

*На правах рукописи*

Стельмах Людмила Васильевна

**ЗАКОНОМЕРНОСТИ РОСТА ФИТОПЛАНКТОНА  
И ЕГО ПОТРЕБЛЕНИЕ МИКРОЗООПЛАНКТОНОМ  
В ЧЕРНОМ МОРЕ**

03.02.10 – гидробиология

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени

доктора биологических наук

**Севастополь – 2017**

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки «Институт морских биологических исследований имени А.О. Ковалевского РАН» (г. Севастополь)

**Научный консультант:**

**Финенко Зосим Зосимович**, доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник отдела экологической физиологии водорослей ФГБУН ИМБИ, г. Севастополь

**Официальные оппоненты:**

**Силкин Владимир Арсентьевич**, доктор биологических наук, старший научный сотрудник, заведующий лабораторией экологии Южного отделения ФГБУН «Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН», г. Геленджик

**Минеева Наталья Михайловна**, доктор биологических наук, главный научный сотрудник лаборатории альгологии ФГБУН «Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН», п. Борок

**Баженова Ольга Прокопьевна**, доктор биологических наук, профессор, профессор кафедры экологии, природопользования и биологии ФГБОУ ВО «Омский государственный аграрный университет имени П.А. Столыпина», г. Омск

**Ведущая организация**

ФГБУН «Лимнологический институт Сибирского отделения РАН», г. Иркутск

Защита состоится «\_\_» \_\_\_\_\_ 2017 г. в \_\_\_ часов на заседании диссертационного совета Д 900.009.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки «Институт морских биологических исследований имени А. О. Ковалевского Российской академии наук» по адресу: 299011, г. Севастополь пр. Нахимова, 2. e-mail: [dissovet@imbr-ras.ru](mailto:dissovet@imbr-ras.ru)

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Институт морских биологических исследований имени А. О. Ковалевского Российской академии наук» по адресу: 299011, г. Севастополь, пр. Нахимова, 2, и на сайте по адресу: <http://imbr-ras.ru/?p=5843>

Автореферат разослан «\_\_» \_\_\_\_\_ 2017 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,  
кандидат биологических наук

Поспелова Наталья Валериевна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы исследования и степень ее разработанности.** Наряду с первичной продукцией и биомассой фитопланктона, удельная скорость роста и удельная скорость его потребления микрозоопланктоном относятся к наиболее информативным показателям, отражающим состояние первичного звена морских экосистем, а также эффективность трансформации вещества и энергии по пищевым цепям. Глубокие знания об изменчивости этих параметров необходимы при изучении многих вопросов, связанных с влиянием климата и человеческой деятельности на процессы, происходящие в море. Среди этих процессов следует отметить изменение биогенного режима вод, биогеохимические циклы углерода, азота, фосфора, кремния и других элементов минерального питания фитопланктона.

В течение длительного времени в морской гидробиологии не было методов, позволяющих определить “истинную” удельную скорость роста фитопланктонного сообщества и удельную скорость его потребления микрозоопланктоном. Такая возможность появилась благодаря введению в практику исследований метода разведения проб (Landry, Hassett, 1982), с помощью которого за последние три десятилетия было выполнено около 1500 определений данных параметров в различных районах Мирового океана (Schmoker et al., 2013, Sherr et al., 2013, Landry et al., 2016). Это позволило выявить некоторые закономерности их пространственной и временной изменчивости и сформировать принципиально новые представления относительно роли микрозоопланктона в трансформации органического вещества, синтезированного фитопланктоном, на высшие трофические уровни. Показано, что в большинстве морских экосистем, начиная от ультраолиготрофных вод до богатых апвеллинговых районов, микрозоопланктон играет ключевую роль в выедании фитопланктона. По разным оценкам, на его долю приходится в среднем за год от 60 до 75 % потребленной чистой первичной продукции фитопланктона Мирового океана (Calbet, Landry, 2004; Calbet, 2008; Schmoker et al., 2013).

Несмотря на большое количество работ, посвященных исследованию структурных и функциональных характеристик фитопланктона Черного моря, вопрос, касающийся его удельной скорости роста, долгое время оставался малоизученным, а метод разведения проб до начала наших исследований не применялся. Выполненные ранее расчеты удельной скорости роста черноморского фитопланктона, основанные на измерении суточного прироста клеток в экспериментальных сосудах или прироста биомассы водорослей с использованием углерода  $^{14}\text{C}$ , не позволяли учитывать выедание фитопланктона микрозоопланктоном. Поэтому полученные авторами значения по удельной

скорости роста соответствовали, вероятно, разности между “истинной” скоростью роста фитопланктона и его потерями, связанными, прежде всего, с выеданием водорослей (Кондратьева, 1961, 1979; Финенко, 1979; Ведерников и др., 1980; Ведерников, Микаэлян, 1989; Микаэлян и др., 1993). До недавнего времени было крайне мало сведений об изменчивости в фитопланктоне Черного моря такого важного структурного показателя, как отношение между органическим углеродом и хлорофиллом  $a$  ( $C/Xл a$ ), от которого зависит удельная скорость роста водорослей (Финенко, 1979, Ведерников и др., 1980, Финенко и др., 2005). Не было данных о скорости выедания черноморского фитопланктона микрозоопланктоном, а поэтому не ясна роль последнего в потреблении фитопланктонной биомассы и первичной продукции, а также в трансформации органического вещества по пищевым цепям. Поэтому актуальность данной работы для Черного моря совершенно очевидна. Она обоснована необходимостью проведения исследований, включающих определение “истинной” удельной скорости роста фитопланктона и удельной скорости его потребления микрозоопланктоном вместе с основными структурными характеристиками фитопланктона и абиотическими факторами среды. Результаты этих исследований являются основой для достижения цели и решения поставленных нами задач.

**Цель настоящей работы** состояла в выявлении основных закономерностей роста фитопланктона и оценке роли микрозоопланктона в потреблении первичной продукции фитопланктона Черного моря.

**В соответствии с целью были поставлены следующие задачи:**

1. Исследование сезонной и пространственной вариабельности “истинной” удельной скорости роста черноморского фитопланктона и его основных структурных характеристик в комплексе с абиотическими факторами среды. Выявление причин, определяющих изменчивость скорости роста фитопланктона.
2. Изучение сезонной и пространственной вариабельности отношения между органическим углеродом и хлорофиллом  $a$  ( $C/Xл a$ ) в суммарном нано- и микрофитопланктоне и оценка влияния этого параметра на удельную скорость роста фитопланктона.
3. Исследование сезонных и пространственных изменений удельной скорости потребления фитопланктона микрозоопланктоном и выявление их основных причин.
4. Оценка влияния микрозоопланктонного выедания на сезонную динамику первичной продукции и биомассы фитопланктона.
5. Определение доли чистой первичной продукции фитопланктона, потребляемой микрозоопланктоном в Черном море.

**Научная новизна работы.** Впервые для Черного моря получен обширный фактический материал по “истинной” удельной скорости роста фитопланктона и

удельной скорости его выедания микрозоопланктоном, позволивший определить пределы и характер изменчивости этих параметров и ее основные причины. Выявлены эмпирические зависимости, отражающие устойчивые связи “истинной” удельной скорости роста черноморского фитопланктона со средневзвешенным объемом клеток суммарного нано- и микрофитопланктона и долей динофитовых водорослей в его биомассе при оптимальных для роста световых условиях. Определен средневзвешенный объем клеток морского фитопланктона, позволяющий ему осуществлять рост с наиболее высокой скоростью, который существенно отличается от представленных ранее в мировой литературе значений. Впервые для Черного моря исследована изменчивость удельной скорости роста фитопланктонного сообщества в пределах зоны фотосинтеза и показана важная роль его структурных характеристик в этой изменчивости. Выявлены интенсивности света, оптимальные для роста черноморского фитопланктона.

Впервые на основе большого фактического материала описан характер сезонной изменчивости отношения  $C/Xл a$  в нано- и микрофитопланктоне поверхностного слоя Черного моря (0–1 м) и определены ее границы. Показана важная роль таксономической и размерной структуры фитопланктона в этой изменчивости. Выявлена высокая степень неоднородности в распределении величин этого отношения по поверхности моря и установлены ее основные причины. Определены значения отношения  $C/Xл a$ , при которых наблюдаются максимальные и минимальные величины удельной скорости роста фитопланктона.

Показана ведущая роль микрозоопланктона в потреблении первичной продукции черноморского фитопланктона. Впервые получены количественные зависимости, отражающие влияние размерной структуры фитопланктона на удельную скорость его выедания микрозоопланктоном.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Полученные соискателем результаты важны для развития фундаментальных знаний о закономерностях роста фитопланктона, о влиянии микрозоопланктона на фитопланктон и функционирование всей экосистемы Черного моря. Создание современной модели, описывающей функционирование черноморской экосистемы в условиях глобального потепления и усиления антропогенного воздействия, невозможно без четких представлений о путях трансформации вещества и энергии по пищевым цепям. Экспериментальные данные по потреблению продукции фитопланктона микрозоопланктоном показывают важную роль последнего в судьбе органического вещества, синтезируемого фитопланктоном. Результаты выполненной работы свидетельствуют о том, что определения удельной скорости роста фитопланктона и скорости его потребления микрозоопланктоном следует включать в комплекс измеряемых параметров

биоты при проведении мониторинговых исследований, связанных с оценкой современного состояния биологических ресурсов и качества вод Черного моря, а также с экологической оценкой возможных последствий различных видов хозяйственной деятельности на его шельфе.

Полученные автором результаты показывают необходимость учета сезонной изменчивости величины отношения  $C/Xл a$  в фитопланктоне при расчетах его биомассы по концентрации хлорофилла  $a$ . Обширный материал, полученный по величине данного отношения, позволяет достаточно точно осуществлять расчет биомассы фитопланктона на основе концентрации хлорофилла  $a$  в поверхностном слое вод Черного моря.

**Методология и методы исследования.** Для достижения цели работы автором был использован комплексный подход при выполнении исследований. Он заключался в проведении одновременных определений удельной скорости роста и основных структурных характеристик фитопланктона, удельной скорости его потребления микрозоопланктоном, а также гидрохимических параметров среды, температуры воды, интенсивности солнечной радиации, достигающей поверхности моря, и прозрачности вод. В качестве методологической основы, определяющей основные направления нашей работы, были использованы результаты исследований, полученных на культурах микроводорослей отечественными и зарубежными авторами. На основе этих исследований можно предположить, что изменчивость удельной скорости роста фитопланктона в море зависит от совместного влияния абиотических условий среды, а также от структурных характеристик самого фитопланктонного сообщества. Среди последних следует выделить размерную и таксономическую структуру фитопланктона, а также отношение  $C/Xл a$ , величина которого отражает удельное содержание хлорофилла  $a$  в фитопланктонном сообществе. Если условия среды будут изменяться слабо или они оптимальны, то роль структурных показателей фитопланктона в изменчивости его удельной скорости роста будет, вероятно, определяющей. Начиная наши исследования, мы полагали, что в Черном море, как и в других районах Мирового океана, микрозоопланктон может быть важнейшим биотическим фактором, оказывающим влияние на изменчивость структуры фитопланктона, его биомассы и первичной продукции.

Определение “истинной” удельной скорости роста фитопланктона и удельной скорости его потребления микрозоопланктоном проводили с помощью метода разведения проб, предложенного Лендри и Хассетом (Landry, Hasset, 1982). Концентрацию чистого хлорофилла  $a$  измеряли достаточно чувствительным флуориметрическим методом. Обработку проб фитопланктона выполняли в сгущенных пробах с использованием светового микроскопа фирмы Carl Zeiss. Соискателем использован новый методический подход, позволяющий более точно оценить отношение между органическим углеродом и хлорофиллом  $a$

в фитопланктоне. Гидрохимические анализы проводили с использованием стандартных методик в сертифицированной лаборатории отдела аквакультуры и морской фармакологии ИМБИ РАН.

**Основные положения, выносимые на защиту.** 1. Изменчивость “истинной” удельной скорости роста фитопланктона Черного моря зависит от совместного влияния абиотических факторов среды и структурных характеристик фитопланктонного сообщества. При оптимальных для роста микроводорослей световых условиях и слабой степени биогенного лимитирования структурные показатели фитопланктона определяют основную долю изменчивости удельной скорости роста. Наибольшее влияние оказывает размерная структура фитопланктона, затем следуют таксономический состав и удельное содержание хлорофилла *a*.

2. Полученные экспериментальные данные позволили выявить оптимальный средневзвешенный объем клеток морского фитопланктона, при котором достигаются самые высокие значения его удельной скорости роста. Величина данного параметра приблизительно в 2 раза выше, чем было показано ранее для Мирового океана.

3. В Черном море основным потребителем первичной продукции фитопланктона является микрозоопланктон. Поэтому он оказывает существенное влияние на изменчивость первичной продукции и биомассы фитопланктона, на его размерную и видовую структуру, а также играет важную роль в трансформации органического вещества, синтезированного фитопланктоном, по пищевым цепям.

**Личный вклад автора и фактический материал.** На основе собственных экспериментальных исследований автора впервые для Черного моря представлен обширный материал по изменчивости “истинной” удельной скорости роста фитопланктона и удельной скорости его выедания микрозоопланктоном в прибрежных и глубоководных районах. Количество определений этих параметров соискателем в Черном море составляет приблизительно 20 % от общего объема измерений, выполненных в Мировом океане за последние 30 лет. В ходе выполнения работы автор определял методологию исследований, осуществлял постановку задач, разработку схем экспериментов, выбор методик, обработку основной части экспериментального материала и его интерпретацию. Все расчеты, графики и таблицы выполнены лично автором.

**Степень достоверности и апробация результатов.** Достоверность полученных результатов обеспечивалась использованием соискателем современных гидробиологических методов исследований и методов статистической обработки первичных данных. Автором данной работы выполнялось сопоставление полученных им результатов с данными,

опубликованными в отечественной и зарубежной литературе по исследуемым вопросам.

Основные результаты диссертационной работы были апробированы на следующих научных конференциях и съездах: scientific conference “Oceanography of the Eastern Mediterranean and Black Sea. Similarities and Differences of Two Interconnected Basins”, Ankara, Turkey (2002); международная научная конференция “Современное состояние экосистем Черного и Азовского морей“, Донузлав, Крым, 2005; 1st biannual scientific conference “The Black Sea Ecosystem 2006 and Beyond”, Istanbul, Turkey (2006); международная научная конференция, посвященная 135-летию ИнБЮМ, Севастополь, 2006; 2nd biannual scientific conference “Climate Change in the Black Sea - Hypothesis, Observations, Trends”, Sofia, Bulgaria (2008); съезд гидроэкологического общества Украины, Житомир, 2010; международный научно-технический семинар “Системы контроля окружающей среды – 2010”, Севастополь, 2010; международный научно-технический семинар “Системы контроля окружающей среды – 2011”, Севастополь, 2011; 3rd biannual conference "Black Sea Outlook", Odessa, Ukraine, 2011; II международная научно-практическая конференция “Биоразнообразие и устойчивое развитие”, Симферополь, 2012; международный научно-технический семинар “Системы контроля окружающей среды – 2012”, Севастополь, 2012; 4th biannual Black Sea scientific conference - "Black Sea - Challenges Towards Good Environmental Status (BS-GES)", Konstanta, Romania, 2013; III международная научно-практическая конференция “Биоразнообразие и устойчивое развитие“, Симферополь, Россия, 2014; международная научная конференция “Современное состояние и перспективы наращивания морского ресурсного потенциала юга России“, Кацивели (Крым), Россия, 2014; научные чтения «Биоразнообразие и продуктивность водных экосистем», Севастополь, Россия, 2015; II международная конференция “Актуальные проблемы планктонологии“, Светлогорск (Калининградская область), Россия, 2015; international scientific conference “Protection of the Black Sea ecosystem and sustainable management of maritime activities PROMARE– 2015” Konstanta, Romania, 2015; всероссийская научно-практическая конференция “Морские биологические исследования: достижения и перспективы“, Севастополь, Россия, 2016; международная научно-техническая конференция “Системы контроля окружающей среды – 2016”, Севастополь, Россия, 2016.

