторов среды, а также изменений в размерной и таксономической структуре фитопланктона средние значения отношения $C/Xл\text{“}a\text{”}$ в летний период были в 4 раза выше, чем в зимний. В осенний и весенний периоды условия среды, а также таксономическая и размерная структура нано- и микрофитопланктона были приблизительно одинаковы. Поэтому средние величины $C/Xл\text{“}a\text{”}$ для этих периодов были близки (98 и 110 соответственно).

Дать количественную оценку совместного влияния факторов среды, а также таксономической и размерной структуры фитопланктона на сезонную изменчивость величин $C/Xл\text{“}a\text{”}$ достаточно сложно. Эту задачу мы попытались решить с помощью метода множественной регрессии. В анализ были включены результаты 234 параллельных определений $C/Xл\text{“}a\text{”}$, а также сопутствующих параметров, измеренных в прибрежных водах (табл.2). Учитывали возможное влияние на $C/Xл\text{“}a\text{”}$ света, температуры, содержания минерального азота (нитратов и аммония), средневзвешенного объема клеток фитопланктона, а также относительной доли динофитовых водорослей в его

Т а б л и ц а 2. Уравнения зависимости $C/Xл\text{“}a\text{”}$ от факторов среды, таксономической и размерной структуры фитопланктона для прибрежных поверхностных вод Черного моря в различные сезоны.

уравнения и область их применения				
I , $\text{Э}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$	T , $^\circ\text{C}$	$N-(\text{NO}_3+\text{NH}_4)$, мкМ	$B_{\text{Дин.}}$, $\%$	$V_{\text{средн.}}$, мкМ^3
зима: $C/Xл\text{“}a\text{”} = 3,091 \times I - 1,567 \times T + 0,083 \times B_{\text{Дин.}} + 33,663$ (1) $R^2 = 0,74$, $SE = \pm 9,29$, $F = 56,84$ при $p < 0,0001$, $n = 65$				
3 – 18	7 – 12	1,0 – 17,0	0 – 97	680 – 4800
лето: $C/Xл\text{“}a\text{”} = 73,639 \times N^{0,384} + 2,078 \times B_{\text{Дин.}} + 31,784 \times \ln(V_{\text{средн.}}) - 10,421 \times T$ (2) $R^2 = 0,70$, $SE = \pm 77,10$, $F = 28,32$ при $p < 0,0001$, $n = 68$				
30 – 60	20 – 28	0,1 – 4,2	1 – 96	770 – 100000
весна и осень: $C/Xл\text{“}a\text{”} = 60,488 \times N^{0,664} + 3,630 \times I - 0,406 \times T$ (3) $R^2 = 0,70$, $SE = \pm 45,33$, $F = 38,03$ при $p < 0,0001$, $n = 100$				
5 – 25	8 – 20	0,2 – 11,0	1 – 90	1300 – 12000

суммарной биомассе. Последняя величина была выбрана нами в качестве показателя, отражающего таксономическую структуру фитопланктона. С учетом особенностей изменчивости $C/Xл\text{“}a\text{”}$ по сезонам ее зависимость от факторов анализировали отдельно для зимнего, летнего и весенне-осеннего периодов. Было получено три статистически достоверных уравнения множественной регрессии для различных сезонов года, которые включают свет, температуру, содержание минерального азота и долю динофитовых водорослей в общей биомассе нано- и микрофитопланктона, а для лета и средневзвешенный объем клеток водорослей, так как в летний период наблюдалась максимальная изменчивость размеров клеток. В зимний период при достаточно высоких концентрациях минерального азота в воде (от 1 до 17 мкМ) его влияние на изменчивость отношения между органическим углеродом и хлорофиллом a в фитопланктоне не выявлена.

Вероятно, это обусловлено тем, что содержание минерального азота выше 1 мкМ не лимитирует рост фитопланктона, а следовательно, не влияет на отношение $C/Xл\text{“}a\text{”}$. Этот показатель изменялся в основном в результате вариабельности света и температуры. Тогда как таксономическая структура фитопланктона (доля динофитовых водорослей в суммарной биомассе), судя по значению коэффициента при этом параметре (0,083), влияла незначительно. Показано, что в целом отмеченные два фактора среды, а также таксономическая структура фитопланктона на 74 % определяли вариабельность отношения $C/Xл\text{“}a\text{”}$ в зимний период (уравнение (1)). Влияние объема клеток на исследуемое отношение не выявлено, что связано со слабой изменчивостью величин $V_{\text{средн.}}$ клеток фитопланктона в этот период. Полученное уравнение применимо только для конкретных условий среды, а также таксономической и размерной структуры фитопланктона, отмеченных в период исследований.

