

## Оценка функциональной активности микробиальной «петли» в Черном море

А. В. Пархоменко

ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,  
Севастополь, Россия

e-mail: parkhomenko.46@mail.ru

### Аннотация

Анализируются биотические взаимодействия – соревнование (конкуренция), хищничество и комменсализм – между основными компонентами микробиальной «петли» в летнее и зимнее время в верхнем перемешанном слое пелагиали Черного моря. В летний период во взаимодействии между бактериями и фитопланктоном в условиях дефицита фосфата в среде отмечался высокий вклад бактерий и фитопланктона в суммарное усвоение фосфата микропланктоном (47 и 53 % соответственно), что указывает на жесткую конкуренцию бактерий и фитопланктона в усвоении этого вещества. Высокая суммарная скорость усвоения фосфата бактериями и фитопланктоном ( $119 \cdot 10^{-4}$  мкМ $\cdot$ ч $^{-1}$ ) и низкие его концентрации в верхнем перемешанном слое обеспечивали малое время его оборота (1.9 ч), что способствовало ускоренному рециклингу фосфата в этом слое. Во взаимодействии хищник – жертва между простейшими и пикофракцией (бактерии + пикофитопланктон) отмечалась высокая удельная скорость экскреции фосфата простейшими (зоофлагелляты, инфузории), что свидетельствует об их активном участии в выедании бактерий, пикофитопланктона и гетеротрофного нанопланктона. Это указывает на высокую функциональную активность микробиальной «петли». В зимний период в верхнем перемешанном слое над пикноклином при температуре 5.5–10 °С продукция и коэффициент  $P/B$  за сутки бактерий, пикофитопланктона, зоофлагеллят и инфузорий относительно летнего периода резко снижались. Исключение составляли высокие показатели биомассы и продукции фитопланктона. Вклад пикофракции (бактерии + пикофитопланктон) в суммарное усвоение фосфата относительно летнего периода снижался до 8 %. Средняя суммарная скорость усвоения фосфата микропланктоном относительно летнего периода уменьшалась до  $15 \cdot 10^{-4}$  с интервалом  $(9-24) \cdot 10^{-4}$  мкМ $\cdot$ ч $^{-1}$ . При этом время оборота фосфата в верхнем перемешанном слое возрастало до 38 ч, что указывает на замедление его рециклинга и низкий уровень функциональной активности МП. Анализ данных позволяет заключить, что усвоение биогенных веществ бактериями и фитопланктоном и их экскреция простейшими подвержены сезонным колебаниям, которые необходимо учитывать при расчете годового баланса вещества и энергии в пелагиали Черного моря.

**Ключевые слова:** Черное море, микробиальная петля, бактерии, простейшие, пикофитопланктон, нанопланктон, усвоение фосфата, экскреция фосфата

© Пархоменко А. В., 2026



Контент доступен по лицензии Creative Commons Attribution-Non Commercial 4.0 International (CC BY-NC 4.0)

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-Non Commercial 4.0 International (CC BY-NC 4.0) License

**Благодарности:** исследование выполнено в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Трансформация структуры и функций экосистем морской пелагиали в условиях антропогенного воздействия и изменения климата» (№ госрегистрации 124030400057-4).

**Для цитирования:** Пархоменко А. В. Оценка функциональной активности микробальной «петли» в Черном море // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. 2026. № 2. С. 57–75. EDN PIVBVA.

## Features of the Functioning of the Microbial “Loop” in the Black Sea

A. V. Parkhomenko

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russia  
e-mail: parkhomenko.46@mail.ru

### Abstract

The article analyses biotic interactions (competition, predation and commensalism) between the main components of the microbial “loop” during summer and winter in the upper mixed layer of the Black Sea pelagic zone. In summer, the interaction between bacteria and phytoplankton in a phosphate-deficient environment resulted in a high contribution of bacteria and phytoplankton to the total phosphate uptake by microplankton, which was 47% and 53%, respectively, indicating a strong competition between bacteria and phytoplankton for uptake of this nutrient. The high total rate of phosphate uptake by bacteria and phytoplankton ( $119 \cdot 10^{-4} \mu\text{M} \cdot \text{h}^{-1}$ ) and its low concentrations in the upper mixed layer ensured a short turnover time of 1.9 hours, which contributed to accelerated phosphate recycling in this layer. In the interaction (predator–prey) between protozoa and picofraction (bacteria + picophytoplankton), high values of the specific rate of phosphate excretion by protozoa (zooflagellates, ciliates) were noted. This suggests their active participation in the consumption of bacteria, picophytoplankton and heterotrophic nanoplankton, thus indicating the high functional activity of the microbial “loop”. In winter, in the upper mixed layer above the pycnocline, at a temperature of 5.5–10°C, the production and daily coefficient P/B of bacteria, picophytoplankton, zooflagellates, and ciliates decreased significantly compared to the summer period, with the exception of high levels of phytoplankton biomass and production. The contribution of the picofraction (bacteria + pico-phytoplankton) to the total phosphate uptake decreased to 8% compared to summer. The average total rate of phosphate uptake by microplankton decreased to  $15 \cdot 10^{-4} \mu\text{M} \cdot \text{h}^{-1}$  relative to the summer period, with an interval of  $9 \cdot 10^{-4}$ – $24 \cdot 10^{-4} \mu\text{M} \cdot \text{h}^{-1}$ . At the same time, the phosphate turnover time in the upper mixed layer increased to 38 hours, indicating a slowdown in its recycling and a low level of functional activity in the microbial “loop”. A data analysis suggests that the uptake of nutrients by bacteria and phytoplankton and their excretion by protozoa are subject to seasonal fluctuations, which should be taken into account when calculating the annual balance of matter and energy in the Black Sea pelagic zone.

**Keywords:** Black Sea, microbial loop, bacteria, protozoa, picophytoplankton, nanophytoplankton, phosphate uptake, phosphate excretion

**Acknowledgments:** The study was carried out under IBSS state research assignment “Transformation of the structure and functions of marine pelagic ecosystems under conditions of anthropogenic impact and climate change” (state registration number 124030400057-4).

**For citation:** Parkhomenko, A.V., 2026. Features of the Functioning of the Microbial “Loop” in the Black Sea. *Ecological Safety of Coastal and Shelf Zones of Sea*, (2), pp. 57–75.

## Введение

В последние десятилетия изучению роли и взаимодействия микробных сообществ (вирусы, бактерии, пико-, нанофитопланктон и простейшие) уделяется большое внимание, поскольку результаты этих исследований позволяют глубже понять механизм функционирования планктонного сообщества в морских и пресноводных водоемах [1–8]. Общепризнанная концепция микробиальной «петли» (МП), разработанная в статье [9], значительно расширила представления о классической линейной пищевой цепи (ЛПЦ). К составляющим МП относятся: пико- и нанофитопланктон, гетеротрофные бактерии, простейшие (гетеротрофные флагелляты и инфузории) и вирусы [9–11]. Из обобщений [6, 10] следует, что микробиальная пищевая цепь является неотъемлемой частью морской и пресноводной пелагической ЛПЦ в передаче вещества и энергии. При этом гетеротрофные бактерии и простейшие признаются отдельными трофическими звеньями микробиальной пищевой цепи: они служат промежуточным элементом в трансформации вещества от автотрофных организмов к метазойному планктону. Перед тем как поступить в ЛПЦ, основная часть органического вещества трансформируется в процессе трофических взаимоотношений между основными компонентами МП (пико- и нанофитопланктон, гетеротрофные бактерии и простейшие) [11–13].

Наряду с фитопланктоном, гетеротрофные бактерии также активно участвуют в усвоении и круговороте биогенных элементов (азота и фосфора). Простейшие, выедавая бактерий и пикофитопланктон вместе с накопленными ими биогенными веществами, трансформируют органическое вещество до минеральных форм азота и фосфора с последующим их выделением во внешнюю среду и тем самым оказывают влияние на рециклинг биогенных элементов [6]. Следовательно, одна из важнейших функций МП – повышение уровня рециклинга биогенных элементов в условиях их низких концентраций в среде, а также благодаря малым размерам бактерий, пико-, нанофитопланктона и простейших, что обеспечивает этим организмам высокий уровень интенсивности обмена [14]. В зависимости от сезонной изменчивости суммарная скорость усвоения минеральных форм азота и фосфора бактериями и фитопланктоном и концентрации этих элементов в среде, скорость экскреции простейшими, а также время оборота биогенных элементов в эвфотической зоне могут изменяться в диапазоне от нескольких дней до нескольких часов. Это может служить показателем ускорения или замедления рециклинга биогенных элементов в пелагиали Черного моря [15].

