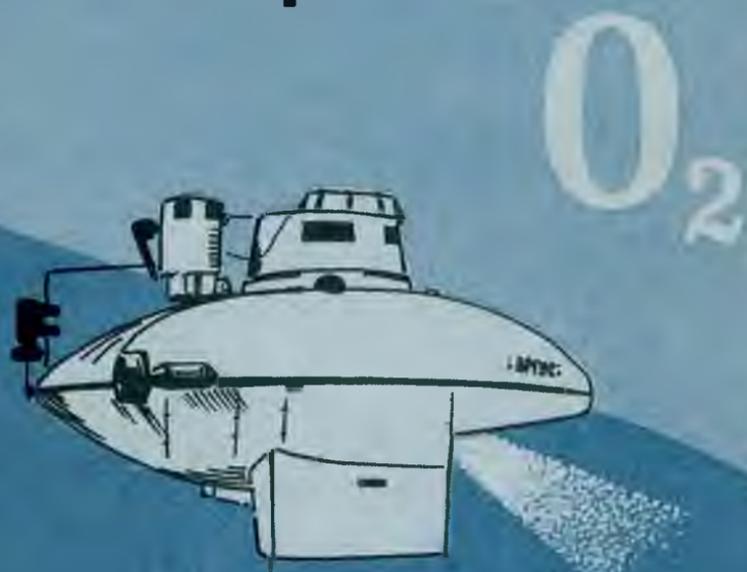


Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Черного моря



H_2S

• НАУКА •

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

Структура
и продукционные
характеристики
планктонных
сообществ
Черного моря

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

Ответственные редакторы:

член-корреспондент АН СССР М.Е. ВИНОГРАДОВ,
кандидат биологических наук М.В. ФЛИНТ



МОСКВА "НАУКА"
1989

В сборнике рассмотрены современные данные по структуре планктонных сообществ в связи с гидролого-геохимическими параметрами среды. Получены характеристики первичной продукции и бактериальной продукции. Изучены особенности вертикальной структуры сообществ на границе кислородной и сероводородной зон, что имеет большое значение для обоснования представлений о потреблении продукции хемосинтеза сообществом кислородной зоны, и таким образом, влиянии этой продукции на суммарную продукцию в Черном море. Приведенный здесь материал непосредственно связан с прогнозом возможных изменений экосистем Черного моря.

Для океанологов, биологов.

Рецензенты: К.Н. Несис, С.И. Погосян

Structure and some functional characters of the Black Sea oxygen zone ecosystem was investigated. "Argus" submersible was widely used for direct counting and aimed sampling of plankton. Special attention was fixed on the hydrochemical conditions and spatial structure of plankton communities in the lower layer of aerobic zone adjoining sulfide zone.

Editors-in-chief: Associate Member of Academy of Science of the USSR
M.E.Vinogradov, Candidate of biological science N.V.Flint

Preferences: K.N.Nesis, S.I.Pogosyan

Научное издание

СТРУКТУРА И ПРОДУКЦИОННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ
ПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ ЧЕРНОГО МОРЯ

Утверждено к печати
Институтом океанологии им. П.П.Ширшова
Академии наук СССР

Редактор издательства В.С. В а н и н
Художник А.Г. К о б р и н
Художественный редактор Н.Н. М и х а й л о в а
Технический редактор Н.В. В и ш н е в с к а я
ИБ № 40244

Подписано к печати 17.08.89. Т - 13826
Формат 60x90/16. Бумага офсетная № 1. Печать офсетная
Усл.печ.л. 16,5. Усл.кр.-отт. 16,9. Уч.-изд.л. 18,9
Тираж 700 экз. Тип.зак. 1859. Цена 3р.80к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство "Наука"
117864 ГСП-7, Москва В-485, Профсоюзная ул., д.90.

Ордена Трудового Красного Знамени
1-я типография издательства "Наука"
199034; Ленинград В-34, 9-я линия, 12

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЯ
ЭКОСИСТЕМЫ ОТКРЫТЫХ РАЙОНОВ ЧЕРНОГО МОРЯ
В 7-м И 8-м РЕЙСАХ НИС "Рифт"

М.Е. Виноградов, М.В. Флинт

Последние десять лет Черное море интенсивно исследуется комплексными океанологическими экспедициями с широким спектром научных задач. Это вызвано двумя основными причинами. Во-первых, интенсивная хозяйственная деятельность на водосборной площади Черного моря и непосредственно на его акватории, перспективы ее усиления в ближайшие годы и явные изменения, происходящие в черноморской экосистеме в последние десятилетия, требуют планомерного комплексного мониторинга. Во-вторых, применение новых методических подходов и современных новых частных методик позволяет открыть на месте хорошо изученного бассейна совершенно новое море.

