

А. В. ПАРХОМЕНКО

**ПОГЛОЩЕНИЕ ФОСФАТОВ РАЗЛИЧНЫМИ РАЗМЕРНЫМИ ФРАКЦИЯМИ
МИКРОПЛАНКТОНА В ОТКРЫТОЙ ЧАСТИ ЧЁРНОГО МОРЯ**

Рассмотрены результаты сезонной изменчивости вклада различных размерных фракций микропланктона в общее поглощение фосфатов в слое (0 – 35 м) открытой части Чёрного моря. Установлена тенденция снижения вклада пикофракции (0.2 – 3 мкм) и увеличения вклада нано- (3 – 20 мкм) и микрофракций > 20 мкм от лета к зиме. Полученные данные позволяют оценить не только перераспределение потока фосфора между бактериями и фитопланктоном, но и проследить изменение размерной структуры микропланктонного сообщества в течение года.

Исследованиями последних лет показано, что в процессе поглощения минерального фосфора микропланктоном активное участие принимают не только планктонные водоросли, но и бактерии [12, 18, 19, 25]. Доля их участия в значительной степени зависит от ряда факторов, основными из которых считаются температура, интенсивность солнечной радиации, концентрация биогенных элементов в морской воде, численность и размерно-видовая структура фитопланктонного сообщества [5, 7, 12, 22, 24, 26]. В Чёрном море, как и в других внутренних морях, расположенных в умеренных широтах, перечисленные выше факторы подвержены сезонной изменчивости и, как следствие, могут влиять на скорость поглощения фосфатов планктонными водорослями и бактериями, и, соответственно, на их вклад в суммарное поглощение фосфатов микропланктоном. В связи с этим оценка сезонной изменчивости вклада различных размерных фракций микропланктона, по размерам соответствующих бактериям и фитопланктону, представляет несомненный интерес, так как позволяет судить о перераспределении потока фосфора в этих компонентах микропланктона на протяжении года.

Цель работы состояла в оценке сезонной изменчивости вклада различных размерных фракций микропланктона, соответствующих по размерам бактериям и планктонным водорослям, в общее поглощение фосфатов в верхнедеятельном слое глубоководной области Чёрного моря.

Материал и методы. Исследования проводили в глубоководной области Чёрного моря на НИС «Пр. Водяницкий». Летом (август – сентябрь) 1990 г. в 32 рейсе на станции 4612 (43° 22' N, 32° 00' E), 4614 – (43° 28' N, 31° 27' E), в июле 1992 г. в 37 рейсе на ст. 5039 (43° 30' N, 34° 15' E), 5049 – (44° 00' N, 37° 17' E). Осенью (ноябрь) 1991 г. в 35 рейсе на ст. 4826 (43° 37' N, 32° 01' E), 4871 (43° 46' N, 31° 34' E), 4912 (43° 59' N, 36° 09' E), 4913 (44° 28' N, 36° 00' E). Зимой (январь – февраль) 1992 г. в 36 рейсе на ст. 4982 (43° 29' N, 37° 32' E), 4988 (43° 25' N, 32° 09' E). Пробы морской воды отбирали в слое 0 – 35 м кассетой пластиковых батометров зондирующего комплекса «Neil Brown Mark III» с дискретностью 5 – 10 м. Для оценки вклада различных фракций микропланктона в суммарное поглощение фосфатов использовали метод параллельной фильтрации и радиоизотопный индикатор ³²P. В склянки с морской водой объёмом 1 л вносили одинаковую активность ³²P, и экспонировали их в проточной системе. В летне-осенний период время экспонирования определяли по установлению стационарного состояния в поглощении ³²P, которое наступало спустя 1 – 3 ч, зимой в условиях линейного поглощения ³²P оно составляло 3 ч [7]. После этого отбирали аликвоты объёмом 50 мл и фильтровали в 3 повторностях. В процессе фильтрации использовали мембранные фильтры с размером пор 0,2, 1,5 и 3 мкм (при 0,2 мкм – вакуумное разрежение не превышало 0.35, при 1.5 и 3 мкм – 0.1 кг·см⁻²) и капроновое сито с размером ячеек 20 мкм