Усвоение фосфата бактериями и разными фракциями фитопланктона и его экскреция простейшими взаимосвязаны и зависят от физиологической активности этих организмов, которые обеспечивают в течение года ускорение или замедление рециклинга биогенных элементов и, как следствие, тот или иной уровень функциональной активности МП. Следует отметить, что до настоящего времени сезонную изменчивость интенсивности взаимодействия между основными компонентами МП и ее функциональной активности в пелагиали Черного моря почти не исследовали.

Цель работы – оценить сезонную изменчивость функциональной активности МП в пелагиали Черного моря на основе собственных данных о скорости усвоения фосфата бактериями, пико-, нано- и микрофитопланктоном

и экскреции фосфата простейшими, а также с учетом литературных данных, характеризующих структурно-функциональные показатели бактерий, фитопланктона и простейших.

### **Материалы и методы исследования**

В исследовании усвоения фосфата различными размерными фракциями микропланктона (бактерии + фитопланктон) в открытой части Черного моря в условиях, близких *in situ*, использованы собственные данные, полученные для летнего [16] и зимнего [17] периодов. Материалом для изучения послужил микропланктон в пробах воды, отобранных с различных горизонтов эвфотической зоны с помощью кассеты 10-литровых батометров зондирующего комплекса *MARK-III*. Методы отбора проб воды, условия экспонирования опытных склянок, фильтрация проб воды с помощью мембранных фильтров с разным размером пор и учетом вакуумного разряжения, подготовка проб с радиоактивным фосфором, эффективность измерения радиоактивности  $^{32}\text{P}$  на разных радиометрических установках и оценка скорости усвоения фосфата микропланктоном подробно изложены в работах [18–23].

В данной работе принято, что фракция микропланктона, осевшая на фильтрах с размером пор 0.2–1.5 мкм, условно соответствовала бактериям; на фильтрах с размером пор 0.2–3 мкм – пикофракции (бактерии + пикофитопланктон); 3–20 мкм – нанофитопланктону; на капроновом сите с размером ячеек более 20 мкм – микрофитопланктону.

Скорость усвоения фосфата различными фракциями микропланктона оценивали радионуклидным методом с использованием радиоактивного  $^{32}\text{P}$  в форме ортофосфорной кислоты без изотопного носителя с учетом ряда методических особенностей [15, 18, 19–22]. В зимний период радиометрию мембранных фильтров и проб воды, помещенных в стандартные радиометрируемые флаконы объемом 20 мл (виалы), выполняли на автоматическом жидкостно-сцинтилляционном анализаторе *1219-Rack Beta* фирмы *LKB Wallac* с использованием сцинтилляционной жидкости *OptiPhase Hisafe II* при 95%-ной эффективности регистрации бета-частиц, испускаемых при распаде ядер  $^{32}\text{P}$ . В летний период радиоактивность проб воды и мембранных фильтров измеряли на установке ПСО2-0.8 с газоразрядным торцевым счетчиком СБТ-13 в свинцовом домике ДС-000 при эффективности регистрации  $^{32}\text{P}$  не более 45 % (URL: <https://works.doklad.ru/view/14BuMVjpSUo/5.html>).

В исследованиях метаболизма фосфора у микропланктона часто применялся метод измерения  $^{32}\text{P}$  с газоразрядным и сцинтилляционным счетчиками, поэтому возникла необходимость сравнить полученные данные с помощью этих счетчиков и рассчитать абсолютную скорость усвоения фосфора бактерио- и фитопланктоном. С этой целью в методической работе [21] мы провели эксперименты по измерению радиоактивности  $^{32}\text{P}$  в одних и тех же пробах воды и мембранных фильтрах. Изучалось влияние: объема аликвоты воды, внесения сцинтилляционной жидкости (а также ее отсутствия), объема профильтрованной воды, условий радиометрии мембранных фильтров (с подложкой и без нее при различной геометрии счета). Измерения выполняли на газоразрядном торцевом счетчике СБТ-13 и сцинтилляционном анализаторе (*1219-Rack Beta*) – как с добавлением сцинтилляционной жидкости в радиометрируемые флаконы, так и без нее.

Анализ этих данных показал, что в настоящее время могут быть использованы три технических способа измерения  $^{32}\text{P}$  в исследуемых пробах при соблюдении идентичных условий регистрации  $^{32}\text{P}$  в воде и на фильтре с микропланктоном. Однако следует учитывать, что при регистрации  $^{32}\text{P}$  на газоразрядном торцевом счетчике СБТ-13 необходимо обеспечить не только соответствующую геометрию счета аликвоты воды и фильтров с микропланктоном, но и идентичные для них условия по обратному рассеиванию бета-частиц. Это достигается с помощью одинаковых по толщине (0.5 мм) алюминиевых подложек для мембранных фильтров и аликвот воды. При этом оценка сходимости баланса (когда радиоактивность воды до фильтрации равна сумме радиоактивностей фильтра и фильтрата по радиометрии  $^{32}\text{P}$ ), полученная на газоразрядном комплексе РПС, давала удовлетворительные оценки погрешности счета – 1.19 ( $\pm 0.11$ ) [19]. Аналогичные оценки получены и при радиометрии  $^{32}\text{P}$  на сцинтилляционном анализаторе (1219-*Rack Beta*) мембранных фильтров с микропланктоном и аликвоты воды (объемом до 1.0 мл) без внесения сцинтилляционной жидкости (эффект Черенкова) в радиометрируемые флаконы. Такой же результат получен при измерении  $^{32}\text{P}$  на сцинтилляционном детекторе при добавлении 10 мл сцинтиллятора. Однако в этом случае аликвоту воды (объемом не более 0.1 мл) необходимо наносить на такой же мембранный фильтр, который используется при фильтрации микропланктона. Это позволит создать идентичные условия регистрации  $^{32}\text{P}$  в воде и на мембранном фильтре с микропланктоном [19].

При нарушении идентичности условий радиометрии аликвот воды и мембранных фильтров с микропланктоном результаты измерений  $^{32}\text{P}$  на газоразрядном торцевом счетчике, по сравнению с данными, полученными на сцинтилляционном детекторе без внесения сцинтилляционной жидкости в радиометрируемые флаконы, могут быть занижены в 1.19 ( $\pm 0.11$ ) раза, а с внесением 10 мл сцинтиллятора – в 1.82 ( $\pm 0.36$ ) раза [19].

В связи с изложенным выше выявленные методические нюансы при измерении  $^{32}\text{P}$  на газоразрядном и сцинтилляционном счетчиках автор учитывал при обобщении данных газоразрядного устройства, чтобы корректно определить скорость усвоения фосфата микропланктоном в летний период.

Эту скорость за время экспозиции опытных склянок в условиях, близких к *in situ*, рассчитывали по изменению радиоактивности фосфата на фильтрах по формуле [22, 24]

$$V = (r - r_1) \cdot P / (R \cdot U \cdot t), \quad (1)$$

где  $V$  – скорость усвоения фосфата микропланктоном,  $\text{мкМ} \cdot \text{ч}^{-1}$ ;  $r$  – радиоактивность  $^{32}\text{P}$ , зарегистрированная на фильтрах с микропланктоном после экспозиции опытных склянок,  $\text{имп} \cdot \text{мин}^{-1}$ ;  $r_1$  – радиоактивность  $^{32}\text{P}$ , сорбированная на фильтрах и планктонных организмах (при внесении сулемы в склянки),  $\text{имп} \cdot \text{мин}^{-1}$ ;  $R$  – радиоактивность  $^{32}\text{P}$  в воде в начальный момент времени,  $\text{имп} \cdot \text{мин}^{-1} \cdot \text{л}^{-1}$ ;  $P$  – концентрация фосфата в морской воде,  $\text{мкМ}$ ;  $U$  – объем профильтрованной воды, л;  $t$  – время экспозиции опытных склянок, ч.