Антропогенное воздействие на черноморскую экосистему проявляется, прежде всего, в зарегулировании и изменении режима стока рек, огромном выносе удобрений и гербицидов с этим стоком, сбросе воды из водохранилищ во время их "цветения" и связанным с этим значительным выносом органики, промышленном и бытовом сбросах, нефтяном загрязнении, интенсивном морском промысле и значительной рекреационной нагрузке. Все это является очевидным источником изменений, происходящих в прибрежных районах бассейна. Масштабы, направление этих изменений и конкретные факторы, их инициирующие, в целом хорошо изучены. Очевидно, что в северо-западной части моря можно ожидать углубления отмеченных перестроек экосистемы в связи со строительством каскада водохранилищ и зарегулирования Дуная - реки, которая обеспечивает более 60% пресноводного стока в Черное море.

Представление о том, каковы изменения экосистемы открытых глубоководных районов моря и как влияют на них процессы, происходящие на шельфе, далеко нельзя считать полными. Направленные перестройки, про-

исходящие в глубоководной части бассейна, трудно поддаются контролю на фоне значительных сезонных и межгодовых колебаний. Среди изменений экосистемы поверхностных вод, отмеченных исследованиями последних десятилетий, можно выделить: относительное уменьшение растворенного кислорода в зоне пересыщения и перемещение его наибольших вертикальных градиентов из эвфотической зоны на горизонты ниже 70–75 м; уменьшение концентрации фосфатов и кремния и возрастание концентрации аммиачного азота в эвфотической зоне; повышение уровня первичной продукции; сокращение популяций многих промысловых рыб, в том числе и рыб-планктофагов, и возрастание на этом фоне биомассы медуз, которая, по оценкам для осеннего периода, может достигать в глубоководной части моря $600-700 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$, т.е. примерно 300 млн т, а в отдельные годы составляет более 400 млн т.

Сейчас очевидно, что только комплексное последовательное изучение сообществ, связанных с характерными, типичными участками биотопа, – единственный путь к пониманию источников тех процессов, которые происходят в настоящее время в черноморской экосистеме, прогнозированию их направленности и интенсивности. Именно комплексный экосистемный подход был основой научных программ крупных экспедиций, проведенных Институтом океанологии в Черном море в последние годы – 64-го рейса нис "Витязь" (осень 1978 г.) и 6-го рейса нового "Витязя" (весна-лето 1984 г.). В этих экспедициях были получены принципиально новые сведения об особенностях структуры и функциональных характеристиках экосистемы открытых районов Черного моря, определены новые методические подходы к ее исследованию, намечены наиболее важные и перспективные направления дальнейших работ ("Экосистемы...", 1980; "Современное состояние...", 1987).

Экспедиции 7-го и 8-го рейсов нис "Рифт", материалы которых составляют основу настоящего сборника, были продолжением этого направления исследований.

Введение в методический комплекс экспедиций последних лет самых современных методов позволило получить адекватные оценки численности, биомассы и продукции наиболее мелких лабильных и легко разрушающихся форм планктона, роль которых в процессах создания и деструкции органического вещества очень велика и которые могут служить чувкими индикаторами изменений, происходящих в экосистеме. В частности получены реальные оценки биомассы и продукции микрофлоры, ее вертикального распределения вплоть до нижней границы зоны сосуществования кислорода и сероводорода, распределения бактериальных агрегатов и бактерий на детрите, численности и биомассы мелкоразмерных фракций фитопланктона (2–20 мкм и <2 мкм) и наногетеротрофного планктона. Показано, что в поздне-весенний, летний и осенний периоды пикофитопланктон (<2 мкм) образован, в основном, цианобактериями и может составлять до 90–96% общей численности и до 7–20% биомассы фитоплена.

Следует, однако, подчеркнуть, что полученные материалы по исследованию пико- и нанокомпонентов сообществ недостаточны для детальных представлений об их региональных и сезонных изменениях в открытых районах Черного моря. Требуется дальнейшего изучения функциональная роль этих компонентов в черноморской экосистеме.

