



УДК 551.464:556 (262.5)

А. В. Пархоменко, канд. биол. наук, ст. н. с.

Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского Национальной академии наук Украины,
Севастополь, Украина

ЭКСКРЕЦИЯ ФОСФОРА ЗООПЛАНКТОНОМ В ЧЕРНОМ МОРЕ

Рассмотрены результаты модельных расчётов экскреции неорганического фосфора зоопланктоном в глубоководной области Чёрного моря. Величины скорости экскреции фосфатов зоопланктоном в слое 0 – 150 м зимой варьировали от 2.45 до 3.29, весной – 4.25 – 8.81, летом – 7.72 – 12.39, осенью – 13.36 – 3.77 $\text{мгР} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$. Количественная оценка вклада простейших, мезопланктона и желтелого макропланктона в суммарную экскрецию фосфатов указывает на ключевую роль простейших. Вклад простейших в среднем составлял – 51 %, мезопланктона – 32 %, макропланктона – 17 %. Регенерационная первичная продукция зимой изменялась от 17 до 30 %, весной – 30 – 97 %, летом – 93 – 100 %, осенью – 44 – 100 %, в среднем за год 64 %. Обсуждается вопрос о роли "микробиальной петли" в регулировании потока фосфора в эвфотической зоне глубоководной области Чёрного моря.

Ключевые слова: фосфор, экскреция, скорость, зоопланктон, Черное море

Неорганический фосфор, как и азот, относится к основным биогенным веществам, контролирующим уровень первичной продукции в водных экосистемах. Важнейшими звеньями круговорота фосфора в эвфотической зоне являются противоположно направленные и находящиеся в динамическом равновесии потоки его поступления в результате гидродинамических процессов, экскреции зоопланктоном, речного стока и атмосферных осадков – с одной стороны, и потребления его микропланктоном (фитопланктон, бактерии) и седиментационный вынос – с другой. Компонентом баланса фосфора является и практически неизученный механизм сорбционного обмена у организмов планктонного сообщества. Исследованиями с радиоактивной меткой показано, что микроэлементы могут усваиваться зоопланктоном, как с пищей, так и непосредственно из водной среды [15]. По материалам экспериментальных наблюдений и методами математического моделирования было установлено, что сорбционный обмен цинка для

копепод *Euchirella* sp. может составлять 8 – 32 % от поступления его с пищевым рационом [25]. В отличие от планктонных животных, минеральное питание одноклеточных водорослей осуществляется непосредственно из водной среды, при этом минеральные вещества поступают в водную среду как за счёт прижизненного выделения, так и в результате минерализации отмерших клеток. Известно [13], что полный период метаболического круговорота фосфора у одноклеточных водорослей *Skeletonema costatum* составляет 15 ч. Тем не менее, до настоящего времени масштабы времени сорбционного и метаболического обменов фосфора для планктонных организмов остаются практически не исследованными.

В условиях малого запаса минерального фосфора в среде, что характерно для зоны фотосинтеза открытых районов морских и океанических вод, уровень первичной продукции контролируется не столько концентрацией фосфатов, сколько скоростью их потоков [48, 60]. В связи с этим, оценка потоков, в том чис-

ле и экскреции фосфора зоопланктоном, обеспечивающих пул фосфатов в зоне фотосинтеза открытой части Чёрного моря, важна для понимания механизма формирования первичной продукции. Выполненные ранее исследования свидетельствуют о том, что в пресноводных и морских водоёмах регенерационный поток фосфора, который образуется в результате экскреции его мезопланктоном, в различные сезоны года может удовлетворять потребности фитопланктона на 5 – 300 % [10, 43, 50, 51, 56]. В Чёрном море о роли регенерационного потока можно судить лишь по разрозненным данным, полученным в осенний период на основании расчёта экскреции фосфатов массовыми видами рачкового зоопланктона, без учёта простейших и желетелого макропланктона [11], и ранней весной с учётом основных тро-

фозекологических групп зоопланктонного сообщества [23]. Однако эти сведения не дают полного представления о сезонной изменчивости экскреции минерального фосфора зоопланктоном.

Цель работы – количественно оценить сезонные изменения скорости регенерационного потока минерального фосфора и его роль в обеспечении фитопланктонного сообщества в глубоководной области Чёрного моря.

Материал и методы. В основу расчёта экскреции фосфатов гетеротрофными организмами были положены результаты исследований размерно-видовой структуры зоопланктонного сообщества, полученные в глубоководной области Чёрного моря в 1978 – 1995 гг. (табл. 1).

Табл. 1. Информация о рейсах, количестве станций и времени проведения исследований размерно-видовой структуры зоопланктона в Чёрном море

Table 1. Data on cruises, stations' number and study time of size-specific structure of zooplankton in the Black Sea

Название судна (№ рейса)	Год	Месяц	Количество станций	Источники
НИС « Витязь » (№ 64)	1978	сентябрь – октябрь	8	[29, 31]
НИС « Пр. Водяницкий » (№ 9)	1980	июль – сентябрь	16	[18]
НИС « Витязь » (№ 6)	1984	апрель – май	12	[29]
НИС « Витязь » (№ 15)	1988	март	10	[29]
НИС « Витязь » (№ 15)	1988	апрель	12	[29]
НИС « Витязь » (№ 16)	1988	сентябрь	2	[29]
НИС « Менделеев » (№ 44)	1989	июль – сентябрь	25	[28, 29]
НИС « Пр. Водяницкий » (№ 32)	1990	сентябрь	8	[18]
НИС « Витязь » (№ 21)	1991	февраль	7	[29, 32]
НИС « Витязь » (№ 21)	1991	март	12	[29, 32]
НИС « Витязь » (№ 21)	1991	апрель	4	[29, 32]
НИС « Пр. Водяницкий » (№ 35)	1991	октябрь – ноябрь	14	[18]
НИС « Киев » (№ 2)	1995	январь	8	[17]
НИС « Киев » (№ 3)	1995	апрель	7	[17]
НИС « Киев » (№ 4)	1995	август	9	[17]
НИС « Киев » (№ 5)	1995	ноябрь	12	[14]

Для оценки вклада различных систематических групп зоопланктона в суммарную экскрецию минерального фосфора использовали полученные сотрудниками Института океанологии им. П. П. Ширшова РАН данные о среднем весе массовых видов зоопланктона, среднем весе животных, входящих в ту или

иную трофэкологическую группу, и их биомассу. В этих исследованиях организмы представлены в виде трофэкологических групп, относительно однородных по размеру и объединённых по характеру питания: простейших (а), нанофагов (f), эврифагов (v), ойтон (s), сэгитт (р), ноктилюки (n), плеуробрахии (q₁), ау-

релии (q_2), мнемипсиса (q_3) [28, 29, 31, 32]. Результаты исследования размерно-видовой структуры зоопланктонного сообщества, полученные в исследованиях ИнБЮМ НАНУ, в основном были использованы для расчёта скорости экскреции минерального фосфора, нормированной на сухой вес животных из разных систематических групп [14, 17, 18]. Энергетический эквивалент для простейших, отдельных видов зоопланктона и трофозокологических групп животных рассчитывали по их калорийности [1, 33]. Для перевода биомассы отдельных видов животных, выраженной в энергетических единицах, в углеродные единицы использовали отношение $1 \text{ кал} = 0.1 \text{ мг С}$. Содержание фосфора в теле животных рассчитывали

по весовому соотношению $\text{C:P} = 41:1$. Рассчитанное содержание фосфора в теле животных было сопоставимым или близким с экспериментально измеренными величинами для простейших, массовых видов рачкового зоопланктона и желетелого макропланктона [3, 4, 10, 34, 58]. Величину сухого остатка для простейших оценивали в 15 % [41], ракообразного зоопланктона – 15 % [8], сагитт – 7 % [24], полихет – 15 % [37], личинок рыб – 15 % [37], ноктилюки – 2 % [24], желетелых организмов – 2 % [1, 3, 4]. Уравнения для расчёта суточных трат на обмен, величины энергетических эквивалентов, содержания фосфора, углерода и отношения сырого к сухому весу – принятые для животных (табл. 2).