Время оборота фосфата в исследуемом слое рассчитывали как отношение концентрации фосфата в морской воде к скорости его усвоения микропланктоном. Концентрацию фосфата в морской воде измеряли стандартным

методом<sup>1)</sup>. В летний период, когда в зоне фотосинтеза наблюдался дефицит фосфата, для его измерения использовали метод изотопного разбавления [25].

В основу расчета экскреции фосфата гетеротрофными организмами были положены литературные данные о размерно-видовой структуре зоопланктона, полученные в открытой части Черного моря [26]. Для оценки вклада различных систематических групп зоопланктона в суммарную экскрецию фосфата использовали литературные данные о среднем весе массовых видов зоопланктона, среднем весе животных, входящих в ту или иную трофэкологическую группу, и их биомассе. В этих работах зоопланктон был представлен в виде трофэкологических групп, объединенных по характеру питания и относительно однородных по размеру: простейших (*a*), нанофагов (*f*), эврифагов (*v*), ойтон (*s*), сагитт (*p*), ноктилюк (*n*), плевробрахий (*q*<sub>1</sub>), аурелий (*q*<sub>2</sub>), мнемнопсиса (*q*<sub>3</sub>) [26]. Скорость экскреции фосфата планктонными животными рассчитывали на основе экспериментально установленного равенства интенсивности обмена, измеренной по скорости потребления кислорода и скорости экскреции фосфата [27]. Суммарную скорость экскреции фосфата планктонными животными  $E_{\text{ф}}$  (мг Р·м<sup>-2</sup>·сут<sup>-1</sup>) рассчитывали по формуле [28]

$$E_{\text{ф}} = \sum_{i=a}^q R_i \cdot N_i \cdot Z_i \cdot F_i, \quad (2)$$

где  $R_i$  – суточные траты на обмен для среднего веса одной особи, мкал·экз.<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>;  $i$  – индекс трофэкологической группы животных, к которой принадлежит особь;  $N_i$  – биомасса организмов в трофэкологических группах, мг·м<sup>-2</sup>;  $Z_i$  – содержание фосфора на единицу веса особи и ее калорийности, мг Р·мг<sup>-1</sup>·мкал<sup>-1</sup>;  $F_i$  – температурная поправка, которую вводили при расчете интенсивности обмена гетеротрофных организмов из разных трофэкологических групп зоопланктона с учетом их обитания в слоях над и под термоклином и рассчитывали по формуле  $F = Q_{10}^{(t-20)/10}$ ,  $Q_{10} = 2.25$ .

### Результаты и обсуждение

Как видно на схеме (рисунок), МП является неотъемлемой частью классической ЛПЦ и расширяет возможности исследования трансформации и передаче вещества и энергии в ЛПЦ на высшие трофические уровни [11]. Согласно концептуальным положениям МП, интенсивность взаимодействия между основными ее компонентами оценивали с учетом трех типов биотических взаимоотношений: соревнования (конкуренция), хищничества и комменсализма [9]. Соревнование рассматривали как взаимодействие в ветви МП между гетеротрофными бактериями и пико-, нано- и микрофитопланктоном при усвоении фосфата, а хищничество – как взаимодействие в ветви между простейшими (зоофлагелляты + инфузории) и пикофракцией (бактерии + пикофитопланктон). Комменсализм определяли как взаимодействие в ветви МП между гетеротрофными бактериями, пикофитопланктоном и простейшими, связанное с усвоением фосфата, который выделяется простейшими и бактериями при трансформации растворенного органического вещества (РОВ), а также фитопланктоном – как прижизненно, так и при отмирании и распаде его клеток.

---

<sup>1)</sup> Методы гидрохимических исследований океана / под ред. О. К. Бордовского, В. Н. Иваненкова. Москва : Наука, 1978. 271 с.

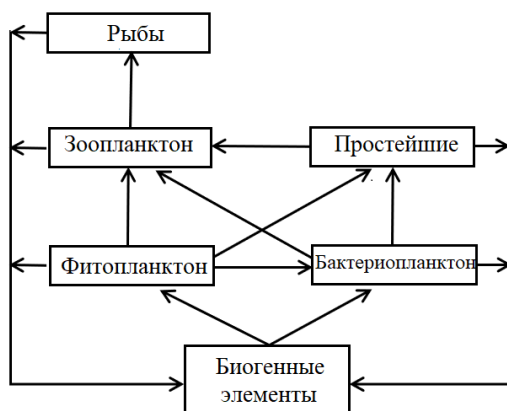


Схема МП и ее связь с классической ЛПЦ (по [11])

Diagram of the microbial “loop” and its connection with the classical linear food chain (according to [11])

*Взаимодействие в ветви МП между гетеротрофными бактериями и пико-, нано-, микрофитопланктоном при усвоении фосфата в летний период.* В летнее время в пелагиали Черного моря наблюдается четко выраженный термоклин, ограничивающий поступление биогенных веществ в верхний перемешанный слой (ВПС). Как следствие, в верхнем слое 0–40 м наблюдались малые концентрации биогенных веществ, в частности фосфата, изменяющиеся в интервале 0.02–0.07 мкМ [4]. На этом фоне анализ многолетних данных в слое 0–100 м показал, что вертикальные профили скорости суммарного усвоения фосфата микропланктоном (бактерии + фитопланктон) независимо от сезона имели общий характер [15]. В летний период в ВПС пелагиали Черного моря средняя скорость усвоения фосфата микропланктоном составляла  $119 \cdot 10^{-4}$ , варьируя в интервале  $(51–193) \cdot 10^{-4}$  мкМ·ч<sup>-1</sup>, время его оборота – 1.9 ч. В слое термоклина среднее значение этого показателя снижалось и составляло  $(72 \pm 27) \cdot 10^{-4}$  мкМ·ч<sup>-1</sup>, а в холодном промежуточном слое на глубинах 40 и 50–100 м значение понижалось до минимума –  $(5 \pm 3) \cdot 10^{-4}$  мкМ·ч<sup>-1</sup> [15].

Из анализа полученных летом в ВПС данных о вкладе гетеротрофных бактерий, пико-, нано- и микрофитопланктона в суммарное усвоение фосфата микропланктоном (бактерии + фитопланктон) следует, что вклад бактериальной фракции размером 0.2–1.5 мкм составлял 47 %, а пикофракции (бактерии + пикофитопланктон) размером 0.2–3 мкм – 62 % (таблица) [15, 16]. Вклад пикофитопланктонной фракции (1.5–3 мкм) рассчитывали как разность между вкладом пикофракции (бактерии + пикофитопланктон) и вкладом бактериальной фракции (0.2–1.5 мкм). При этом вклад фракций пико- нано- и микрофитопланктона в суммарное усвоение фосфата составлял 15, 33 и 5 % соответственно, а доля бактериальной фракции была выше, чем вклад пико-, нано- и микрофитопланктона в 3.1, 1.4 и 9.4 раза соответственно (таблица). Это указывает на жесткую конкуренцию в усвоении фосфата между гетеротрофными бактериями и пико-, нано-, микрофитопланктоном.