© А. В. Пархоменко, 2009

(без вакуумного разрежения). Для оценки процентного вклада различных размерных фракций микропланктона в суммарное поглощение фосфатов за 100 % принимали измеренную радиоактивность микропланктона, отфильтрованного на мембранных фильтрах с размером пор 0.2 мкм. Радиоактивность ^{32}P на фильтрах и в морской воде измеряли на пересчётном приборе ПСО-0.2 с торцовым счётчиком СБТ-13 и автоматическом спектральном жидкостно-сцинтилляционном анализаторе 1209-Rack Бета фирмы «LKB Wallac» с применением сцинтилляционной жидкости OptiPhase «Hisafe II».

Результаты и обсуждение. Наличие разрозненных данных и отсутствие непрерывных исследований по измерению вклада различных размерных фракций микропланктона в суммарное поглощение фосфатов в глубоководной области Чёрного моря не позволяют оценить их изменение в течение одного года. Поэтому для их оценки использовали данные, полученные в летнее, осеннее и зимнее время, но в разные годы. Очевидно, что полученные нами результаты методом параллельной фильтрации позволяют судить лишь о вкладе различных размерных фракций микропланктона в суммарное поглощение фосфатов. Тем не менее, используя фильтры с разным диаметром пор и соизмеряя их с размерами бактерий и планктонных водорослей, можно ориентировочно судить об их участии в суммарном поглощении фосфатов. Допускали, что фракция микропланктона 0.2 – 1.5 мкм соответствует бактериям, пикофракция (0.2 – 3 мкм) в основном состоит из бактерии и мелкоразмерного фитопланктона, а нано- (3 – 20 мкм) и микрофракция (> 20 мкм) соответствуют фитопланктону.

Осреднённые результаты вклада пико-, нано- и микрофракций в суммарное поглощение фосфатов микропланктоном представлены на рис. 1.

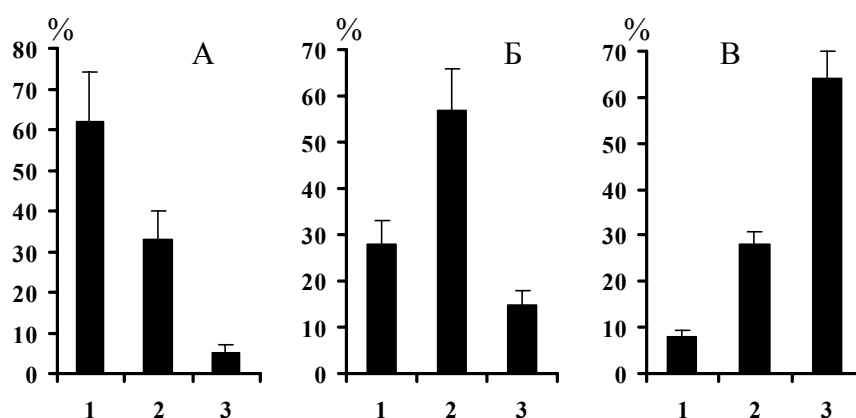


Рис. 1 Сезонные изменения вклада различных размерных фракций микропланктона в суммарное поглощение фосфатов в слое (0 – 35 м): А – летний, Б – осенний, В – зимний период. 1 – пико (0.2 – 3 мкм), 2 – нано (3 – 20 мкм) и 3 – микро > 20 мкм

Fig. 4 Mean contributions by different microplankton size fractions in total phosphates uptake within layer (0 – 35 m): A – summer, Б – autumn, В – winter. 1 – pico (0.2 – 3 μm); 2 – nano (3 – 20 μm); 3 – micro > 20 μm

Согласно полученным данным, летом в слое 0 – 35 м на долю пикофракции приходилось в среднем 62, нано- 33 и микрофракции – 5 %. Поздней осенью (ноябрь) вклад пикофракции резко снижался, составляя всего лишь 28 %, а вклад нано- и микрофракций существенно возрастал до 57 и 15 % соответственно. Зимой доля пико- и нанофракций в общее поглощение фосфатов понижалась до 8 и 29 %, соответственно, в то время как роль микрофракции существенно возрастала, составляя в среднем 63 %.