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 73 работы в международных и отечественных изданиях, в том числе 3 главы и раздел главы в четырех коллективных монографиях, две из которых включены в международную наукометрическую базу данных SCOPUS, а также 42 статьи в рецензируемых научных журналах и сборниках. Среди них 21 статья опубликована в изданиях, рекомендованных ВАК РФ и Украины (вышедшие из печати до 1 января 2015 г.).

Участие в конференциях отражено в 27 тезисах и материалах конференций. Большая часть работ (80 %) по теме диссертации написана и оформлена лично автором.

**Структура и объем работы.** Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов, перечня условных обозначений, списка литературы, включающего 323 наименования, из которых 224 – на латинице. Общий объем рукописи составляет 310 страниц. В работе представлено 77 рисунков и 29 таблиц.

## ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### ГЛАВА 1 ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Выполнен анализ методов определения удельной скорости роста в культурах микроводорослей и в морском фитопланктоне. На основе обобщения исследований на культурах показано влияние таксономической принадлежности водорослей и размеров их клеток, а также отношения между органическим углеродом и хлорофиллом *a* на удельную скорость роста. Изложена история немногочисленных исследований данного показателя для фитопланктона Черного моря. Обобщены результаты по определению удельной скорости роста фитопланктона и удельной скорости его потребления микрозоопланктоном в прибрежных и открытых водах Мирового океана. Пределы изменчивости этих параметров практически совпадают, а их средние значения в открытых водах приблизительно в 2 раза ниже, чем в прибрежных. Относительные величины первичной продукции фитопланктона, потребленной микрозоопланктоном, в целом для всего Мирового океана свидетельствуют о важной роли микрозоопланктона в трансформации вещества и энергии от первичного звена морских экосистем на высшие трофические уровни. В Черном море этот вопрос не изучался. А исследования по микрозоопланктону, выполненные ранее, касались только оценки численности и биомассы его основных групп, таксономической структуры, времени генерации некоторых массовых видов, а также особенностей питания отдельных видов в лабораторных условиях.

### ГЛАВА 2 МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Дана краткая характеристика районов работ, представлен объем материала и использованные в работе методики.

В период с 2000 по 2010 гг. исследования выполнялись на 5 станциях в районе Севастополя, а также в 2010 г. на 4-х станциях в районе южного берега Крыма (рисунок 1). Было выполнено 239 комплексных экспериментов, из которых 136 – суточных. Собрано и обработано 2050 проб для определения структурных и функциональных характеристик фитопланктона, выполнено 512 определений концентрации биогенных веществ, 750 измерений интенсивности

фотосинтетически активной солнечной радиации (ФАР), достигающей морской поверхности, а также 210 измерений температуры воды.

В течение периода с 2005 по 2013 гг. исследования были проведены в 5-ти научных экспедициях в весенний, летний и осенний периоды на судах “Профессор Водяницкий” и “Владимир Паршин”. Всего выполнено 145 комплексных суточных экспериментов на 104 станциях, расположенных преимущественно в западной части Черного моря (рисунок 2).

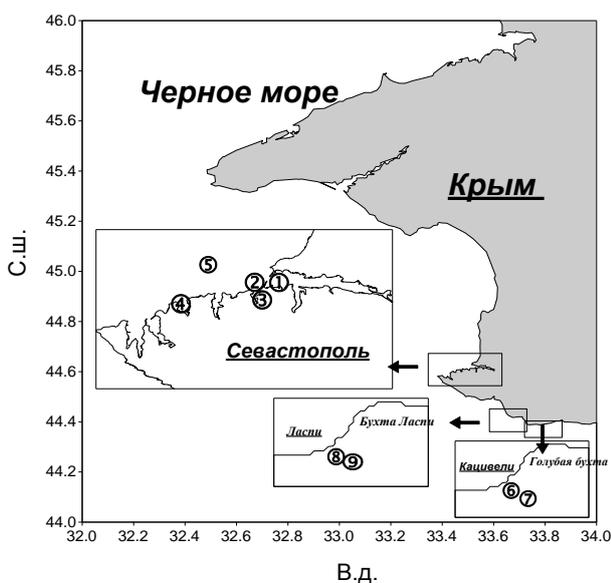


Рисунок 1 Расположение станций отбора проб в прибрежных водах Черного моря в районе Севастополя и у южного берега Крыма (ЮБК) в 2000–2010 гг.: 1 – Севастопольская бухта, 2,3 – Карантинная бухта, 4 – бухта Круглая, 5 – открытое побережье, 6,7 – Голубая бухта, 8,9 – бухта Ласпи

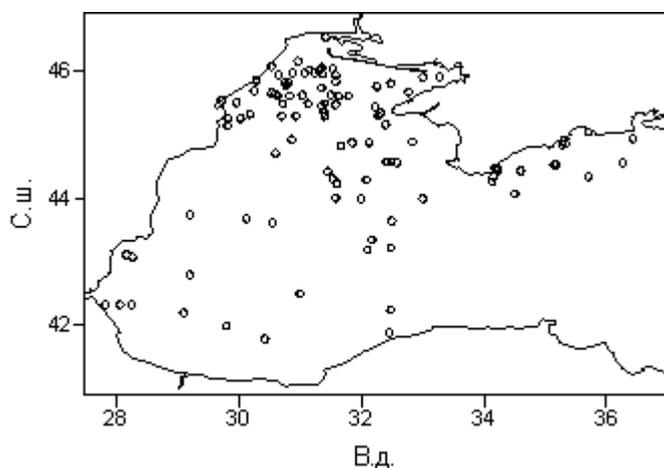


Рисунок 2 Карта станций, на которых были выполнены определения удельной скорости роста и структурных характеристик фитопланктона, а также удельной скорости его потребления микрзоопланктоном в Черном море в 2005–2013 гг.

Собрано и обработано 1932 пробы для определения структурных и функциональных характеристик фитопланктона, выполнено 550 определений концентрации биогенных веществ, 695 измерений интенсивности солнечной радиации и 139 измерений температуры воды, а также 89 измерений глубины видимости белого диска Секки.

Описаны способы отбора проб морской воды в поверхностном слое моря (0–1 м), а также на разных горизонтах зоны фотосинтеза, схемы и условия выполнения суточных экспериментов по определению удельной скорости роста фитопланктона и скорости его потребления микрзоопланктоном.

“Истинную” удельную скорость роста фитопланктона ( $\mu$ ) и удельную скорость его потребления микрозоопланктоном ( $g$ ) в каждом эксперименте определяли на основе измерений суточного прироста концентрации хлорофилла  $a$  в пробах микропланктона с коэффициентами разведения от 0,1–0,2 до 1,0 и последующих расчетов значений “видимой” удельной скорости роста фитопланктона для каждого разведения. Эти результаты были использованы для построения графиков линейной функции, отражающей зависимость “видимой” скорости роста от степени разбавления проб, угловой коэффициент которой соответствует величине  $g$ , а свободный член – значению  $\mu$  (Landry, Hassett, 1982). Пробы разбавляли ультрафильтратом морской воды, отобранной на этой же станции. Как правило, использовали 5 разведений в двух повторностях. Все пробы экспонировали в инкубаторе проточного типа при световых условиях, близких к таковым в поверхностном слое вод или на различных горизонтах зоны фотосинтеза. Однако в теплый период года (в основном летом) высокие интенсивности солнечной радиации, достигающие поверхности моря в полуденные часы, ослабляли до величин, не превышавших  $500 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сек}^{-1}$  для того, чтобы исключить угнетающее действие света на рост фитопланктона.

Зависимость “истинной” удельной скорости роста фитопланктона от света исследовали в лабораторных условиях при пяти-семи его интенсивностях в диапазоне значений от 20 до  $400 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ . Они были обеспечены за счет разного удаления проб от источника непрерывного света, создаваемого лампами ЛД-40.

Изложены методы сбора, хранения и обработки проб микропланктона для определения концентрации чистого хлорофилла  $a$ , а также для определения видовой и размерной структуры нано- и микрофитопланктона, его численности и биомассы. Концентрацию хлорофилла  $a$  измеряли в ацетоновых экстрактах флуориметрическим методом (Protocols for JGOFS, 1994). Идентификацию видов водорослей, определение их численности и линейных размеров осуществляли в сгущенных пробах в капле объемом 0,1 мл в 3-х повторностях под световым микроскопом. Средний объем клеток для отдельных видов водорослей определяли как отношение объема всех клеток к их численности. Подобным образом рассчитывали средний (средневзвешенный) объем клеток суммарного нано- и микрофитопланктона. Содержание органического углерода рассчитывали по среднему объему клеток для каждого вида диатомовых и динофитовых водорослей по уравнениям, представленным в работе (Menden-Deuer, 2000), для прочих водорослей использовали уравнение (Strathmann, 1967). Идентификация видов фитопланктона осуществлялась с использованием определителя (Tomas, 1997).

Расчеты отношения между органическим углеродом и хлорофиллом  $a$  в суммарном нано- и микрофитопланктоне осуществляли, как правило, на основе определений параметров этого отношения в сгущенных пробах фитопланктона.

Для реконструкции сезонной динамики отношения  $C/Xл a$  в глубоководной части моря были использованы не только собственные результаты, но и результаты параллельных определений биомассы фитопланктона и концентрации хлорофилла  $a$  за период 1988–1996 гг., представленные в международной базе данных (Black Sea database, Electronic resource).

Величины чистой первичной продукции фитопланктона и биомассы фитопланктона, потребленной микрозоопланктоном, были рассчитаны на основе параметров, определяемых с помощью метода разведения ( $\mu$  и  $g$ ) по уравнениям, приведенным в работе (Moigis, Gokse, 2003).

Освещенность измеряли с помощью люксметра Ю-116. Для искусственного и естественного света использовали разные переходные коэффициенты от освещенности в люксах к интенсивности света в диапазоне фотосинтетически активной радиации, ФАР (Парсонс и др., 1982). Расчеты величин относительной облученности на различных горизонтах зоны фотосинтеза проводили по общепринятой формуле (Ведерников, 1989). Величину коэффициента ослабления света в среднем для слоя ( $k$ ) рассчитывали по ослаблению суммарной облученности с глубиной (по диску Секки), используя зависимость, представленную в работе (Ведерников, 1989).

В процессе статистической обработки материалов проводили корреляционный, регрессионный и дисперсионный анализ, применяя программы Excel 2007 и Sigma Plot 2001 для Windows. При составлении уравнений множественной регрессии использовали только те предикторы, которые не коррелировали или слабо коррелировали между собой. Построение карт осуществляли с помощью программы Surfer 8. Графики выполнялись с помощью программы Grapher 3.

### **ГЛАВА 3 ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОТНОШЕНИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО УГЛЕРОДА К ХЛОРОФИЛЛУ $a$ В НАНО- И МИКРОФИТОПЛАНКТОНЕ**

Впервые на большом фактическом материале представлена сезонная динамика отношения  $C/Xл a$  ( $мг C \cdot мг хл a^{-1}$ ) в суммарном нано- и микрофитопланктоне поверхностного слоя вод прибрежных и глубоководных районов Черного моря. Показана пространственная вариабельность значений данного параметра и определены ее границы. На основе статистического анализа и количественных оценок выявлена важная роль не только абиотических условий среды, но и таксономической, а также размерной структуры фитопланктона в изменчивости отношения между органическим углеродом и хлорофиллом  $a$  в нано- и микрофитопланктоне исследованных вод.

**Сезонная динамика отношения органического углерода к хлорофиллу  $a$  в нано- и микрофитопланктоне поверхностного слоя прибрежных вод моря в районе Севастополя и южного берега Крыма.** В исследованных прибрежных

водах изменения условий среды, таксономической и размерной структуры фитопланктона явились причиной большой амплитуды сезонной вариабельности отношения  $C/Xл a$  в суммарном нано- и микрофитопланктоне. На долю последнего в Черном море приходится, как правило, не менее 90 % общей биомассы фитопланктона, особенно в верхней части зоны фотосинтеза (Ведерников, Микаэлян, 1989; Ратькова, 1989; Koruz et al., 2012). Для анализа характера сезонной изменчивости отношения органического углерода к хлорофиллу  $a$  в суммарном нано- и микрофитопланктоне поверхностного слоя моря (0–1 м) в районах, подверженных влиянию открытых вод, и в закрытых бухтах были использованы нормированные значения отклонений среднемесячной величины отношения  $C/Xл a$  от ее среднегодовалого значения ( $C/Xл a^{\sigma}_{срмес.}$ ). Одинаковый характер изменчивости этого параметра в различных участках прибрежных вод моря позволил представить сезонную динамику отношения  $C/Xл a$  в абсолютных значениях по всему массиву полученных данных (рисунок 3). Ее можно описать одновершинной кривой с максимумом в летний период ( $234 \pm 139$ ) и минимумом в зимний ( $56 \pm 23$ ). Промежуточные величины  $C/Xл a$  наблюдались весной ( $113 \pm 90$ ) и осенью ( $138 \pm 101$ ). На основе анализа всех данных, полученных с 2000 по 2010 гг., построены графики эмпирических дифференциальной и интегральной функций распределения этого параметра. Наибольшая плотность распределения данного отношения наблюдалась в диапазоне его значений от 25 до 175. В 72 % случаев отношение органического углерода к хлорофиллу  $a$  было не выше 175, в 80 % случаев – не более 200, а в 90 % – не выше 300. Медиана отношения  $C/Xл a$  равна 87.

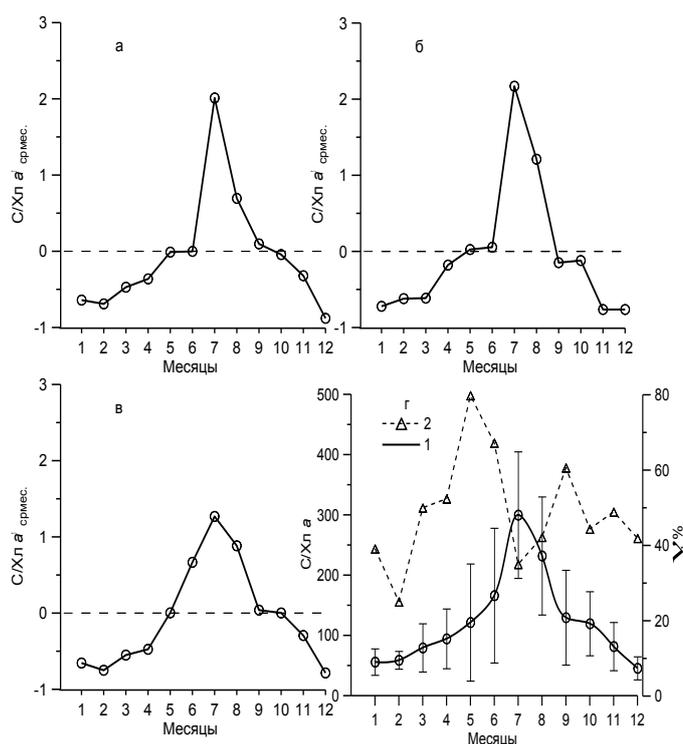


Рисунок 3 Сезонная динамика нормированных значений отклонения среднемесячной величины отношения  $C/Xл a$  от ее среднегодовалого значения ( $C/Xл a^{\sigma}_{срмес.}$ ) для суммарного нано- и микрофитопланктона поверхностного слоя вод Севастопольской бухты (а), Карантинной бухты (б) и открытого побережья у Севастополя (в), а также среднемесячных величин  $C/Xл a$  (г, 1) и коэффициента вариации его среднемесячных значений,  $v$  (г, 2) для всех прибрежных станций за период 2000–2010 гг.