В суммарном усвоении фосфата микропланктоном на долю бактерий приходилось 47 %, на долю фитопланктона – 53 %. Аналогичные соотношения (доля бактерий – от 50 до 96 %) получены в пресноводных и океанических водах, бедных биогенными веществами [24, 29, 30]. Вероятно, отношение вклада бактерий и фитопланктона в суммарное усвоение биогенных веществ в течение годового цикла зависит от ряда таких факторов, как температура воды,

Средние значения суммарного усвоения фосфата бактерио- и фитопланктоном ( $V$ ,  $\mu\text{M}\cdot\text{ч}^{-1}$ ) и их вклада (%) в верхнем перемешанном слое пелагиали Черного моря в летний и зимний периоды

Average values of total phosphate uptake by bacterio- and phytoplankton ( $V$ ,  $\mu\text{M}\cdot\text{h}^{-1}$ ) and their contribution (%) in the upper mixed layer of the Black Sea pelagic zone in summer and winter

Фракция / Fraction	Летний период / Summer		Зимний период / Winter	
	$V\cdot 10^{-4}$	Вклад / Contribution	$V\cdot 10^{-4}$	Вклад / Contribution
Бактерии и фитопланктон суммарно (более 0.2 мкм) / Total bacteria and phytoplankton (over 0.2 $\mu\text{m}$ )	119.0	100	15.00	100
Пикофракция (бактерии + пикофито- планктон) (0.2–3 мкм) / Picofraction (bacteria + picophyto- plankton) (0.2–3 $\mu\text{m}$ )	73.7	62	1.20	8
В том числе / Including:				
бактериальная (0.2–1.5 мкм) / bacterial (0.2–1.5 $\mu\text{m}$ )	55.9	47	0.75	5
пикофитопланктонная (1.5–3 мкм) / picophytoplankton (1.5–3 $\mu\text{m}$ )	17.8	15	0.45	3
Нанофитопланктонная (3–20 мкм) / Nanophytoplankton (3–20 $\mu\text{m}$ )	39.3	33	4.35	29
Микрофитопланктонная (более 20 мкм) / Microphytoplankton fraction (over 20 $\mu\text{m}$ )	6.0	5	9.45	63

П р и м е ч а н и е : Сведения о вкладе размерных фракций в суммарное усвоение фосфата бактериями и фитопланктоном даны по [16, 17].

N o t e : Information on the contribution of size fractions to the total uptake of phosphate by bacterial and phytoplankton according to [16, 17].

интенсивность света, содержание биогенных веществ, концентрации РОВ и атомарного отношения С : N и С : P в нем. Эти факторы влияют на физиологическую активность гетеротрофных бактерий и размерно-видовую структуру фитопланктона [15, 31].

Гетеротрофные бактерии обладают рядом структурно-физиологических особенностей, обеспечивающих им высокий уровень усвоения фосфата относительно фитопланктона в теплый период года, когда в водах наблюдается дефицит биогенных веществ. К таким особенностям можно отнести: высокое отношение поверхности клетки к объему у бактерий; наличие активных транспортных систем; двукратное превышение содержания внутриклеточного фосфора по сравнению с клетками фитопланктона (в среднем 3 % на сухую массу); высокий темп роста и короткий жизненный цикл бактерий [6, 24].

Гетеротрофные бактерии не только участвуют в трансформации РОВ и взвешенного органического вещества (ВОВ) до неорганических форм азота и фосфора с последующим выделением их в среду, но и при определенных условиях способны активно усваивать эти биогенные элементы из среды. При высоких значениях отношений  $C : N$  и  $C : P$  в РОВ, указывающих на малое содержание азота и фосфора в РОВ и дефицит биогенных веществ в среде, скорость усвоения фосфатов и аммония гетеротрофными бактериями повышается, а скорость минерализации этих элементов понижается [32].

Наиболее эффективное использование субстрата при минимальной его концентрации в среде достигается вследствие увеличения отношения поверхности организмов к их объему [33]. Исследования в весенне-летний и осенний периоды показали, что на большинстве горизонтов кислородной зоны в пелагиали Черного моря высокие значения этого показателя были характерны для бактерий, поскольку средний объем их одиночных клеток изменялся в пределах  $0.065\text{--}0.256\text{ мкм}^3$  (в среднем  $0.097\text{ мкм}^3$ ) [34]. В то же время биомасса фитопланктона формировалась в основном за счет кокколитофорид и динофлагеллят со средним объемом  $456\text{ мкм}^3$  [35, 36]. Из сравнения видно, что средний объем клеток бактерий значительно меньше объема клеток фитопланктона, при этом содержание фосфора в бактериальных клетках почти в два раза выше, чем в клетках фитопланктона. Это означает, что в летний период преимущество бактерий в усвоении фосфата обеспечивается как высоким отношением их поверхности к объему, так и большей, чем у фитопланктона, потребностью в усвоении фосфата. Вероятнее всего, летом в эвфотической зоне пелагиали Черного моря в условиях дефицита фосфата значительная доля этого элемента усваивается гетеротрофными бактериями. Это сопровождается конкуренцией между бактериями и пико-, нано- и микрофитопланктоном в процессе усвоения фосфата и малым временем оборота –  $1.9\text{ ч}$  [15].

В верхнем слое эвфотической зоны структурно-физиологические показатели бактерий характеризовались высокими значениями: продукция варьировала в среднем от  $20$  до  $50\text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}\cdot\text{сут}^{-1}$ , а удельная продукция ( $P/B$ ) – от  $0.5$  до  $0.7\text{ сут}^{-1}$ , что указывает на высокий уровень физиологической активности бактерий [1]. С увеличением глубины в слое  $40\text{--}100\text{ м}$ , соответствующем зоне дефицита кислорода и ХПС, продукция бактерий снижалась в  $10\text{--}50$  раз до  $2\text{--}8\text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}\cdot\text{сут}^{-1}$ , а коэффициент  $P/B$  изменялся в пределах  $0.05\text{--}0.1$  [1].

В летний и раннеосенний периоды в Черном море биомассу фитопланктона в основном формировали перидиниевые ( $20\text{--}75\%$ ) и мелкие жгутиковые водоросли ( $10\text{--}60\%$ ). По численности преобладали кокколитофориды, но их вклад в суммарную биомассу был небольшим и составлял только  $20\%$  [35]. Среднемесячные значения продукции фитопланктона в июне – сентябре составляли соответственно  $270, 340, 340, 390\text{ мг С}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$  при среднем  $335\text{ мг С}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$  для открытой части Черного моря [37]. Там же коэффициент  $P/B$  фитопланктона за сутки, рассчитанный по средним за июль – сентябрь значениям первичной продукции ( $400\text{ мг С}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сут}^{-1}$ ) и биомассы ( $714\text{ мг С}\cdot\text{м}^{-2}$ ), составил  $0.56\text{ сут}^{-1}$  [38].

Как видно из приведенных данных, в летний период, несмотря на дефицит биогенных элементов в эвфотическом слое, структурно-физиологические

показатели биомассы, первичной продукции и коэффициента  $P/B$  за сутки были высокими, что указывает на относительно высокий физиологический уровень фитопланктона. Вероятно, поэтому в летний период в верхнем прогревом слое в ветви МП, где взаимодействуют бактерии и разные фракции фитопланктона, гетеротрофные бактерии выполняют ключевую роль в трансформации органического углерода (от 40 до 80 %), создаваемого первичными продуцентами [39]. Не менее значим вклад бактерий и в усвоение фосфата: на них приходится до 47 % от суммарного его поглощения микропланктоном (таблица). В условиях дефицита в эвфотическом слое основная роль бактерий состоит не в регенерации неорганических соединений азота и фосфора, а в их усвоении из среды и передаче по микробальной трофической цепи простейшим в виде частиц, обогащенных этими элементами.

*Взаимоотношения хищник – жертва в ветви МП между простейшими и пикофракцией (бактерии + пикофитопланктон) в летний период.* По литературным данным, в состав простейших в пелагиали Черного моря входят: бесцветные жгутиконосцы, инфузории и амёбы. Наибольшую численность среди бесцветных жгутиконосцев в открытых морях формируют гетеротрофные (бесхлорофильные) или миксотрофные представители классов Phytomastigophorea и Zoomastigophorea [40].

В весенне-летний и осенний периоды в аэробной зоне открытой части Черного моря биомасса гетеротрофных нанофлагеллят (зоофлагелляты и динофлагелляты) (менее 10 мкм), а также мелких (менее 25 мкм) и крупных (свыше 25 мкм) инфузорий в слое 0–100 м сосредоточена преимущественно в слое 0–50 м [41–44]. В летний период основная биомасса гетеротрофных нанофлагеллят размером менее 10 мкм в слое 0–50 м достигала  $70 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ . Ниже термоклина, в слое 50–100 м, при снижении температуры с 10 до 7 °С биомасса зоофлагеллят снижалась от 10 до  $2 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$  (в ядре ХПС) [41]. В более поздних исследованиях аналогичный характер вертикального распределения продукции гетеротрофных нанофлагеллят отмечался и в весенне-летний и осенний периоды [43].