Из рассмотренных данных видно, что летом наблюдался наибольший вклад пикофракции в суммарное поглощение фосфатов. В то же время вклад фракции микропланктона, соответствующей по размеру бактериям и пикофракции в слое 0 – 15 м в среднем составлял 56 и 69 % и был соответственно на 20 и 15 % выше, чем в слое 20 – 35 м. Средние величины вклада фракций 0.2 – 1.5 мкм и 0.2 – 3 мкм для слоя 0 – 35 м составляли 47 и 62 % и были соответственно на 9 и 7 % меньше, чем средние величины для слоя 0 – 15 м (табл.1). Следовательно, летом в слое 0 – 35 м основная роль в поглощении фосфатов принадлежала фракции микропланктона 0.2 – 1.5 мкм, по размеру соответствующей бактериям. Отмеченное снижение средних величин вклада пикофракции в слое 0 – 35 м в сезонном аспекте, а также уменьшение вклада фракции 0 – 1.5 мкм в слое 20 – 35 м относительно ВПС, вероятнее всего, связано с понижением температуры морской воды и, как следствие, снижением физиологической активности бактерий. Из анализа данных следует, что летом в слое 0 – 15 м и 0 – 35 м вклад фракции 0.2 – 1.5 мкм, соответствующей по размерам бактериям, составлял 56 и 47 %, соответственно, что указывает на ключевую роль бактерий в поглощении фосфатов в слое 0 – 35 м.

Таблица 1. Вклад фракций 0.2 – 1.5 мкм и 0.2 – 3 мкм в суммарное поглощение фосфатов микропланктоном в слое 0 – 15 м и 0 – 35 м в летний период, средняя (%) $\pm \sigma$
Table 1. Contribution of the fractions 0.2 - 1.5 μ m and 0.2 - 3 μ m in the general phosphate uptake by microplankton in the 0 - 15 m and 0 - 35 m layers in a summer, mean (%) $\pm \sigma$

Фракции микропланктона			
(0.2 – 1.5 мкм)	(0.2 – 3 мкм)	(0.2 – 1.5 мкм)	(0.2 – 3 мкм)
(слой 0 – 15 м)		(слой 0 – 35 м)	
56 % ± 7	69 % ± 5	47 % ± 12	62 % ± 10
(слой 20 – 35 м)		–	
36 % ± 7	54 % ± 6	–	–

Долгое время признавалось, что бактерии играют ключевую роль в минерализации биогенных веществ, поскольку, как считалось, они ответственны за деструкцию растворённого органического вещества и детрита. Однако результаты исследований последних лет показали, что в зависимости от отношения С : Р в органическом веществе бактерии потенциально могут быть как источником неорганических соединений азота и фосфора, так и их потребителями [20, 21]. В Чёрном море для слоя 0 – 200 м весовое соотношение С : Р в растворённом органическом веществе (РОВ) с глубиной снижалось от 600 до 80. Максимальная величина отношения С : Р = 600 характерна для верхнего перемешанного слоя, а в слое 0 – 50 м этот показатель снижается до 400 [10]. Высокие величины отношения С : Р в слое 0 – 50 м указывают на недостаток фосфора в РОВ. В связи с этим, можно предположить, что в открытой части Чёрного моря активное поглощение фосфатов бактериями зависит как от соотношения С : Р в РОВ, так и относительно высокого внутриклеточного содержания фосфора в бактериях, которое в среднем составляет 3 % от сухой массы [12], что примерно вдвое выше, чем в клетках фитопланктона. Немаловажное значение имеет и физиологическая активность бактерий. Если о ней судить по среднесуточной удельной продукции, то летом этот показатель для бактерий изменялся в интервале 0.5 – 0.7 сут⁻¹ [13] и в среднем был в 1.5 раза выше, чем для фитопланктона (0.28 – 0.52 сут⁻¹) [16]. Сопоставление полученных нами результатов с имеющимися в литературе данными показало, что они в целом соответствует величинам вклада мелких фракций в суммарное поглощение фосфора микропланктоном, измеренным для тёплого периода года в водах с малым содержанием фосфора. Так, в верхнедеятельном слое морских и пресноводных водоёмов вклад фракции микропланктона, соответствующей по размерам бактериям, изменялся от 50 до 96 % и играл ключевую роль в поглощении фосфатов [3, 6, 12, 17, 24, 26]. По [17, 26], в обеднённых биогенными элементами водах бактерии – ключевой фактор в регулировании

потока фосфора, поскольку они исполняют роль не только минерализаторов, но и принимают активное участие в поглощении фосфатов из-за их высокого требования к фосфору, а их основная функция состоит в накоплении фосфора и передачи его по трофической цепи простейшим, как частиц продовольствия, обогащённых фосфором.

