

НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

На правах рукописи

МУРЗОВ Сергей Александрович

УДК 579:574.582:591.5 (262.5)

СТРУКТУРА И СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА
ГЕТЕРОТРОФНОГО НАНОПЛАНКТОНА ЧЕРНОГО МОРЯ

03.00.18 - гидробиология

А В Т О Р Е Ф Е Р А Т
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Севастополь - 1994

ЛННБ України ім. В. Стефаніка



00777327 (X)

ДВ 31.120

Диссертация является рукописью.

Работа выполнена в Институте биологии южных морей
им А. О. Ковалевского НАН Украины (ИНБЮМ)

Научный руководитель: доктор биологических наук
Э. З. Самышев

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Н. В. Мамаева
кандидат биологических наук
И. Г. Поликарпов

Ведущее учреждение: Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (АтлантНИРО).
Калининград.

Защита диссертации состоится "21" декабрь 1994 г.
в 14⁰⁰ часов на заседании Специализированного Ученого
Совета Д 016.12.01 при Институте биологии южных морей имени
А. О. Ковалевского НАН Украины по адресу: г. Севастополь,
335011, пр. Нахимова, 2

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института
биологии южных морей имени А. О. Ковалевского НАН Украины.

Автореферат разослан "21" ноябрь 1994 г.

Ученый секретарь
Специализированного совета ЛННБ ім. В. Стефаніка
кандидат биологических наук АН України Н. Г. Сергеева



Актуальность темы. Под термином "гетеротрофный нанопланктон" (ГН) подразумевают наиболее мелкую размерную фракцию гетеротрофных протистов (2-20 мкм, Sieburth et al., 1978). В эту группу входит абсолютное большинство представителей типа Sarcomastigophora (Protozoa) - как облигатно-гетеротрофные Zoomastigophorea - консументы прокариотного и наиболее мелкого эукариотного нанопланктона (представители отрядов Choanoflagellida, Kinetoplastida, Bicosoecida и др.), так и облигатно- и факультативно-гетеротрофные Phytomastigophorea (отряды Chrysomonadida, Cryptomonadida, Dinoflagellida и др.), а также мелкие Sarcodina.

Сведения о структурно-функциональных характеристиках мелкого и мельчайшего планктона (нано- и пикопланктона) Черного моря, к которому относится и гетеротрофный нанопланктон, в отечественной литературе впервые появились лишь в последнее десятилетие (Сезонные изменения... 1983; Виноградов, Шушкина, 1987; Виноградов и др., 1992). Согласно этим и другим исследованиям пико- и нанопланктон - важнейшие функциональные компоненты пелагических сообществ, на долю которых приходится основная часть в общем потоке синтезируемого органического вещества (цианобактерии, фототрофный эукариотный пико- и нанопланктон) и минерализованных элементов, возвращаемых в планктонное сообщество в результате биотической регенерации (гетеротрофные бактерии и протисты).

Однако исследования гетеротрофного нанопланктона, проведенные с начала 80-х годов в пелагиали Черного моря (Моисеев, 1980, 1983, 1993; Моисеев, Мамаева, 1983; Копылов, 1985, Копылов, Сажин, 1989 и др.) не охватывают регулярными наблю-

дениями значительную часть его акватории. В связи с этим имеющиеся данные недостаточны как для оценки функциональной роли ГН, так и для получения более полного представления о закономерностях развития планктонного сообщества Черного моря в целом.

Цель работы и основные задачи исследований. Цель настоящей работы - исследование структурных характеристик гетеротрофного нанопланктона и их пространственно-временной изменчивости в пределах северной половины Черного моря и ориентировочная оценка роли ГН в планктонном сообществе. Круг решаемых задач был следующим:

1. Изучить обилие ГН, его таксономическую, размерную и хронологическую структуру и динамику этих показателей в пространственно-временном аспекте;
2. С привлечением данных по основным компонентам планктона выявить место ГН в сукцессии планктонного сообщества Черного моря, а также изменение доли гетеротрофного компонента в общем нанопланктоне.
3. Получить расчетные значения суточной продукции и ассимиляции ГН.

Научная новизна и теоретическая значимость. Впервые на основе регулярных сезонных наблюдений (в 1992-1993 гг.) и с применением современных методов исследований получены данные о структурных характеристиках гетеротрофного нанопланктона на обширной акватории северной половины Черного моря, охватывающей его основные динамически-активные зоны. Выявлены закономерности пространственно-временных неоднородностей в распределении этих характеристик ГН в пределах акватории и отдельно по районам в связи с динамикой важнейших физико-хи-

мических параметров. На основе материалов, полученных одновременно по некоторым другим компонентам планктона (бактерио-, фитопланктону и Crustacea) выявлено место ГН в сукцессии планктонного сообщества Черного моря. Расчет суточной продукции и ассимиляции ГН позволил оценить изменение его роли в планктонном сообществе моря по сезонам.

Практическое значение. Полученные данные могут быть использованы для включения ГН в балансовые расчеты потоков вещества и энергии в планктонных пищевых сетях, а также для оценки современного состояния экосистемы Черного моря. Сведения о составе и обилии ГН использованы для оценки уровня трофности прибрежных участков моря.