Табл. 2. Физиологические характеристики животных, принятые для расчёта экскреции фосфора
Table 2. The physiological characteristics of animals accepted for account of phosphorus excretion

Элементы планктона	R = a W ^b		G, кал мг ⁻¹	C, мг С мг ⁻¹	P, мг Р мг ⁻¹	P ¹ , %	S, %
	a	b					
Зофлагеллята	0.32	0.78	1.0	0.1	0.0024	1.6	15
Инфузории	0.32	0.78	0.9	0.09	0.0022	1.47	15
Простейшие	0.32	0.78	0.9	0.09	0.0022	1.47	15
Нанофаги	0.6	0.8	0.7	0.07	0.0017	1.14	15
Эврифаги	0.6	0.8	0.7	0.07	0.0017	1.14	15
Ойтоны	0.6	0.8	0.7	0.07	0.0017	1.14	15
Аппендикулярии	0.6	0.8	0.7	0.07	0.0017	1.14	15
Полихеты	0.6	0.8	0.7	0.07	0.0017	1.14	15
Сагитты	0.6	0.8	0.4	0.04	0.00098	1.39	7
Ноктилюка	0.6	0.8	0.05	0.005	0.00012	0.60	2
Микрозоопланктон	0.6	0.8	0.9	0.09	0.0022	1.47	15
Кормовой зоопланктон	0.6	0.8	0.7	0.07	0.0017	1.14	15
Копеподы	0.6	0.8	0.7	0.07	0.0017	1.14	15
Кладоцера	0.6	0.8	0.5	0.05	0.00122	0.8	15
Калянус	0.6	0.8	0.7	0.07	0.0017	1.14	15
Личинки рыб	0.6	0.8	0.7	0.07	0.0017	1.14	15
Плеуробрахия	0.34	0.84	0.015	0.0015	0.0000365	0.18	2
Аурелия	0.48	0.84	0.01	0.001	0.0000244	0.12	2
Мнемипсис	0.31	0.84	0.01	0.001	0.0000244	0.12	2

Примечание: R – суточные траты на обмен, мкал·экз⁻¹·сут⁻¹; G – калорийность на сырой вес тела животных, кал; C – содержание углерода в сыром весе, мгС·мг⁻¹; P – содержание фосфора в сыром весе, мгР·мг⁻¹; P¹ – содержание фосфора в сухом весе, %; S – сухой вес, %.

Алгоритм расчёта экскреции минерального фосфора гетеротрофными организмами. Для расчёта экскреции минерального фосфора планктонными животными использо-

вали экспериментально установленное равенство интенсивности обмена, измеренного по скорости потребления кислорода и скорости выделения минерального фосфора [12]. Сум-

марную скорость его экскреции зоопланктонном рассчитывали по алгоритму [19]:

$$E_{\Sigma\phi} = \sum_{i=a}^q N_i R_i Z_i F_i \quad (1),$$

где: $E_{\Sigma\phi}$ – суммарное количество минерального фосфора, выделенного животными, $\text{мгР} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$; N_i – биомасса организмов в трофэкологических группах, в $\text{мгР} \cdot \text{м}^{-2}$; i – индекс трофэкологической группы животных; R_i – суточные траты на обмен для среднего веса одной особи, $\text{мкал} \cdot \text{сут}^{-1}$; $Z_i = e_{\phi}/W_{\phi}$, где e_{ϕ} – содержание фосфора в особи, $\text{мгР} \cdot \text{экз}^{-1}$; W_{ϕ} – калорийность особи, мкал . F_i – температурная поправка, её вводили при расчёте интенсивности обмена гетеротрофных организмов из разных трофэкологических групп зоопланктона с учётом их обитания в слоях над и под термоклинном, рассчитывали по формуле $F = Q_{10}^{t-20/10}$, $Q_{10} = 2.25$ [7]. Сорбционный механизм фосфорного питания организмов планктонного сообщества в настоящей работе не учитывался.

Расчёт суточных трат энергии на обмен. Суточные траты энергии на обмен у простейших находили по уравнению, полученному нами на основании экспериментально измеренной скорости потребления кислорода в зависимости от веса простейших, при температуре 20°C [39]. Для перевода кислорода и веса тела в энергетические единицы использовали оксикалорийный коэффициент – 4.86 кал/млО , калорийность для зоофлагеллят принимали $1.0 \text{ кал} \cdot \text{мг}^{-1}$, инфузорий – $0.9 \text{ кал} \cdot \text{мг}^{-1}$, простейших (зоофлагеллят, инфузорий) – $0.9 \text{ кал} \cdot \text{мг}^{-1}$ из расчета на сырой вес [33]. Зависимость скорости потребления кислорода от веса тела простейших, выраженная в энергетических единицах, имела вид: $R = 0.32 \cdot W^{0.78}$, $r^2 = 0.93$, $n = 37$, где W – вес особи, мкал ; R , $\text{мкал} \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$. Для большинства животных (нано- и эврифагов, ойтон, сагитт, ноктилюки) траты энергии на обмен вычисляли по уравнению $R = 0.60 \cdot W^{0.8}$, где R – $\text{мкал} \cdot \text{экз}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$, W – вес особи, мкал [30]. Уравнения для расчёта суточных трат

энергии на обмен у желетелых *Aurelia aurita*, *Mnemiopsis leidyi* и *Pleurobrachia rhodopsis* находили по экспериментальным данным скорости потребления кислорода при температуре 20°C [2]. Для перевода кислорода и веса тела желетелых в энергетические единицы использовали оксикалорийный коэффициент – 4.86 кал/млО , а калорийность для *A. aurita* принимали равной $0.010 \text{ кал} \cdot \text{мг}^{-1}$, *M. leidyi* – $0.010 \text{ кал} \cdot \text{мг}^{-1}$, *P. rhodopsis* – $0.015 \text{ кал} \cdot \text{мг}^{-1}$ из расчета на сырой вес [1]. Коэффициент (а) в уравнении $R = a \cdot W^{0.84}$ определяли по соотношению $(a) = R/W^{0.84}$, где R – скорость потребления кислорода, выраженная в $\text{мкал} \cdot \text{сут}^{-1} \cdot \text{экз}^{-1}$, W – средний вес животного, мкал . Уравнения для расчёта суточных трат энергии на обмен у *Aurelia aurita* имели вид $R = 0.48 \cdot W^{0.84}$, *Mnemiopsis leidyi* – $R = 0.31 \cdot W^{0.84}$, *Pleurobrachia rhodopsis* – $R = 0.34 \cdot W^{0.84}$, где R – $\text{мкал} \cdot \text{сут}^{-1} \cdot \text{экз}^{-1}$, W – вес особи, мкал .

Результаты. Интенсивность экскреции минерального фосфора в зависимости от сухого веса животных. Результаты моделирования показали, что в зимнее время скорости экскреции фосфатов, нормированные на сухой вес у животных из разных систематических групп (простейшие, мезопланктон и желетелый макропланктон) варьировали в пределах $0.02 - 15.41 \text{ мкгР} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$. Максимальные величины скорости получены для зоофлагеллят – $15.41 \text{ мкгР} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$. Средняя величина удельной скорости для простейших (зоофлагелляты, инфузории), мезопланктона и желетелого макропланктона (плеуробрахии, медузы, мнемипсис) составляла 9.75 , 1.55 , $0.03 \text{ мкгР} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$, соответственно.

В летний период величины скорости экскреции фосфатов, нормированные на сухой вес для животных из разных систематических групп, по сравнению с зимним периодом, увеличивались и изменялись от 0.03 до $29.01 \text{ мкгР} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$ (максимальная величина отмечена для зоофлагеллят). Средняя величина этого показателя для простейших

составляла 19.43, мезопланктона – 3.70, желетелого макропланктона – $0.055 \text{ мкгР} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$, что в 1.99, 2.38 и 1.83 раза выше, чем для зимнего периода соответственно.