Из рассмотренных выше данных видно, что вклад нано- (3 – 20 мкм) и микрофракции > 20 мкм, соответствующих по размеру фитопланктону, увеличивался от лета к зиме, что, по нашему мнению, в значительной степени связано с изменением размерно-видовой структуры фитопланктона. Так, в летний период сообщество фитопланктона характеризуется большим видовым разнообразием с максимумом развития разнообразных нанопланктонных форм флаголлат, силикофлаголлат и мелких жгутиковых [1, 2]. При этом средний объём клеток фитопланктона был минимальным и в среднем составлял 456 мкм³ [15]. На этом фоне вклад микрофракции > 20 мкм в суммарное поглощение фосфатов составлял всего лишь 5 %, а вклад нанофракции (3 – 20 мкм) был значительно выше, – в среднем 33 %. Полученные данные вполне согласуются не только с размерно-видовой структурой фитопланктона, но и с результатами физиологических экспериментов. Результатами этих экспериментов было установлено, что удельная скорость роста и фотосинтеза у видов с мелкими размерами планктонных водорослей выше, чем у крупных водорослей [14], а в условиях низкого содержания фосфатов в среде наибольшей конкурентоспособностью обладают мелкие формы фитопланктона [3, 14].

В осеннее время, когда наблюдается перестройка термической и динамической структуры водных масс, происходит изменение не только размерной, но и видовой структуры фитопланктонного сообщества. По сравнению с летним периодом, в период проведения наших экспериментов в фитопланктонном сообществе по биомассе преобладали более крупные формы перидиниевых (61 %) и золотистых водорослей (24 %) [1, 9], а средний объём клеток фитопланктона увеличивался примерно в 6 раз и составлял 2426 мкм³ [15]. В этих условиях вклад нано- и микрофракций в суммарном поглощении фосфатов увеличивался до 57 и 15 % соответственно.

Зимой в период конвективного перемешивания вод в ВПС по численности и биомассе, как правило, доминируют крупные формы диатомовых водорослей [1, 2, 4], а по сравнению с летним и осенним периодами, средний объём клеток фитопланктона возрастал в 8 и 1.5 раза, составляя 3862 мкм³ [15]. В этих условиях вклад нанофракции в общее поглощение фосфатов микропланктоном снижался до 29 %, а микрофракции увеличивался до 63 %, указывая на преимущественное поглощение фосфатов фитопланктона. Подтверждением высокого вклада микрофракции в общее поглощение фосфатов микропланктоном могут служить данные по учёту численности и определению видового состава фитопланктона в период проведения наших экспериментов. Согласно этим данным, в ВПС доля относительно крупных водорослей способных образовывать цепочки в среднем изменялась от 83 до 95 %, а массовым видом, вызывающим «цветение», была водоросль *Nitzschia delicatissima* [5]. Аналогичные результаты были получены как в прибрежной зоне Севастопольской бухты, так и в районе западного циклонического круговорота Чёрного моря [3, 8]. Рассмотренные сведения о размерно-видовой структуре фитопланктона позволяют считать, что зимой в ВПС состав фракции микропланктона > 3 мкм определялся диатомовыми водорослями, которые и обеспечивали основной вклад в общее поглощение фосфатов микропланктоном. В то же время вклад пикофракции был минимальным, составляя в среднем 8 %, и относительно летнего времени уменьшался примерно в 6 раз. По всей вероятности, снижение вклада пикофракции, прежде всего, связано с понижением температуры морской воды, которая в это время может варьировать в интервале 6 – 10 °С. В условиях такого интервала температур доля активных бактериальных клеток может понижаться до 10 % [23], а среднесуточная удельная продукция бактерий, по сравнению с летним периодом, снижаться в 5 раз, составляя в среднем 0.12 сут⁻¹ [11, 13].