**Роль таксономической структуры фитопланктона, объема его клеток и абиотических факторов среды в изменчивости отношения  $C/Xл a$  в течение года.** Основную численность и биомассу черноморского фитопланктона, как правило, создают диатомовые, а также динофитовые водоросли (Морозова-Водяницкая, 1948, 1954, 1957; Ратькова, 1989; Микаэлян и др., 1992; Георгиева, 1993; Поликарпов и др., 2003; Нестерова, 2010). По нашим данным, в поверхностном слое исследованных вод во все сезоны на их долю приходится 93–97 % суммарной биомассы нано- и микрофитопланктона. Соотношение между этими группами водорослей претерпевает регулярную временную и пространственную изменчивость (Георгиева, 1993, Поликарпов и др., 2003; Стельмах и др., 2004; Стельмах и др., 2009; Стельмах, Мансурова, 2012; Стельмах и др., 2013; Stelmakh, 2015). Последняя обусловлена совместным влиянием абиотических факторов среды и биотическими взаимодействиями в планктоне. При изменении параметров среды (света, температуры, количества питательных веществ) и скорости выедания фитопланктона зоопланктоном происходит постепенная перестройка видовой, таксономической и размерной структуры фитопланктона, изменяется его биомасса, удельное содержание пигментов в клетках водорослей и их функциональные характеристики. Мы полагаем, что не только абиотические условия среды (прежде всего свет), но и особенности таксономической и размерной структуры фитопланктона могут влиять на изменчивость отношения  $C/Xл a$  в исследованных водах в течение года. В качестве показателя таксономической структуры фитопланктона нами выбрана относительная доля динофитовых водорослей в суммарной биомассе нано- и микрофитопланктона ( $B_{Dinoph.}$ ), выраженная в процентах. Усредненной характеристикой размерной структуры суммарного нано- и микрофитопланктона может служить средневзвешенный объем его клеток ( $V_{средн.}$ ).

Показано, что минимальные величины отношения  $C/Xл a$  в нано- и микрофитопланктоне, наблюдаемые в зимний период, сопряжены с наименьшей долей динофитовых водорослей в его суммарной биомассе и наиболее низкими значениями  $V_{средн.}$  При этом отмечены минимальные значения интенсивности света у морской поверхности ( $8 \pm 5 \text{ Э}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сутки}^{-1}$ ) и температуры воды ( $9 \pm 2 \text{ }^\circ\text{C}$ ), а также максимальное суммарное содержание нитратов и аммония в среде ( $5,6 \pm 4,9 \text{ мкМ}$ ). В этих условиях вариабельность отношения  $C/Xл a$  регулировалась преимущественно светом, так как в отмеченном диапазоне световых интенсивностей наблюдается линейная зависимость между этими параметрами. Исходя из результатов исследований, выполненных ранее на культурах микроводорослей (Geider, 1987), можно полагать, что влияние света на данное отношение усиливалось низкой температурой и достаточно высоким содержанием минерального азота.

На фоне повышения от зимы к лету интенсивности солнечной радиации в среднем до  $45 \text{ Э}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сутки}^{-1}$  и температуры воды в среднем до  $23 \text{ }^\circ\text{C}$  наблюдалось снижение содержания минеральных соединений азота приблизительно в 3,7 раза. Возрастала доля крупных форм динофитовых водорослей. Эти процессы приводили к росту  $C/Xл a$ , среднее значение которого в летний период было приблизительно в 4 раза выше, чем в зимний (рисунок 3, г).

В течение летнего периода исследуемый показатель изменялся в довольно широком интервале (от 35 до 500). Известно, что при интенсивности фотосинтетически активной радиации выше  $20\text{--}25 \text{ Э}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сутки}^{-1}$  отношение  $C/Xл a$  слабо зависит от нее (Geider, 1997; Finenko et al., 2003). В летний период интенсивность солнечной радиации у поверхности моря превышает эти значения, а в верхнем квазиоднородном слое (ВКС), протяженность которого в исследованных водах была около 5 м (Троценко и др., 2007), лишь незначительно ослабляется. В результате этого изменчивость отношения  $C/Xл a$  в фитопланктоне поверхностного слоя вод зависела в основном от средневзвешенного объема клеток суммарного нано- и микрофитопланктона ( $V_{\text{средн.}}$ ) и относительной доли динофитовых водорослей в его суммарной биомассе ( $B_{\text{dinoph.}}$ ). Являясь независимыми между собой предикторами, они определяли 79 % изменчивости отношения между органическим углеродом и хлорофиллом  $a$ :

$$C/Xл a = 0,0177 \cdot V_{\text{средн.}} + 1,8104 \cdot B_{\text{Dinoph.}}, \quad (1)$$

где коэффициент детерминации  $R^2 = 0,79$ , стандартная ошибка  $SE = \pm 61,93$ , критерий Фишера  $F = 200,61$ ; критерий Стьюдента (t-критерий) для коэффициентов уравнения был в 3 раза выше критических значений при доверительной вероятности  $p < 0,0001$ . Дополнительные расчеты показали, что стандартизированный коэффициент при первой независимой переменной составил 0,71, а при второй был в 2 раза ниже, что подтверждает ведущую роль размерной структуры фитопланктона в изменчивости отношения между органическим углеродом и хлорофиллом  $a$  в летний период.

В весенний и осенний периоды года условия среды, таксономическая и размерная структура нано- и микрофитопланктона приблизительно одинаковы. Поэтому средние величины  $C/Xл a$  для указанных периодов различались слабо. Основная роль в изменчивости данного показателя в течение весны и осени принадлежит совместному влиянию абиотических условий среды, которые в это время были наиболее вариабельны.

**Сезонная изменчивость отношения органического углерода к хлорофиллу  $a$  в нано- и микрофитопланктоне поверхностного слоя вод глубоководной части Черного моря.** Так как исследования сезонной вариабельности отношения  $C/Xл a$  в фитопланктоне глубоководной области моря ранее не выполнялись, представления о ней получены на основе выполненных расчетов отношения по данным параллельных определений суммарной биомассы

нано- и микрофитопланктона и концентрации хлорофилла  $a$  для различных месяцев за период с 1988 по 2013 гг. В результате реконструкции изменчивости этого параметра в течение года в глубоководной области моря показано, что максимальные средние его величины ( $173 \pm 36$ ) наблюдались в летний период, а минимальные ( $49 \pm 22$ ) получены зимой. Весной и осенью отмечены промежуточные значения ( $90 \pm 43$  и  $130 \pm 40$  соответственно).

Можно заключить, что характер сезонной изменчивости отношения  $C/Xл a$  суммарного нано- и микрофитопланктона для мелководных и глубоководных районов моря одинаков.

**Величина отношения  $C/Xл a$  в нано- и микрофитопланктоне поверхностного слоя вод в различных районах мелководной части моря.** Исследования, выполненные в течение второй половины теплого периода года (с августа по октябрь) показали, что в различных участках мелководных районов Черного моря величина отношения  $C/Xл a$  в суммарном нано- и микрофитопланктоне поверхностного слоя, как правило, неодинакова. Наиболее высокие величины  $C/Xл a$  ( $230-330$ ) отмечены в различных участках моря, а его минимальные значения ( $30-72$ ) чаще всего наблюдались в районах, непосредственно прилегающих к берегу. Максимальная вариабельность этого параметра (приблизительно в 9 раз) выявлена в конце сентября – начале октября 2005 г., в период повсеместного осеннего “цветения воды” диатомовыми водорослями в прибрежных водах западной части моря. Она была обусловлена преимущественно изменчивостью по акватории средних величин интенсивности света в верхнем квазиоднородном слое ( $I_{вкс}$ ), значения которых были в диапазоне от 2 до  $18 \text{ Э}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сутки}^{-1}$ . В остальное время при ослаблении изменчивости показателя  $I_{вкс}$  по акватории и усилении таксономических различий в фитопланктоне исследованных вод, обусловленных неодинаковым вкладом динофитовых водорослей в суммарную биомассу нано- и микрофитопланктона, вариабельность отношения  $C/Xл a$  составляла приблизительно 4 раза. Она определялась, как показал регрессионный анализ, в основном двумя предикторами:  $I_{вкс}$  и  $B_{Dinoph}$ .

В начале теплого периода (в мае 2013 г.), когда наблюдалось интенсивное развитие кокколитофориды *Emiliana huxleyi* (Lohmann) & Hay Mohler и ее преобладание в фитопланктоне по биомассе в ряде случаев, световые условия в ВКС, а также средневзвешенный объем клеток суммарного нано- и микрофитопланктона различались по пространству довольно слабо (в пределах 2-х раз). В этих условиях величины отношения между органическим углеродом и хлорофиллом  $a$  менялись в узких пределах, составив в среднем  $104 (\pm 29)$ .

Как следует из эмпирических дифференциальной и интегральной функций распределения значений данного параметра, в теплый период года (с мая по

октябрь) они находятся преимущественно в диапазоне от 60 до 150, 90 % значений отношения не превышает 220, а 95 % – 270. Медиана составляет 115.

**Изменчивость отношения  $C/Xл a$  в нано- и микрофитопланктоне в зоне фотосинтеза.** Для всех сезонов года представлена изменчивость отношения  $C/Xл a$  для суммарного нано- и микрофитопланктона в пределах зоны фотосинтеза (до 1 % света). В зимний период в Черном море при интенсивном перемешивании вод отношение  $C/Xл a$  в этой зоне было практически одинаковым (в среднем  $42 \pm 8$ ), что соответствует полученным ранее результатам (Финенко и др., 2005). С апреля по ноябрь отношение между органическим углеродом и хлорофиллом  $a$  в нано- и микрофитопланктоне, как правило, снижалось от верхней границы освещенной зоны к нижней. Различия между значениями данного показателя на поверхности моря и у основания зоны фотосинтеза составляли весной и осенью в среднем 2,5 раза, а летом – 4,5 раза. Регрессионный анализ показал, что в исследованных стратифицированных водах для периода с мая по ноябрь изменчивость отношения  $C/Xл a$  в пределах зоны фотосинтеза обусловлена в основном изменчивостью двух независимых между собой параметров – светом и относительной долей динофитовых водорослей в суммарной биомассе нано- и микрофитопланктона при определяющей роли света.

#### **ГЛАВА 4 УДЕЛЬНАЯ СКОРОСТЬ РОСТА ФИТОПЛАНКТОНА**

Впервые для Черного моря получен обширный фактический материал по “истинной” удельной скорости роста фитопланктона, позволивший установить пределы изменчивости этого параметра в море и построить его эмпирические законы распределения вероятностей. Показано, что в исследованных прибрежных водах биогенные вещества слабо лимитируют рост водорослей в течение года. Выявлены зависимости, отражающие связь удельной скорости роста со светом, а также с основными структурными характеристиками фитопланктона. Установлен диапазон значений интенсивности света, которые являются оптимальными для роста фитопланктонного сообщества. Определена важная роль структурных характеристик фитопланктона в регуляции пространственно-временной изменчивости его удельной скорости роста.

**Сезонная динамика удельной скорости роста фитопланктона в поверхностном слое прибрежных вод.** Регулярные изменения условий среды и периодическая перестройка таксономической и размерной структуры фитопланктона в Черном море приводят к неизбежным изменениям его функциональных характеристик. Среди последних важнейшее значение имеет удельная скорость роста ( $\mu$ ). На примере исследований в прибрежных водах Черного моря в районе Севастополя и южного берега Крыма показано, что “истинная” удельная скорость роста фитопланктона (именуемая далее как

удельная скорость роста) в поверхностном слое подвержена хорошо выраженной сезонной изменчивости. Как видно из представленных примеров, ее характер и амплитуда в разные годы были неодинаковы (рисунок 4).

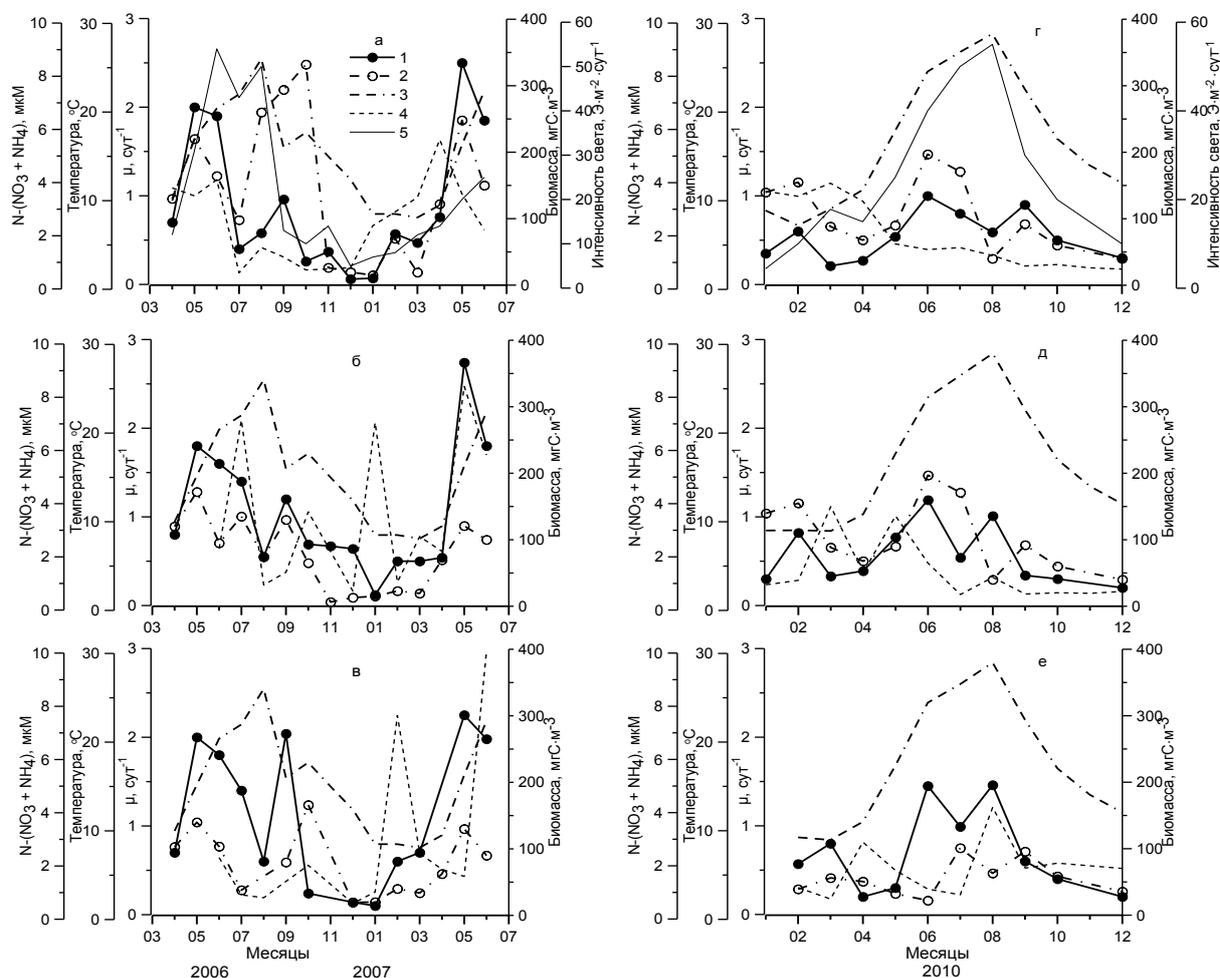


Рисунок 4 Сезонная динамика удельной скорости роста фитопланктона (1), суммарной биомассы нано- и микрофитопланктона (2), температуры (3), суммарного содержания нитратов и аммония (4) в поверхностном слое вод, а также интенсивности солнечной радиации у поверхности моря (5) в Севастопольской бухте (ст. 1, а, г), Карантинной бухте (ст.2, б, д) и в открытом побережье (ст. 5, в, е) в 2006–2010 гг.