Анализ зависимости между скоростью экскреции минерального фосфора и сухим весом животных из разных систематических групп зоопланктона показал, что с увеличением

сухого веса животных наблюдается закономерное увеличение скорости его экскреции. Для зимнего периода в диапазоне температур $6 - 8^{\circ}\text{C}$ зависимость скорости экскреции минерального фосфора от сухого веса ($3.8 \cdot 10^{-9} - 3777 \text{ мг}$) животных из разных систематических групп имела вид $E = 0.17 \cdot W^{0.72}$ (рис. 1А), а для летнего периода, в диапазоне температур

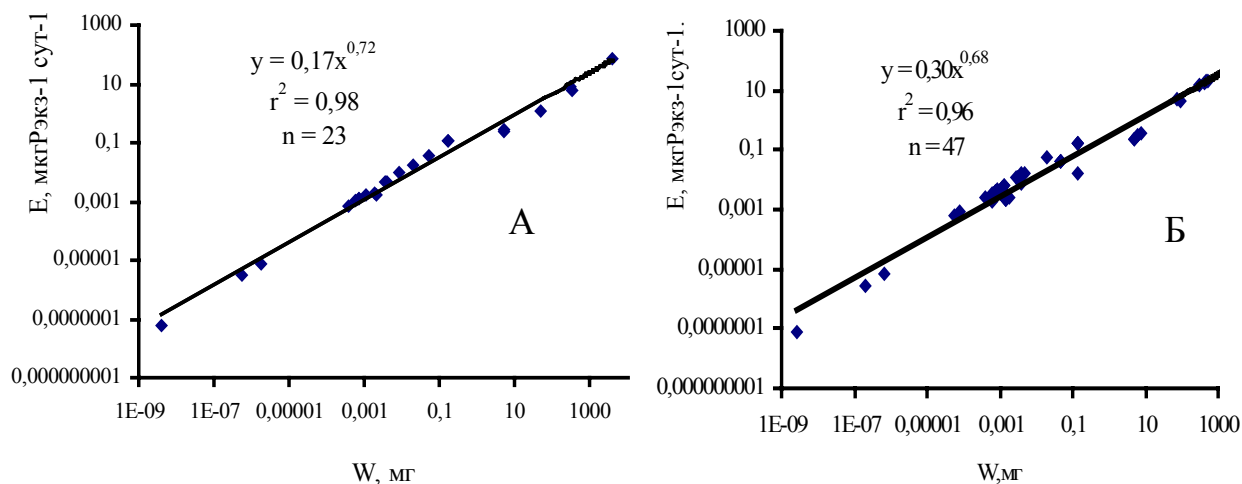


Рис 1. Зависимость скорости экскреции фосфора от сухого веса животных: А – зима, Б – лето

Fig 1. Dependence of phosphorus excretion rate from dry weight of animals: А – winter, Б – summer

$8 - 24^{\circ}\text{C}$ и сухого веса животных ($2.6 \cdot 10^{-9} - 3177 \text{ мг}$), она описывалась уравнением $E = 0.30 \cdot W^{0.68}$ (рис. 1Б). Зависимость между интенсивностью экскреции минерального фосфора

животными и их сухим весом для зимнего периода имела вид $E/W = 0.17 \cdot W^{-0.28}$ (рис. 2Б), для летнего периода $E/W = 0.30 \cdot W^{-0.32}$ (рис. 2А).

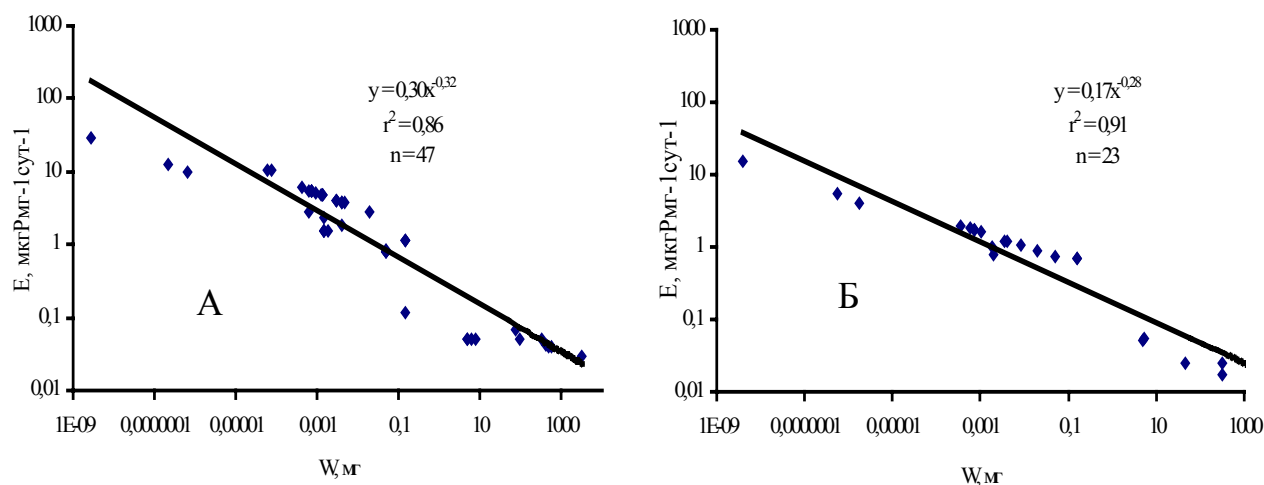


Рис. 2. Зависимость удельной скорости экскреции фосфора от сухого веса животных: А – лето, Б – зима

Fig. 2. Dependence of phosphorus excretion specific rate from dry weight of animals: А – summer, Б – winter

Из этих уравнений следует, что при увеличении сухого веса тела животных наблюдается закономерное снижение интенсивности выделения фосфатов не только в пределах одной систематической группы простейших или ракообразных, но и в пределах разных систематических групп гетеротрофного планктона включая, простейших, мезопланктон и желетелый макропланктон.

Сезонные изменения экскреции минерального фосфора зоопланктонным сообществом. Наличие разрозненных данных и отсутствие непрерывных исследований полной

структуры зоопланктонного сообщества в глубоководной области Чёрного моря не позволяют оценить изменение регенерационного потока минерального фосфора в течение одного года. Поэтому для его оценки использовали осреднённые скорости экскреции фосфатов зоопланктоном, рассчитанные по месяцам, но в разные годы – с 1978 по 1992 гг. Анализ полученных данных показал, что годовая динамика изменения скорости экскреции минерального фосфора зоопланктоном в слое 0 – 150 м имела одновершинный характер (рис. 3).

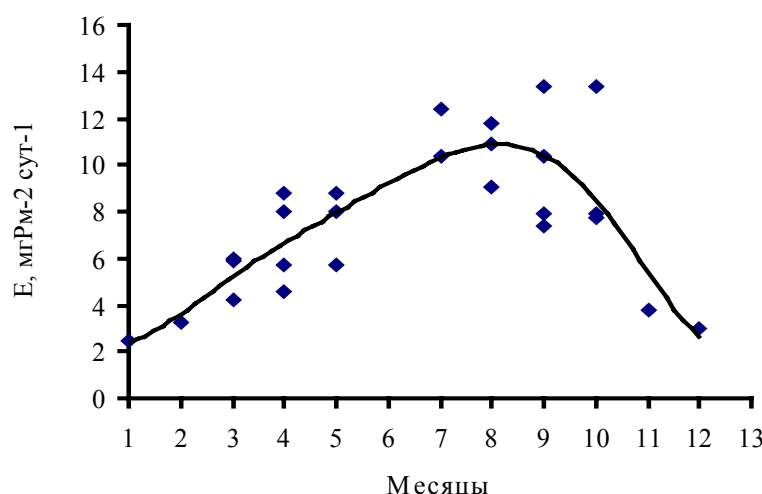


Рис. 3. Сезонные изменения скорости экскреции фосфора зоопланктоном в открытой части Чёрного моря
Fig. 3. Seasonal changes of phosphorus excretion rate by zooplankton in open part of the Black Sea

Зимой скорость экскреции минимальна и варьирует от 2.45 до 3.29 мгР·м⁻²·сут⁻¹, что связано с низкой температурой воды (6 – 8 °С) и относительно малой биомассой зоопланктона, по сравнению с другими сезонами года. С марта по май, с повышением температуры в верхнем перемешанном слое (ВПС) и увеличением интенсивности обмена зоопланктонных организмов и их биомассы, скорость регенерации фосфатов увеличивалась от 4.25 до 8.81 мгР·м⁻²·сут⁻¹. Летом она возрастала и изменялась в пределах 7.72 – 12.35 мгР·м⁻²·сут⁻¹, что обусловлено повышением температуры до 20 – 24 °С в ВПС и наиболее высокой биомассой зоопланктона, по сравнению с другими

сезонами года. Осенью, с понижением температуры воды в ВПС, которая способствует снижению интенсивности обмена у животных, и уменьшением биомассы зоопланктона, наблюдается уменьшение величин суммарной скорости выделения фосфатов от 13.36 до 3.77 мгР·м⁻²·сут⁻¹. Как видно, в тёплый период года (май – октябрь), когда в глубоководной области моря устанавливается температурная стратификация вод, а температура воды в ВПС изменяется от 16 до 24 °С, наблюдаются максимальные величины суммарной скорости экскреции фосфатов, которые варьируют в пределах 5.71 – 13.36 мгР·м⁻²·сут⁻¹. В холодный период года (декабрь – март) при малых

величинах температуры воды ($6 - 8^{\circ}\text{C}$) регенерационный поток минерального фосфора был минимальным и изменялся от 2.45 до $5.94 \text{ мкгР} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$.