Апробация работы. Материалы диссертации докладывались на научных коллоквиумах в отделе функционирования морских экосистем ИнБЮМ (1991-1994 гг.), на конференции молодых ученых и специалистов (Ялта, 1993 г.), на международной конференции "Актуальные проблемы экологии Азово-Черноморского бассейна и Средиземноморского региона" (Симферополь, 1993 г.), на IX научной конференции по промысловой океанографии (Калининград, 1993 г.).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 4 работы.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 161 странице машинописного текста. Состоит из введения, трех глав, выводов, списка литературы и приложения. Текст иллюстрирован 44 рисунками и 9 таблицами. Список использованной литературы включает 138 наименования, в том числе 77 на иностранных языках.

Все материалы настоящей работы по ГН собраны, обработаны, проанализированы и обобщены лично диссертантом.

ГЛАВА I. ЛИТЕРАТУРНЫЙ ОБЗОР

1.1. Роль простейших в морских пищевых сетях

В соответствии с новой концепцией функционирования водных экосистем (Pomeroy, 1974) была пересмотрена роль одноклеточных организмов благодаря новым данным об их обилии и функциональных характеристиках. Введено понятие "микробильной пищевой цепи" (Azam et al., 1983), где простейшим отводится важнейшее место как главным консументам бактерий (Fenchel, 1980, 1982; Sieburth, Davis, 1982; Andersen, Fenchel, 1985; Sherr et al., 1986 и др.), цианобактерий (Johnson et al., 1982; Goldman et al., 1985, 1991; Campbell, Carpenter, 1986) и эукариотных микроводорослей (Goldman, Caron, 1985; Parslow et al., 1986; Goldman et al., 1987; Goldman, Dennett, 1990; Sherr et al., 1991). Простейшие являются основными биологическими регуляторами численности и размерной структуры всех этих организмов. Они выедают до 55-99% биомассы бактериопланктона от всего количества, потребляемого бактериофагами (Stockner, Porter, 1988), обеспечивая минерализацию органического вещества и рециклинг питательных веществ к первичным продуцентам.

1.2. Структура гетеротрофного нанопланктона

Первое описание пяти видов гетеротрофных флагеллят Черного моря при использовании электронного микроскопа осуществил А. Вальканов (Valkanov, 1970). Е. В. Моисеев (1983) приводит список из 39 известных пресноводных и морских видов. Однако С. Ф. Жуков (1989) для планктона Черного моря указывает не более 20-29 видов. До настоящего времени не существует специального исследования по систематике ГН Черного моря.

Сведения об обилии и распределении ГН в Черном море получены в Геленджикской и Голубой бухте (Моисеев, 1983; Моисеев, Мамаева, 1983), Бургасском заливе и в побережье г. Созополь (Копылов, 1985; Копылов, Туманцева, Сажин, 1991), а также в открытых водах (Моисеев, Мамаева, 1979; Моисеев, 1980; Копылов, Сажин, 1989а; Сажин и др., 1991; Копылов, Туманцева, 1991). Численность ГН изменяется от единиц до десятков тысяч клеток в 1 мл. Максимальное обилие ГН отмечено летом 1981 г. у г. Бургаса (более 11000 кл./мл или 720 мг/м³, Копылов, 1985) и весной 1988 г. (20000 кл./мл или 700 мг/м³, Копылов, Туманцева, 1991). Вспышка численности ГН обнаружена в центрах халистаз в период, следующий за весенним "цветением" фитопланктона (Моисеев, 1993). Вертикальные профили распределения ГН имеют чаще всего несколько максимумов: в приповерхностном слое, в слое термоклина, а также (небольшой) в слое, граничащем с сероводородной зоной (Моисеев, 1980). Считается, что значение ГН, оцененное по их обилию (Копылов и др., 1991) в годовом аспекте выше всего в мае-июне.

1.3. Методы исследования нанопланктона

Проблема сохранности клеток ГН в анализируемых пробах до недавнего времени сдерживала исследование этой группы. Клетки ГН почти полностью разрушаются жесткими фиксаторами. Неточность количественного учета ГН по "живым" пробам (Уморин, 1975; Сорокин, 1979) связана с невозможностью дифференциации фототрофных и гетеротрофных флагеллят и с неадекватной оценкой обилия при невысокой плотности природного сообщества ГН. Недопустимо концентрирование живых клеток ГН (Barthel et al., 1989). В последнее десятилетие при исследовании ГН применяется техника эпифлуоресцентной микроскопии при использо-

вании мягких фиксаторов (например, глутаральдегида) и флуорохромных красителей. При использовании акридинового оранжевого подсчет ГН ведется на двух фильтрах (окрашенном и неокрашенном), то есть на разных препаратах, на которых общее число клеток и соотношение разных групп может быть неодинаковым (Davis, Sieburth, 1982). Два других метода (Naas, 1982; Sherr, Sherr, 1983), основанные на использовании, соответственно, профлавина и FITC позволяют считать организмы на одном фильтре, однако эти флуорохромы приводят к частичной интерференции эмиссии своего спектра и спектра хлорофилла "а". Наиболее удачный метод разработан Д. Кэроном (Caron, 1983) на основе использования желтого примулина, имеющего максимальное возбуждение и эмиссию значительно ниже, чем у хлорофилла "а", что позволяет наблюдать в ультрафиолетовых лучах или свечение окрашенных флуорохромом клеток, или автофлуоресценцию фотосинтетических пигментов красных тонов. Этот метод принят к применению многими исследователями; он же используется в данной работе.