Заключение. Сравнительный анализ полученных данных позволил выявить тенденцию сезонного изменения вклада различных размерных фракций микропланктона в суммарное поглощение фосфатов в слое 0 - 35 м открытой части Чёрного моря. Установлено, что в процессе поглощения фосфатов микропланктоном от лета к зиме прослеживалась тенденция снижения вклада пико- и увеличения вклада микрофракции. Сезонная изменчивость вклада исследуемых фракций микропланктона зависела как от размерно-видовой структуры фитопланктона, так и физиологической активности планктонных водорослей и бактерий. В летний период года в слое 0 –35 м бактерии играли ключевую роль в поглощении фосфатов, что способствовало напряжённым конкурентным взаимоотношениям между бактериями и фитопланктоном. Зимой при низкой температуре морской воды и относительном увеличении фосфатов в ВПС преимущество в поглощении фосфатов принадлежало фитопланктону. Полученные результаты позволяют оценить перераспределение потока фосфора между бактериями и фитопланктоном в течение года.

1. Берсенева Г. П., Чурилова Т. Я., Георгиева Л. В. Сезонная изменчивость хлорофилла и биомассы фитопланктона в западной части Черного моря // *Океанология*. - 2004. - **44**, № 3. - С. 389 - 398.
2. Георгиева Л. В. Видовой состав и динамика фитоценоза / Под ред. А. В. Ковалева, З. З. Финенко. Планктон Чёрного моря - Киев: Наук. думка, 1993. - С. 31 – 55.
3. Кирикова М.В. Поглощение неорганического фосфора различными размерными группами микропланктона в Севастопольской бухте // *Экология моря*. - 1988. - Вып. 30. - С. 50 - 53.
4. Нестерова Д. А., Георгиева Л. Г., Вертикальное распределение фитопланктона Чёрного моря в феврале-апреле // Зимнее состояние экосистемы открытой части Черного моря // М.: Ин-т океанологии РАН. 1992. - С. 51-57.
5. Пархоменко А. В. Количественная оценка потребления фосфатов микропланктоном в Чёрном море в зимний период // *Экология моря*. - 2000. - Вып. 51. - С. 14 -19.
6. Пархоменко А. В., Георгиева Л. В. Потребление фосфатов различными размерными фракциями микропланктонного сообщества в Средиземном море // *Экология моря*. - 1988. - Вып. 30. - С. 46 - 50.
7. 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.
8. Поповичев В. Н., Егоров В. Н. Поглощение минерального фосфора взвешенным веществом фотического слоя / Отв. ред. Поликарпов Г. Г. Молисмология Черного моря. – Киев: Наук. думка, 1992. - С. 62 - 70.
9. Сеничкина Л. Г., Ковалева Т. М., Манжус Л. А. Черноморский фитопланктон осенью 1991 г.: изменение структуры от шельфовых до глубоководных акваторий моря // *Гидробиол. журн.* - 1993. - 17 с. - Деп в ВИНТИ 09. 08. 95. - № 2417 - 1395.
10. Скопинцев Б.А. Формирование современного химического состава вод Чёрного моря – Л.: Гидрометиздат, 1975. - 334 с.
11. Сорокин Ю. И., Сорокин П. Ю., Сорокина О. В., Сорокин Д. Ю., Сухомлин А. В. Распределение и функциональная активность микрофлоры в толще вод Чёрного моря зимой и в начале весны 1991 г. // Зимнее состояние экосистемы открытой части Черного моря. – М.: Ин-т океанологии РАН. 1992. - С. 119 - 130.
12. Сорокин Ю. И. Количественная оценка потоков минерального фосфора в планктонных сообществах пелагиали океана // *Журн. общ. биол.* - 1985. - **46**, № 5. - С. 606 - 624.
13. Сорокин Ю. И., Авдеев В. А. Продукция бактерий и бактериальный хемосинтез / Изменчивость экосистемы Черного моря: Естественные и антропогенные факторы. – М., 1991. - С. 157 - 167.
14. Финенко З. З. Эколого-физиологические основы первичной продукции в море: автореф. дисс.... докт. биол. наук. - Севастополь, 1976. - 46 с.
15. Чурилова Т. Я., Берсенева Г. П. Георгиева Л. В. Изменчивость био-оптических характеристик фитопланктона в Черном море // *Океанология*. - 2004. - **44**, № 2. - С. 208 - 221.
16. 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 1991 г. // Зимнее состояние экосистемы открытой части Черного моря. - М.: Ин - т океанологии РАН, 1992. - С. 119 - 130.