Оценка вклада основных трофэкологических групп зоопланктонного сообщества в суммарную экскрецию минерального фосфора.

Условно зоопланктон был поделён на три группы: простейшие, мезопланктон и желетелый макропланктон. С 1978 по 1992 гг., независимо от сезона и года, вклад простейших в суммарную экскрецию фосфатов зоопланктоном был высоким и изменялся от 40 до 59 %, составляя в среднем 51 % (рис. 4). Вклад мезопланктона в этот же период изменялся от 14 до 51 % (в среднем 32 %) (рис. 4). Наиболее высокий вклад отмечен в период с 1978 по 1988 гг., его величины незначительно варьировали в пределах 41 – 51 %. Однако, с осени 1988 г. и по 1992 г. наблюдалось значительное снижение этого показателя – с 31 до 14 % (рис. 4). Уменьшение вклада мезопланктона в этот период было обусловлено снижением, как биомассы массовых видов, так и биомассы в целом [9, 29]. Очевидно, что наблюдаемые во времени колебания биомассы рачкового зоопланктона, особенно его мелкой части, обладающей относительно высокой интенсивностью обмена, оказывают существенное влияние на вклад мезопланктона в суммарную экскрецию минерального фосфора.

Вклад желетелого макропланктона в суммарную экскрецию фосфатов зоопланктоном в период с 1978 г. по 1988 г. был небольшим, изменяясь в пределах 6 – 8 %, а с момента массового развития мнемииопсиса – с 1988 г. и по 1992 г. – он возрастал от 16 до 29 % (рис. 4). С 1978 г. по 1992 г. вклад желетелых был ниже, чем простейших и мезопланктона, составляя в среднем 17 %.

Обсуждение. Известно, что скорость экскреции минерального фосфора животными зависит от температуры, концентрации пищи, кислорода, соотношения C:N:P в теле живот-

ных и пищи, индивидуального размера массовых видов и биомассы зоопланктона [10, 38, 46, 47, 57, 64, 67]. Однако в ряде работ отмечено, что более 80 % флуктуаций величин скорости экскреции объясняется индивидуальным размером тела животных, температурой воды и концентрацией пищи [10, 63, 67]. Результаты наших расчётов показали, что в тёплый период года скорость выделения минерального фосфора, нормированная на сухой вес для животных разных систематических групп (простейших, мезопланктона и желетелого макропланктона) варьировала в пределах $0.03 - 29.01 \text{ мкгР} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$. Максимальные величины интенсивности экскреции фосфатов получены для зоофлагеллят – $29.01 \text{ мкгР} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$, её среднее значение для простейших составляло $19.43 \text{ мкгР} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$.

Расчитанные нами удельные скорости экскреции для простейших в целом согласуются с величинами, полученными в экспериментальных условиях при температуре 20°C . Например, интенсивность регенерации фосфатов, отмеченная в экспериментах с микрофлагеллятами *Paraphysomonas imperforata*, в случае кормления тех диатомовыми водорослями, составляла $52,8 \text{ мкгР} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$, бактериями – $91 \text{ мкгР} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$ [34]. В зависимости от стехиометрического соотношения C:P в бактериях, которые служили основным источником питания для микрофлагеллят, принадлежащих к роду *Paraphysomonas*, удельные скорости экскреции фосфатов варьировали в диапазоне $14.13 - 281.4 \text{ мкгР} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$ [57, 58]. Кэрон с соавт. [34], используя литературные данные, получили зависимости между интенсивностью выделения фосфатов для многоклеточного зоопланктона и сухим весом животных. Путём аппроксимации они оценили интенсивность регенерации фосфатов простейшими с сухим весом особи $2 \cdot 10^{-4}$ и флагеллят – $2 \cdot 10^{-8}$ мг. Согласно этим расчётам, интенсивность регенерации минерального фосфора простейшими со средним сухим весом $2 \cdot 10^{-4}$ мг изменялась

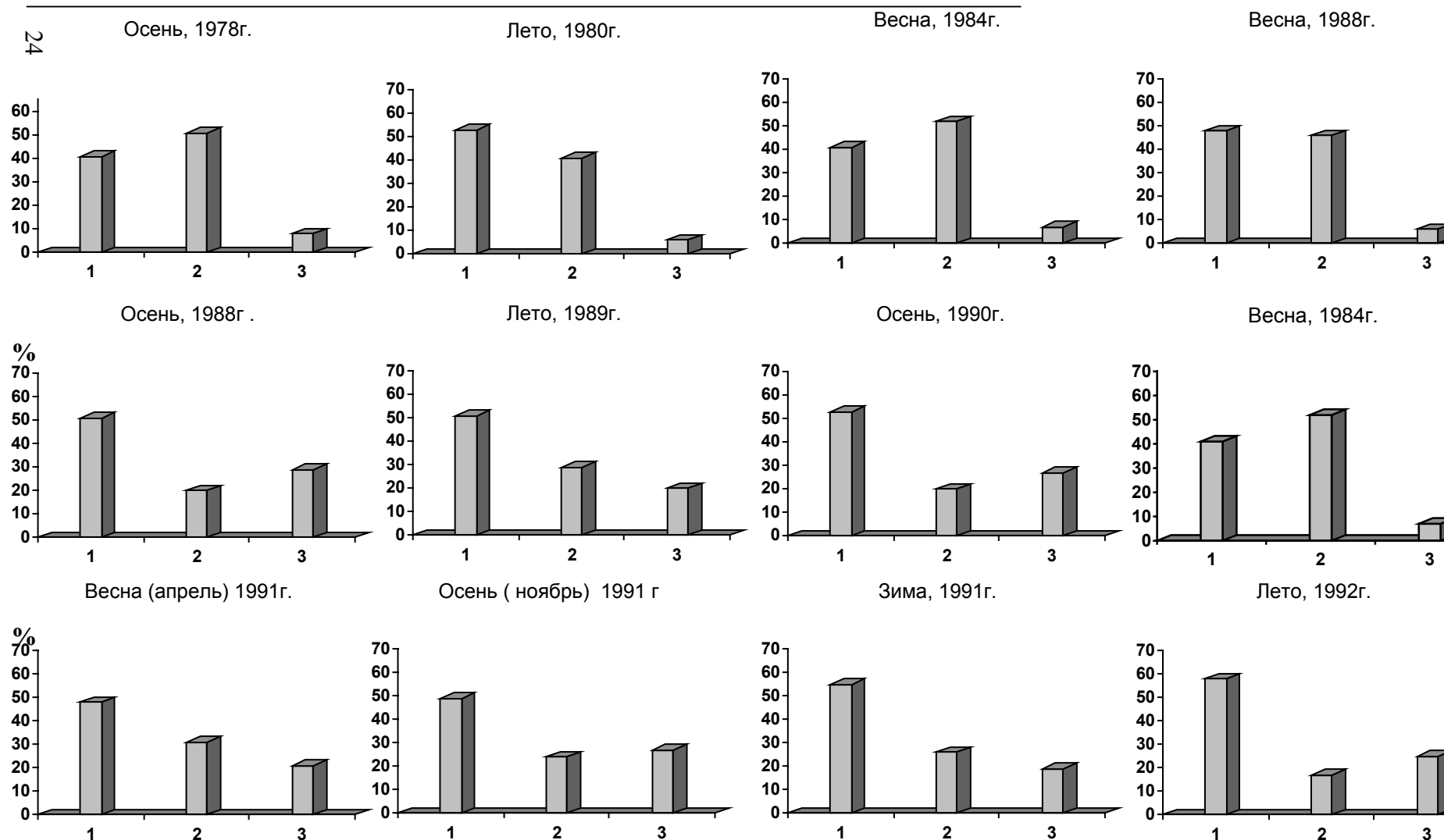


Рис. 4. Вклад основных групп зоопланктона в суммарную экскрецию фосфора: 1 - простейшие; 2 – мезозoopланктон; 3 – макропланктон

Fig. 4. The contribution of basic groups zooplankton in total of phosphorus excretion rate: 1 - protozoan; 2 - mesozooplankton; 3 - macroplankton