Летом изменчивость $C/Xл\text{“}a\text{”}$, по нашему мнению, не зависела от интенсивности падающей солнечной радиации, так как линейный участок, на котором данное отношение регулируется светом, наблюдается до интенсивностей ФАР около $20 - 25 \text{ Э}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$, а при дальнейшем усилении света слабо зависит от него [2]. Поэтому в диапазоне ФАР от 30 до $60 \text{ Э}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$ изменение данного отношения определялось в основном содержанием минерального азота в среде, температурой воды, долей динофитовых водорослей в суммарной биомассе нано- и микрофитопланктона, а также $V_{\text{средн.}}$ клеток водорослей (уравнение (2)). Последний параметр был наиболее изменчивым: средний объем клеток фитопланктона изменялся от 770 до 100000 мкм^3 . Вместе с азотом, температурой, долей динофитовых водорослей в суммарной биомассе нано- и микрофитопланктона объем клеток влиял на изменчивость отношения в течение лета. Получено, что все перечисленные факторы вместе определяют 70 % этой изменчивости. В весенний и осенний периоды, как следует из уравнения 3, 70 % общей изменчивости данного отношения связано со светом, температурой и содержанием азота в среде. Остальная доля изменчивости связана с другими неучтенными нами факторами.

Представленные выше три уравнения не являются универсальными и справедливы только при условиях, которые отмечены в период работ. Однако они позволяют заключить, что в море на фоне большой изменчивости

факторов среды и наличии существенных различий в таксономической и размерной структуре фитопланктона сезонная вариабельность отношения $C/Xл^a$ определяется совместным действием всех факторов, вклад которых в общую изменчивость отношения неодинаков в различные сезоны года.

Выводы. Впервые на большом фактическом материале определены границы изменчивости отношения $C/Xл^a$ в нано- и микрофитопланктоне Черного моря. Выявлена важная роль таксономической и размерной структуры фитопланктона в этой изменчивости.

Показана сезонная изменчивость этого отношения в нано- и микрофитопланктоне поверхностных прибрежных вод. Характер сезонной изменчивости $C/Xл^a$ в контрастных участках прибрежных районов моря одинаков. Его можно охарактеризовать одновершинной кривой с максимумом в летний период (220 ± 85) и минимумом в зимний (56 ± 23). Промежуточные величины $C/Xл^a$ наблюдались весной (98 ± 21) и осенью (110 ± 70).

Дана количественная оценка влияния света, температуры, биогенных веществ (минеральных форм азота), а также таксономической и размерной структуры фитопланктона на изменчивость этого отношения в прибрежных водах в различные сезоны. Роль этих факторов в изменчивости $C/Xл^a$ неодинакова по сезонам. Так, в течение зимнего периода 74 % изменчивости данного показателя можно объяснить совместным действием света, температуры и разным вкладом динофитовых водорослей в суммарную биомассу нано- и микрофитопланктона. В летний период содержание минеральных форм азота в воде, температура, а также доля динофитовых водорослей в суммарной биомассе и объем клеток водорослей вместе определяли 70 % изменчивости отношения $C/Xл^a$. В весенний и осенний периоды 70 % изменчивости $C/Xл^a$ было обусловлено действием света и температуры, а также разным содержанием минеральных соединений азота в воде.

Полученные результаты свидетельствуют о необходимости учета изменчивости величины отношения $C/Xл^a$ при оценке биомассы фитопланктона по концентрации хлорофилла a .

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. 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.— v.148.— P.187-200.
2. Finenko Z.Z., Hoepffner N., Williams R., Piontkovski S.A. Phytoplankton carbon to chlorophyll a ratio: response to light, temperature and nutrient limitation // *Морск. экол. журн.*— 2003.— т.2, № 2.— С.40-64.
3. Финенко З.З., Чурилова Т.Я., Ли Р.И. Вертикальное распределение хлорофилла и флуоресценции в Черном море // *Морск. экол. журн.*— 2005.— т.4, № 1.— С.15-45.
4. 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.— т.102.— С.108-122.
5. Menden-Deuer S., Lessard E. J. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms and other protist plankton // *Limnol. Oceanogr.*— 2000.— v.45.— P.569-579.
6. JGOFS Protocols. Protocols for the Joint Global Ocean Flux Study (JGOFS) Core Measurements. Manual and Guides, 1994.— v.29.— 100 p.