В настоящее время показаны значительные локальные изменения протяженности кислородной зоны, связанные с интенсивностью общей циркуляции, а также вертикальной протяженности слоя сосуществования кислорода и сероводорода ("С-слой"), которая может изменяться в разных районах от 30–40 до 100 м и несколько более; отмечается тенденция к ухудшению кислородного режима у нижней границы аэробной зоны; показано наличие здесь локального максимума фосфатов. Несмотря на отсутствие единого мнения о том, увеличивается ли запас сероводорода в глубинных слоях Черного моря и происходит ли общий подъем верхней границы зоны сероводородного заражения, большинство исследователей отмечают устойчивую тенденцию возрастания толщины "С-слоя" (до 2–10 раз за последние 30 лет) за счет подъема его верхней границы и опускания нижней. Несмотря на значительное внимание к исследованию взаимодействия кислородной и сероводородной зон в Черном море, далеко не достаточно изучены сезонные и синоптические изменения структуры гидрхимических полей в нижней части аэробной зоны и "С-слоя", их вертикальная микроструктура и ее связь с гидрофизическими и биологическими явлениями и процессами. Для анализа экосистемы открытых районов Черного моря эти вопросы принципиально важны, поскольку наиболее достоверно прогнозируемое ее изменение – подъем верхней границы сероводородной зоны. Модель, созданная в СО ГОИН, показала, что это может происходить как в случае уменьшения, так и при увеличении пресноводного стока за счет изменения плотностной структуры вод и "подтягивания" основного пикноклина вверх. Все это существенно сузит биотоп, населенный аэробным сообществом, и повлияет на процессы, происходящие у его нижней границы.

В нижних слоях кислородной зоны, в области оксиклина и основного пикноклина проходит нижняя граница вертикального распределения основных компонентов планктона, населяющих аэробную зону, своего рода "ложное дно", на котором могут концентрироваться разные организмы, образуя скопления с удельной биомассой, значительно большей, чем в подповерхностных слоях воды (30–70 м), и соизмеримой, а часто и превышающей величины, характерные для верхней части эвфотической зоны. Для скопления планктона в нижних слоях кислородной зоны характерны определенная связь с физико-химическими параметрами среды; микроструктура и пространственные взаимоотношения компонентов, имеющие сезонную и суточную циклику и недостаточно изученные. Это направление исследований в Черном море имеет еще один аспект. Через взаимодействие отдельных компонентов сообщества в нижних слоях кислородной зоны, прилежащих к верхней границе "С-слоя", в принципе может реали-

зываются включение продукции хемосинтезирующих бактерий в циклы аэробной зоны. Если это так, то должны существовать гетеротрофные организмы, адаптированные к жизни при низком содержании растворенного кислорода и следах сероводорода в воде, способные потреблять хемосинтезирующую с использованием соединений серы микрофлору у верхней границы "С-слоя", и, кроме того, определенные детали структуры сообщества, обеспечивающие транспорт энергии хемосинтеза по трофической цепи сообщества аэробной зоны. До настоящего времени механизм потребления продукции бактериального хемосинтеза, идущего на соединениях серы в зоне сосуществования кислорода и сероводорода и обеспечивающие его конкретные топические и трофические связи, почти неизвестны. Материалы детального исследования нижних слоев кислородной зоны, представленные в настоящем сборнике, позволяют говорить о невозможности сколько-нибудь значительного потребления хемосинтезирующих бактерий "С-слоя" планктонными организмами кислородной зоны.

С другой стороны, мигрирующие организмы, составляющие значительную часть скоплений планктона в нижней части кислородной зоны, могут осуществлять активный транспорт разных форм органики из поверхностных слоев воды. Количественную оценку этого механизма и его роли в функционировании сообществ в нижних слоях кислородной зоны еще предстоит сделать.

И, наконец, следует подчеркнуть, что нижние слои аэробной зоны и "С-слоя" большую часть года отделены от подверженных кратковременным возмущениям поверхностных слоев моря холодным промежуточным слоем и наиболее резкой частью основного пикноклина. Их изучение может дать сглаженные интегральные показатели для оценки состояния отдельных акваторий и всего бассейна и выявления долгосрочных тенденций в изменении экосистемы в целом.

7-й и 8-й рейсы нис "Рифт" проходили, соответственно, в осенний (21.09-10.11.85) и весенний (13.05-02.07.86) периоды и позволили получить данные для оценки экосистемы в пределах одного года.

Научная программа рейсов состояла из:

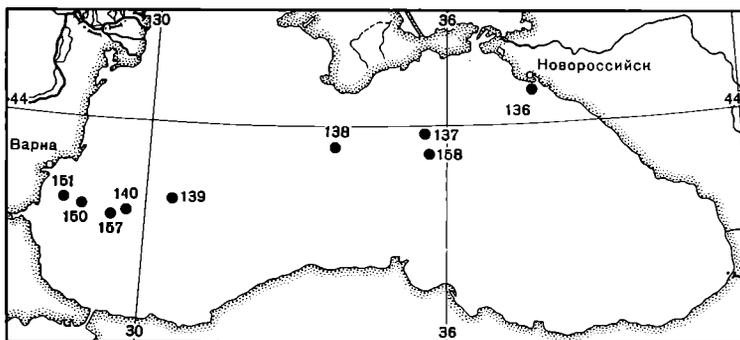
1. Изучения структуры гидрофизических и гидрохимических полей открытых и прилежащих к свалу шельфа районов. Проводилась оценка термохалинной структуры вод, концентрации растворенного кислорода, сероводорода и фосфатов. Особенно детально исследовалась вертикальная микроструктура полей кислорода, сероводорода и фосфатов в зоне окислительной, нижних слоях кислородной зоны и верхних слоях "С-слоя".