ГЛАВА II. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Сбор проб осуществлен в северной половине Черного моря ($42^{\circ}20' - 46^{\circ}30' \text{N}$; $030^{\circ}00' - 041^{\circ}00' \text{E}$) при выполнении комплексных океанографических съемок по стандартной схеме станций в пяти рейсах на судах УкрНЦЭМ в мае, июле, сентябре 1992 г. и в феврале, октябре 1993 г., в лимане (озере) Донузлав (август, октябрь 1990 г.), в бухте Коктебель в 122-м рейсе НИС "Академик Ковалевский" (июль-август 1991 г.) и в Севастопольской бухте (сентябрь-декабрь 1991 г.).

Исследования в открытой части моря осуществлялись на станциях I-го и II-го разряда. На станциях I-го разряда проводились стандартные метео- и гидрологические наблюдения и выполнялся широкий комплекс гидрохимических и биологических работ. Пробы на определение основных химических параметров, а также первичной продукции, хлорофилла, состава и обилия пико-, нано- и микропланктона отбирались из одного 30-литрового пластикового батометра "Niskin" как с горизонтов по уровню падения освещенности (100%, 46%, 25%, 10%, 1%, 0,1%), так и с дополнительных в период стагнации (над максимальным градиентом температуры, в термоклине и под ним). На станциях II-го разряда пробы отбирались со стандартных горизонтов (0, 10, 20, 30, 50, 100 м).

Исследования в лимане Донузлав и бухте Коктебель проходили во время летней стратификации воды, поэтому пробы ГН отбирались с учетом градиента температуры. В Севастопольской бухте их отбор осуществлялся с периодичностью раз в 1-3 недели на 7 реперных точках с поверхности и с придонных горизонтов.

Обширная акватория северной половины Черного моря неоднородна по гидроструктуре. С целью дифференцированного анализа пространственно-временной динамики ГН в пределах этой акватории выделено 5 районов: 1. Северо-западный (СЗ); 2. Прибрежный Крыма (ПК); 3. Глубоководный (Г); 4. Восточной дивергенции (ВД) и 5. Юго-восточной конвергенции (ЮВК). Для каждого района рассчитаны отклонения (по временным интервалам) значений численности, биомассы, размеров клеток и соотношения таксономических группировок ГН от средних значений, полученных для исследованной акватории.

897 проб нанопланктона (гетеротрофного и фототрофного) обработано в соответствии с методикой Д. Кэрена (Caron, 1983) под эпилюминесцентным микроскопом "Jenalumar" (650 \times).

Математическая обработка данных проведена на IBM PC AT-286-486 при использовании пакетов прикладных программ и оригинальных, позволяющих рассчитывать средневзвешенные значения обилия и размеров клеток ГН по станциям и районам.

При обсуждении результатов использованы некоторые данные, полученные в наших рейсах Н. В. Ковалевой, С. А. Серегиным, О. Г. Буйволовой (бактериопланктон), Ю. В. Брянцевой (фитопланктон), Л. Н. Грузовым, П. В. Лямкином (ракообразные).

ГЛАВА III. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

3.1. К систематике гетеротрофного нанопланктона Черного моря

Систематика ГН Черного моря до настоящего времени недостаточно разработана. Те формы ГН, что не обладали выраженными видоспецифическими признаками, дифференцированы нами на морфотипы, возможно объединяющие несколько видов, морфологические особенности которых не обнаруживаются явно при данном увеличении (650 \times) и использованной технике микроскопирования. Большинство представителей отрядов *Kinetoplastida* и *Chrysoomonadida* (мельчайшие клетки диаметром, в основном, 1-5 мкм) объединены нами в один морфотип *Monas* sp. Отряд *Choanoflagellida* был представлен одиночными формами (размерами 2,5-11,2 мкм, объемом - 2-288 мкм³), дифференцированными нами на 9 морфотипов, различающихся формой клеток и относительным размером протоплазматического воротничка и жгутика.

Особым своеобразием отличается *Pleurasiga* sp. Отряд *Cryptomonadida* был представлен одним гетеротрофным морфотипом, называемым нами *Chilomonas* sp. В данной главе проведен детальный анализ результатов массовых промеров этого морфотипа и другого, фототрофного (*Rhodomonas* sp.), которых традиционно считают одним миксотрофным видом *Hillea fusiformis* (Суханова, Чебан, 1990). Исследование показало статистически значимые различия по всем морфометрическим характеристикам их клеток. Из отряда *Dinoflagellidae* выделяли две массовые формы - *Gyrodinium* sp. (размеры, в среднем, 7 x 19 мкм) и *Gymnodinium* sp. (6 x 8 мкм), а также некоторое число неидентифицированных форм. Нанопланктонные амебы были представлены двумя формами - *Stygamoeba* sp. (размеры 5-9 мкм, длина псевдоподий до 15 мкм) и *Acanthamoeba* sp. (размеры 12-20 мкм).