В 2006–2007 гг., когда в течение большей части года в фитопланктоне преобладали диатомовые водоросли, на станциях, расположенных в районе Севастополя, сезонная динамика удельной скорости роста фитопланктона ( $\mu$ ) характеризовалась наличием двух максимумов. Первый максимум (1,80–2,75 сут<sup>-1</sup>) был отмечен в мае при температуре воды 16,5–17,0 °С и достаточно высокой интенсивности ФАР у поверхности моря. В этот период интенсивно развивались наиболее мелкие представители диатомовых водорослей рода *Chaetoceros*, создававших основную биомассу фитопланктона. Суммарное содержание нитратов и аммония было не менее 2 мкМ. Подобные значения

отмечены и для кремния, а содержание фосфатов достигало 0,4–0,8 мкМ. Такие концентрации существенно превышают известные значения константы полунасыщения ( $K_s$ ), определенные в прибрежных водах по скорости поглощения фитопланктоном нитратов и аммония (Eppley et al., 1969; Collos et al., 2005), фосфатов (Perry, 1976; Кирикова, Стельмах, 1988; Поповичев, Егоров, 2000), а также силикатов (Azam, Chisholm, 1976; Frank et al., 2003).

Второй максимум  $\mu$  (1,0–2,0 сутки<sup>-1</sup>) наблюдался в сентябре – октябре и был связан с интенсивным развитием относительно крупных диатомовых водорослей при температуре воды 16–18 °С и более низких по сравнению с весной значениях интенсивности солнечной радиации. Содержание нитратов и аммония, а также фосфатов и силикатов значительно превышало представленные в литературе значения  $K_s$ . Минимальные величины  $\mu$  (0,10–0,20 сутки<sup>-1</sup>) были получены в декабре – январе при температуре около 10 °С, низкой интенсивности солнечной радиации (около 4 Э·м<sup>-2</sup>·сутки<sup>-1</sup>) и крайне низких концентрациях нитратов и аммония, а также кремния и фосфатов в воде. Они наблюдались в период преобладания в планктоне по биомассе, как правило, динофитовых водорослей, у которых объем клеток обычно в несколько раз больше, чем у массовых видов диатомовых водорослей, развивающихся весной и осенью.

В 2010 г. на всей исследованной акватории большую часть года в фитопланктоне по биомассе преобладали динофитовые виды водорослей. И только в феврале – марте в фитопланктонном сообществе доминировали мелкие виды диатомовых водорослей. В этих условиях удельная скорость роста фитопланктона в поверхностном слое вод в районе Севастополя достигала максимальных значений трижды на фоне достаточно высоких концентраций биогенных веществ и, прежде всего, минеральных форм азота (рисунок 4). Первый максимум  $\mu$  (0,60–0,80 сутки<sup>-1</sup>) был достигнут в Севастопольской и Карантинной бухтах в феврале, а в открытом побережье – в марте при температуре 7–10 °С и интенсивности солнечной радиации 10–18 Э·м<sup>-2</sup>·сутки<sup>-1</sup>. Он был связан с массовым развитием диатомовых водорослей, прежде всего *Skeletonema costatum* (Grev) Cl. Второй максимум (1,00–1,40 сутки<sup>-1</sup>) зарегистрирован в июне, а третий (0,90–1,40 сутки<sup>-1</sup>) – в августе – сентябре при высоких значениях температуры воды и интенсивности солнечной радиации, достигающей поверхности моря. В это время в фитопланктоне наблюдалось преобладание наиболее мелких среди динофитовых видов водорослей (*Prorocentrum cordatum* (Ostf.) Dodge, *Scrippsiella trochoidea* (Stein) Balech. и представителей рода *Gymnodinium*). Полученные летом величины  $\mu$  близки к максимальным значениям удельной скорости роста, выявленным для динофитовых водорослей в культурах при оптимальных условиях (Финенко, Ланская, 1971; Tang, 1996; Стельмах и др., 2010; Мансурова, 2013). Можно

полагать, что в периоды наиболее интенсивного развития динофитовых водорослей в исследованных прибрежных водах биогенные вещества не лимитировали рост фитопланктона. Общее содержание нитратов и аммония составляло 1,1–3,5 мкМ (рисунок 4), а концентрации фосфатов достигали 0,2–0,6 мкМ (Стельмах и др., 2010). Тогда как минимальные значения  $\mu$  (0,20–0,30 сутки<sup>-1</sup>) наблюдались весной в марте – апреле, а также зимой в декабре. Они обусловлены, вероятно, низкой температурой воды, при которой доминировавшие в фитопланктоне динофитовые водоросли не могли расти более интенсивно даже при достаточно высоком содержании в эти периоды биогенных веществ в воде. В остальное время года наблюдались промежуточные значения удельной скорости роста. При этом суммарное содержание нитратов и аммония, а также кремния, чаще всего, было выше 0,5 мкМ, а фосфатов – выше 0,2 мкМ.

На станциях, расположенных в районе южного берега Крыма (в Голубой бухте), в значительной мере подверженных влиянию открытых вод, максимумы удельной скорости роста фитопланктона (0,60–1,00 сутки<sup>-1</sup>) в течение 2010 г. наблюдались трижды в период с апреля по август. Содержание биогенных веществ в исследованных водах было относительно высоким и, вероятно, в большинстве случаев не лимитировало рост водорослей.

**Влияние света на рост фитопланктона.** На примере фитопланктона поверхностного слоя прибрежных вод впервые для Черного моря исследовано влияние различных интенсивностей света на его рост и установлены величины начала светового насыщения роста ( $I_k$ ). В летнее время они были равны 3,4–4,7 Э·м<sup>-2</sup>·сутки<sup>-1</sup>, в осеннее – 3,3–4,2 Э·м<sup>-2</sup>·сутки<sup>-1</sup>. При дальнейшем увеличении интенсивности света удельная скорость роста фитопланктона возрастала слабо, а в диапазоне значений ФАР 9–35 Э·м<sup>-2</sup>·сутки<sup>-1</sup> практически не изменялась. В выполненных нами суточных экспериментах интенсивность солнечной радиации составляла, как правило, 4–35 Э·м<sup>-2</sup>·сутки<sup>-1</sup>. При этом, минимальные величины суммарной суточной ФАР были отмечены в зимний период, а максимальные – в летний. Промежуточные значения имели место в весенний и осенний периоды.

На основании собственных экспериментальных исследований, выполненных на фитопланктоне, и литературных данных по действию света на скорость роста отдельных видов водорослей в культурах сделан вывод о том, что рост фитопланктона поверхностного слоя Черного моря в течение года осуществлялся, как правило, при оптимальных световых условиях.

**Влияние температуры воды, размерной и таксономической структуры фитопланктона на его рост.** Известно, что температурный оптимум для роста разных видов водорослей, представленных в фитопланктоне, существенно различается не только между таксономическими группами (Chen, 2015), но и в пределах одной таксономической группы (Стельмах и др., 2014), а также в

пределах одного вида для разных его штаммов (Armstrong et al., 2013). Вероятно, поэтому величина удельной скорости роста фитопланктона ( $\mu$ ), измеренная нами во все сезоны года, не коррелировала с температурой воды, что обусловлено периодической сменой видов в фитопланктонном сообществе. Однако получены различия по средним значениям скорости роста для холодного и теплого периодов года. В холодный период (с ноября по апрель) при средней температуре воды 10,1 °С среднее значение  $\mu$  и его стандартное отклонение составили  $0,56 \pm 0,32$  сутки<sup>-1</sup>. В теплый период (с мая по октябрь), когда температура воды достигла в среднем 22,2 °С, эти параметры были в 2 раза выше. Можно полагать, что выявленные различия по удельной скорости роста фитопланктона обусловлены действием комплекса факторов, одним из которых является температура.

В пределах каждого из двух выделенных периодов различия наблюдались не только по скорости роста фитопланктона, но в той или иной степени и по другим параметрам. Так, содержание биогенных веществ в воде различалось на порядок. Менялась таксономическая и размерная структура фитопланктона, а также величина отношения  $C/Xл\ a$  в фитопланктоне.

В холодный период года корреляционная связь удельной скорости роста фитопланктона с концентрацией биогенных веществ в воде, а также с долей динофитовых водорослей в суммарной биомассе фитопланктона и отношением  $C/Xл\ a$  не выявлена. Однако наиболее высокие значения  $\mu$  ( $\geq 0,60$  сутки<sup>-1</sup>) сопровождалась сравнительно низкими величинами  $C/Xл\ a$  (30–70). Минимальные значения удельной скорости роста (0,10–0,20 сутки<sup>-1</sup>) наблюдались практически во всем диапазоне величин отношения между органическим углеродом и хлорофиллом  $a$ . Это означает, что в холодный период высокие скорости роста фитопланктона достигаются при наибольшем внутриклеточном содержании хлорофилла (около 1,5–3 % от органического углерода). При этом его высокое содержание не всегда приводит к увеличению  $\mu$ , которая может быть ограничена, вероятно, слабой интенсивностью фотосинтеза водорослей. Для этого периода между  $V_{\text{средн.}}$  и  $\mu$  выявлена регрессионная зависимость, представленная в виде экспоненциальной функции с коэффициентом детерминации 0,69 (рисунок 5, а). Как видно, в течение холодного периода самые высокие значения скорости роста (0,80–1,10 сутки<sup>-1</sup>) отмечены для фитопланктона, в котором преобладают наиболее мелкие клетки водорослей ( $V_{\text{средн.}} \approx 200$  мкм<sup>3</sup>). Самые низкие значения  $\mu$  получены для фитопланктона, в котором доминируют достаточно крупные водоросли ( $V_{\text{средн.}} \geq 8000$  мкм<sup>3</sup>).

В теплый период года корреляция между  $\mu$  и биогенными веществами в воде не наблюдается. А между удельной скоростью роста фитопланктона и отношением  $C/Xл\ a$  выявлена степенная зависимость с коэффициентом детерминации, равным 0,26 (рисунок 5 в). Тогда как в пределах только летнего

периода связь между  $\mu$  и  $C/Xл a$  была в 2 раза сильнее. Видно, что наибольшие значения скорости роста ( $\geq 2,0$  сутки $^{-1}$ ) наблюдаются в тех случаях, когда отношение  $C/Xл a$  находится в диапазоне от 50 до 100, то есть удельное содержание хлорофилла  $a$  составляет 1–2 % от органического углерода фитопланктона, что в 1,5 раза ниже, чем отмечено для холодного периода. Наиболее тесная связь в теплый период выявлена между  $\mu$  и  $V_{\text{средн.}}$  ( $R^2 = 0,79$ ). Как видно, с увеличением объема клеток суммарного нано- и микрофитопланктона удельная скорость роста фитопланктона закономерно снижается (рисунок 5, а). Самые высокие значения удельной скорости роста ( $\geq 2,00$  сутки $^{-1}$ ) наблюдаются для фитопланктона со средневзвешенным объемом клеток 150–200 мкм $^3$ .

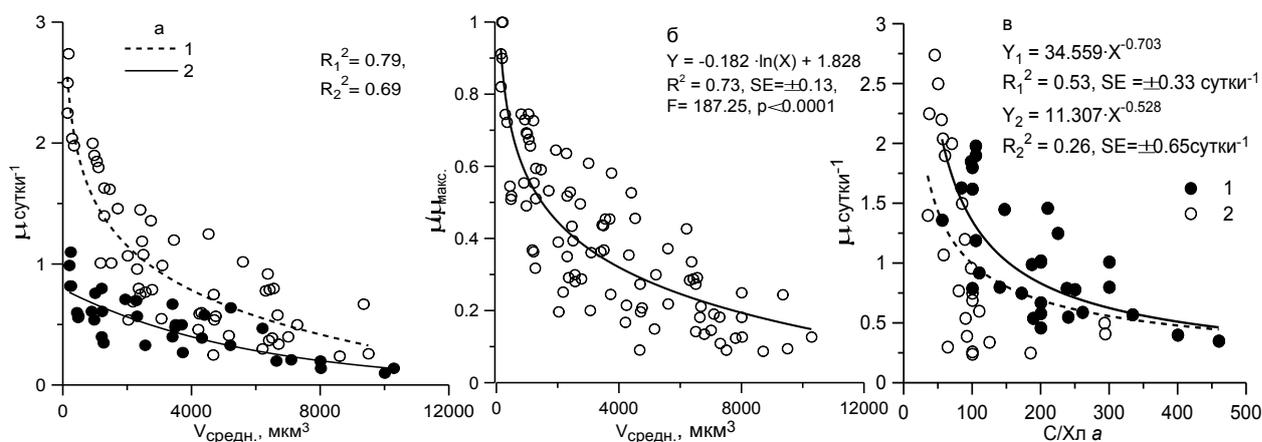


Рисунок 5 Зависимость удельной скорости роста фитопланктона от средневзвешенного объема клеток суммарного нано- и микрофитопланктона поверхностного слоя прибрежных вод Черного моря в теплый (1) и холодный (2) периоды года (а). Зависимость нормированных значений удельной скорости роста ( $\mu/\mu_{\text{макс.}}$ ) от средневзвешенного объема клеток фитопланктона для всего года (б). Связь удельной скорости роста фитопланктона с отношением  $C/Xл a$  в теплый период (в): уравнение 1 – лето (сплошная линия), уравнение 2 – весь теплый период (пунктир)

А самые низкие значения  $\mu$  (около  $0,30$  сутки $^{-1}$ ) отмечены для фитопланктона с величиной  $V_{\text{средн.}}$  превышавшей  $8000$  мкм $^3$ .

Помимо размеров клеток на удельную скорость роста фитопланктона в теплый период влияла его таксономическая структура. Представленное уравнение множественной регрессии показывает, что в исследованных водах в этот период года два структурных параметра ( $V_{\text{средн.}}$  и  $B_{\text{dinoph.}}$ ) определяли основную долю изменчивости удельной скорости роста фитопланктона при ведущей роли средневзвешенного объема клеток суммарного нано- и микрофитопланктона:

$$\mu = -0,414 \cdot \ln(V_{\text{средн.}}) - 0,332 \cdot \ln(B_{\text{dinoph.}}) + 5,610, \quad (2)$$

где  $R^2 = 0,82$ ,  $SE = \pm 0,26$  сутки<sup>-1</sup>,  $F = 99,36$  при  $p < 0,0001$ . В этих условиях только небольшая доля изменчивости (не более 18 %) связана, вероятно, с действием абиотических факторов среды (температуры и биогенных веществ).