в интервале $2.41 - 40.32 \text{ мкгР} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$, а с весом особи $2 \cdot 10^{-8} \text{ мг}$ – в пределах $- 8.16 - 728 \text{ мкгР} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$. Рассчитанные нами и полученные в экспериментах удельные скорости экскреции для простейших [34, 57, 58] находятся в пределах диапазона предсказанных величин интенсивности для простейших с разным сухим весом. Модельные расчёты удельной скорости регенерации фосфатов для рачкового зоопланктона показали, что её средняя величина составляла $3.7 \text{ мкгР} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$ и практически совпадала с результатами ранее выполненных исследований для черноморского рачкового зоопланктона – $3.09 - 5.0 \text{ мкгР} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$ [11]. Такие же данные получены и в экспериментах с зоопланктоном из Атлантического океана – $3.1 - 4.7 \text{ мкгР} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$ при температуре $20 - 23^\circ\text{C}$ [50, 55]. Аналогичные результаты отмечены для смешанного морского зоопланктона и для его разных видов при температуре от 1°C до 22°C , когда величина удельной скорости экскреции фосфатов варьировала от 0.12 до $11.04 \text{ мкгР} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$, а средняя величина составляла $5.58 \text{ мкгР} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$ [38]. Сравнение средних величин интенсивности выделения фосфатов для массовых видов пресноводного зоопланктона *Daphnia pulex* и *D. galeata* – $4.86 \text{ мкгР} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$ и морского зоопланктона также указывает на их сопоставимость [12, 64]. Рассчитанные величины скорости экскреции фосфатов, нормированные на сухой вес желетелых организмов (гребневика, медузы), были ниже, чем для простейших и рачкового зоопланктона и изменялись в пределах $0.03 - 0.07 \text{ мкгР} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$. Эти величины были близки с экспериментально измеренной интенсивностью экскреции фосфатов у *Mnemiopsis leidyi* при температуре 20°C , которая варьировала в пределах $0.062 - 0.150 \text{ мкгР} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$ [53].

Анализ полученной нами зависимости – $E_\phi = 0.30 \cdot W^{0.68}$ (1) – между скоростью экскреции фосфатов и сухим весом животных из разных систематических групп зоопланктона

для летнего периода показал, что с увеличением сухого веса животных наблюдается закономерное увеличение скорости экскреции фосфатов. В ранних исследованиях были выполнены аналогичные расчёты на основании данных 73 пар значений экспериментально измеренных скоростей экскреции фосфатов и сухого веса для отдельных видов ракообразных. Крайние значения температуры в этих опытах различались более чем на 20°C , а скорость экскреции фосфатов в зависимости от сухого веса тела животных выражалась в виде степенного уравнения $E = 0.33 \cdot W^{0.56}$ (2), $r^2 = 0.87$ [10].

Сопоставление коэффициентов и показателей в уравнении (2) и в полученном нами уравнении (1) показало, что коэффициент (а) в уравнениях (2) и (1) практически совпадает. Незначительные отличия наблюдались для показателя (в) в уравнениях (2) и (1). Очевидно, что статистически наиболее корректно находить связь между независимо измеренными величинами скорости экскреции фосфора и сухим весом тела животных, как это выполнено в [10]. Однако, в полученном нами уравнении (1) коэффициент (а) и показатель (в) были близки таковым в уравнении (2). Это свидетельствует об адекватности рассчитанных нами величин скоростей экскреции минерального фосфора для животных, обитающих в слое воды $0 - 150 \text{ м}$ при температуре от 8 до 24°C , и экспериментально измеренных для массовых видов зоопланктона при разных температурах (её крайние значения в опытах различались более чем на 20°C). Таким образом, рассчитанные нами скорости экскреции минерального фосфора для животных из разных систематических групп зоопланктона, нормированные на сухой вес, были близки или сопоставимы с имеющимися в литературе данными, полученными в экспериментах или рассчитанными для массовых видов как морского, так и пресноводного зоопланктона. С увеличением сухого веса тела животных наблюдается закономерное снижение интенсив-

ности экскреции фосфатов не только в пределах одной систематической группы простейших или ракообразных, но и в пределах разных систематических групп гетеротрофного планктона, включая простейших, мезопланктон и желетелый макропланктон.

Оценка вклада основных трофозологических групп зоопланктонного сообщества в суммарную экскрецию минерального фосфора показала, что в глубоководной области Чёрного моря ключевая роль в его регенерации принадлежит простейшим. По нашим расчётам, в суммарной экскреции фосфатов зоопланктоном на их долю приходилось от 40 до 59 %, в среднем 51 %. Сопоставимые данные были получены в мезотрофном районе тропической части Тихого океана, где вклад простейших в суммарную экскрецию минерального фосфора составлял 47 % [19]. Как отмечается в [38, 48], простейшие выполняют ключевую роль в регенерации биогенных веществ (азот и фосфор) в экосистеме по ряду причин. Во-первых, в настоящее время признано, что дыхание простейших составляет значительную часть от полного дыхания планктонного сообщества. Во-вторых, использование современных методов показало, что биомасса простейших в океане значительно больше, чем считалось ранее. В-третьих, простейшие рассматриваются как первичные потребители бактерий, цианобактерий и могут быть важным потребителем мелкоразмерного фитопланктона, а интенсивность обмена веществ у них значительно выше, чем у мезопланктона и желетелого макропланктона.

Вклад мезопланктона и желетелого макропланктона в суммарную экскрецию фосфатов в 1978 – 1988 гг. варьировал в пределах 41 – 51 % и 6 – 8 % соответственно. Однако с осени 1988 г. и по 1992 г. колебания этих показателей носили иной характер: 31 – 14 % и 16 – 29 % соответственно. Это связано с тем, что вклад основных трофозологических групп в суммарную экскрецию фосфатов зоопланктоном зависит не только от интенсивности обмен-

на животных, но и от соотношения их биомасс. Как известно, в 1978 – 1992 гг. изменялась не только биомасса зоопланктона, но и соотношение биомасс отдельных его элементов [9, 29]. В период массового развития медуз с 1978 г., а с сентября 1988 г. и гребневика *Mnemiopsis leidyi* биомасса желетелого макропланктона в феврале и марте 1991 г. достигала 99.6 % от сырой суммарной биомассы мезо- и макропланктона [29]. Массовое развитие *M. leidyi* в Чёрном море привело к снижению кормового зоопланктона в 6, сагитт в 10, калянуса в 2 раза. В то же время, биомасса бактерий и простейших практически оставалась на одном уровне [9, 29]. Начиная с 1993 г. и особенно с 1996 г., в глубоководной области Чёрного моря наблюдалось медленное снижение популяции мнемии, а численность и биомасса кормового зоопланктона постепенно увеличивались [27]. После появления в 1999 г. берое, уже весной 2001 г. мнемии практически отсутствовал, а численность и биомасса зоопланктона были сопоставимы с теми, которые отмечались в Чёрном море до появления мнемии [27]. Таким образом, в глубоководной области Чёрного моря величина регенерационного потока фосфатов в значительной степени зависит от интенсивности обмена животных, их биомассы и размерно-видовой структуры зоопланктонного сообщества.

Анализ сезонного изменения суммарной скорости экскреции минерального фосфора зоопланктоном и скорости его потребления микропланктоном (фитопланктон, бактерии) [16, 20, 21, 22], без учёта механизма сорбционного обмена фосфора, позволяет считать, что в фотическом слое глубоководной области Чёрного моря основную роль в его регулировании играют процессы потребления и регенерации, связанные с деятельностью "микробиальной петли". Известно, что основными компонентами "микробиальной петли" являются в совокупности бактерии, фитопланктон и простейшие (гетеротрофные флагаеллы и

цилиаты), отвечающие за автотрофный синтез, регенерацию биогенных элементов и обеспечение метазойного планктона органическим веществом [5, 35, 36].

Долгое время признавалось, что бактерии играют основную роль в минерализации биогенных веществ, будучи, прежде всего, ответственными за деструкцию растворённого органического вещества и детрита. Однако существует иная точка зрения, согласно которой бактерии не могут быть эффективными минерализаторами из-за высокого КПД роста и способности к эффективной ассимиляции биогенных элементов (азота и фосфора) в условиях их низкого содержания в морской воде [36]. В связи с этим, большой интерес представляют исследования, в которых показано, что в зависимости от стехиометрического соотношения C:N и C:P в субстрате и в бактериях, и при малых концентрациях неорганических форм азота и фосфора в среде, бактерии потенциально могут быть и потребителями, и источником минерального фосфора и азота в морской воде [44, 45, 49, 66]. В последние годы экспериментально подтверждается, что при малом содержании минерального фосфора в фотическом слое пресноводных и морских водоёмов бактерии выступают конкурентом фитопланктону в его потреблении, а их вклад в суммарном потреблении фосфатов микропланктоном может варьировать от 30 до 60 % [50, 60, 65].