В целом такой же характер вертикального распределения численности и биомассы наблюдался и для инфузорий, поскольку сообщество инфузорий было сосредоточено в основном в слое 0–50 м и составляло 88.4–96.0 % от суммарной численности и 79.4–96.3 % от суммарной биомассы в толще вод кислородной зоны моря. При этом крупные цилиаты (более 25 мкм) с голозойным типом питания преобладали над остальными размерными группами инфузорий. Осенью их биомасса в слое 0–50 м составляла 51.3 %, а с мая по июнь – 28.1–66.6 % суммарной биомассы инфузорий в столбе воды [44].

Согласно литературным данным, в аэробной зоне открытой части Черного моря характер вертикального распределения инфузорий может определяться: 1) наличием доступной пищи (ее недостаток ограничивает вертикальное распределение инфузорий в слое 0–100 м); 2) способностью инфузорий совершать вертикальные миграции [44]; 3) влиянием низких температур (7–10 °С) в слое 50–100 м на физиологическую активность простейших [26]. Подтверждением влияния температуры на вертикальное распределение простейших могут служить немногочисленные структурно-физиологические показатели простейших, полученные для гетеротрофных нанофлагеллят летом

(июнь) в верхнем слое (0–44 м) и слое 50–70 м Черного моря (его открытой части), различающихся по температурному режиму [42]. Средние значения биомассы, продукции и коэффициента  $P/B$  гетеротрофного нанопланктона в слое 0–44 м составляли  $16.2 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$ ,  $11.1 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}\cdot\text{сут}^{-1}$ ,  $0.68$  соответственно. Однако с увеличением глубины и понижением температуры в слое 50–70 м отмечалось резкое снижение их биомассы с  $2.93$  до  $0.52 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$ , продукции – с  $0.68$  до  $0.11 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}\cdot\text{сут}^{-1}$ , а значение удельной продукции  $P/B$  снижалось в 3.2 раза, составляя в среднем  $0.21$  [42].

Исследования питания нанофлагеллят размером менее  $10 \text{ мкм}$  показывают, что они, будучи хорошо адаптированы к выеданию бактерий и пикофитопланктона в условиях природных концентраций, являются их основными потребителями. Зоофлагелляты проявляют большую активность в потреблении бактерий и пикофитопланктона, чем динофлагелляты [6]. В то же время для гетеротрофного нанопланктона размером более  $10 \text{ мкм}$  бактерии не были основным компонентом рациона, но их биомасса осенью достигала  $49\text{--}76\%$  от суммарной биомассы гетеротрофного нанопланктона, а в мае – июне варьировала от  $29$  до  $64\%$ . Эти данные указывают на ключевую роль гетеротрофных динофлагеллят, криптоноад и хризомонад в функционировании планктонного сообщества аэробной зоны Черного моря, поскольку они служат важным компонентом фракции пищевых частиц размером от  $2$  до  $20 \text{ мкм}$  [43]. При этом инфузории в большей степени потребляют не только бактерий и пикофитопланктон, но и зоофлагеллят и динофлагеллят [44, 45].

Таким образом, консументами бактерий и пикофитопланктона являются зоофлагелляты, динофлагелляты и инфузории. При этом инфузории потребляют не только бактерий, но и зоофлагеллят и динофлагеллят. Однако основным компонентом рациона простейших ( $60\text{--}80\%$  от общего объема пищи, потребляемой в течение  $1 \text{ ч}$ ) являются бактерии и пикофитопланктон. В целом в различных районах Черного моря сообщество инфузорий выедало от  $0.04$  до  $20.9\%$  дневной первичной продукции и от  $1.0$  до  $44.2\%$  суточной продукции бактерий [46]. Следует отметить, что в период весеннего и летнего развития фитопланктона в Черном море отмечался интенсивный рост бактерий, несмотря на высокие скорости их выедания простейшими и лизиса вирусами, а бактериальная биомасса достигала характерных для умеренных широт значений [6]. К консументам бактерий, пикофитопланктона, гетеротрофных нанофлагеллят и инфузорий относятся представители микрзоопланктона, такие как личинки рыб, науплиусы, тинтиниды, радиолярии, аппендикулярии (*Oikopleura dioica*). Они являются посредниками в передаче вещества и энергии от МП к ЛПЦ [6, 11].

В процессе питания простейшие, микро- и мезозоопланктон выделяют в среду РОВ и ВОВ [47], а также неорганические формы азота и фосфора [26, 32, 48, 49], которые в эвфотической зоне активно усваиваются бактериями, пико-, нано- и микрофитопланктоном. В летний и раннеосенний периоды к основным внутренним источникам биогенных элементов (азота и фосфора) в эвфотическом слое Черного моря относятся их экскреция простейшими и мезозоопланктоном, а также выделение растворенных органических веществ в результате лизиса клеток бактерий и фитопланктона вирусами. Вирусы замыкают круговорот биогенных веществ в химико-биологических процессах, возвращая минеральные соединения в среду и тем самым частично восстанавливая их

запас для повторного усвоения бактериями и фитопланктоном [6]. Скорость этих процессов влияет как на содержание биогенных веществ и РОВ в эвфотическом слое, так и на уровень первичной продукции.

На этом фоне представляют интерес результаты исследований экскреции фосфата простейшими, мезозoopланктоном и желетелым макропланктоном в пелагиали Черного моря [26]. Эти результаты, полученные в течение годового цикла, позволяют косвенно оценить интенсивность взаимодействия хищник – жертва между простейшими и пикофракцией (бактерии + пикофитопланктон). По оценкам автора работы [26], среднегодовой вклад простейших, мезопланктона и желетелого макропланктона в пелагиали Черного моря в общую экскрецию фосфата zoопланктоном составлял 51, 32 и 17 % соответственно, то есть наибольший вклад в общую экскрецию фосфата zoопланктоном вносят простейшие. Сопоставимые значения вклада простейших (47 %) были получены и в мезотрофном районе тропической части Тихого океана [28]. В морских олиготрофных водах вклад гетеротрофного нанопланктона размером 1–15 мкм в общую экскрецию аммония изменялся от 50 до 64 % [48].

По нашим данным [26], в теплый период года средние удельные скорости экскреции фосфата, нормированные на сухой вес зоофлагеллят и зоофлагеллят + инфузорий, в пелагиали Черного моря составляли соответственно 29.01 и 19.43 мкг Р·мг<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>. Это указывает на высокий уровень интенсивности их обмена в отличие от значений этого показателя для мезозoopланктона – 3.70 мкг Р·мг<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup> и желетелого макропланктона – 0.05 мкг Р·мг<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>. В холодный период года среднее значение этого показателя для зоофлагеллят снижалось до 15.41 мкг Р·мг<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>, для простейших (зоофлагелляты + инфузории) – до 9.75 мкг Р·мг<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>, для мезопланктона – до 1.55 мкг Р·мг<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup> и для желетелого макропланктона – до 0.03 мкг Р·мг<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup> [26].

Удельная скорость экскреции биогенных элементов обратно пропорциональна размерам зоофлагеллят, динофлагеллят и инфузорий. Поэтому зоофлагелляты размером менее 10 мкм и динофлагелляты размером более 10 мкм играют ключевую роль в экскреции аммония и фосфата [26, 32]. В теплый период в результате взаимодействия хищник – жертва между простейшими и пикофракцией (бактерии + пикофитопланктон) экскреция биогенных веществ (азота и фосфора) простейшими обеспечивает восполнение биогенных элементов, усвоенных бактериями и пикофитопланктоном из эвфотической среды, а также обратную связь потоков биогенных веществ в пределах МП [6].

В летний период в ветви взаимодействия хищник – жертва между пикофракцией (бактерии + пикофитопланктон) и простейшими выявлен не только высокий уровень экскреции биогенных веществ (аммония и фосфата) простейшими, но и четко выраженный комменсализм между простейшими и пикопланктоном. Это взаимодействие проявляется при усвоении бактериями, пико- и нанопитопланктоном фосфата, экскретируемого простейшими и zoопланктоном, а также при усвоении и трансформации бактериями РОВ, продуцируемого в процессе жизнедеятельности фитопланктона и разрушении его клеток при его выедании zoопланктоном. Наиболее активно комменсализм проявлялся в теплый период года при усвоении бактериями, пико-, нано- и микрофитопланктоном фосфата, выделяемого простейшими, мезозoopланктоном и желетелым макропланктоном. Среднегодовой вклад простейших

в суммарную экскрецию фосфата зоопланктоном в этот период составлял 51 % [2]. Поэтому можно предположить, что в летний период при дефиците фосфата в эвфотическом слое пелагиали Черного моря комменсализм играет важную роль в поддержании биологического равновесия в функционировании основных компонентов МП и в целом планктонного сообщества.