2. Изучения структуры планктонных сообществ открытых и прилежащих к шельфу акваторий. Исследовались: распределение и состав пико-, нано- и крупноразмерного фитопланктона, бактериопланктона, бактериальных агрегатов и бактерий, связанных с детритом, инфузорий, наногетеротрофного планктона, мезопланктона и медуз. Анализировались: количественное распределение хлорофилла, взвеси, ее биохимический состав и содержание органического вещества в ней, а также суммарное и раст-

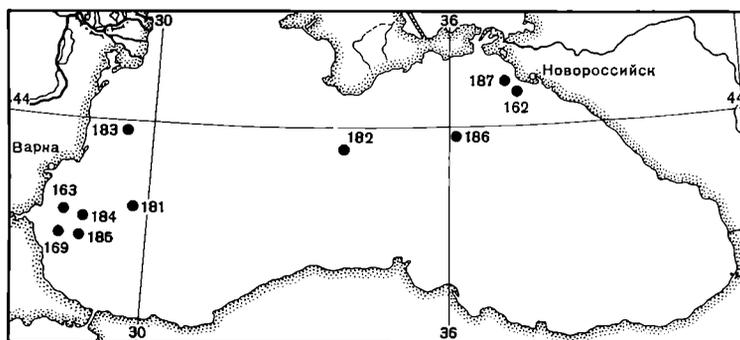
воренное органическое вещество в морской воде. Специальное внимание было уделено исследованию вертикальной микроструктуры планктонного сообщества, пространственным взаимоотношениям его компонентов и связи деталей микроструктуры с параметрами среды в зоне оксиклина и нижних слоях кислородной зоны, а также в области холодного промежуточного слоя.

3. Оценки функциональных характеристик планктонных сообществ в исследованных районах: первичной и бактериальной продукции, трофических связей гетеротрофного пико-, нано- и микропланктона.

Маршрут экспедиций и расположение станций были составлены таким образом, чтобы охватить исследованиями типичные районы центральной и западной частей Черного моря, различающиеся по характеру циркуляции, глубине положения верхней границы зоны сероводородного заражения и удаленности от свала шельфа, берега и возможных источников антропогенного воздействия - центры халистаз, зоны конвергенции и кругового прибрежного течения (рис. 1, 2 и Приложение I).



Р и с. 1. Схема маршрута и расположения станций в 7-м рейсе нис "Рифт"



Р и с. 2. Схема маршрута и расположения станций в 8-м рейсе нис "Рифт"

Методики сбора и лабораторной обработки материала, которые были использованы в рейсе, представляют собой целостный комплекс, подобранный в предыдущих и настоящем исследованиях применительно к задачам данных экспедиций и позволяющий получить адекватные оценки важнейших элементов экосистемы, деталей их вертикального распределения и, в частности, микроструктуры в зоне оксиклина и нижних слоях кислородной зоны, соотношения основных компонентов планктона в разных участках биотопа и связи их распределения с важнейшими абиотическими факторами среды. Частные стороны методики детально описаны в работах по соответствующим направлениям. Здесь мы остановимся на некоторых общих моментах.

Принципиально важной стороной методики, особенно в части изучения деталей вертикальной структуры планктонных сообществ, было использование ПОА "Аргус", работы которого входили в стандартный комплекс на всех станциях. С ПОА определялась глубина положения скоплений видимых форм планктона и взвеси, их конфигурация и границы. Исходя из этого, намечались горизонты отбора проб стандартными орудиями лова: зонд-батометром, 32-литровым пластиковым батометром и планктонными сетями. Взятие гидрохимических и биологических проб, прежде всего, в области оксиклина и нижних слоях кислородной зоны проводилось параллельно с работой подводного аппарата на намеченных глубинах, и горизонты отбора корректировались наблюдателем. Такая методика, дополненная прицельным отбором проб батометрами, установленными на ПОА, позволила получить представления о пространственном взаимоотношении важнейших компонентов сообщества в масштабе микроструктуры и связи последней с гидрофизическими и гидрохимическими параметрами среды. Анализы всех гидрохимических и биологических параметров, исключая мезопланктон, в большинстве случаев проводились из общей пробы.

Число горизонтов отбора биологических и гидрохимических проб в аэробной зоне и "С-слое" варьировало от 15 до 25 в зависимости от глубины верхней границы сероводородного заражения. На большинстве станций сначала проводились исследования структуры планктонных сообществ и затем, в зависимости от ее деталей, ставились работы по определению важнейших функциональных характеристик - первичной и бактериальной продукции *in situ*.