Согласно [16, 21, 22], в тёплый период года в фотическом слое глубоководной области Чёрного моря, как правило, наблюдаются низкие концентрации минерального фосфора, а растворённое органическое вещество обеднено по фосфору, так как величины весового соотношения C : P в слое 0 – 200 м с увеличением глубины уменьшаются от 600 до 80, а в слое 0 – 50 м – от 600 до 400 [26]. На этом фоне средняя скорость потребления минерального фосфора микропланктоном равна $178 \cdot 10^{-4} \text{ мкм} \cdot \text{ч}^{-1}$, а время его оборота характеризуется малыми величинами (1 – 6 ч) [16, 21, 22]. В водных

экосистемах, где отмечаются высокие скорости потребления неорганического фосфора микропланктоном и малые величины времени его оборота, как правило, наблюдаются наибольшие величины скорости его регенерации. Это подтверждается нашими расчётами, которые показали, что в тёплый период года величины регенерационного потока фосфатов в Чёрном море изменялись от 5.71 до $13.36 \text{ мгР} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$. В это время вклад размерной фракции микропланктона (0.4 – 1.5 мкм), соответствующей по размеру бактериям и мелкоразмерному фитопланктону, в верхнем перемешанном слое Чёрного моря может достигать 70 % от суммарного потребления фосфатов микропланктоном [23]. Следовательно, основная роль бактерий в Чёрном море состоит не в регенерации минерального фосфора, а в его ассимиляции из среды и передаче по трофической цепи простейшим, так как обогащенные по фосфору бактерии служат основным источником питания для зоофлагеллят и инфузорий [34, 38, 57, 65]. В процессе выедания бактерий и мелкоразмерного фитопланктона простейшие выделяют биогенные элементы во внешнюю среду с большей скоростью, чем другие животные [34, 38, 65]. На это указывают и полученные нами средние величины скорости экскреции фосфатов, нормированные на сухой вес для простейших, мезопланктона и желетелого макропланктона – 19.43 , 3.7 и $0.055 \text{ мкгР} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$, соответственно. В холодный период года (декабрь – март), когда температура воды снижается до $6 - 8^{\circ}\text{C}$, а содержание минерального фосфора в ВПС глубоководной области Чёрного моря увеличивается, активность бактерий в его потреблении резко снижается. В это время на долю размерной фракции микропланктона (0.4 – 1.5 мкм), соответствующей по размеру бактериям, в потреблении фосфатов приходится не более 10 %, а вклад крупной фракции микропланктона (3 – 150 мкм), состоящей в основном из диатомовых водорослей, увеличивается до 90 % от суммарного их потребле-

ния микропланктоном. Скорость потребления минерального фосфора микропланктоном относительно тёплого периода времени на порядок меньше и составляет в среднем $15 \cdot 10^{-4}$ мкМ·ч⁻¹, а время его оборота увеличивается до 96 ч [20, 22].

Исходя из общих представлений о круговороте биогенных элементов в природных водоёмах, следует, что малые скорости потребления биогенных веществ микропланктоном и относительно высокие величины времени их оборота указывают на незначительную скорость их рециклинга. Величины регенерационного потока фосфатов в это время значительно ниже, чем в тёплый период года, и изменялись от 2.45 до 5.94 мгР·м⁻²·сут⁻¹, что свидетельствует о существенном снижении активности "микробиальной петли".

Таким образом, в тёплый период года в эвфотической зоне глубоководной области Чёрного моря ключевую роль в регулировании потока фосфора играют процессы его выедания, ассимиляции и регенерации, связанные с деятельностью "микробиальной петли". В холодный период наблюдается снижение активности "микробиальной петли" и переход к классической пищевой цепи, характерной для зимнего конвективного перемешивания вод [5].

По потреблению нитратов и аммония первичную продукцию разделяют на новую и регенерационную [40]. Однако известен и другой подход, когда регенерационная первичная продукция рассчитывается по скорости экскреции минерального фосфора зоопланктоном [11, 19, 22]. При использовании этого подхода важно знать, в каких формах и в каком соотношении выделяется фосфор гетеротрофными организмами из разных систематических групп. Выполненные ранее исследования с применением радиофосфора ³²P показали, что простейшие выделяют 82 % в форме Р – PO₄ и 18 % растворенного органического фосфора от общей суммы растворенного фосфора в среде [34, 52, 62]. В экспериментах с отдельными

видами рачкового зоопланктона и желтелого макропланктона, где использовались специальные гели, задерживающие соединения фосфора с разным молекулярным весом, показано, что животные выделяют 80 – 90 % Р – PO₄ и 10 – 20 % растворенного органического фосфора от общей суммы растворенного фосфора в среде [42, 53, 59]. Исходя из вышеизложенного, регенерационную первичную продукцию в Чёрном море рассчитывали на основании данных, характеризующих изменение регенерационного потока минерального фосфора в слое 0 – 150 м глубоководной области моря в течение года (рис. 3). Весовое соотношение С:Р в фитопланктоне принимали равным 41:1, а вклад бактерий в суммарное потребление фосфатов микропланктоном – в 10, 30 и 15 % для холодного и теплого периодов года, и в переходные от одного периода к другому месяцы (ноябрь и апрель), соответственно [16, 20, 21, 22]. В процентном выражении, регенерационную и «новую» первичную продукцию находили относительно среднемесячных величин первичной продукции, измеренной радиоуглеродным методом по [6, 61]. Расчёты регенерационной первичной продукции, без учёта потока прижизненного выделения фосфора фитопланктоном в среду, показали, что зимой она составляла в среднем 24 %, весной – 59 %, летом – 96 %, осенью – 78 %, а средняя за год – 64 % от общей первичной продукции. Среднегодовая оценка доли регенерационной продукции совпадает с её величиной, рассчитанной на основе скоростей потребления нитратов и аммония микропланктоном в глубоководной области Чёрного моря [54]. Сопоставимы и средние величины этого параметра весной и осенью. Для зимнего и летнего периодов доля регенерационной первичной продукции, определенная на основе данных по потреблению минерального азота микропланктоном, составляет 69 и 59 % соответственно, против 24% – зимой и 96 % – летом, полученной нами. Вероятно,

это несоответствие может быть обусловлено, во-первых, особенностями биотических циклов азота и фосфора в водоёмах [60], а во-вторых, различными масштабами пространственного и временного осреднения данных, используемых при оценке регенерационной первичной продукции в экспериментальных работах и в модельных расчетах. В тропической части Тихого океана, где регенерационная первичная продукция рассчитывалась по экскреции фосфатов зоопланктоном с учётом его полной структуры, получено, что в гипертрофном районе она составляет – 10 %, эвтрофном – 38 %, мезотрофном – 110 %, олиготрофном – 300 % [19]. Как видно, рассчитанные нами для летнего периода величины регенерационной первичной продукции в глубоководной области Чёрного моря, по продуктивности соответствующей мезотрофному типу вод [6], и в мезотрофном районе Тихого океана были близки и составляли 98 и 110 % соответственно. Из рассмотренных выше данных следует, что в тёплый период года (май – октябрь) развитие фитопланктона обеспечивается в основном экскрецией минерального фосфора зоопланктоном, так как его вертикальный поток с глубинными водами в результате гидродинамических процессов ограничивается температурной стратификацией вод. В это время на долю регенерационной первичной продукции приходится 93 – 100 % от общей первичной продукции. В холодный период года (декабрь – март) в суммарной пер-

вичной продукции преобладает «новая» продукция (69 – 83 %), которая образуется в результате ассимиляции биогенных элементов, поступающих с глубинными водами за счёт гидрофизических процессов.

Выводы. 1. Результаты моделирования показали, что с увеличением сухого веса тела животных наблюдается закономерное снижение интенсивности экскреции минерального фосфора не только в пределах одной систематической группы простейших или ракообразных, но и в пределах разных систематических групп зоопланктона, включая простейших, мезопланктон и желетелый макропланктон. **2.** Скорость экскреции фосфатов, в зависимости от сухого веса животных, для зимнего периода имела вид $E_f = 0.17 \cdot W^{0.72}$, летнего – $E_f = 0.30 \cdot W^{0.68}$. **3.** В тёплый период года (май – октябрь) наблюдаются максимальные величины регенерационного потока минерального фосфора $5.71 - 13.36 \text{ мгР} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$, в холодный период года (декабрь – апрель) – минимальные ($2.45 - 5.94 \text{ мгР} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$). **4.** В суммарной экскреции фосфатов зоопланктоном на долю простейших приходится в среднем – 51 %, мезопланктона – 32 %, желетелого макропланктона – 17 %. **5.** В глубоководной области Чёрного моря регенерационная первичная продукция зимой составляет в среднем – 24 %, весной – 59, летом – 96, осенью – 78, а среднегодовая – 64 %.