Для того, чтобы представить связь удельной скорости роста фитопланктона со средневзвешенным объемом клеток суммарного нано- и микрофитопланктона для всего года в виде единой функции, все значения  $\mu$  были нормированы относительно максимальных величин в пределах каждого из двух периодов. Получено, что изменчивость нормированных значений удельной скорости роста фитопланктона ( $\mu/\mu_{\text{макс}}$ ) от  $V_{\text{средн.}}$  хорошо описана единой логарифмической функцией с достаточно высоким коэффициентом детерминации, равным 0,73 (рисунок 5, б). Дисперсия точек относительно линии регрессии обусловлена, вероятно, различиями в таксономической структуре фитопланктона и абиотических условиях среды. Эти результаты подтверждают выявленные ранее обратные связи между  $\mu$  и объемом клеток в культурах микроводорослей, полученные как для отдельных таксономических групп, так и для представителей разных таксономических групп водорослей, относящихся по своим размерам к нано- и микрофракции (Финенко, 1976, Стельмах и др., 2010; Blasco et al., 1982; Tang, 1995, 1996).

Следовательно, в исследованных прибрежных водах Черного моря при оптимальных для роста микроводорослей световых условиях и слабой степени биогенного лимитирования средневзвешенный объем клеток суммарного нано- и микрофитопланктона является ключевым параметром, определяющим основную долю изменчивости удельной скорости роста фитопланктона в течение года.

**Удельная скорость роста фитопланктона в поверхностном слое мелководных и глубоководных районов Черного моря.** На основе количественных оценок впервые показана важная роль структурных характеристик фитопланктона, таких как доля динофитовых водорослей в суммарной биомассе нано- и микрофитопланктона и средневзвешенный объем его клеток, в пространственной вариабельности удельной скорости роста фитопланктона поверхностного слоя мелководных и глубоководных районов моря для теплого и холодного периодов года.

На фоне практически одинаковой размерной структуры фитопланктона и слабо изменяющихся условий среды в конце весны (в мае 2013 г.), когда наблюдался начальный период “цветения воды“ кокколитофоридой *E. huxleyi*, выявлена слабая степень пространственной вариабельности удельной скорости роста фитопланктона в пределах всей исследованной акватории. Этот показатель находился для большинства случаев в диапазоне от 0,80 до 1,44 сутки<sup>-1</sup>.

При усилении различий в условиях среды, а также в размерной структуре фитопланктона по акватории и увеличении изменчивости соотношении между динофитовыми и диатомовыми водорослями в биомассе нано- и

микрофитопланктона пространственная неоднородность распределения величин  $\mu$  фитопланктона прибрежных и открытых вод Черного моря возрастала. Так, летом (в августе 2011 г.) и осенью (в октябре 2010 г.) различия в значениях  $\mu$  по акватории достигали порядка величин (рисунок 6). В августе, когда наиболее изменчивым структурным параметром фитопланктона был средневзвешенный объем его клеток, максимальные значения  $\mu$  ( $>1,0$  сутки<sup>-1</sup>) наблюдались в районах, наиболее удаленных от берега. Здесь преобладали наиболее мелкие для данного периода представители диатомовых и динофитовых водорослей ( $V_{\text{средн.}} = 2000\text{--}8000$  мкм<sup>3</sup>). В мелководных районах, расположенных вблизи устья реки Днепр и в Каркинитском заливе, значения  $V_{\text{средн.}}$  были приблизительно в 10–20 раз больше, что сопровождалось снижением  $\mu$  до величин  $\leq 0,40$  сутки<sup>-1</sup>. Поэтому между этими параметрами получена статистически достоверная обратная зависимость с высоким коэффициентом детерминации (рисунок 7, а). Тогда как с относительной долей динофитовых водорослей удельная скорость роста не коррелировала.

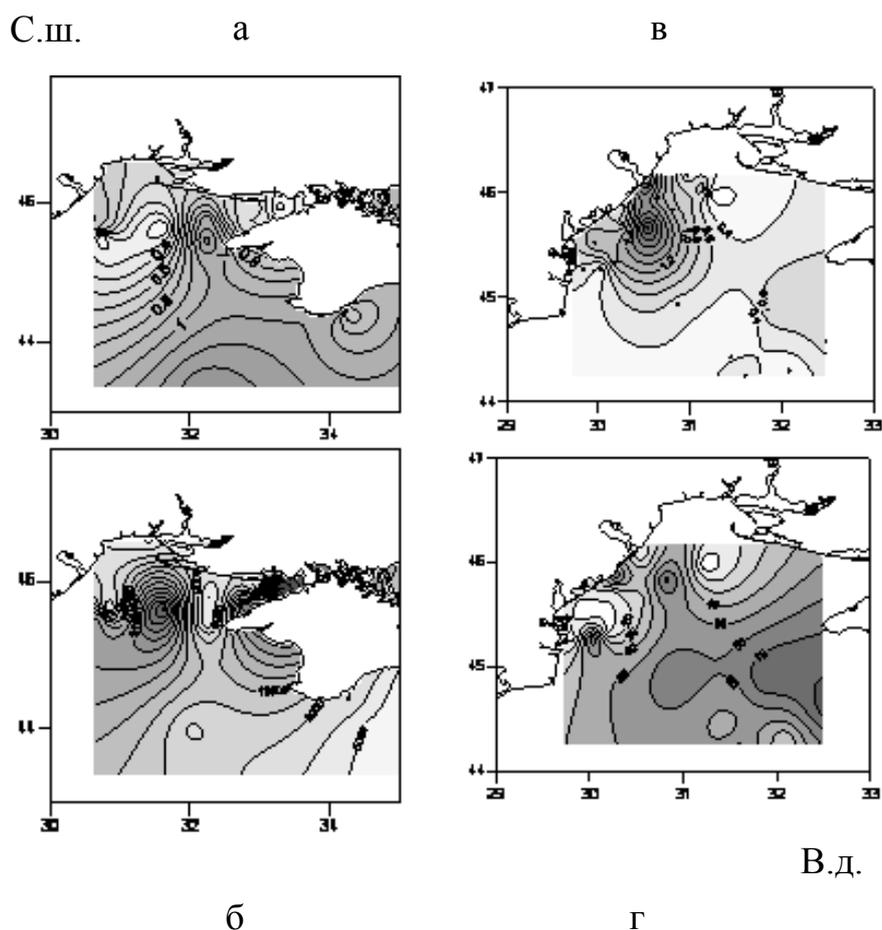


Рисунок 6 Удельная скорость роста фитопланктона, сутки<sup>-1</sup> (а), средневзвешенный объем клеток суммарного нано- и микрофитопланктона, мкм<sup>3</sup> (б) в августе 2011 г.; удельная скорость роста фитопланктона (в), доля динофитовых водорослей, % (г) в октябре 2010 г. в поверхностном слое вод Черного моря

Подобная зависимость между  $\mu$  и  $V_{\text{средн.}}$  наблюдалась для периода осеннего “цветения воды” диатомовыми водорослями в сентябре-октябре 2005 г., где показатель  $V_{\text{средн.}}$  изменялся по пространству от 2000 до 70300 мкм<sup>3</sup> (рисунок 7, б).

При слабой изменчивости  $V_{\text{средн.}}$  (в 4–8 раз) и больших различиях в таксономической структуре фитопланктона возрастала роль последней в

пространственной вариабельности  $\mu$ . Так в осенний период (в октябре), когда значения  $V_{\text{средн.}}$  изменялись по акватории довольно слабо, наиболее высокие величины скорости роста фитопланктона ( $> 1,0$  сутки $^{-1}$ ) получены между устьем реки Дунай и Приднестровским лиманом, где относительная биомасса динофитовых видов водорослей была низкой (рисунок 6, в, г). Тогда как большую часть суммарной биомассы фитопланктона составляли диатомовые водоросли.

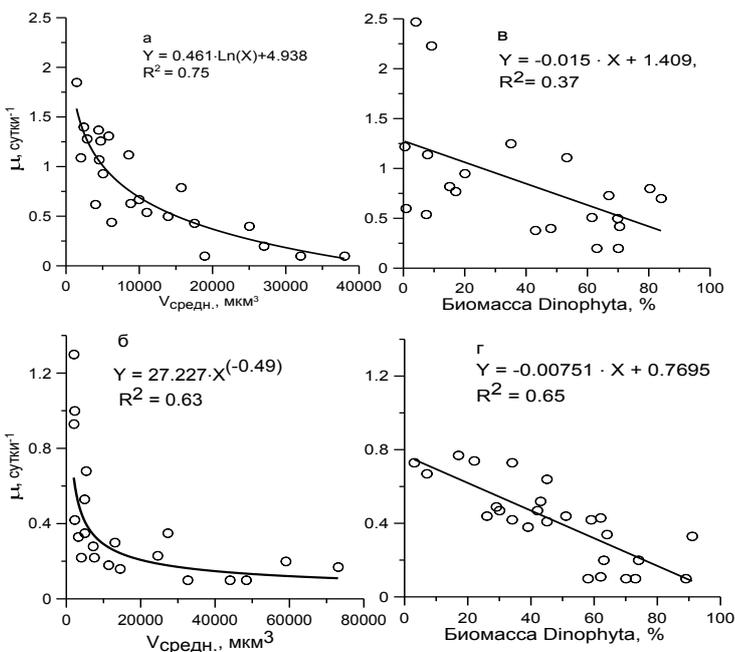


Рисунок 7 Зависимость удельной скорости роста фитопланктона от средневзвешенного объема клеток суммарного нано- и микрофитопланктона в августе (а) и сентябре-октябре (б), а также от доли динофитовых водорослей в суммарной биомассе нано- и микрофитопланктона в октябре (в) и ноябре (г) для поверхностного слоя вод Черного моря

По мере увеличения доли динофитовых видов водорослей в фитопланктоне и снижения доли диатомовых удельная скорость роста, как правило, снижалась. Хотя в некоторых случаях при небольшой относительной биомассе динофитовых водорослей и преобладании диатомовых видов значения  $\mu$  были относительно невысокими ( $\leq 0,60$  сутки $^{-1}$ ), что обусловлено, вероятно, недостатком биогенных веществ. Поэтому наблюдаемая между величинами  $\mu$  и  $B_{\text{dinoph.}}$  обратная линейная зависимость имела коэффициент детерминации, равный лишь 0,37 (рисунок 7, в).

В начале холодного периода года (в ноябре 2010 г) на исследуемой акватории значения удельной скорости роста фитопланктона находились в диапазоне от 0,10 до 0,77 сутки $^{-1}$ . При этом  $V_{\text{средн.}}$  клеток суммарного нано- и микрофитопланктона менялся слабо. Однако соотношение между динофитовыми и диатомовыми водорослями изменялось в широком диапазоне. В результате между значениями  $\mu$  и  $B_{\text{dinoph.}}$  выявлена достоверная обратная зависимость с коэффициентом детерминации 0,65 (рисунок 7, г). Как видно, при увеличении относительной доли динофитовых водорослей в суммарной биомассе нано- и микрофитопланктона от 1 до 90 % удельная скорость роста фитопланктона снижалась приблизительно в 7 раз. Разброс точек относительно линии на графике обусловлен, вероятно, иными неучтенными факторами.

Корреляция между  $\mu$  и величиной отношения  $C/X_{л}$   $a$  в летне-осенний период не выявлена. Однако самые высокие значения  $\mu$  в летний период отмечены в тех случаях, когда величина данного отношения составляла 120–200, а осенью она снижалась до 30–140. Тогда как наиболее низкие значения скорости роста наблюдались во всем диапазоне величин отношения  $C/X_{л}$   $a$  (от 30 до 300).

Для периода исследований с мая по ноябрь в различных районах моря было показано, что между удельной скоростью роста фитопланктона и содержанием биогенных веществ в воде корреляция не наблюдалась. Хотя сопоставление величин скорости роста с содержанием биогенных веществ в воде показывает, что низкие концентрации последних (прежде всего минеральных форм азота) в ряде случаев, вероятно, ограничивали рост фитопланктонного сообщества. Однако, несмотря на различия условий среды, важную роль в изменчивости удельной скорости роста фитопланктона в поверхностном слое вод Черного моря играют два структурных параметра – средневзвешенный объем клеток суммарного нано- и микрофитопланктона и относительная доля динофитовых водорослей в его суммарной биомассе.

Обобщение всех результатов, полученных в Черном море, включая район Севастополя, для теплого периода года и построение эмпирических зависимостей показывают, что величина  $\mu$  связана обратной зависимостью со средневзвешенным объемом клеток суммарного нано- и микрофитопланктона ( $V_{\text{средн.}}$ ) в диапазоне значений последнего от 150 до 80000  $\text{мкм}^3$  (рисунок 8, а). Коэффициент детерминации этой зависимости составил 0,51, а приведенные статистические параметры свидетельствуют о достоверности этой связи.

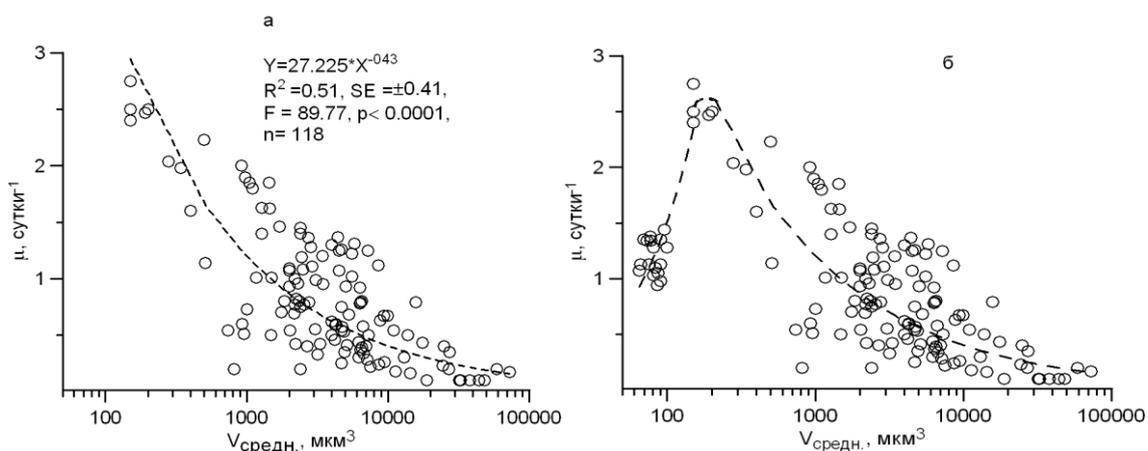


Рисунок 8 Зависимость удельной скорости роста фитопланктона от средневзвешенного объема клеток суммарного нано- и микрофитопланктона поверхностного слоя вод Черного моря в теплый период года для разных размерных диапазонов: а –  $V_{\text{средн.}} = 150\text{--}80000 \text{ мкм}^3$ , б –  $V_{\text{средн.}} = 60\text{--}80000 \text{ мкм}^3$

Одной из причин значительного разброса точек относительно линии, представленной на графике, является неодинаковый таксономический состав фитопланктона в различных районах моря. Ослабление связи между  $\mu$  и объемом клеток водорослей происходит также при отклонении условий среды от оптимальных.