3.2. Динамика термохалинной структуры и циркуляция вод

Для анализа пространственно-временных неоднородностей в распределении гетеротрофного нанопланктона исследована динамика важнейших физико-химических характеристик воды. В центрально-восточной части глубоководного района на протяжении всего периода исследований выявлялась единая зона дивергенции с наиболее сильным и постоянным подъемом вод в области восточного апвеллинга. К востоку от циклонических образований выявлялась юго-восточная (Батумская) конвергенция. Мощность деятельного слоя в глубоководной части моря в феврале изменялась в пределах 28-70 м, в мае - 40-125 м, в июле - 30-140 м, в сентябре - 50-135 м, в октябре - от 60 м и глубже (район исследований был ограничен на востоке).

В центральных областях халистаз в Черном море, как из-

вестно (Виноградов и др., 1992), происходит наиболее мощный подъем богатых биогенами глубинных вод. Их поступление в пределы фотического слоя при отсутствии сезонного термоклина является основным фактором, определяющим биологическую продуктивность *открытых вод* Черного моря. Образование сезонного термоклина в теплый период года затрудняет диффузию глубинных вод в ВПС - дефицит минеральных веществ приводит к перестройкам и в биотической части экосистемы. Исследование сезонной динамики фосфатов в слое 0-20 м в районе восточной халистазы показало падение их концентрации при переходе от холодного к теплому периоду года (средневзвешенные значения составили: в феврале - 4,9 мкг/л, в мае - 0,8 мкг/л, в июле - 0,2 мкг/л, в сентябре - 0,8 мкг/л, в октябре - 2,1 мкг/л).

3.3. Сезонная динамика хорологической структуры гетеротрофного нанопланктона

3.3.1. *Monas* sp.

В зимний период *Monas* sp. концентрировался над основным пикноклином в районе ВД. Весной достигал высокого обилия не только в халистазе, но и по всей акватории. В период стагнации (лето - начало осени) зона максимальной концентрации *Monas* sp., существовавшая зимой и весной, трансформируется в зону минимума; другая зона повышенной плотности *Monas* sp. формируется в районе ЮВК.

3.3.2. *Choanoflagellida*

В зимний период максимум концентрации *Choanoflagellida* обнаружен в районе СЗ. В остальные сезоны года *Choanoflagellida* концентрировались в районах конвергенций и вблизи Керченского пролива. Зоны их максимума соответствовали верхним

горизонтам термоклина или ВПС.

3.3.3. Cryptomonadida и фототрофные Cryptophyta

Преобладание обилия *Cryptomonadida* в зимне-весенний период отмечено в районе Г. в летне-осенний - у Кавказского побережья и в районе ЮВК. В период стагнации зона их максимальной концентрации по вертикали соответствовала центру сезонного термоклина. Фототрофные *Cryptophyta* во все сезоны преобладали в районах СЗ и ПК, особенно вблизи Керченского пролива.

3.3.4. Dinoflagellida

Зона максимума *Dinoflagellida* в зимний период располагалась в пределах ВД, а в летне-осенний период - по периферии этого района. В период стагнации основные скопления *Dinoflagellida* соответствовали верхним горизонтам термоклина.

3.3.5. Амoеба

Нанопланктонные Амoеба обнаружены в пробах в период с мая по октябрь как в прибрежье, так и в глубоководных районах. Основные их скопления отмечены в мае вблизи Керченского пролива.

3.3.6 Обсуждение

В холодный период года в пределах исследованной акватории выявлены две зоны высоких концентраций ГН - в районах северо-западном и восточной дивергенции. Первая зона максимума создавалась в основном *Choanoflagellida* в приповерхностном слое 0-7,5 м - в более холодных и распресненных водах, поступающих в Черное море с речным стоком. Вторая зона максимума формировалась в основном *Monas* sp. и, отчасти, *Choanoflagellida*, *Cryptomonadida* и *Dinoflagellida*. Ядро наибольшей концентрации ГН располагалось здесь на глубине около

30 м, что значительно больше средней глубины положения зоны максимума ГН для всей глубоководной части акватории (12,8 м). В этих двух районах наблюдалось основное поступление аллохтонного вещества в пределы деятельного слоя и получены максимумы первичной продукции, биомассы фитопланктона, обилия и продукции бактериопланктона. Поздневесеннее состояние в развитии ГН характеризовалось значительным увеличением его обилия и широким распространением по акватории моря. Одна из особенностей в структурных изменениях ГН связана с массовым развитием *Amoeba*, проникающих в глубоководную часть Черного моря из района Керченского предпроливья. Важная особенность пространственного распределения ГН в летнее время заключалась в трансформации зон наибольшего обилия ГН, существующих зимой (северо-западный район и центр халистазы), в зоны минимума. Основные скопления ГН образовывались по периферии восточной дивергенции и особенно в районе юго-восточной конвергенции, и это явление усилилось к началу осени. В период летней стагнации большинство группировок ГН (*Monas* sp., *Cryptomonadida*, *Dinoflagellida*) и все сообщество в целом концентрировалось главным образом в слое термоклина; зона максимума *Choanoflagellida* располагалась выше или ниже термоклина.

Механизм пространственно-временной динамики структуры ГН в Черном море определяется главным образом формирующимся сезонным термоклином. В период стагнации он в значительной степени затрудняет поступление биогенных веществ в фотический слой - их ресурсы исчерпываются быстрее в области халистазы, где ранее (зимой-весной) существовала зона высоких концентраций различных компонентов планктона. В северо-западном районе падение обилия ГН в теплый период связано,

по-видимому, с уменьшением интенсификации речного стока. Основные скопления ГН к концу периода стагнации сохраняются в пределах конвергентных образований - в связи с их гидродинамическими особенностями, а также в прибрежье.