1. Аннинский Б. Е. Химический состав разноразмерных особей трёх видов студенистого макропланктона Черного моря // Биология моря. - 1994. – 20, № 5. - С. 390 - 395.
2. Аннинский Б. Е., Аболмасова Г. И. Температура как фактор интенсивности метаболизма и массового развития гребневиков *Mnemiopsis leidyi* в Чёрном море // Океанология. – 2000. - 40, № 5. - С. 729 - 735.
3. Бородин С. О., Налбандов Ю. Г., Стунжас П. А. Элементарный химический состав морских медуз *Aurelia aurita* и их роль в круговороте химических элементов в Чёрном море // Сезон-

ные изменения черноморского планктона. - М.: Наука, 1983. - С.133 - 188.

4. Бородин С. О., Коржикова Л. И. Химический состав гребневика *Mnemiopsis leidyi* и оценка его роли в трансформации биогенных элементов в Черном море // Океанология. - 1991. – 31, №5. - С. 754 - 757.
5. Бульон В. В. Структура и функция «микробальной петли» в планктоне озёрных экосистем // Журн. биол. внутренних вод. – 2002, №2. - С. 5 – 14.
6. Ведерников В. И., Демидов А. Б. Вертикальное распределение первичной продукции и хлорофилла в различные сезоны в глубоководных

- районах Чёрного моря // Океанология. – 1997. – **37**, № 5. – С. 754 – 757.
7. Винберг Г. Г. Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии // Журн. общ. биол. – 1983. – **44**, № 1. – С. 31 – 42.
8. Виноградов М. Е., Шушкина Э. А. Функционирование планктонных сообществ эпипелагиали океана. – М.: Наука, 1987. – 240 с
9. Виноградов М. Е., Шушкина Э. А. Временные изменения структуры зооценоза открытых районов Черного моря // Океанология. – 1992. – **32**, № 4. – С. 709 – 717.
10. Гутельмахер Б. Л. Метаболизм планктона как единого целого (Трофометаболические взаимодействия зоо- и фитопланктона). – Л.: Наука, 1986. – 154 с.
11. Гутельмахер Б. Л. Количественная оценка круговорота фосфора в начальных звеньях трофической цепи // Океанология. – 1981. – **21**, № 4. – С. 634 – 638.
12. Гутельмахер Б. Л. Количественная оценка роли зоопланктона в круговороте фосфора в водоёме // Журн. общ. биол. – 1977. – **38**, № 6. – С. 914 – 922.
13. Егоров В. Н., Зесенко А. Я., Пархоменко А. В., Финенко З. З. Математическое описание кинетики обмена минерального фосфора одноклеточными водорослями // Гидробиол. журн. – 1982. – **18**, Вып. 4. – С. 45 – 50.
14. Загородняя Ю. А., Ковалёв А. В., Островская Н. А. Количественные показатели и сезонная динамика черноморского зоопланктона у берегов Крыма по результатам исследований в 1994 – 1995 гг. // Экология моря. – 2001. – Вып. 55. – С. 17 – 22.
15. Иванов В. Н., Егоров В. Н., Усенко Т. Г., Филипов Н. А. Изучение пищевого пути потребления и выведения радионуклидов у зоопланктонных организмов // Биология моря. – К.: Наук. думка, 1979. – Вып. 50. – С. 71 – 74.
16. Кирикова М. В., Пархоменко А. В. Потребление неорганического фосфора микропланктоном в Чёрном море в летний период // Гидробиол. журн. – 2001. – **37**, № 6. – С. 18 – 24.
17. Ковалев А. В., Загородняя Ю. А., Островская Н. А. Исследования зоопланктона Черного моря в 1995 г. // Диагноз состояния среды прибрежных и шельфовых зон Черного моря. – Севастополь, 1996. – С. 254 – 265.
18. Ковалев А. В., Островская Н. А., Скрябин В. А., Загородняя Ю. А. Состояние зоопланктона, как кормовой базы рыб в Чёрном море // Современное состояние ихтиофауны Чёрного моря. – Севастополь, 1996. – С. 131 – 152.
19. Лебедева Л. И. Планктонные организмы и регенерация фосфора в океане // Океанология. – 1987. – **27**, № 6. – С. 980 – 984.
20. Пархоменко А. В. Количественная оценка потребления фосфатов микропланктоном в Чёрном море в зимний период // Экология моря. – 2000. – Вып. 51. – С. 14 – 19.
21. Пархоменко А. В., Кирикова М. В. Исследование кинетики поглощения фосфатов микропланктонным сообществом в Черном море // Экология моря. – 1984. – Вып. 18. – С. 3 – 8.
22. Пархоменко А. В., Кирикова М. В. Потребление и время оборота неорганического фосфора в водах Чёрного моря в осенний период // Морск. экол. журн. – 2004. – **3**, № 2. – С. 54 – 71.
23. Пархоменко А. В., Кирикова М. В., Ли Р. И. Оценка скорости поступления фосфатов в верхний перемешанный слой в Западном Циклоническом круговороте Чёрного моря // Морск. экол. журн. – 2003. – **2**, № 1. – С. 74 – 82.
24. Петина Т. С. Трофодинамика копепод в морских планктонных сообществах. – К.: Наук. думка, 1981. – 245 с.
25. Поликарпов Г. Г., Егоров В. Н. Морская динамическая радиохеомозкология. – М.: Энергоатомиздат, 1986. – 186 с.
26. Скопинцев Б. А. Формирование современного химического состава вод Чёрного моря. – Л.: Гидрометеиздат, 1975. – 334 с.
27. Шиганова Т. А., Мусаева Э. И., Булгакова Ю. В., Мирзоян З. А., Мартынюк М. Л. Гребневика вселенцы *Mnemiopsis leidyi* (A. Agassiz) и *Beroe ovata* Mayer, 1912 и их воздействие на пелагическую экосистему северо-восточной части Чёрного моря // Известия АН. Серия биол. – 2003. – № 2. – С. 225 – 325.
28. Шушкина Э. А., Виноградов М. Е. Изменения планктонного сообщества Черного моря и воздействие на него гребневика Мнемииопсиса // Изменчивость экосистемы Черного моря: Естественные и антропогенные факторы. – М., 1991. – С. 248 – 261.
29. Шушкина Э. А., Виноградов М. Е. Многолетние изменения биомассы планктона в открытых районах Черного моря // Океанология. – 1991. – **31**, № 6. – С. 973 – 980.
30. Шушкина Э. А., Виноградов М. Е., Востоков С. В. Оценка первичной продукции и гетеротрофной деструкции в эпипелагиали океана // Океанология. – 1984. – **24**, № 1. – С. 130 – 138.