Следует подчеркнуть, что учет из ПОА - пока единственный способ получить достоверные оценки численности и размерного состава популяции медуз, важного компонента черноморской экосистемы, контроль за состоянием которого может быть одним из аспектов мониторинга. Со

В целом можно сказать, что методические подходы, примененные к исследованию черноморской экосистемы в экспедициях 7-го и 8-го рейсов нис "Рифт", позволили углубить понимание процессов, проходящих в этом бассейне, выяснить неизвестные особенности пространственной структуры экосистемы, на новом уровне исследовать некоторые известные ранее явления и получить надежные данные для комплексного мониторинга.

Характеристики станций 7-го рейса нис "Рифт",
выполненных в открытой части Черного моря в зоне
свала глубин

№ станций	Даты работ	Координаты начала станций	Глубина места, м
7-й рейс 1985 г.			
I36	21.09-25.09	44°35,8 с.ш., 37°41,1 в.д.	430-800
I37	25.09-28.09	43°27,0 36°00,0	2175
I38	28.09-30.09	43°15,0 34°00,1	2210
I39	01.10	43°01,5 30°24,0	1800-1900
I40	01.10-03.10	42°41,8 29°36,3	2045
I50	20.10-22.10	42°38,0 28°28,0	320-481
I51	22.10-23.10	42°35,4 28°20,4	103-240
I57	01.11-02.11	42°42,0 29°36,4	1900-2045
I58	04.11-06.11	43°26,7 36°00,0	2160-2160
I59	06.11-07.11	44°35,7 37°42,4	90-280
I61	08.11	44°35,0 37°42,5	600-1190
8-й рейс 1986 г.			
I62	14.05-21.05	44°35,7 с.ш. · 37°41,1 в.д.	100-458
I63	23.05-24.05	42°34,4 28°22,7	135-160
I69	02.06	42°28,6 28°23,8	156-276
I81	11.06-14.06	42°42,8 29°36,3	2070
I82	15.06-18.06	43°15,0 34°00,0	2200
I83	19.06	43°36,3 29°31,5	90-166
I83	22.06	43°35,0 28°28,3	212-250
I84	20.06-21.06	42°35,7 28°23,3	93-160
I84	21.06	42°35,3 28°23,4	154-170
I85	21.06	42°35,8 28°27,5	400-570
I86	26.06-28.06	43°27,1 36°04,0	2175
I87	29.06-30.06	44°36,2 37°38,6	250-303

Л и т е р а т у р а

Современное состояние экосистемы Черного моря. М.: Наука, 1987. 240 с.
Экосистемы пелагиали Черного моря. М.: Наука, 1980. 249 с.