3.4. Сезонная динамика обилия, размерной и таксономической структуры, а также продукции гетеротрофного нанопланктона

3.4.1. Обилие

Сезонная динамика численности и биомассы ГН для исследованной акватории в графическом выражении описывается одновершинной кривой с пиком, приходящимся на весну. Их средневзвешенные значения составили, соответственно, в феврале - 172,7 млн. кл./м³ и 25,9 мг/м³, в мае - 1210,1 млн. кл./м³ и 52,7 мг/м³, в июле - 594,3 млн. кл./м³ и 42,1 мг/м³, в сентябре - 396,2 млн. кл./м³ и 22,4 мг/м³, в октябре - 122,0 млн. кл./м³ и 14,5 мг/м³. Эта же закономерность характерна для *Monas sp.*, *Cryptomonadida* и *Amoeba*. Максимум обилия *Dinoflagellida* приходился на лето. В отношении *Choanoflagellida* сезонные изменения численности и, особенно, биомассы выражаются инвертированной кривой: наименьшие значения этих показателей приходились на летний период, а наибольшие - на зимний. Расчеты отклонений значений численности и биомассы ГН для каждого из пяти выделенных районов относительно средних *N* и *B* для всей исследованной акватории показали, что в зимний период относительное превышение этих величин характерно (в порядке убывания) для районов СЗ, ВД и ЮВК, в то время как в районах Г и ПК их значение были значительно ниже средних показателей. В мае характер распределения относи-

тельного обилия ГН по районам меняется по сравнению с февралем на противоположный: только в районе ВД сохраняется положительное отклонение от средних. В июле-октябре особенно выраженные процессы перераспределения отклонений от средних величин обилия происходят в наиболее динамически активных зонах глубоководной части полигона: в районе ВД эта величина характеризуется отрицательными значениями, в районе ЮВК - только положительными (до + 35 усл. ед.).

3.4.2. Размерная структура

Размерный диапазон ГН (2-20 мкм) в величинах объема клеток укладывается в интервал от 1 до 10000 мкм³. Для детального исследования сезонной изменчивости размерной структуры ГН в пределах этой фракции планктона нами выделено 12 размерных групп - по три на каждое десятикратное увеличение объемов клеток (в логарифмическом масштабе). В течение года существенно меняется как количество размерных групп, так и относительная доля каждой из них. Если в феврале их было 12, в мае - 10, то в июле и сентябре - 7, а в октябре - 11. От зимы к лету произошло "сужение" размерного диапазона ГН при увеличении доли мелкоразмерных групп: в феврале доминировали группы от 4 до 100 мкм³, в сентябре - от 1 до 10 мкм³. Подобная закономерность характерна для всех таксономических группировок ГН. Средние объемы клеток *Monas sp.* от зимы к лету уменьшились более чем в 5 раз, *Choanoflagellida* - около 4-х раз, *Cryptomonadida* - более 6-ти раз и *Dinoflagellida* - в 1,3-1,4 раза; для ГН в целом это уменьшение составило 2,3 раза. Из пяти выделенных районов относительно меньшими размерами организмов ГН, по крайней мере в первом полугодии, отличался район СЗ. Сезонная динамика размерной структуры ГН

в двух динамически неоднородных зонах глубоководной части моря - районе ВД и ЮБК - имела противоположные тенденции: в пределах ВД с мая по октябрь размеры ГН относительно средних для акватории неуклонно возрастали, в районе ЮБК, наоборот, уменьшались.

3.4.3. Таксономическая структура

Сезонная динамика размерной структуры ГН связана также с изменением доли отдельных таксономических группировок, составляющих ГН. Постоянное численное преобладание было характерно для *Monas sp.* (60,1-90,9% N ГН); их биомасса одна из наиболее низких (6,2-14,2% В ГН) и меньше биомассы только *Choanoflagellida* (0,88-7,33% В ГН). Сравнительно более редкие *Amoeba*, *Cryptomonadida* и *Dinoflagellida*, численность которых составляла, соответственно, 0-3,9%, 2,5-7,2% и 0,7-9,2% от N ГН, обычно доминировали по биомассе и достигали в исследованные периоды, соответственно, 45,0%, 51,9% и 47,3% В ГН. Большее доминирование *Monas sp.* отмечалось в теплый период года (с мая по сентябрь); доля *Choanoflagellida* выше всего в феврале и октябре (особенно зимой); уровень относительного обилия *Cryptomonadida* несколько выше зимой, а *Dinoflagellida* - в середине осени.

3.4.4. Сезонная изменчивость доли ГН относительно некоторых компонентов планктона

Исходя из современных представлений о таксономическом единстве фототрофных и гетеротрофных протистов, особенно флагеллят, их количественное соотношение, на наш взгляд, свидетельствует о превалировании условий, благоприятствующих тому или иному типу обмена протистов. В сезонном аспекте отмечены два максимума доли гетеротрофного компонента в общем

нанопланктоне - весенний и, меньший, осенний. Это характерно для всех исследованных районов, за исключением ЮВК. В мае доля гетеротрофов в нанопланктоне особенно велика в районе ВД (до 75% суммарной биомассы); в районе Г она составила 37%, в районе СЗ - 29%, в районе ПК - 25%, в районе ЮВК - только 10%. Относительно средних величин уменьшение доли гетеротрофов в сезонном аспекте (от зимы к осени) происходит в районах ВД и СЗ, возрастание - в районах Г, ПК и, особенно выраженное, в районе ЮВК.