Таким образом, одна из важнейших функций МП проявляется в активном взаимодействии хищник – жертва между простейшими и пикофракцией (бактерии + пикофитопланктон), которая обеспечивает высокую скорость экскреции фосфата простейшими в эвфотическую зону. Активно усваивая биогенные вещества и имея малые размеры клеток при низкой скорости осаднения из эвфотической зоны, бактерии, пико- и нанофитопланктон способны долгое время удерживать биогенные элементы внутри планктонного сообщества, обеспечивая их многократную рециркуляцию. Это, в свою очередь, способствует ускорению рециклинга биогенных веществ, препятствует их быстрому уходу из эвфотического слоя и тем самым поддерживает высокий функциональный уровень МП.

*Взаимоотношения бактерий, простейших, пико-, нано- и микрофитопланктона в функционировании МП в зимний период.* В зимнее время в верхнем перемешанном слое 0–30 м открытой части Черного моря при температуре 5.5–10 °С наблюдался подъем верхней границы основного пикноклина, интенсивное конвективное перемешивание вод и турбулентная диффузия. В результате концентрация биогенных веществ (азота и фосфора, в частности фосфата) значительно возрастала по сравнению с летним периодом, достигая 0.11–0.6 мкМ. При этом концентрация фосфата была в 2–4 раза выше уровня, лимитирующего развитие фитопланктона [3].

В то же время средняя суммарная скорость усвоения фосфата микропланктоном по сравнению с летним периодом значительно снижалась – в среднем до  $15 \cdot 10^{-4}$  мкМ·ч<sup>-1</sup>, варьируя в интервале  $(9–24) \cdot 10^{-4}$  мкМ·ч<sup>-1</sup> (таблица). Высокие концентрации фосфата в верхнем слое 0–40 м и малая скорость его усвоения микропланктоном способствовали увеличению времени оборота фосфата – в среднем до 38 ч, что указывает на замедление рециклинга этого биогенного вещества относительно летнего периода [15]. Вклад пикофракции (бактерии + пикофитопланктон) в общее усвоение фосфата резко снижался и не превышал 8 %. На долю бактерий и пикофитопланктона приходилось 5 и 3 % соответственно, что в 9.4 и 5 раз меньше, чем в летнее время (таблица).

Наблюдаемое снижение скорости усвоения фосфата бактериями и пикофитопланктоном и его экскреции простейшими в значительной степени связано с влиянием низкой температуры воды (5.5–10 °С) на их физиологическую активность. Это вполне согласуется с результатами исследований влияния абиотических и биотических факторов на физиологическую активность бактерий, пикофитопланктона и простейших в холодный период года в водоемах умеренных широт, согласно которым активность этих организмов, регулируемая в основном температурой, понижается при охлаждении воды [2, 15, 26, 31].

В зимне-ранневесенний период, когда наблюдались высокие значения биомассы и первичной продукции, а также активно выделялся РОВ фитопланктоном, значения продукции и суточного коэффициента  $P/B$  бактерий были минимальными по сравнению с летним периодом. По данным [2],

биомасса бактерий в зимний период изменялась в пределах 80–120 мг·м<sup>-3</sup>. В среднем она составляла 100 мг·м<sup>-3</sup> и оставалась примерно на том же уровне, что и летом (99 мг·м<sup>-3</sup>). Небольшой прирост биомассы бактерий прежде всего обусловлен пониженной бактериальной продукцией – в среднем 12.5 мг·м<sup>-3</sup>·сут<sup>-1</sup> (от 10 до 15 мг·м<sup>-3</sup>·сут<sup>-1</sup>) и суточной удельной продукции  $P/B$  0.1 (от 0.08 до 0.15) [2]. Средние значения продукции и  $P/B$  бактерий были в 3.7–5.5 раза меньше, чем в летнее время.

Аналогичная тенденция к снижению функциональных показателей отмечалась и в отношении простейших. Так, в летний период с увеличением глубины и резким понижением температуры в слое 50–70 м открытой части Черного моря наблюдалось снижение биомассы наногетеротрофов относительно верхнего слоя (0–44 м): с 2.93 до 0.52 мг·м<sup>-3</sup> (в 5.6 раза), продукции – с 0.63 до 0.11 мг·м<sup>-3</sup>·сут<sup>-1</sup> (в 5.7 раза), суточная удельная продукция  $P/B$  снижалась в 3.2 раза, составляя в среднем 0.21 [42].

Для оценки физиологической активности пикофитопланктона в летний и зимний периоды использовали результаты сезонной изменчивости трофодинамики пикофитопланктона, полученные в поверхностном слое прибрежных вод у входа в Севастопольскую бухту [7]. В летний период средние значения суточной удельной продукции пикофитопланктона и его выедания составляли 0.47 и 0.80 соответственно и были выше средних значений в 1.9 и 2.7 раза, полученных в зимний период [7]. Следовательно, в зимний период в пелагиали Черного моря наблюдалось значительное понижение физиологической активности гетеротрофных бактерий, пикофитопланктона и простейших, что способствовало деградации их биотических взаимоотношений (соревнование, хищничество, комменсализм) и, как следствие, снижению функциональной активности МП.

Однако в отношении нано- и микрофитопланктона наблюдалась иная ситуация. Вклад нанофитопланктона в суммарное усвоение фосфата микрофитопланктоном в зимний период составлял 29 %, что почти соответствовало величине вклада (33 %) для летнего периода (таблица). Вклад фракции микрофитопланктона с размером клеток свыше 20 мкм составлял в среднем 63 %, что в 12.6 раза выше, чем в летний период. Таким образом, общий вклад фракций нано- и микрофитопланктона составлял 92 %, что свидетельствует о лидерстве фитопланктона в усвоении фосфата относительно гетеротрофных бактерий. Это обусловлено доминированием в составе фитопланктона холоднолюбивых видов диатомовых водорослей и отсутствием конкуренции между этими водорослями и бактериями в суммарном усвоении фосфата (таблица). Среднемесячные значения продукции фитопланктона в январе – марте в центральных районах открытой части Черного моря были высокими и составляли 420, 685 и 700 мг С·м<sup>-2</sup>·сут<sup>-1</sup> соответственно [37]. Суточный коэффициент  $P/B$ , рассчитанный для всего сообщества фитопланктона в водной толще, составлял 0.25 при среднем значении первичной продукции для февраля и марта 600 мг С·м<sup>-2</sup>·сут<sup>-1</sup> и биомассы фитопланктона – 2381 мг С·м<sup>-2</sup> [38].

Таким образом, средние показатели первичной продукции и биомассы фитопланктона в зимний период были в 1.5 и 3.3 раза выше, чем в летний [38]. Высокие значения первичной продукции и биомассы фитопланктона в верхнем

слое над пикноклином в открытой части Черного моря в зимне-ранневесенний период обуславливались главным образом высоким положением пикноклина, увеличением концентрации биогенных веществ (азота и фосфора) и поступательным ростом уровня солнечной радиации. В меньшей степени эти процессы регулировались температурой, что в совокупности обеспечивало благоприятные условия для роста и развития холоднолюбивых диатомовых водорослей [3, 37]. Кроме того, наблюдаемое увеличение биомассы и продукции фитопланктона в верхнем слое 0–40 м в значительной степени связано с ослаблением пресса зоопланктона при выедании фитопланктона при низкой температуре воды (5.5–10 °С), оказывающей влияние на снижение интенсивности обмена зоопланктонных организмов [3, 26].