Полученная зависимость между  $\mu$  и  $V_{\text{средн.}}$  характерна для фитопланктона, основную биомассу которого создают диатомовые и динофитовые водоросли, объем клеток которых равен или превышает  $150\text{--}200 \text{ мкм}^3$ . Однако иногда в Черном море может доминировать по биомассе мелкая кокколитофориды *E. huxleyi*. Объем клеток у этого вида составляет, как правило,  $60\text{--}100 \text{ мкм}^3$ . С учетом величин  $\mu$  и  $V_{\text{средн.}}$ , полученных в случаях доминирования *E. huxleyi*, связь между скоростью роста и средневзвешенным объемом клеток суммарного нано- и микрофитопланктона была представлена в виде единой унимодальной зависимости (рисунок 8, б). Как видно, самые высокие значения  $\mu$  ( $2,50\text{--}2,75 \text{ сутки}^{-1}$ ) наблюдаются для фитопланктона, в котором  $V_{\text{средн.}}$  составляет  $150\text{--}200 \text{ мкм}^3$ . Эти оптимальные значения средневзвешенного объема клеток приблизительно в 2 раза больше, чем его величины, выявленные ранее для фитопланктонного сообщества поверхностных вод различных районов Мирового океана и Средиземного моря (Вес et al., 2008, Chen, Liu, 2010). Величины  $\mu$ , полученные нами в максимуме, были также приблизительно в 2 раза выше, чем значения этого показателя, выявленные ранее при близких температурах и оптимальных световых условиях.

На основе всех данных по удельной скорости роста фитопланктона поверхностного слоя прибрежных и открытых вод Черного моря, полученных в различные периоды года, представлены эмпирические законы распределения величин  $\mu$  в дифференциальной и интегральной форме. Основным максимум на графике дифференциальной функции соответствует величинам удельной скорости роста от  $0,30$  до  $0,60 \text{ сутки}^{-1}$ , доля которых достигла 30 % от всего массива данных. Величины удельной скорости роста в диапазоне  $0,60\text{--}1,50 \text{ сутки}^{-1}$  получены в 42 % случаев. Из интегральной функции распределения удельной скорости роста следует, что в 95 % случаев ее значения не превышали  $2,00 \text{ сутки}^{-1}$ . Медиана этого параметра составляет  $0,64 \text{ сутки}^{-1}$ , а среднеарифметическое значение было в 1,3 раза выше, что свидетельствует о достаточно высокой скорости воспроизводства биомассы фитопланктона в исследованных водах в течение года.

**Изменчивость удельной скорости роста фитопланктона в зоне фотосинтеза.** Впервые в Черном море (для периода с мая по ноябрь) исследована изменчивость удельной скорости роста фитопланктона в зоне фотосинтеза. Значения этого параметра, полученные для разных горизонтов освещенной зоны,

были сопоставлены с соответствующими величинами интенсивности света, находившимися в диапазоне от 0,8 до 40  $\text{Э}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сутки}^{-1}$  в весенне-летний период и от 0,5 до 30  $\text{Э}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сутки}^{-1}$  в осенний, что представлено в виде экспоненциальной функции (MacIntyre et al., 2002). Показано, что условия, оптимальные для роста фитопланктона в море, распространяются на значительную часть зоны фотосинтеза до глубины, куда проникает 20–25 % света в конце весны и летом и 10–15 % – осенью. В верхней части освещенной зоны, где свет, как правило, не ограничивал рост фитопланктона, вариабельность удельной скорости роста была обусловлена преимущественно изменениями таксономической структуры фитопланктона. В нижней ее части роль светового фактора в регуляции скорости роста была определяющей.

## ГЛАВА 5 ПОТРЕБЛЕНИЕ ФИТОПЛАНКТОНА МИКРОЗООПЛАНКТНОМ

Микрзоопланктон – это гетеротрофные организмы, основным способом питания которых является фаготрофия, а их линейные размеры составляют не более 200 мкм (Calbet, Landry, 2004; Calbet, 2008; Caron, Hutchins, 2012). К нему, помимо мелких и крупных простейших, относят ранние стадии развития мезозoopланктона, а также меропланктон.

Впервые для Черного моря представлены данные по сезонной изменчивости удельной скорости потребления фитопланктона микрзоопланктоном в поверхностном слое прибрежных вод, по ее вариабельности в различных районах Черного моря, а также изменчивости в пределах зоны фотосинтеза. Выявлена важная роль размерной и видовой структуры фитопланктона, а также температуры воды в регуляции изменчивости этого параметра. Установлено, что микрзоопланктон является основным потребителем первичной продукции фитопланктона в исследованных водах.

**Сезонная динамика удельной скорости выедания фитопланктона микрзоопланктоном в поверхностном слое прибрежных вод Черного моря.** Пределы сезонной изменчивости удельной скорости выедания фитопланктона микрзоопланктоном ( $g$ ,  $\text{сутки}^{-1}$ ) сопоставимы с пределами вариабельности удельной скорости роста фитопланктонного сообщества в течение года. Между этим показателем и биомассой фитопланктона, которая отражает количество пищи для простейших, корреляция не наблюдается. Однако его максимальные значения часто совпадали с наиболее высокими величинами биомассы водорослей. Тогда как минимальные значения  $g$  выявлены при разных уровнях фитопланктонной биомассы. На примере Севастопольской бухты видно, что в течение 2006–2007 гг. этот показатель достигал первого максимума ( $1,80 \text{ сутки}^{-1}$ ) в июне 2006 г., когда биомасса фитопланктона была около  $200 \text{ мгС}\cdot\text{м}^{-3}$  (рисунок 9), а его основу составляли мелкие диатомовые водоросли рода *Chaetoceros*.

Вероятно, они были благоприятной пищей для простейших. Тогда как в октябре, даже на фоне самой высокой для данных условий биомассы фитопланктона ( $330 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-3}$ ), его выедание микрозоопланктоном ослабевало в несколько раз. В это время основу биомассы фитопланктонного сообщества создавал крупный вид диатомовых *Pseudosolenia calcar-avis* (Schultze) Sundström, который, вероятно, слабо потребляется микрозоопланктоном. С начала 2007 г. величина  $g$  возрастала и в мае вновь достигла максимума ( $1,70 \text{ сутки}^{-1}$ ) на фоне максимальной биомассы фитопланктона ( $230 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-3}$ ), в котором преобладали виды рода *Chaetoceros*. Подобный характер сезонной динамики удельной скорости выедания фитопланктона микрозоопланктоном получен на станциях, расположенных в Карантинной бухте и в открытом прибрежье у Севастополя.

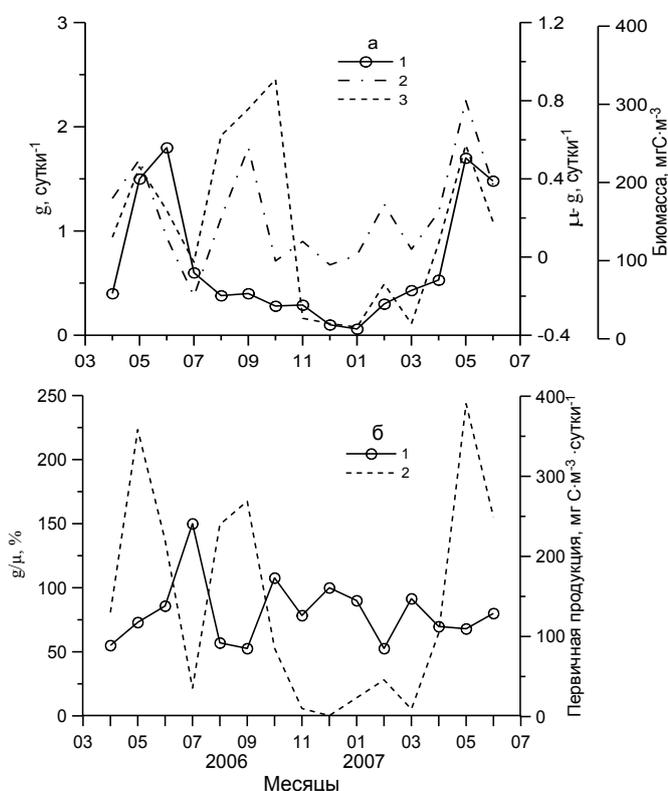


Рисунок 9 Сезонная изменчивость удельной скорости выедания фитопланктона микрозоопланктоном ( $g$ ), “чистой” удельной скорости роста фитопланктона ( $\mu-g$ ) и доли первичной продукции, потребленной микрозоопланктоном ( $g/\mu$ ), в поверхностном слое вод Севастопольской бухты в 2006–2007 гг.; а: 1 –  $g$ , 2 –  $\mu-g$ , 3 – биомасса фитопланктона; б: 1 – отношение  $g/\mu$ , 2 – чистая первичная продукция

В 2010 г. на всех трех станциях, расположенных в районе Севастополя, и двух станциях в районе южного берега Крыма (в Голубой бухте) отмечено снижение максимальных значений скорости потребления фитопланктона микрозоопланктоном в 1,5–2 раза по сравнению с предыдущим периодом исследований. Вероятно, это обусловлено, прежде всего, преобладанием в фитопланктоне в течение большей части этого года динофитовых водорослей, которые по сравнению с диатомовыми видами чаще всего значительно крупнее, а поэтому, вероятно, менее интенсивно выедаются микрозоопланктоном.

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 влияния этих факторов на удельное потребление фитопланктона микрозоопланктоном в исследованных водах в течение года все данные условно разделили на две группы. В первую группу вошли результаты, полученные в холодное время года, а во вторую – в теплое. Получено, что в теплое время 2006–2007 гг. удельная скорость потребления фитопланктона микрозоопланктоном в районе Севастополя составила в среднем  $1,19 \text{ сутки}^{-1}$ , что практически в 2 раза выше, чем в холодное. Вероятно, основная причина таких различий связана с повышением температуры воды в теплый период года в среднем на  $12,1 \text{ }^\circ\text{C}$  относительно холодного периода. В 2010 г. среднее значение  $g$  в теплый период года снизилось до  $0,58 \text{ сутки}^{-1}$ , а в холодный период составило в среднем  $0,46 \text{ сутки}^{-1}$ . Основной причиной снижения средних значений скорости потребления фитопланктона микрозоопланктоном в теплый период 2010 г. является, вероятно, изменение таксономической структуры фитопланктона, которое привело к ухудшению качества пищи для простейших.

Важным показателем качества пищи является также средневзвешенный объем клеток суммарного нано- и микрофитопланктона ( $V_{\text{средн.}}$ ). Сопоставление величин  $g$  и  $V_{\text{средн.}}$  показало, что между ними наблюдается обратная связь как в холодный, так и в теплый периоды. По всем данным, полученным в разные годы, показано, что вместе с температурой воды ( $T$ ) средневзвешенный объем клеток суммарного нано- и микрофитопланктона определяет основную долю сезонной изменчивости удельной скорости потребления фитопланктона микрозоопланктоном:

$$g = -0,317 \cdot \ln(V_{\text{средн.}}) + 2,667 \cdot e^{(0,0127 \cdot T)}, \quad (3)$$

где  $R^2 = 0,71$ ,  $SE = \pm 0,33$ ,  $F = 34,97$ ,  $p < 0,0001$  при выборке  $n = 89$ . Статистические параметры свидетельствуют о достоверности представленного уравнения. Остальная доля сезонной изменчивости удельной скорости выедания фитопланктона микрозоопланктоном (29 %) обусловлена иными факторами, в том числе, возможно, различиями в биомассе и таксономическом составе микрозоопланктона.

**Сезонная динамика “чистой” удельной скорости роста фитопланктона в поверхностном слое прибрежных вод.** Принято считать, что изменения биомассы фитопланктона во времени определяются разностью между приростом фитопланктона и его потерями, обусловленными адвекцией, седиментацией и выеданием зоопланктоном. Если процессы адвекции и оседания незначительны, то прирост биомассы фитопланктона будет зависеть в основном от соотношения между ростом фитопланктона и его выеданием (Legendre, 1990). Разность между удельной скоростью роста фитопланктона ( $\mu$ ) и удельной скоростью его потребления микрозоопланктоном ( $g$ ) принято называть “чистой” удельной скоростью роста фитопланктона (Putland, 2000, Odate, 2003, Calbet, Landry, 2004, Palomares-Garcia, 2006, Calbet, 2008).

В прибрежных водах Черного моря в районе Севастополя в течение года “чистая” удельная скорость роста фитопланктона изменялась в широком диапазоне: от  $-0,80$  до  $1,10$  сутки<sup>-1</sup>. Как видно на примере Севастопольской бухты, ее максимумы по времени часто совпадали с сезонными максимумами биомассы фитопланктона (рисунок 9). После достижения фитопланктоном максимальных значений “чистой” скорости роста наблюдалось ее постепенное снижение до минимальных величин ( $0$ – $-0,20$  сутки<sup>-1</sup>) в течение одного – двух месяцев. Затем этот показатель и биомасса фитопланктона вновь постепенно возрастали. Подобные изменения “чистой” скорости роста и биомассы фитопланктона были отмечены и на двух других станциях, расположенных в Карантинной бухте и в открытом побережье у Севастополя. На основе этих данных можно заключить, что накопление биомассы фитопланктона обычно наблюдается в тех случаях, когда “чистая” удельная скорость роста не ниже  $0,30$  сутки<sup>-1</sup>.

В 2010 г. на станциях в районе Севастополя и ЮБК, где в теплое время года преобладали, как правило, динофитовые водоросли, значения “чистой” скорости роста в максимумах были приблизительно в 2 раза ниже, чем в годы доминирования диатомовых водорослей. Вероятно, по этой причине максимальные значения биомассы фитопланктона даже в наиболее продуктивной Севастопольской бухте не превышали  $140$ – $150$  мгС·м<sup>-3</sup>, что существенно меньше значений, полученных ранее.

**Сезонная изменчивость чистой первичной продукции фитопланктона и ее доли, потребленной микрозоопланктоном в прибрежных водах.** Соотношение между удельной скоростью роста фитопланктона и удельной скоростью его потребления микрозоопланктоном (g/μ), выраженное в процентах, соответствует относительной доле чистой первичной продукции фитопланктона, потребленной микрозоопланктоном. От этого показателя зависит не только биомасса водорослей, но и абсолютная величина чистой первичной продукции. В поверхностном слое исследованных прибрежных вод на всех станциях величина g/μ изменялась в течение года преимущественно от 0 до 150 %, лишь изредка достигая 200–250 %. Максимальные значения первичной продукции наблюдались, как правило, в тех случаях, когда отношение g/μ было  $\leq 75$  %. При этом и биомасса фитопланктона достигала максимальных значений. Снижение чистой первичной продукции и биомассы фитопланктона отмечено в те периоды, когда отношение g/μ было  $> 75$  %.

Вклад различных размерных групп суммарного нано- и микрофитопланктона в синтез годовой первичной продукции неодинаков. Более 20 % ее суммарной величины синтезируется фитопланктоном, в котором представлены наиболее мелкие водоросли с  $V_{\text{средн.}}$  составляющим  $150$ – $1000$  мкм<sup>3</sup>. Тогда как 32 % продукции фитопланктона создается фитопланктонным сообществом со средневзвешенным объемом клеток  $2000$ – $3000$  мкм<sup>3</sup>. А в целом

почти 80 % суммарной годовой первичной продукции создается нано- и микрофитопланктоном со средневзвешенным объемом клеток, находящимся в диапазоне от 150 до 4000 мкм<sup>3</sup>. Основная доля потребленной микрозоопланктоном годовой первичной продукции (86 %) также связана с этими размерными группами водорослей. Следовательно, вклад крупных видов водорослей в синтез первичной продукции и ее потребление микрозоопланктоном невелик.