ОСОБЕННОСТИ ГИДРОХИМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ВОД
В СВЯЗИ С ИХ СТРАТИФИКАЦИЕЙ

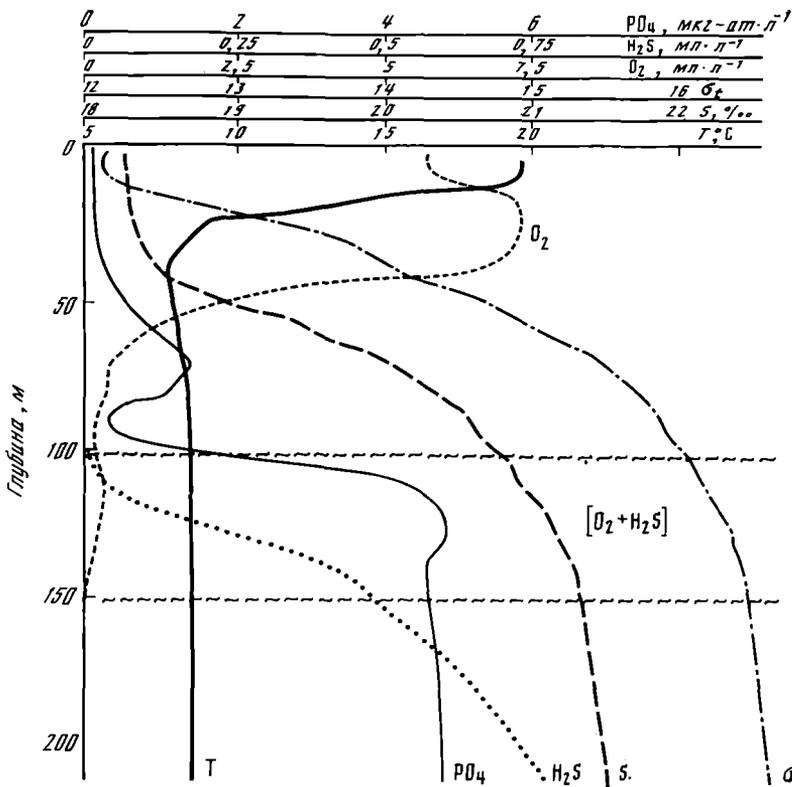
С.Г. Пояров

Гидролого-гидрохимические исследования, проведенные в экспедициях нис "Рифт" в 1985-1986 гг. в рамках экосистемного подхода к изучению сообщества пелагиали Черного моря, носили подчиненный характер и были, прежде всего, направлены на выявление репрезентативных оценок биотических параметров среды, влияющих на вертикальную структурированность и функционирование отдельных элементов сообщества. В этой связи, полученные данные использовались при интерпретации наблюдений практически над всеми компонентами биоты, что находит свое отражение в статьях настоящего сборника.

В соответствии со специфической поставленной задачей (Виноградов, Флинт, наст. сб.) экспедиционные исследования осуществлялись по "полигонной методике" - в течение 2-3 сут на станции проводились многократные зондирования деятельного слоя, а также отборы проб воды на гидрохимические анализы с помощью гидрологического комплекса "зонд-батометр". В режиме зондирования разрешение по глубине составляло 1-2 м, а в режиме отбора проб - 5-10 м с учащением до 5-2 м по вертикали в интересующем слое. Соленость, полученная по данным температуры и электропроводности пересчетом по международному алгоритму (UNESCO, 1981), корректировалась измерениями в пробе на электросолемере СОН-65. Отбор проб воды проводился батометрической секцией комплекса, оснащенной батометрами БМ-48 с покрытием внутренних поверхностей лаком ЭДН-1м, инертным к морской воде. Кроме солености в пробах воды измерялось содержание растворенного кислорода, сероводорода и концентрация фосфатного фосфора. Определения кислорода и фосфатов выполнялись по стандартной методике (Методы..., 1978) с учетом современных рекомендаций (Чернякова и др., 1983). Сероводород определялся диметил-парафенилендиаминным методом с колориметрическим окончанием (Лурье, Рыбникова, 1974).

Характер вертикального распределения термохалинных и гидрохимических свойств морской воды в исследованные сезоны 1985-1986 гг. являлся типичным для открытых районов моря и в обобщенном виде представлен на рисунке.

Существенное значение для пространственной организации и функционирования пелагических сообществ имеет термическая структура деятельной толщи вод, составные элементы которой приведены в табл. I. Из таблицы следует, что верхний перемешанный (однородный) слой был по-



Характерные профили вертикального распределения гидрофизических и гидрохимических параметров в верхнем 200-метровом слое глубоководной части моря

T - температура, °C; S - соленость, ‰; σ_t - плотность, усл. ед.; O_2 - кислород, мл-л⁻¹; H_2S - сероводород, мл-л⁻¹; PO_4 - фосфаты, мкг-ат-л⁻¹

всеместно более развит осенью 1985 г., когда после летнего периода максимального прогресса поверхностных вод фиксировалось начало их осеннего охлаждения. Наблюдения 1986 г. относились ко времени развивающегося прогресса поверхностных вод и формирования верхнего однородного слоя. Эволюция средней температуры однородного слоя моря наглядно отражает эти процессы (см. табл. I).

Важнейшим элементом вертикальной структуры температурного поля является термоклин, характеризующийся, прежде всего, своей вертикальной протяженностью и степенью обостренности. В среднем, толщина термоклина была большей (30-40 м) в весенне-летний сезон 1986 г. по сравнению с осенью 1985 г. (10-30м). При этом, как видно из табл. I, уровень средних градиентов температуры в термоклине был выше осенью

Характеристики термической структуры

Район	Период	Номер станции	Однородный слой			
			пределы, м	t_{cp} , °C	верхняя граница	
					глубина, м	t_{cp} , °C
Северо-восточный склон	Осень, 1985	136	0-3	18,14	3	18,65
		159	0-49	15,53	49	15,41
	Весна-лето 1986	162	0-6	14,92	6	14,74
		187	0-6	22,10	6	22,00
Восточная халистаза	Осень 1985	137	0-21	19,30	21	19,30
		158	0-20	12,73	21	12,45
	Весна-лето 1986	186	0-6	21,93	6	21,89
Конвергенция	Осень 1985	138	0-24	19,02	24	18,81
	Весна-лето 1986	182	0-5	22,00	5	21,73
Западная халистаза	Осень 1985	140	0-27	20,19	28	20,15
		157	0-32	14,57	33	14,27
	Весна-лето 1986	181	0-3	21,39	4	21,12
Юго-западный склон	Осень 1985	150	0-39	15,37	39	15,37
		151	0-33	15,55	37	15,30
	Весна-лето 1986	163	-	-	0	18,18
		184	0-6	22,94	7	22,71

1985 г., когда он достигал 0,5-0,7 градуса на 1 м. Другими словами, в осенний период термоклин был более обостренным и вся термическая структура более напряженной.