### Заключение

Анализ литературных и собственных данных показал, что в ветви взаимодействия «соревнование (конкуренция)» между гетеротрофными бактериями и различными размерными фракциями фитопланктона в летний период в ВПС наблюдался высокий вклад бактерий (47 %) и фитопланктона (53 %) в суммарное усвоение фосфата микропланктоном. На долю пикофракции (бактерии + пикофитопланктон) приходилось 62 %, что указывает на ее лидерство в усвоении фосфата. В ветви взаимодействия хищник – жертва между пикофракцией (бактерии + пикофитопланктон) и простейшими выедание пикофракции сопровождалось высокой удельной скоростью экскреции фосфата (29.01 и 19.43 мкг Р·мг<sup>-1</sup>·сут<sup>-1</sup>), нормированной на сухой вес зоофлагеллят и зоофлагеллят + инфузорий соответственно. Вклад простейших в суммарную экскрецию зоопланктоном составлял 51 %. Поскольку удельная скорость экскреции фосфата обратно пропорциональна размерам зоофлагеллят, динофлагеллят и инфузорий, зоофлагелляты и динофлагелляты размером менее 10 мкм играют ключевую роль в экскреции фосфата. На этом фоне активно отмечался комменсализм в ветви между простейшими и пикофракцией, проявляющийся в усвоении мезозоопланктоном и желетелым макропланктоном фосфата, экскретированного простейшими. Гетеротрофные бактерии активно участвуют не только в утилизации РОВ и ВОВ, но и в усвоении биогенных элементов (азота и фосфора). В летний период основными компонентами МП являются бактерии, пико- и нанопланктон и простейшие, которые играют ключевую роль в регулировании усвоения и экскреции фосфата, обеспечивая ускорение его рециклинга, что указывает на высокий уровень функциональной активности МП. В зимний период с понижением температуры в ВПС отмечалось существенное уменьшение (относительно летнего периода) средних значений удельной продукции гетеротрофных бактерий – в 3.7 раза, коэффициента  $P/B$  для пикофитопланктона и его выедания – в 1.9 и 2.7 раза соответственно, продукции и коэффициента  $P/B$  для гетеротрофного нанопланктона – в 5.7 и 3.2 раза соответственно. Снижение физиологической активности гетеротрофных бактерий, пикофитопланктона и простейших способствовало деградации их биотических взаимоотношений между основными компонентами МП, что приводило к замедлению рециклинга фосфата в среде и снижению уровня функциональной активности МП. Рассмотренные выше материалы позволяют заключить, что интенсивность микробиологических

процессов в круговороте азота и фосфора подвержена значительным сезонным колебаниям, которые следует учитывать при расчете годового баланса вещества и энергии в пелагиали Черного моря.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Сорокин Ю. И., Авдеев В. А.* Продукция бактерий и бактериальный хемосинтез // Изменчивость экосистемы Черного моря: естественные и антропогенные факторы / под ред. М. Е. Виноградова. Москва : Наука, 1991. С. 157–166.
2. *Сорокин Ю. И., Сорокин П. Ю., Сорокин О. В., Сорокин Д. Ю. и др.* Распределение и функциональная активность микрофлоры в толще вод Черного моря зимой и в начале весны 1991 г. // Зимнее состояние экосистемы открытой части Черного моря. Москва : Институт океанологии РАН, 1992. С. 89–102.
3. *Сорокин Ю. И., Сухомлин А. В., Сорокина О. В.* Первичная продукция фитопланктона в Черном море в конце зимы–начале весны // Зимнее состояние экосистемы открытой части Черного моря. Москва : Институт океанологии РАН, 1992. С. 72–76.
4. *Ведерников В. И., Демидов А. Б.* Вертикальное распределение первичной продукции и хлорофилла в различные сезоны глубоководных районах Черного моря // Океанология. 1997. Т. 37, № 5. С. 754–757.
5. *Azam F.* Microbial control of oceanic carbon flux: the plot thickens // *Science*. 1998. Vol. 280, iss. 5364. P. 694–696. <https://doi.org/10.1126/science.280.5364.694>
6. *Копылов А. И., Косолапов Д. Б.* Микробная «петля» в планктонных сообществах морских и пресноводных экосистем / под ред. В. Т. Комова. Ижевск : КнигоГрад, 2011. 332 с. EDN TVKSGP.
7. *Муханов В. С., Рылькова О. А., Чурилова Т. Я., Сахонь Е. Г. и др.* Структура и сезонная трофодинамика пикофитопланктона в Севастопольской бухте и сопредельных водах Черного моря // *Микробиология*. 2016. Т. 85, № 5. С. 512–521. EDN WLNFNZ. <https://doi.org/10.7868/S0026365616050128>
8. *Mukhanov V., Sakhon E., Rodionova N., Tsai A.-Y.* Vertical distribution of picophytoplankton in the NW shelf and deep-water area of the Black Sea in spring // *Journal of Marine Systems*. 2022. Vol. 234. 103779. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2022.103779>
9. *Azam F., Fenchel T., Field J. G., Gray J. S., Meyer-Reil L. A. et al.* The ecological role of water – column microbes in the sea // *Marine Ecology Progress Series*. 1982. Vol. 10. P. 257–263. <https://doi.org/10.3354/meps010257>
10. *Pace M. L.* Heterotrophic microbial processes // *The trophic cascade in lakes* / edited by S. R. Carpenter, J. F. Kitchell. Cambridge : Cambridge University Press, 1993. P. 252–277.
11. *Бульон В. В.* Структура и функция «микробиальной петли» в планктоне озерных экосистем // *Биология внутренних вод*. 2002. № 2. С. 5–14.
12. *Baines S. B., Pace M. L.* The production of dissolved organic matter by phytoplankton and its importance to bacteria: Patterns across marine and freshwater systems // *Limnology and Oceanography*. 1991. Vol. 36, iss. 6. P. 1078–1090. <https://doi.org/10.4319/lo.1991.36.6.1078>
13. *Sommaruga R.* Microbial and classical food webs: A visit to a hypertrophic lake // *FEMS Microbiology Ecology*. 1995. Vol. 17, iss. 4. P. 257–270. [https://doi.org/10.1016/0168-6496\(95\)00030-E](https://doi.org/10.1016/0168-6496(95)00030-E)
14. *Бульон В. В., Никулина В. Н., Павельева Е. Б., Степанова Л. А. и др.* Биотические взаимодействия в экосистеме потенциального эвтрофного озера // *Доклады Академии наук*. 1998. Т. 359, № 2. С. 277–279.