Сезонный ход изменений биомассы ГН в общем соответствует динамике биомассы бактериопланктона, фитопланктона и мезозопланктона (Crustacea). В ряду трех групп гетеротрофного планктона (бактерио-, протозоопланктона и Crustacea) биомасса ГН в среднем за весь исследованный период меньше биомассы бактериопланктона (в 3,3 раза), но выше биомассы Crustacea (в 1,6 раза). Биомасса фитопланктона многократно (в среднем, в 8,4 раза) превышала суммарную биомассу всех обсуждаемых здесь групп гетеротрофного планктона, в целом.

3.4.5. Ориентировочная оценка потенциальной суточной продукции и ассимиляции

Для расчета продукции ГН были использованы литературные данные по скорости роста различных видов гетеротрофных флагеллят и мелких амёб. Уравнение регрессии, связывающее размеры клеток гетеротрофных флагеллят и их удельную продукцию, имеет вид: $\ln C = -0,229 V + 2,017$, или $C = 7,52 V^{-0,23}$, где C - удельная продукция, сут^{-1} (при 20°C); V - объем клеток, мкм^3 . С помощью данного уравнения были рассчитаны значения удельной продукции различных таксономических группировок ГН (для 20°C). С использованием коэффициента $Q_{10} = 2,25$ (Винберг,

1983) проведен перерасчет полученных значений для температур, соответствующих зонам максимальной концентрации ГН в водной толще. Наибольшая величина удельной продукции (до $4,1 \text{ сут}^{-1}$) получена для *Monas sp.* Для ГН в целом она составила: в феврале - $0,75 (5,33^\circ\text{C})$, в мае - $1,34 (12,27^\circ\text{C})$, в июле - $2,34 (16,87^\circ\text{C})$, в сентябре - $1,98 (16,95^\circ\text{C})$, в октябре - $1,53 (13,74^\circ\text{C})$. В сезонном аспекте наибольшие значения удельной продукции мелкоразмерных группировок ГН (*Monas sp.*, *Chaetoflagellata*) приходится на июль: для более крупного нанопланктона они несколько выше в сентябре. Значения удельной суточной продукции, наряду с данными по средним биомассам ГН, использованы для расчета потенциальной суточной продукции таксономических группировок и всего ГН. Последняя составила в феврале $19,5 \text{ мг/м}^3$, в мае - $66,2 \text{ мг/м}^3$, в июле - $69,1 \text{ мг/м}^3$, в сентябре - $44,4 \text{ мг/м}^3$ и в октябре - $22,1 \text{ мг/м}^3$. Для расчета величин ассимиляции ГН использован $K_2=0,3$ (Виноградов, Шушкина, 1987). Средние значения суточной ассимиляции, рассчитанные для всей исследованной акватории составили в феврале - $49,6 \text{ мг/м}^3$, в мае - $221,7 \text{ мг/м}^3$, в июле - $230,3 \text{ мг/м}^3$, в сентябре - $149,2 \text{ мг/м}^3$, в октябре - $55,4 \text{ мг/м}^3$. Отношение расчетных значений ассимиляции ГН к продукции бактериопланктона в среднем находилось в интервале $0,22-0,41$.

3.4.6. Удельная поверхность клеток

Оценка связи интенсивности роста μ_v с величиной удельной поверхности S/V проведена К.М. Хайловым с соавт. (1985, 1992, 1993) для бактерий, одноклеточных и многоклеточных водорослей. Рассчитанное нами уравнение регрессии для ГН имеет вид:
$$\text{Lg } \mu_v = -1,65 + 0,60 \text{ lg } (S/V), \text{ (коэффициент корреляции } 0,7).$$

По этому показателю ГН занимает промежуточное положение между прокариотами и одноклеточными водорослями. Удельная поверхность клеток ГН, несомненно отражающая степень их метаболической активности, достигает наибольших значений в июле (1694.2 мм^{-1}), а наименьших - в феврале (923.7 мм^{-1}). Расчетные значения совокупной площади поверхности всех организмов ГН, соотнесенные к объемам воды, использованы для относительной оценки продуктивности ГН. Она оказалась наивысшей в мае ($482.9 \times 10^{-4} \text{ м}^{-1}$) и июле ($233.8 \times 10^{-4} \text{ м}^{-1}$), наименьшей в октябре-феврале ($101.3-144.3 \times 10^{-4} \text{ м}^{-1}$).

3.4.7. Обсуждение

Динамика структурно-функциональных характеристик гетеротрофного нанопланктона в Черном море соответствует современным представлениям о его месте и роли в сезонной сукцессии планктонных экосистем (Виноградов, Шушкина, 1987).