Слой максимальных градиентов температуры вне зависимости от времени года располагался, как правило, в самой верхней части термоклина. Здесь максимальные значения градиентов температуры были также относительно более высокими осенью 1985 г., нежели весной-летом 1986 г. Наибольшие величины градиентов температуры в термоклин (2,27-2,37 градуса на 1 м) были зафиксированы осенью 1985 г. в центрах восточной и западной халистатических областей при соответствующей минимальной толщине термоклина (14-16 м). Следует отметить, что особенности строения термоклина, зафиксированные осенью 1985 г., оказались практически идентичными выявленным ранее для осеннего сезона 1978 г. (Назаретский, Поярков, 1980).

Глубже термоклина в Черном море располагается слой минимальной температуры - холодный промежуточный слой (ХПС). Он залегал на глубинах от 30-50 до 90-110 м, при этом максимальное его заглубление было

вод Черного моря в 1985-1986 гг.

Термоклин				Холодный промежуточный слой			
нижняя граница		градиент $t, ^\circ\text{C}\cdot\text{м}^{-1}$		слой максималного градиента, м	пределы, м	$t_{\min}, ^\circ\text{C}$	глубина $t_{\min}, \text{м}$
глубина, м	$t, ^\circ\text{C}$	средний	максимальный				
38	7,49	0,31	1,28	11-16	38-95	6,60	62-66
64	7,46	0,57	2,08	53-59	64-93	6,76	80-82
52	7,70	0,16	0,57	10-16	52-123	6,92	74-77
40	7,50	0,43	1,54	6-11	40-80	6,53	55-60
42	7,63	0,56	2,31	23-28	42-70	7,18	56
31	7,22	0,52	1,88	21-28	31-48	6,84	38
28	8,38	0,61	1,75	8-14	28-73	7,61	41
51	7,40	0,42	1,55	24-27	51-103	6,50	63
35	8,32	0,45	1,60	7-17	36-64	7,96	46
46	8,52	0,64	2,00	32-38	47-65	8,20	55
42	7,62	0,75	2,28	33-36	42-56	7,46	46
36	8,29	0,41	1,14	6-12	36-61	8,02	41
56	7,30	0,47	1,90	39-44	56-88	6,90	63
66	7,32	0,28	1,56	38-44	66-90	6,61	81
49	7,61	0,22	0,76	27-29	50-99	6,81	65-66
50	7,32	0,39	1,76	7-13	50-90	6,53	71

характерно для периферических районов и зоны конвергенции. Наибольшей толщины (40-60 м) этот слой достигал у материкового склона на северо-востоке и юго-западе акватории; тоньше всего он был в центрах халистатических областей (15-30 м). Так же, как и термоклин, холодный промежуточный слой был относительно более развит в весенне-летний период 1986 г. по сравнению с осенью 1985 г. Наименьшие абсолютные значения температуры в ядре холодного промежуточного слоя отмечались в районах склонов; в центральных областях моря минимальная температура ХПС была выше (см. табл. I). При этом ядро холодного промежуточного слоя в одних и тех же районах осенью 1985 г. залегало глубже, нежели весной-летом 1986 г. В целом относительно более низкая на фоне многолетних данных минимальная температура в холодном промежуточном слое осенью 1985 г. связана, вероятно, с особой суровостью зимы 1984-1985 гг.

Соленость на поверхности в открытой части моря по данным 1985-86 г. составляла, в среднем, 18,05‰, меняясь по акватории от 17,29 до 18,35‰. В целом, соленость поверхностных вод осенью 1985 г. была на 0,3-0,6‰ выше, нежели весной-летом 1986 г., что соответствует

закономерностям ее сезонной изменчивости (Циргоффер, 1975; Рождественский, 1986). В халистатических областях и в зоне конвергенции в центре моря поверхностная соленость, как правило, на $0,2-0,4^{\circ}/\text{oo}$ превышала ее значения в периферийных районах у склонов шельфа. Сравнение со среднемноголетними данными (Океанографическая энциклопедия, 1974; Рождественский, 1986) показывает, что наблюдаемые в 1985-1986 гг. величины солености поверхностных вод практически точно соответствуют средним для районов восточной и западной халистаз и для конвергентной зоны. У северо-восточного и юго-западного склонов средним данным от-
вечают лишь наблюдения весенне-летнего сезона 1986 г. ($17,40-17,90^{\circ}/\text{oo}$), в то время как осенью 1985 г. значения поверхностной солености в этих районах превышали среднемноголетнюю норму на $0,1-0,3^{\circ}/\text{oo}$.