17. *Fashman M. J. R., Boyd P. W., Savidge G.* Modeling the contributions of autotrophs and heterotrophs to carbon flow at a Lagrangian JGOFS station in the Northeast Atlantic: The importance of DOC // *Limnol. Oceanogr.* - 1999. - **44**, №1. - P. 80 - 94.
18. *Faust M. A., Corell D. L.* Comparison of bacterial and algal utilization of orthophosphate in an estuarine environment // *Mar. Biol.* - 1976. - **24**, № 2. - P. 151 - 162.
19. *Frieble E. S., Corell D. L., Faust M. A.* Relationship between phytoplankton cell size and the rate of orthophosphate uptake // *Mar. Biol.* - 1978. - **45**, № 1. - P. 39 - 52.
20. *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.
21. *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.
22. *Harrison W. G.* Uptake and recycling of soluble reactive phosphorus by marine microplankton // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* - 1983. - **10**. - P. 127 - 135.
23. *Hoppe H. G.* Relations between active bacteria and heterotrophic potential in the Sea // *Neth. J. Sea Res.* - 1978. - **12**, № 1. - P. 78 - 98.
24. *Kirsten M. Donald, Ian Joint, Andrew P. Rees, E. Malcom S. Woodward, Graham Savidge* Uptake of carbon, nitrogen and phosphorus by phytoplankton along the 20°W meridian in the NE Atlantic between 57.5 °N and 37 °N // *Deep - Sea Res. 2*. - 2001. - **48**. - P. 873 - 897.
25. *Parkhomenko A. V., Egorov V. N., Zesenko A. Ja., Polikarpov G. G.* The concentrating function of marine microorganisms in relation to radionuclide // *Isotope Marine Chemistry*. - Tokyo, 1980. - P. 119 - 134.
26. *Vadstein O., Olsen Y., Reinertsen H.* The role of planctonic bacteria in phosphorus cycling in lakes – Sink and link. // *Limnol. Oceanogr.* - 1993. - **38**, 7. - P. 1539 - 1544.

Институт биологии южных морей НАН Украины,
Севастополь, Украина

Получено 12 апреля 2009 г.

О. В. ПАРХОМЕНКО

ПОГЛИНАННЯ ФОСФАТІВ РІЗНИМИ РОЗМІРНИМИ ФРАКЦІЯМИ МІКРОПЛАНКТОНУ У ВІДКРИТІЙ ЧАСТИНІ ЧОРНОГО МОРЯ

Резюме

Розглянуто результати сезонної мінливості внеску різних розмірних фракцій мікропланктону у загальне поглинання фосфатів у шарі (0 - 35 м) відкритої частини Чорного моря. Встановлено тенденцію зниження внеску пікофракції (0.2 - 3 мкм) і збільшення внеску нано- (3 - 20 мкм) і мікрофракцій > 20 мкм від літа до зими. Отримані дані дозволяють оцінити не тільки перерозподіл потоку фосфору між бактеріями й фітопланктоном, але й простежити зміну розмірної структури мікропланктонного угруповання протягом року.

A. V. PARKHOMENKO

PHOSPHATES UPTAKE BY DIFFERENT SIZE FRACTIONS OF MICROPLANKTON IN OPEN PART OF THE BLACK SEA

Summary

The seasonal dynamics of different size fractions contribution into total phosphate uptake within the layer 0 - 35 m of open part of the Black Sea have been analyzed. The tendency of decreasing of picofraction (0.2 - 3 μm) contribution and increasing of nano- (3 - 20 μm) and microfraction (> 20 μm) contribution have been shown. The obtained results allow not only quantitatively estimate redistribution of the phosphate flow between bacteria and phytoplankton, but to reveal the tendency of change of microplankton community size structure during a year.