Высокие величины обилия ГН и его относительной доли в общем нанопланктоне и гетеротрофном планктоне являются важным косвенным свидетельством значения этой группы микроконсументов в деструкционных процессах, идущих в планктонном сообществе. Вспышка численности ГН наблюдалась при деградации весеннего "цветения" фитопланктона, особенно в дивергентных зонах, что отмечалось ранее Е. В. Моисеевым (1993). Во время выраженной стратификации верхних горизонтов моря (летом и в начале осени) поступление ивзвне биогенных солей в ВПС резко ослабевает и можно предположить, что первичная продукция образуется здесь, главным образом, как "регенерационная" и основывается на рециклинге биогенов, осуществляемом преимущественно микрогетеротрофами (Caron, 1990). Это подтверждается расчетами потенциальной продукции и ассимиля-

ции Гетеротрофных флагеллят, которые достигают наибольших значений в середине лета и изменяются в соответствии с динамикой продукции бактериопланктона (Ковалева, в печати) в соотношении, близком 1:10. Потенциальная ассимиляция бактериопланктона гетеротрофными флагеллятами изменялась в диапазоне от 22% до 41% от их продукции. В теплый период года происходит уменьшение размеров клеток ГН - и как следствие - повышение их удельной поверхности, а также возрастает его обилие и продукция. Особенно увеличивается доля мелкоразмерных таксономических группировок, что связано, возможно, и с возросшим прессом консументов ГН. Все это свидетельствует о еще большем возрастании функциональной роли ГН в деструкционной фазе сукцессии планктона Черного моря.

3.5. Гетеротрофный нанопланктон бухт Черного моря

3.5.1. Севастопольская бухта

Исследование ГН в б. Севастопольской показало крайнюю бедность его таксономического состава по сравнению с открытыми районами моря. Однако здесь получены наивысшие значения численности и биомассы ГН относительно других районов Черного моря. Отмечены резкие колебания в плотности популяций ГН. Наиболее высокие ее значения отмечались на всех станциях в сентябре с максимальными величинами в кутовой части Южной бухты ($N - 38,6$ млрд. экз./м³ и $B - 960,3$ мг/м³). На долю гетеротрофных форм приходилось более 80% от численности и биомассы общего нанопланктона. В период с 11 по 28 сентября ежедневный прирост биомассы ГН достигал 4,5 раза. Высокие показатели обилия ГН характеризуют высокую степень эвтрофированности этой части Черного моря.

3.5.2. Бухта Коктебель

В пределах исследованного полигона обнаружены многочисленные мелкие формы *Kinetoplastida* размерами 1-4 мкм, несколько морфотипов *Choanoflagellida* размерами 2,4-6,2 мкм и *Vicosoecida* размерами 5-9 мкм. Доля гетеротрофных форм составила в среднем 41 % от численности общего нанопланктона. Уровень обилия ГН был низким, на несколько порядков величин меньше, чем в других прибрежных участках Черного моря, испытывающих сильный антропогенный пресс (N - 129,1-646,8 млн. экз./м³, в среднем, 317,2 млн. экз./м³; B - 1,2-8,5 мг/м³, в среднем, 3,9 мг/м³), что связано с открытостью района и интенсивным водообменом с глубоководными районами моря и слабым его загрязнением. Характер вертикального распределения ГН в значительной степени определялся выраженной стратификацией водной толщи (коэффициент корреляции 0,73). Гетеротрофная ассимиляция более чем на 16% слагалась из ассимиляции ГН.

3.5.3. Лиман (озеро) Дузулав

Среди обнаруженных форм ГН (*Vicosoecida*, *Kinetoplastida*, *Cryptomonadida*, *Chryomonadida*) наиболее массовым развитием характеризовались мелкие (диаметром 1-4 мкм) флагаеллаты монадной формы. Высокой численностью, особенно у дна, выделялись эпипланктонные *Vicosoeca* sp. (N - до 2797 млн. экз./м³), часто ассоциированные с *Nitzschia* и *Chaetoceros*. *Rhynchomonas nasuta* (N - до 3202 млн. экз./м³, в среднем 187 млн. экз./м³) обнаружен только в августе в пробах с поверхностных горизонтов. Средние значения численности и биомассы ГН составили в августе, соответственно, 1165 млн. экз./м³ и 40,7 мг/м³, в октябре - 1093 млн. экз./м³ и 62,4 мг/м³. Из

исследованных бухт и лимана Черного моря эти величины обилия ГН уступают только оценкам, полученным для Б. Севастопольской.

ВЫВОДЫ

1. Гетеротрофный нанопланктон Черного моря включает не менее 18 видов протистов, относящихся к классам Zoomastigophorea (отряды *Kinetoplastida*, *Bicosoecida*, *Choanoflagellida*) и Phytomastigophorea (отряды *Cryptomonadida*, *Dinoflagellida*, *Chrysomonadida*), а также Sarcodina.

2. Средние значения численности и биомассы гетеротрофного нанопланктона (ГН) для северной половины Черного моря (в столбе воды 0-50 м) в период с февраля по октябрь составили 508,9 млн. экз./м³ и 40,1 мг/м³. В мезотрофной бухте Коктебель они составили 317,2 млн. экз./м³ и 3,9 мг/м³, а в эвтрофной Севастопольской бухте - 3551,9 млн. экз./м³ и 77,9 мг/м³. В зоне максимальных концентраций ГН в открытых районах моря его обилие достигало 3679,8 млн. экз./м³ и 364,3 мг/м³, а в Севастопольской бухте - даже 38600 млн. экз./м³ и 960,3 мг/м³.