Обобщение результатов, полученных в прибрежных водах Черного моря в районе Севастополя и южного берега Крыма во все сезоны года, показало, что в поверхностном слое вод доля чистой первичной продукции фитопланктона, потребленная микрозоопланктоном, составляет 69 %. Тогда как доля потребленной биомассы фитопланктона в 2 раза ниже.

**Удельная скорость потребления фитопланктона микрозоопланктоном, “чистая” удельная скорость роста фитопланктона и доля первичной продукции, потребленная микрозоопланктоном, в различных районах моря.** Получено, что значения удельной скорости потребления фитопланктона микрозоопланктоном, “чистой” скорости роста фитопланктона и доли первичной продукции, потребленной микрозоопланктоном, неодинаковы в различных районах западной части моря. Так, в мае 2013 г. в начальный период развития весеннего “цветения воды” кокколитофоридой *E. huxleyi* удельная скорость выедания фитопланктона микрозоопланктоном в поверхностном слое моря изменялась на исследованной акватории от 0,04 до 0,99 сутки<sup>-1</sup>. А в среднем она была невысокой и составила 0,36 (± 0,30) сутки<sup>-1</sup>. Одной из основных причин довольно слабого выедания фитопланктона является, вероятно, недостаточное количество пищи для простейших и низкое ее качество. Биомасса суммарного нано- и микрофитопланктона была низкой и составляла около 10 мгС·м<sup>-3</sup>, где доминировали кокколитофориды *E. huxleyi* и динофитовые виды водорослей. Установлено, что данная кокколитофориды слабо потребляется многими видами микрозоопланктона (Tyrrell, Merico, 2004, Olson, Strom, 2002). Полученные в результате на большей части исследованной акватории высокие значения “чистой” удельной скорости роста фитопланктона (0,44–1,18 сутки<sup>-1</sup>) и небольшая доля первичной продукции, потребленная микрозоопланктоном (33±21%), могут свидетельствовать о начальной стадии “цветения воды” этой кокколитофоридой и преобладании автотрофных процессов в микропланктоне.

В летний период (в августе 2011 г.) в фитопланктоне часто доминировали диатомовые виды водорослей. Среди них значительную долю биомассы, а иногда и основную, создавал один из самых крупных черноморских видов диатомовых *R. calcar-avis*, который, как уже было отмечено, не является благоприятной пищей для микрозоопланктона. В этих условиях величина *g* изменялась по акватории от 0 до 1,20 сутки<sup>-1</sup> (рисунок 10) и была минимальна в зонах доминирования



фитопланктона и снижения его удельной скорости роста. Минимальные величины этого показателя ( $< -0,40$  сутки<sup>-1</sup>) были отмечены в непосредственной близости от устья реки Днепр. Область отрицательных величин данного показателя пространственно совпадала с наибольшими значениями биомассы фитопланктона ( $80\text{--}200$  мгС·м<sup>-3</sup>), где доля фитопланктона, потребленная микрозоопланктоном, составляла  $180\text{--}260$  % от первичной продукции. Однако приблизительно на 50 % площади всей исследованной акватории, в основном в глубоководной области, отношение  $g/\mu$  было не выше 60 %, а “чистая” удельная скорость роста фитопланктона составляла  $> 0,40$  сутки<sup>-1</sup>. Можно полагать, что в этих районах складывались наиболее благоприятные условия для нарастания биомассы фитопланктона.

В конце сентября – начале октября 2005 г. в западной части Черного моря в период интенсивного развития диатомовых водорослей и достаточно высоких значений биомассы фитопланктона (около  $200$  мгС·м<sup>-3</sup> и выше) на основной акватории преобладали процессы, для которых характерны в целом низкие величины  $g$  (преимущественно  $0,10\text{--}0,30$  сутки<sup>-1</sup>). Только кое-где они достигали  $0,60\text{--}1,10$  сутки<sup>-1</sup>. Было получено, что “чистая” удельная скорость роста водорослей находилась в диапазоне от  $-0,30$  до  $0,20$  сутки<sup>-1</sup>, а доля фитопланктона, потребленная микрозоопланктоном, составляла  $100\text{--}250$  % от первичной продукции. Это может свидетельствовать о преобладании гетеротрофных процессов в микропланктоне и завершении осеннего “цветения воды” диатомовыми водорослями. Скорость выедания не коррелировала с биомассой фитопланктона, а была связана с  $V_{\text{средн.}}$  степенной зависимостью, из которой следует, что наиболее интенсивно потреблялся наиболее мелкий для данного периода фитопланктон.

В конце октября 2010 г. значения  $g$  были минимальными ( $0\text{--}0,20$  сутки<sup>-1</sup>) в центре северо-западной части моря, где по численности преобладали кокколитофориды *E. huxleyi* и динофитовые водоросли. Здесь отмечены самые высокие величины “чистой” удельной скорости роста фитопланктона ( $0,40\text{--}0,60$  сутки<sup>-1</sup>), а отношение  $g/\mu$  составляло около 10 %, что указывает на преобладание автотрофных процессов в микропланктоне. Тогда как в водах, прилегающих к устью реки Дунай, на фоне максимальных для данного периода значений биомассы фитопланктона (около  $100$  мгС·м<sup>-3</sup>) отмечены наиболее высокие величины  $g$  ( $1,20\text{--}2,20$  сутки<sup>-1</sup>). Именно в этом районе преобладали в основном мелкие виды диатомовых водорослей – представители рода *Chaetoceros*, благоприятные для их потребления микрозоопланктоном. В результате “чистая” удельная скорость роста фитопланктона снижалась до  $-0,10$  сутки<sup>-1</sup>. А отношение  $g/\mu$  превышало 100 %.

В ноябре 2010 г. в северо-западной части моря в зонах высокой численности *E. huxleyi*, достигавшей  $1$  млн. кл·л<sup>-1</sup> и выше, основную биомассу фитопланктона

создавали динофитовые виды водорослей (50–60 % от суммарной величины). Биомасса суммарного нано- и микрофитопланктона составляла 60–120 мгС·м<sup>-3</sup>. При этом значения  $g$  были не выше 0,40 сутки<sup>-1</sup>, а в зонах, где численность *E. huxleyi* составляла более 3 млн. кл·л<sup>-1</sup>, фитопланктон вообще не потреблялся микрозоопланктоном. Это связано, вероятно, с угнетающим действием некоторых метаболитов данной кокколитофориды на микрозоопланктон. В этих условиях “чистая” скорость роста водорослей находилась в основном в диапазоне от 0,10 до 0,40 сутки<sup>-1</sup>, а в среднем составила 0,20 сутки<sup>-1</sup>. В районах, где численность *E. huxleyi* была низкой, а по биомассе доминировали диатомовые водоросли, удельная скорость выедания фитопланктона микрозоопланктоном повышалась до 0,50–1,0 сутки<sup>-1</sup>. При этом “чистая” удельная скорость роста водорослей снижалась до отрицательных значений, а отношение  $g/\mu$  достигало 180–240 %, что указывает на отсутствие условий для увеличения фитопланктонной биомассы.

Обобщение всех данных, полученных в поверхностном слое прибрежных и открытых районов моря в течение года, позволило нам построить эмпирические функции (или законы) распределения величин удельной скорости выедания фитопланктона микрозоопланктоном и относительной доли первичной продукции, потребленной микрозоопланктоном, в дифференциальной и интегральной форме. Как следует из дифференциального закона распределения величин  $g$ , основной максимум на графике функции соответствует значениям удельной скорости выедания от 0,30 до 0,60 сутки<sup>-1</sup>. Доля этих значений составила 41 %. Величины удельной скорости выедания фитопланктона микрозоопланктоном в диапазоне 0,60–1,50 сутки<sup>-1</sup> получены в 23 % случаев. Из интегральной функции распределения удельной скорости выедания следует, что значения этого параметра в 93 % случаев были не выше 1,50 сутки<sup>-1</sup>. Лишь в 7 % случаев  $g = 0$ . Медиана удельной скорости выедания фитопланктона микрозоопланктоном, рассматриваемая нами как усредненная характеристика данной выборки, равна 0,48 сутки<sup>-1</sup>, что может свидетельствовать о достаточно высокой удельной скорости потребления фитопланктона микрозоопланктоном в исследованных водах на протяжении всего года. Что касается относительной доли чистой первичной продукции, потребленной микрозоопланктоном, то основной максимум на графике ее дифференциальной функции соответствует величинам отношения  $g/\mu$  в диапазоне от 50 до 75 %. Доля этих значений составила 23 %. Из графика интегральной функции следует, что 88 % значений относительной доли первичной продукции фитопланктона, потребленной микрозоопланктоном, были ниже 100 %. Медиана относительной доли первичной продукции фитопланктона, потребленной микрозоопланктоном, составила 65 %. Это позволяет заключить, что в поверхностном слое исследованных вод Черного моря микрозоопланктон является основным потребителем первичной продукции фитопланктона.

По данным, полученным в разные годы в период с мая по ноябрь, показано, что в пределах зоны фотосинтеза основное потребление фитопланктона микрозоопланктоном осуществлялось, как правило, в верхнем 20–25 м слое. Интенсивность выедания зависела, вероятно, преимущественно от биомассы и таксономической структуры фитопланктона. Судя по значениям удельной скорости выедания, наиболее интенсивно выедались мелкие виды диатомовых и динофитовых водорослей, тогда как крупные виды обеих таксономических групп и кокколитофориды потреблялись слабо. Доля фитопланктона, потребленная микрозоопланктоном в зоне фотосинтеза, в разные месяцы была неодинакова. Ее минимальные значения были получены для мая (от 0 до 18 % от первичной продукции). Максимальные величины выявлены для ноября (от 0 до 450 % от первичной продукции). В августе и в октябре отмечены промежуточные значения. А за весь период с мая по ноябрь медианное значение отношения  $g/\mu$  в зоне фотосинтеза составило 53 %, что также подтверждает основную роль микрозоопланктона в потреблении первичной продукции фитопланктона.

Таким образом, как в поверхностном слое Черного моря, так и в пределах зоны фотосинтеза микрозоопланктон является основным потребителем первичной продукции фитопланктона.

## ВЫВОДЫ

1. Впервые для Черного моря получен обширный фактический материал по “истинной” удельной скорости роста фитопланктона, величине отношения  $C/X_l$   $a$  в суммарном нано- и микрофитопланктоне, а также удельной скорости потребления фитопланктона микрозоопланктоном, установлены пределы изменчивости данных величин и построены их эмпирические законы распределения вероятностей.

2. На основе сопоставления результатов собственных исследований и литературных данных, полученных на фитопланктоне и на культурах отдельных видов микроводорослей, показано, что в поверхностном слое (0–1 м) исследованных прибрежных вод Черного моря свет и биогенные вещества, как правило, слабо лимитируют скорость роста фитопланктона в течение года. При этих условиях средневзвешенный объем клеток суммарного нано- и микрофитопланктона является ключевым параметром, определяющим основную долю сезонной изменчивости удельной скорости роста фитопланктонного сообщества. Эмпирически установлена обратная зависимость между удельной скоростью роста фитопланктона ( $\mu$ ), а также ее нормированными значениями ( $\mu/\mu_{\text{макс.}}$ ) и средневзвешенным объемом клеток суммарного нано- и микрофитопланктона, который изменялся в диапазоне 150–12000  $\text{мкм}^3$ .

3. Выявлена важная роль размерной и таксономической структуры фитопланктона в пространственной вариабельности удельной скорости роста

фитопланктона в поверхностном слое мелководных и глубоководных районов Черного моря. В условиях, близких по свету, температуре, а также содержанию биогенных веществ в воде и повсеместного преобладания в фитопланктоне наиболее мелких видов динофитовых водорослей и кокколитофориды *E. huxleyi*, удельная скорость роста фитопланктонного сообщества в различных районах моря изменяется слабо. При значительной вариабельности содержания биогенных веществ в среде, а также соотношения между динофитовыми и диатомовыми водорослями в суммарной биомассе нано- и микрофитопланктона и небольшой изменчивости размеров клеток водорослей в фитопланктоне удельная скорость роста на исследованной акватории различается в пределах 5 раз и связана количественной зависимостью с относительной долей динофитовых водорослей в суммарной биомассе нано- и микрофитопланктона. Связь с концентрацией биогенных веществ не выявлена. На фоне большой вариабельности содержания биогенных веществ в воде и средневзвешенного объема клеток суммарного нано- и микрофитопланктона, а также практически одинаковой его таксономической структуры удельная скорость роста различается приблизительно в 6 раз и связана количественной зависимостью со средневзвешенным объемом клеток водорослей. Ее связь с содержанием биогенных веществ в среде не наблюдается.

4. По всем данным, полученным в поверхностном слое вод различных районов моря в теплый период года, показано, что при изменении средневзвешенного объема клеток суммарного нано- и микрофитопланктона от 60 до 80000 мкм<sup>3</sup> связь удельной скорости роста фитопланктонного сообщества с этим параметром можно представить в виде унимодальной зависимости. Ее максимум (2,50–2,75 сутки<sup>-1</sup>) соответствует средневзвешенному объему клеток 150–200 мкм<sup>3</sup>. При отклонении объема клеток от этих значений, как в сторону его увеличения, так и снижения, удельная скорость роста фитопланктона понижается.

5. Впервые для Черного моря исследована изменчивость “истинной” удельной скорости роста фитопланктона в зоне фотосинтеза. В верхней части освещенной зоны, где свет не лимитирует скорость роста фитопланктона, ее вариабельность обусловлена в основном изменениями таксономической структуры фитопланктона, а глубже связана преимущественно с ослаблением света.

6. Характер сезонной изменчивости отношения  $C/Xл a$  в нано- и микрофитопланктоне в поверхностном слое прибрежных и глубоководных районов моря одинаков и имеет вид одновершинной кривой с максимумом в летний период и минимумом в зимний. В течение большей части года основное влияние на изменчивость этого отношения оказывают абиотические условия среды и, прежде всего, свет. Однако летом, когда свет слабо влияет на величину  $C/Xл a$ , ее изменчивость определяется двумя структурными параметрами фитопланктона (средневзвешенным объемом клеток нано- и

микрофитопланктона, а также относительной долей динофитовых водорослей в его суммарной биомассе) при определяющей роли первого параметра. Наибольшие величины удельной скорости роста фитопланктона в течение года достигаются при значениях отношения  $C/Xл a$  не выше 100, что соответствует достаточно высокому содержанию хлорофилла  $a$  в клетках микроводорослей. Тогда как наиболее низкие величины удельной скорости роста наблюдаются при любых значениях данного отношения.

7. В мелководных районах моря в теплый период года величины отношения  $C/Xл a$  в нано- и микрофитопланктоне поверхностного слоя вод различаются по пространству в пределах 2,5–9 раз. Основная доля варибельности данного параметра обусловлена, как правило, изменчивостью средних значений интенсивности света в верхнем квазиоднородном слое, а также разным соотношением между динофитовыми и диатомовыми водорослями в суммарной биомассе нано- и микрофитопланктона.