15. *Пархоменко А. В.* Сезонная изменчивость поглощения минерального фосфора микропланктоном в глубоководной области Черного моря // *Морской экологический журнал*. 2009. Т. 8, № 2. С. 5–23. EDN TPUAUP.
16. *Пархоменко А. В.* Поглощение фосфатов различными размерными фракциями микропланктона в открытой части Черного моря // *Экология моря*. 2009. Вып. 77. С. 5–10. EDN UKIVPF.
17. *Пархоменко А. В.* Количественная оценка потребления фосфатов микропланктоном в Черном море в зимний период // *Экология моря*. 2000. Вып. 51. С. 14–19. EDN WIAFGN.
18. *Пархоменко А. В.* Применение фосфора-32 для оценки задерживающей способности мембранных фильтров в экспериментах с микропланктоном // *Гидробиологический журнал*. 1984. Т. 20, № 2. С. 76–79. EDN IUGIGL.
19. *Поповичев В. Н., Пархоменко А. В.* Методические особенности регистрации бета-излучения фосфора <sup>32</sup>P на газоразрядном и сцинтилляционном счетчиках при исследовании фосфорного метаболизма морской взвеси // *Экология моря*. 2001. Вып. 56. С. 107–112. EDN WIAFYF.
20. *Пархоменко А. В., Кирикова М. В.* Потребление и время оборота неорганического фосфора в водах Черного моря в осенний период // *Морской экологический журнал*. 2004. Т. 3, № 2. С. 5–23. EDN UBXKGJ.
21. *Поповичев В. Н., Егоров В. Н.* Поглощение минерального фосфора взвешенным веществом фотического слоя // *Молисмология Черного моря* / под ред. Г. Г. Поликарпова. Киев : Наукова думка, 1992. С. 62–70.
22. *Поповичев В. Н., Егоров В. Н.* Фосфорный обмен природной взвеси в эстуариях рек Дунай и Чорх // *Морской экологический журнал*. 2003. Т. 2, № 1. С. 83–97. EDN VKGJML.
23. *Гутельмахер Б. Л., Пашкевич А. И.* Методы измерения скоростей перехода минерального фосфора в сестон и обеспеченность водорослей этим элементом // *Элементы круговорота фосфора в водоемах* / под ред. Н. А. Петровой, Б. Л. Гутельмахера. Ленинград : Наука, 1987. С. 32–39.
24. *Сорокин Ю. И.* Количественная оценка потоков минерального фосфора в планктонных сообществах пелагиали океана // *Журнал общей биологии*. 1985. Т. 46, № 5. С. 606–624.
25. *Пархоменко А. В.* Определение низких концентраций минерального фосфора в морской воде с применением <sup>32</sup>P // *Гидробиологический журнал*. 1984. Т. 20, № 3. С. 92–96. EDN MGKKDT.
26. *Пархоменко А. В.* Экскреция фосфора зоопланктоном в Черном море // *Морской экологический журнал*. 2005. Т. 4, № 4. С. 17–32. EDN VKGKGL.
27. *Гутельмахер Б. Л.* Метаболизм планктона как единого целого: трофометаболические взаимодействия зоо- и фитопланктона. Ленинград : Наука, 1986. 154 с.
28. *Лебедева Л. П.* Планктонные организмы и регенерация фосфора в океане // *Океанология*. 1987. Т. 27, № 6. С. 980–984.
29. *Vadstein O., Olsen Y., Reinertsen H.* The role of planktonic bacteria in phosphorus cycling in lakes – Sink and link // *Limnology and Oceanography*. 1993. Vol. 38, iss. 7. P. 1539–1544. <https://doi.org/10.4319/lo.1993.38.7.1539>
30. *Donald K. M., Joint I., Rees A. P., Woodward E. M. S. et al.* Uptake of carbon, nitrogen and phosphorus by phytoplankton along the 20°W meridian in the NE Atlantic between 57.5°N and 37°N // *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*. 2001. Vol. 48, iss. 4–5. P. 873–897. [https://doi.org/10.1016/S0967-0645\(00\)00102-8](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(00)00102-8)

31. *Shish F.-K., Ducklow H. W.* Temperature regulation of heterotrophic bacterioplankton abundance, production, and specific growth rate in Chesapeake Bay // *Limnology and Oceanography*. 1994. Vol. 39, iss. 6. P. 1243–1258. <https://doi.org/10.4319/lo.1994.39.6.1243>
32. *Goldman J. C., Dennett M. R.* Ammonium regeneration and carbon utilization by marine bacteria grown on mixed substrates // *Marine Biology*. 1991. Vol. 109, iss. 3. P. 369–378. <https://doi.org/10.1007/BF01313502>
33. *Dolan J. R.* Phosphorus and ammonia excretion by planktonic protists // *Marine Geology*. 1997. Vol. 139, iss. 1–4. P. 109–122. [https://doi.org/10.1016/S0025-3227\(96\)00106-5](https://doi.org/10.1016/S0025-3227(96)00106-5)
34. *Сажин А. Ф., Копылов А. И.* Бактериопланктон кислородной зоны открытой части Черного моря // Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Черного моря / под ред. М. Е. Виноградова, М. В. Флинта. Москва : Наука, 1989. С. 122–139.
35. *Сеничкина Л. Г., Георгиева Л. В., Нестерова Д. А., Фащук Д. Я. и др.* Фитопланктон Черного моря летом 1989 г.: биомасса и ее связь с гидрологическими условиями // Изменчивость экосистемы Черного моря: естественные и антропогенные факторы / под ред. М. Е. Виноградова. Москва : Наука, 1991. С. 104–117.
36. *Чурилова Т. Я., Берсенева Г. П., Георгиева Л. В.* Изменчивость биооптических характеристик фитопланктона в Черном море // *Океанология*. 2004. Т. 44, № 2. С. 208–221. EDN OWJSYH.
37. *Ведерников В. И., Демидов А. Б.* Сезонная изменчивость первичной продукции и хлорофилла в открытых районах Черного моря // Зимнее состояние экосистемы открытой части Черного моря. Москва : Институт океанологии РАН, 1992. С. 77–89.
38. *Шушкина Э. А., Виноградов М. Е.* Многолетние изменения биомассы планктона в открытых районах Черного моря // *Океанология*. 1991. Т. 31, № 6. С. 973–980.
39. *Ducklow H. W.* The bacterial component of the oceanic euphotic zone // *FEMS Microbiology Ecology*. 1999. Vol. 30, iss. 1. P. 1–10. [https://doi.org/10.1016/S0168-6496\(99\)00031-8](https://doi.org/10.1016/S0168-6496(99)00031-8)
40. *Виноградов М. Е., Сапожников В. В., Шушкина Э. А.* Экосистема Черного моря. Москва : Наука, 1992. 112 с.
41. *Моисеев Е. В.* Зоофлагеллята открытой части Черного моря // Экосистемы пелагиали Черного моря. Москва : Наука, 1980. С. 174–179.
42. *Копылов А. И., Сажин А. Ф.* Скорость размножения и продукция гетеротрофного нанопланктона в открытых районах Черного моря // Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Черного моря / под ред. М. Е. Виноградова, М. В. Флинта. Москва : Наука, 1989. С. 180–187.
43. *Копылов А. И., Сажин А. Ф.* Гетеротрофный нанопланктон аэробной зоны Черного моря // Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Черного моря / под ред. М. Е. Виноградова, М. В. Флинта. Москва : Наука, 1989. С. 139–155.
44. *Копылов А. И.* Инфузории кислородной зоны Черного моря // Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Черного моря / под ред. М. Е. Виноградова, М. В. Флинта. Москва : Наука, 1989. С. 156–172.
45. *Fenchel T. S.* The ecology of heterotrophic microflagellates // *Advances in Microbial Ecology* / edited by K. C. Marshall. Boston : Springer, 1986. Vol. 9. P. 35–42. [https://doi.org/10.1007/978-1-4757-0611-6\\_2](https://doi.org/10.1007/978-1-4757-0611-6_2)
46. *Копылов А. И., Туманцева Н. И.* Нано- и микропланктонные простейшие аэробной зоны Черного моря весной 1988 г. // Изменчивость экосистемы Черного моря: естественные и антропогенные факторы / под ред. М. Е. Виноградова. Москва : Наука, 1991. С. 188–196.

47. Nagata T., Takai K., Kawabata K., Nakanishi M. et al. The trophic transfer via picoplankton – flagellate – copepod food chain during a picocyanobacterial bloom in Lake Biwa // Archiv für Hydrobiologie. 1996. Vol. 137, iss. 2. P. 145–160. <https://doi.org/10.1127/archiv-hydrobiol/137/1996/145>
48. Le Corre P., Wafar M., L'Helguen S., Maguer J. F. Ammonium assimilation and regeneration by size-fractionated plankton in permanently well-mixed temperature waters // Journal of Plankton Research. 1996. Vol. 18, iss. 3. P. 355–374. <https://doi.org/10.1093/plankt/18.3.355>
49. Harrison W. G. Regeneration of nutrients // Primary productivity and biogeochemical cycles in the Sea / edited by P. G. Falkowski, A. D. Woodshed, K. Vivirito. New York : Plenum press, 1992. P. 385–407. [https://doi.org/10.1007/978-1-4899-0762-2\\_21](https://doi.org/10.1007/978-1-4899-0762-2_21)

Поступила 17.11.2025 г.; одобрена после рецензирования 14.02.2026 г.; принята к публикации 19.03.2026 г.; опубликована 30.06.2026 г.

*Об авторе:*

**Пархоменко Александр Васильевич**, старший научный сотрудник, ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН» (299011, Россия, г. Севастополь, пр. Нахимова, д. 2), кандидат биологических наук, **ORCID ID: 0000-0002-4070-434X**, **Scopus Author ID: 7006612604**, **ResearcherID: W-3623-2019**, **SPIN-код 8013-2307**, [parkhomenko.46@mail.ru](mailto:parkhomenko.46@mail.ru)

*Автор прочитал и одобрил окончательный вариант рукописи.*