3. Гетеротрофный нанопланктон - один из наиболее массовых компонентов планктона Черного моря. Среди исследованных групп гетеротрофного планктона (бактерио-, протозоо-, мезопланктонных Crustacea) в единицах сырой биомассы ГН уступает только бактериопланктону (в среднем, в 3,3 раза).

4. В сезонном аспекте средневзвешенные значения обилия гетеротрофного нанопланктона в открытых районах моря были наименьшими в зимний период (172,7 млн. экз./м³ и 25,9 мг/м³), а

наибольшими - в весенний (1258,8 млн. экз./м³ и 95,7 мг/м³).

5. Относительная доля гетеротрофов в общем нанопланктоне достигала наибольших значений весной (33% биомассы, в районе восточной дивергенции - до 75% биомассы) и осенью (19%). Ее сезонная динамика соответствует двум циклам развития планктона Черного моря.

6. Основная особенность в динамике пространственного распределения гетеротрофного нанопланктона заключалась в трансформации зон его максимальной концентрации, образованных в начале продукционной фазы сукцессии в северо-западном районе и в области восточной дивергенции, в зоны минимума в летне-осенний период и перемещении зоны максимума в пределы конвергентных образований.

7. Изменения в размерной структуре гетеротрофного нанопланктона при переходе от холодного к теплому периоду года заключались в уменьшении размеров клеток и увеличении их удельной поверхности, "сужении" размерного спектра и возрастании доли мелкоразмерных таксономических группировок; противоположные изменения наблюдались при переходе от летнего к осеннему периоду.

8. Потенциальная суточная продукция и ассимиляции гетеротрофных флагеллят возрастали от зимы к лету (соответственно, с 19,5 мг/м³ и 49,6 мг/м³ до 69,1 мг/м³ и 230,3 мг/м³). Сезонный ход их продукции изменялся в соответствии с динамикой продукции бактериопланктона (в соотношении, близком 1:10), потенциальная ассимиляция которой составила 22-41%.

СПИСОК ПУБЛІКАЦІЙ ПО ТЕМІ ДИСЕРТАЦІЇ

1. Брянцева Ю. В., Мурзов С. А. Сезонная динамика нанопланктона в Черном море // Актуальні питання ботаніки і екології: Тези допов. конф. молодих учених і спеціалістів (Ялта, жовтень 1993 р.). - Київ, 1993. - С. 73-74.
2. Самышев Э. З., Георгиева Л. В., Мурзов С. А. и др. Структура и функционирование планктонного и бентосного сообщества озера Донузлав // Актуальные проблемы экологии Азово-Черноморского бассейна и Средиземноморского региона: Сб. науч. трудов. - Симферополь: МЭПУ, 1993. - С. 76-79.
3. Самышев Э. З., Бучачкйская А. Н., Михайлова Т. В., Мурзов С. А. и др. Состояние экосистемы озера Донузлав в условиях антропогенного загрязнения // Тез. докл. IX науч. конф. по промысловой океанографии (Калининград, сентябрь 1993 г.). - М., 1993. - С. 319-320.
4. Мурзов С. А. Гетеротрофный нанопланктон как компонент морских экосистем / Ред. Гидробиол. журн. - Киев, 1994. - 34 с. - Библиогр.: с. 21-34. - Рукопись деп. в ВИНТИ 16.11.94, N 2594-В94.

Мурзов С. А. Структура та сезонна динаміка гетеротрофного нанопланктону Чорного моря.

Дисертація на здобуття вченого ступеню кандидата біологічних наук із спеціальності 03.00.18 - гідробіологія, Інститут біології південних морів НАНУ, Севастополь, 1994.

За результатами 6-ти рейсів по Чорному морю (лютий-жовтень 1992, 1993 рр.), приводяться оригінальні відомості про таксономічний склад, кількість, хорологічну та розмірну

структуру гетеротрофного нанопланктону (ГН). Проведена оцінка продукції та асиміляції ГН і його ролі в планктонному суспільстві Чорного моря. Установлено, що ГН - один із найбільш масових та важливих компонентів планктону Чорного моря. Роль ГН в планктоні особливо збільшується в теплий період року.

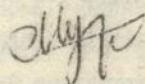
Ключеві слова:

гетеротрофний нанопланктон, структура, сезонна динаміка.

Murzov S.A. The structure and seasonal dynamics of heterotrophic nanoplankton of the Black Sea.

Dissertation for Candidate's degree of biological sciences by speciality 03.00.18 - hydrobiology, Institute of Biology of the Southern Seas, Sevastopol, 1994.

According to the results of 6 cruises in the Black Sea (February-October 1992, 1993), the original information about taxonomic structure, abundance, chorologic and size structures of heterotrophic nanoplankton (HN) are given. The evaluation of production and assimilation of HN and of its place in the Black Sea plankton community has been done. It has been stated that HN is one of the most mass and important components of the Black Sea plankton. His importance increases during the warm season.



Отпечатано ИПУ «ЭКОСИ-Гидрофизика»

Зак. 35 тир. 100

Севастополь 335000, ул. Ленина, 28

1455682

AB 31.430
AB 31.430