7. *Методы гидрохимических исследований основных биогенных элементов.*— М.: ВНИРО, 1988.— 119 с.
8. *Парсонс Т.Р., Такахаши М., Харгрейв В.* Биологическая океанография.— М.: Легкая и пищевая промышленность, 1982.— С.89-91.
9. *Стельмах Л.В., Куфтаркова Е.А., Бабич И.И.* Сезонная изменчивость скорости роста фитопланктона в прибрежных водах Черного моря (район Севастополя) // Морск. экол. журн.— 2009.— т.5, № 2.— С.74-87.
10. *Стельмах Л.В., Куфтаркова Е.А., Акимов А.И., Бабич И.И., Кожемяка А.Б.* Использование переменной флуоресценции хлорофилла *in vivo* для оценки функционального состояния фитопланктона // Системы контроля окружающей среды.— 2010.— вып.13.— С.263-268.
11. *Llewellyn C.A., Fishwick J.R., Blackford J.C.* Phytoplankton community assemblage in the English Channel: a comparison using chlorophyll *a* derived from HPLC-CHEMTAX and carbon derived from microscopy cell counts // J. Plankton Res.— 2005.— v.27.— P.103-119.
12. *Behrenfeld M.J., Falkowski P.G.* Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration // Limnol. Oceanogr.— 1997.— v.42.— P.1-20.
13. *Sherr E.B., Sherr B.F.* Heterotrophic dinoflagellates: a significant component of microzooplankton biomass and major grazers of diatoms in the sea // Mar. Ecol. Progr. Ser.— 2007.— v.352.— P.187-197.
14. *Finkel Z.V.* Light absorption and size scaling of light-limited metabolism in marine diatoms // Limnol. Oceanogr.— 2001.— v.46.— P.86-94.
15. *Fujiki T., Taguchi S.* Variability in chlorophyll *a* specific absorption coefficient in marine phytoplankton as a function of cell size and irradiance // J. Plankton Res.— 2002.— v.24.— P.859-874

Матеріал поступив в редакцію 05.03.2013 г.

АНОТАЦІЯ На основі результатів регулярних досліджень, виконаних протягом 2000 – 2010 рр., проведено розрахунки співвідношення між органічним вуглецем і хлорофілом "а" (C/Хл"а") для нано- і мікрофітопланктону поверхневого шару (0 - 0,5 м) прибережних вод Чорного моря в районі Севастополя та смт. Качивелі. Виконано аналіз сезонної мінливості цього показника та виявлено її основні закономірності. Незалежно від району робіт, характер мінливості C/Хл"а" однаковий для всіх досліджених прибережних районів. Його можна охарактеризувати одновершинною кривою з максимумом (в середньому 220) в літній період і мінімумом (в середньому 56) – в зимовий. Сезонна мінливість C/Хл"а" залежить не тільки від умов середовища, а й від таксономічної і розмірної структури фітопланктону. Отримані результати свідчать про необхідність врахування мінливості величини співвідношення C/Хл"а" при оцінці біомаси фітопланктону по концентрації хлорофілу "а".

ABSTRACT Based on the results of regular surveys carried out during 2000 – 2010, the relationship between organic carbon and chlorophyll "a" (C/Chl"a") was calculated for the nano- and microphytoplankton of surface layer (0 – 0,5 m) in the coastal waters of the Black Sea near Sevastopol and the village Kacively. The analysis of the seasonal variability of this indicator was conducted and its main regularities were identified. Regardless of the research area, the features of the variability of C/Chl"a" were the same for all the studied coastal areas. It can be described unimodal curve with a peak in summer (average 220) and minimum (average 56) - in the winter. Seasonal variability of C/Chl"a" depends not only on the environmental conditions, but also on the taxonomic and size structure of phytoplankton. The results suggest the need to consider the variability of the ratio C/Chl"a" for estimation of phytoplankton biomass on chlorophyll "a" concentration.