31. Шушкина Э. А., Виноградов М. Е., Лебедева Л. П., Умнов А. А. Энергетика и структурно-функциональная характеристика планктонных сообществ Черного моря в осенний период 1978 г. // Экосистемы пелагиали Черного моря. – М.: Наука, 1980. – С. 223 – 243.
32. Шушкина Э. А., Виноградов М. Е., Николаева Г. Г., Мусаева Э. И. Распределение мезозоопланктона и структурно-функциональный анализ пелагических сообществ открытых районов Черного моря зимой 1991г. // Зимнее состояние экосистемы открытой части Черного моря. – М.: Ин-т океанологии РАН, 1992. – С. 119 – 130.
33. Шушкина Э. А., Лебедева Л. П., Мусаева Э. И. Продукционные и деструкционные процессы в планктоне Черного моря в поздневесенний период 1984 г. // Современное состояние экосистемы Черного моря. – М., 1987. – С. 197 – 207.
34. Andersen O. K., Goldman J. C., Caron D. A., Dennett M. R. Nutrient cycling in a microflagellate food chain: III. Phosphorus dynamics // Mar. Ecol. Prog. Ser. – 1986. – **31**. – P. – 47 - 55.
35. Azam F. Microbial control of oceanic carbon flux: The plot Thickens // Science. – 1998. – 146. – P. 923 – 924.
36. Azam F., Fenchel T., Field J. C., Gray J. S., Meyer-Reil L. S., Thingstad F. The ecological role of water – column microbes in the sea // Mar. Ecol. Progr. Ser. – 1983. – **10**. – P. 257 – 263.
37. Beers J. R., Studies on the chemical composition of the major zooplankton groups in the Sargasso Sea of Bermuda // Limnol. Oceanogr. – 1966. – **11**. – P. 520 – 558.
38. Caron D. A., Goldman J. C. Protozoan nutrient regeneration / Ecology of marine protozoa. - New York, Oxford University Press. – 1990. – P. - 283 – 306.
39. Caron D. A., Goldman J. C., Fenchel T. Protozoan respiration and metabolism // Capriulo G.M. Ecology of marine protozoa. – New York, Oxford University Press, 1990. – P. 307 – 322.
40. Dagdale R. C., Goering J. J. Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity // Limnol. Oceanogr. – 1967. – **12**. – P. 196 – 206.
41. Fenchel T., Finlay B.J. Respiration rates in heterotrophic, free-living protozoan // Microb. Ecol. – 1983. – **9**. – P. 99 – 122.
42. Ferrante J. G. The characterization of phosphorus excretion productions of a natural population of limnetic zooplankton // Hydrobiologia – 1976. - **50**, № 1. – P. 11 – 15.
43. Ganf, G., Blazka P. Oxygen uptake, ammonia and phosphate excretion by zooplankton of a shallow equatorial lake (Lake George, Uganda) // Limnol. Oceanogr. – 1974. – **19**. – P. 80-94.
44. Goldman J.C., Caron D. A., Dennett M. R. Regulation of gross growth efficiency and ammonium regeneration in bacteria by substrates C:N ratio // Limnol. Oceanogr. – 1987. – **32**. – P. 1239 - 1251.
45. Goldman J.C., Dennett M.R., Ammonium regeneration and carbon utilization by marine bacteria grown on mixed substrates // Mar. Biol. – 1991. – **109**. – P. 369 - 378.
46. Gulati R.D., Martinez, C.P., Siewertsen, K. Zooplankton as a compound mineralizing and synthesizing system: Phosphorus excretion // Hydrobiologia. – 1995. – **315**, № 1. - P. 25 – 37.
47. Hargrave B. T., Geen G. H. Phosphorus excretion by zooplankton // Limnol. Oceanogr. – 1968. – **13**. – P. 332 – 342.
48. Harrison W. G. Regeneration of nutrients: in Primary productivity and biogeochemical cycles in the Sea / Edit. P.G. Falkowski, A. D. Woodhead. – Plenum press, New York, 1992. – P. 385 – 407.
49. Hollibaugh J. T. Nitrogen regeneration during the degradation of several amino acids by plankton communities collected near Halifax, Nova Scotia, Canada // Mar. Biol. – 1978. - **45**. – P. 191 – 201.
50. Ikeda T., Kanno Y., Ozaki K., Shinnada A. Metabolic rates of epipelagic marine copepods as a function of body mass and temperature // Mar. Biol. – 2001. – **139**. – P. 587 – 596.
51. James M.R., Salonen K. Zooplankton – phytoplankton interactions and their importance in the phosphorus cycle of a polyhumic lake // Arch. Hydrobiol. – 1991. - **123**. – P. 37 - 51.
52. Johannes R. E. Phosphorus excretion and body size in marine animals; microzooplankton and nutrient regeneration // Science – 1964. – **146**. – P. 923 – 924.
53. Kremer P. Respiration and excretion by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* // Mar. Biol. – 1977. – **44**, № 1. – P. 43 – 50.
54. Krivenko O. V., Burlakova Z. P., Eremeeva L. V. Basic characteristics of biotic nitrogen cycle in the open western part of the Black Sea // Ecosystem modeling as a management tool for the Black Sea. – Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1998. – **1**. – P. 121 – 136.
55. Le Borgne R. P. Influence of duration of incubation on zooplankton respiration and excretion results // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. – 1979. - **37**, № 2. – P. 127 – 137.

56. *Martin J. H.* Phytoplankton – zooplankton relationships in Narragansett Bay. 3. Seasonal changes in zooplankton excretion rates relation to phytoplankton abundance // *Limnol. Oceanogr.* – 1968. – **13**. – P. 63 – 71.
57. *Nakano S. I.* Carbon:nitrogen:phosphorus ratios and nutrient regeneration of a heterotrophic flagellate fed on bacteria with different elemental ratios // *Arch. Hydrobiol.* – 1994. – **129**, № 3. – P. 257 – 271.
58. *Nakano S. I.* Estimation of phosphorus release rate by bacterivorous flagellates in Lake Biwa // *Jap. J. Limnol. Rikusuizatsu.* – 1994. – № 3. – P. 201 – 211.
59. *Peters R. H., Lean D.* The characterisation of soluble phosphorus released by limnetic zooplankton // *Limnol. Oceanogr.* – 1973. – **18**, № 2. – P. 270 – 279.
60. *Sorokin Y. I.* Radioisotopic methods in hydrobiology. – Berlin: Springer Verlag, 1999. – 322 p.
61. *Stelmakh L. V., Yunev O. A., Finenko Z. Z.* et al. Peculiarities of seasonal variability of primary production in the Black sea // *Ecosystem Modeling as a Management Tool for the Black sea.* – 1998. – **1**. – P. 93 – 104.
62. *Taylor W. D., Lean D. R. S.* Radiotracer experiments on phosphorus uptake and release by limnetic microzooplankton // *Can. J. Fish. Aquatic Sci.* – 1981. – **38**. – P. 1316 – 1321.
63. *Vadineanu A., Muntean R.* The correlation between the filtering zooplankton and the phytoplankton. I. Recycling of the principal nutrients, nitrogen and phosphorus, by the filtering zooplankton // *Rev. Roum. Biol. Anim.* – 1982. – **27**, № 1. – P. 71 – 75.
64. *Vadstein O., Brekke O., Andersen T., Olsen Y.* Estimation of phosphorus release rates from natural zooplankton communities feeding on planktonic algae and bacteria // *Limnol. Oceanogr.* – 1995. – **40**, № 2. – P. 250 – 262.
65. *Vadstein O., Olsen Y., Reinertsen H.* The role of planktonic bacteria in phosphorus cycling in lakes – Sink and link // *Limnol. Oceanogr.* – 1993. – **38**, № 7. – P. 1539 – 1544.
66. *Wambeke F. V., Bianchi M. A.* Bacterial biomass production and ammonium regeneration in Mediterranean seawater supplemented with amino acids. 2. Nitrogen flux through heterotrophic microplankton food chain // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1985. – **23**. – P. 117 – 128.
67. *Wen H. Y., Peters R. H.* Empirical models of phosphorus and nitrogen excretion rates by zooplankton // *Limnol. Oceanogr.* – 1994. – **39**, № 7. – P. 1669 – 1679.

Поступила 27 мая 2005 г.

Екскреція фосфору зоопланктоном у Чорному морі. О. В. Пархоменко. Розглянуто результати модельних розрахунків екскреції мінерального фосфору зоопланктоном у глибоководній області Чорного моря. Величини швидкості екскреції фосфатів зоопланктоном у шарі 0 – 150 м узимку варіювали в межах 2.45 – 3.29, навесні – 4.25 – 8.81, улітку – 7.72 – 12.39, восени – 13.36 – 3.77 мгР·м⁻²·доб⁻¹. Кількісна оцінка внеску найпростіших, мезопланктону і макропланктону в сумарну екскрецію фосфатів указує на ключову роль найпростіших. Внесок найпростіших у середньому складав 51 %, мезопланктону – 32 %, макропланктону – 17 %. Регенераційна первинна продукція узимку змінювалася в межах 17 – 30 %, навесні – 30 – 97 %, улітку – 93 – 100 %, восени – 100 – 44 %, у середньому за рік – 64 %. Обговорюється питання про роль "мікробіальної петлі" у регулюванні потоку фосфору в евфотичній зоні глибоководної частини Чорного моря.

Ключові слова: фосфор, швидкість, екскреція, зоопланктон, Чорне море

Phosphorus excretion by zooplankton in the Black Sea. A.V. Parkhomenko. The results of modeling accounts of excretion inorganic phosphorus by zooplankton in deep-water area of the Black sea are considered. Values of excretion rate inorganic phosphorus by zooplankton in a layer 0 – 150 m in winter varied from 2.45 up to 3.29, in spring – 4.25 – 8.81, in summer – 7.72 – 12.39, in autumn – 13.36 – 3.77 mgP·m⁻²·day⁻¹. The quantitative estimation of the contribution of protozoan, mesoplankton and macroplankton in total excretion of phosphate specifies the key role protozoan. The contribution of protozoan on the average was 51 %, mesoplankton – 32 %, macroplankton – 17 %. Regeneration primary production in the winter changed from 17 up to 30 %, in spring 30 – 97 %, in summer – 93 – 100 %, in autumn – 100 – 44 %, and on the average for one year 64 %. The question on the role of "microbial loop" in regulation of the flow of phosphorus in euphotic zone of deep-water area of the Black sea is discussed.

Key words: phosphorus, rate, excretion, zooplankton, Black Sea