8. Пределы изменчивости удельной скорости потребления фитопланктона микрозоопланктоном и удельной скорости роста фитопланктона в поверхностном слое прибрежных вод в течение года практически совпадают. Однако среднеарифметическое значение и медиана удельной скорости выедания в 1,3 раза ниже по сравнению с этими показателями для удельной скорости роста. Основная доля сезонной изменчивости скорости выедания фитопланктона микрозоопланктоном (71 %) связана со средневзвешенным объемом клеток суммарного нано- и микрофитопланктона и температурой воды при определяющей роли первого параметра. По мере снижения размеров клеток фитопланктона и повышения температуры воды удельная скорость выедания увеличивается.

9. Пространственная варибельность удельной скорости потребления фитопланктона микрозоопланктоном в поверхностном слое вод зависит в значительной степени от средневзвешенного объема клеток суммарного нано- и микрофитопланктона. Исключением являются случаи преобладания или существенного вклада в суммарную биомассу фитопланктона кокколитофориды *E. huxleyi*, которая слабо потребляется микрозоопланктоном, а также способна подавлять его общую пищевую активность. В зоне фотосинтеза наиболее высокие удельные скорости выедания фитопланктона чаще всего наблюдаются в верхней ее половине.

10. По всем данным, полученным в Черном море, медианное значение относительной величины чистой первичной продукции фитопланктона, потребленной микрозоопланктоном, в поверхностном слое вод составляет 65 %, а в зоне фотосинтеза – 53 %.

## СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых изданиях, рекомендуемых ВАК:

1. **Стельмах Л.В.** Вклад пикопланктона в первичную продукцию и содержание хлорофилла “а” в эвтрофных водах на примере Севастопольской бухты / Л.В. Стельмах // Океанология. – 1988. – Т. 28, № 1. – С. 127–132.
2. **Стельмах Л.В.** Интенсивность фотосинтеза двух размерных фракций фитопланктона Севастопольской бухты / Л.В. Стельмах // Гидробиологический журнал. – 1992. – Т. 28, №3. – С.14–20.
3. Акимов А.И. Адаптация морского фитопланктона к свету / А.И. Акимов, **Л.В. Стельмах**, Т.Я. Чурилова, З.З. Финенко // Океанология. – 1992. – Т. 32, № 1. – С. 84–91.
4. **Стельмах Л.В.** Метод определения светового и темнового дыхания фитопланктона / Л.В. Стельмах // Океанология. – 2000. – Т.40, № 3. – С. 1–7.
5. **Стельмах Л.В.** Сезонные изменения отношения органического углерода к хлорофиллу “а” в фитопланктоне прибрежных вод Черного моря в районе Севастополя / Л.В. Стельмах, И.И. Бабич // Океанология. – 2003. – Т. 43, № 6. – С. 875–884.
6. Кривенко О.В. Обеспеченность фитопланктонного сообщества неорганическими соединениями азота в Черном море в весенний период / О.В. Кривенко, **Л.В. Стельмах** // Океанология. – 2003. – Т. 43, № 6 – С. 862–870.
7. **Стельмах Л.В.** Сезонные изменения скорости роста и лимитирование фитопланктона питательными веществами в прибрежных водах Черного моря в районе Севастополя / Л.В. Стельмах, В.И. Губанов, И.И. Бабич // Морской экологический журнал. – 2004. – Т. 3, № 4. – С. 55–73.
8. **Стельмах Л.В.** Сезонные изменения скорости роста и отношения органического углерода к хлорофиллу *a* в фитопланктоне прибрежных вод Черного моря в районе Севастополя / Л.В.Стельмах, И.И. Бабич // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету. Серія «Біологія». Спец. випуск «Гідроекологія». – 2005. – № 4 (27). – С. 232–234.
9. **Стельмах Л.В.** Сезонная изменчивость отношения органического углерода к хлорофиллу “а” и факторы, ее определяющие в фитопланктоне прибрежных вод Черного моря / Л.В. Стельмах, И.И. Бабич // Морской экологический журнал. – 2006. –Т. 5, № 2. – С. 74–87.
10. **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 и др.// Океанология, 2009. – Т.49, №1. – С. 90–100.
11. **Стельмах Л.В.** Сезонная изменчивость скорости роста фитопланктона в прибрежных водах Черного моря (район Севастополя) / Л.В. Стельмах, Е.А. Куфтаркова, И.И. Бабич // Морской экологический журнал. – 2009. – Т. 8, № 1. – С. 67–80.
12. **Стельмах Л.В.** Удельная скорость роста фитопланктона в глубоководной части Черного моря в различные сезоны года // Морской экологический журнал. – 2010. – Т. 9, № 3. – С. 83–87.
13. **Стельмах Л.В.** Сезонные изменения удельной скорости роста фитопланктона и его потребления микрозоопланктоном в прибрежных водах Черного моря / Л.В. Стельмах // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету. – 2010. – № 3 (44). – С. 268–271.
14. **Стельмах Л.В.** Эколого-физиологические основы биоразнообразия фитопланктона Черного моря / Л.В. Стельмах, И.М. Мансурова // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2012. – Вып. 7 (26). – С. 149–158.

15. **Стельмах Л.В.** Скорость роста фитопланктона и его потребление микрозоопланктоном в период осеннего “цветения“ *Emiliania huxleyi* в западной части Черного моря / Л.В. Стельмах, Е.А. Куфтаркова, И.И. Бабич // Морской экологический журнал. – 2013. – Т.12, № 2. – С. 51–62.
  16. **Стельмах Л.В.** Культуры динофитовых водорослей Черного моря: экспериментальные исследования и практическое значение / Л.В. Стельмах, И.И. Мансурова, А.И. Акимов // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2014. – Вып. 11. – С. 260–266.
  17. Георгиева, Е.Ю. Особенности развития фитопланктона поверхностных вод Черного моря в мае 2013 / Е.Ю. Георгиева, **Л.В. Стельмах** // Экосистемы, их оптимизация и охрана. – 2014. – Вып. 11. – С. 260–266.
  18. **Stelmakh L.V.** Light and dark respiration of phytoplankton of the Black Sea / L.V. Stelmakh // Hydrobiological Journal. – 2003. – Vol. 39, N 6. – P. 1–8.
  19. **Stelmakh L.V.** Long-term variability of structural and functional characteristics of phytoplankton in the Sevastopol Bay / L.V. Stelmakh, M.I. Senecheva, E.A.Kuftarkova // Journal of Environmental Protection and Ecology. – 2010. – Vol. 11. – P. 182–190.
  20. **Stelmakh L.V.** Microzooplankton: the trophic role and involvement in the phytoplankton loss and bloom-formation in the Black Sea / L.V. Stelmakh, E.Yu. Georgieva // Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 2014. – Vol. 14 – P. 955–964.
  21. **Stelmakh L.V.** Spatial and Temporal Variability of Carbon to Chlorophyll a Ratio in Phytoplankton of the Surface Layer in Shallow Water Areas of the Black Sea (Crimea // International Journal on Algae. – 2015.- Vol. 17, N. 4. – P. 385–396.
- Монографии:
22. Финенко З.З. Культивирование водорослей в лабораторных условиях / З.З. Финенко, **Л.В.Стельмах**, О.А. Галатонова, И.И. Бабич // Микроводоросли Черного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования / под ред. Ю.Н. Токарева, З.З.Финенко, Н.В. Шадрина – Севастополь: ЭкоСи-Гидрофизика, 2008.– С. 186–200.
  23. **Стельмах Л.В.** Сезонные изменения отношения органического углерода к хлорофиллу *a* и оценка биомассы фитопланктона по концентрации хлорофилла *a* в прибрежных водах Черного моря / под ред. В.Н. Еремеева, А.В. Гаевской, Г.Е. Шульмана, Ю.А. Загородней // Промысловые биоресурсы Черного и Азовского морей. – Севастополь, ЭКОСИ-Гидрофизика, 2011. – С. 249–256.
  24. **Stelmakh L.V.** Peculiarities of seasonal variability of primary production in the Black Sea / L.V. Stelmakh, O.A. Yunev, Z.Z. Finenko, V.I. Vedernikov et al. // Ecosystem modeling as a management tool for the Black Sea / ed. L. I. Ivanov and T. Oguz – Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1998. – Vol. 1. – P. 93–104.
  25. Bologna, A.S. Distribution of planktonic primary production in the Black Sea / A.S. Bologna, P.T. Frangopol, V.I. Vedernikov, **L.V. Stelmakh** et al. // Environmental degradation of the Black Sea: Challenges and Remedies / ed. S. T. Besiktepe, U Unluata and A. S. Bologna – Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1999. – P. 131–145.
- Статьи в рецензируемых сборниках и журналах, не входящих в список ВАК:
26. **Стельмах Л.В.** Суточные изменения относительного содержания хлорофилла *a* в культурах морских планктонных водорослей / Л.В. Стельмах // Экология моря. – 1982. – Вып. 11. – С. 68–72.

27. Кирикова, М.В. Поглощение неорганических форм углерода и фосфора микропланктонным сообществом Севастопольской бухты / М.В. Кирикова, **Л.В. Стельмах** // Экология моря. – 1988. – Вып. 29. – С. 8–12.
28. **Стельмах Л.В.** Соотношение углерод – хлорофилл *a* в фитопланктоне поверхностных вод Восточно-тропической Атлантики / Л.В. Стельмах, Р.А. Лобанова, // Экология моря. – 1993. – Вып. 43. – С. 15–20.
29. **Стельмах Л.В.** Сезонные изменения первичной продукции Черного моря / Л.В. Стельмах // Комплексные океанографические исследования Черного моря. Севастополь: МГИ НАН Украины.– 1995. –С. 111–120.
30. **Стельмах Л.В.** Первичная продукция и фитопланктон Черного моря в весенний период / Л.В. Стельмах, А.В. Иванов, Л.В. Георгиева // Диагноз состояния среды прибрежных и шельфовых зон Черного моря. – Севастополь: МГИ НАНУ, 1996. – С. 67–74.
31. **Стельмах Л.В.** Сезонные изменения концентрации хлорофилла *a* и отношения органический углерод/хлорофилл *a* в фитопланктоне прибрежных вод Севастополя (Черное море) в 2000 – 2001 гг. / Л.В. Стельмах, И.И. Бабич, С.В. Ляшенко // Экология моря. – 2002. – Вып. 61. – С. 64–68.
32. Губанов, В.И. Комплексные оценки качества вод Севастопольского взморья (Черное море) / В.И. Губанов, **Л.В. Стельмах**, Н.П. Клименко // Экология моря. – 2002. – Вып. 62. – С. 76–80.
33. **Стельмах Л.В.** Отношение органического углерода к хлорофиллу *a* в фитопланктоне поверхностных вод западной части Черного моря в период осеннего “цветения” / Л.В. Стельмах, И.И. Бабич, С. Тугрул // Экология моря. – 2006. – Вып. 72. – С. 87–91.
34. **Стельмах Л.В.** Эколого-физиологические основы “цветения” воды, вызываемого *Emiliania huxleyi* в Севастопольской бухте / Л.В. Стельмах, М.И. Сеничева, И.И. Бабич // Экология моря. – 2009. – Вып. 77. – С. 28–32.
35. **Стельмах Л.В.** Использование переменной флуоресценции хлорофилла *in vivo* для оценки функционального состояния фитопланктона / Л.В. Стельмах, Е.А. Куфтаркова, А.И. Акимов и др. // Системы контроля окружающей среды. – 2010. – Вып. 13. – С. 263 – 268.
36. **Стельмах Л.В.** Структурно-функциональные характеристики фитопланктона прибрежных вод западной части Черного моря в осенний период / Л.В. Стельмах, Е.А. Куфтаркова, И.И. Бабич // Системы контроля окружающей среды – Севастополь, 2011. – Вып. 16. – С. 25–30.
37. **Стельмах Л.В.** Основные структурно-функциональные характеристики фитопланктона поверхностных вод западной части Черного моря в летний период / Л.В. Стельмах, И.И. Бабич, Н.Ю. Родионова // Системы контроля окружающей среды. – 2012. – Вып. 17. – С. 171–176.
38. **Стельмах Л.В.** Закономерности сезонной изменчивости отношения между органическим углеродом и хлорофиллом *a* в нано- и микрофитопланктоне поверхностного слоя прибрежных вод Черного моря / Л.В. Стельмах // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа (Сб. науч. трудов) – Вып. 28. – Севастополь, 2014. – С. 247 – 256.
39. Мансурова, И.М. Влияние различных источников азота на рост динофитовых водорослей Черного моря / И.М. Мансурова, **Л.В. Стельмах** // Вопросы современной альгологии. – 2014. – № 2 (6). – URL: <http://algology.ru/598>.
40. **Стельмах Л.В.** Сезонная изменчивость удельной скорости выедания фитопланктона микрозоопланктоном в прибрежных поверхностных водах Черного моря в районе Севастополя/ Л.В.Стельмах // Экосистемы.– 2015. – Вып. 1. – С. 30–40.

41. **Стельмах Л.В.** Изменчивость отношения между органическим углеродом и хлорофиллом *a* в фитопланктоне Черного моря в пределах зоны фотосинтеза / Л.В.Стельмах // Системы контроля окружающей среды.– 2016, 5(25).– С. 103 – 109.
42. **Стельмах Л.В.** Сезонная динамика основных первично-продукционных характеристик фитопланктона и его потребление микрозоопланктоном в поверхностном слое прибрежных вод Черного моря / Л.В. Стельмах // Системы контроля окружающей среды.– 2017, 7(27).– С. 114–120.
43. **Stelmakh L.V.** Carbon:chlorophyll-*a* ratio: The seasonal variability in phytoplankton from the coastal sea waters of Sevastopol (Black Sea) / L.V. Stelmakh, I.I. Babich / Oceanography of Eastern Mediterranean and Black Sea. Similarities and differences of two interconnected basins. – Ancara/Turkey: TUBITAK Publishers, 2003. – P. 523–527.
44. **Stelmakh L.V.** Seasonal variability of “new“ primary production in the western open part of the Black Sea / L.V. Stelmakh, O.V. Krivenko //Oceanography of the Eastern Mediterranean and Black Sea. Similarities and differences of two interconnected basins. – Ancara/Turkey: TUBITAK Publishers, 2003.– P. 471–478.
45. **Stelmakh L.V.** Microzooplankton Grazing Impact on Phytoplankton Blooms in the Coastal Seawater of the Southern Crimea (Black Sea) // International Journal of Marine Science. – 2013. – Vol. 3, N 15. – P. 121–127.
46. **Stelmakh L.V.** *Emiliania huxleyi* Spring Bloom in the Black Sea: A Tentative Investigation / L.V. Stelmakh, E.Yu. Georgieva // International Journal of Marine Science. – 2014. – Vol. 4, N 17. – P. 160–165.

**Благодарности.** Автор выражает глубокую благодарность научному консультанту доктору биологических наук, профессору Финенко З.З. за ценные советы при написании диссертационной работы. Соискатель искренне признателен ведущим инженерам отдела экологической физиологии водорослей ИМБИ РАН Бабич И.И. и Георгиевой Е.Ю. за обработку проб фитопланктона. Автор выражает большую благодарность и признательность младшему научному сотруднику отдела аквакультуры и морской фармакологии нашего института Родионовой Н.Ю. за выполнение гидрохимических анализов, а также всем сотрудникам этого отдела, участвовавшим в подготовке совместных публикаций. Соискатель выражает большую благодарность сотрудникам отдела биофизической экологии ИМБИ РАН Жуку В.Ф. и Василенко В.И. за любезно предоставленные данные по температуре морской воды, полученные в экспедициях.