Существенное возрастание солености с глубиной отмечалось, как правило, сразу же под термоклином и происходило практически вплоть до слоя сосуществования кислорода и сероводорода, глубже которого ее увеличение продолжалось значительно более плавно (см. рисунок). Вертикальная протяженность галоклина в среднем для моря составляла 50-60 м, меняясь по акватории от 30 до 80 м. Наиболее тонким он был в центральной части моря, утолщаясь в периферийных районах. Средний градиент солености в галоклине составлял $0,02-0,04^{\circ}/\text{oo}$ на метр при максимальных значениях до $0,13-0,15^{\circ}/\text{oo}$ на метр, зафиксированных в халистатических областях моря.

Известно, что плотностная стратификация Черного моря может во многом определять особенности вертикального распределения планктонных организмов как в верхней (Виноградов, Шушкина, 1980), так и в нижней (Виноградов с соавт., 1987) частях кислородной зоны. По данным 1985-1986 гг. плотность поверхностных вод составляла в среднем $12,31$ усл. ед., меняясь в зависимости от района моря и периода наблюдений от $11,00$ до $13,57$ усл. ед. Как было показано ранее (Назаретский, Поярков, 1980), поле плотности поверхностных вод Черного моря полностью определяется изменениями температуры, поэтому происшедшее осенью 1985 г. охлаждение поверхностного слоя приводило к увеличению плотности, а их прогрев в весенне-летний сезон 1986 г. способствовал ее уменьшению. В целом, относительно более высокая плотность отмечалась в периферийных районах моря, у северо-восточного и юго-западного склонов ($12,5-13,4$ усл. ед.). Глубже поверхностного перемешанного слоя, развитость которого была идентична однородному слою по температуре (см. табл. I), происходило резкое увеличение плотности с глубиной (см. рисунок).

Наиболее обостренным пикноклин был в слое термоклина, ниже которого при относительно малых изменениях температуры с глубиной плотность продолжала достаточно быстро возрастать вслед за ростом солености в галоклине практически также до слоя сосуществования кислорода и сероводорода. Происходившее глубже дальнейшее относительно плавное увели-

чение плотности соответствовало такому же плавному возрастанию солености (см. рисунок).

Наблюдаемая толщина пикноклина в среднем для моря составляла 90–110 м, меняясь по акватории от 80 до 140 м. В центральных районах моря он был толще, чем на периферии у склонов шельфа. В соответствии с сезонными изменениями вертикальной протяженности термоклина толщина пикноклина была, как правило, большей (120–140 м) в весенне-летний период 1986 г. по сравнению с осенью 1985 г. (80–110 м). Средние градиенты плотности в термоклизе составляли 0,02–0,04 усл. ед. на метр, достигая в самой острой его части, приуроченной к верхней зоне термоклина, величин 0,35–0,56 усл. ед. на метр. Относительно более высокие значения градиентов плотности в пикноклизе были осенью 1985 г. по сравнению с весенне-летними данными 1986 г. Абсолютный максимум величины градиента плотности был зарегистрирован осенью 1985 г. в центре восточной халистатической области и составлял 0,83 усл. ед. на метр при минимальных толщинах пикноклина и термоклина (70 м и 10 м соответственно).

В проведенных в 1985–1986 гг. исследованиях особое внимание было уделено детальному изучению структуры поля кислорода в связи с наблюдаемыми в последние два десятилетия негативными изменениями экосистемы деятельного слоя открытых частей моря. В общем случае, характер вертикального распределения кислорода в Черном море, подобный представленному на рисунке, позволяет выделить основные элементы вертикальной структуры кислородного поля, которые в обобщенном виде по данным 1985–1986 гг. сведены в табл. 2. Из табл. 2 следует, что поверхностный однородный слой по кислороду составлял, в среднем для всего моря, 15 м при изменении его толщины по акватории в зависимости от времени года и условий ветрового и конвективного перемешивания от 0 (т.е. полного его отсутствия) до 51 м. Однородный слой был повсеместно значительно более развит осенью 1985 г. по сравнению с весенне-летним периодом 1986 г., когда, например, начиная с последней декады мая и по вторую декаду июня однородный слой по кислороду просто не наблюдался. Среднее содержание кислорода в перемешанном слое было относительно более высоким осенью 1985 г., хотя насыщенность поверхностных вод кислородом была примерно одинаковой в эти различные сезоны и составляла в среднем 104%, меняясь по акватории в пределах 101–108%.

Подповерхностный максимум кислорода, связанный с продуцирующей деятельностью фитопланктона, залегал в среднем для глубоководных районов моря на глубинах 15–51 м и был расположен, как правило, непосредственно в слое термоклина (см. рисунок и табл. 1). Вертикальная протяженность слоя подповерхностного максимума кислорода варьировала в достаточно широких пределах от 9 до 53 м, при этом увеличение толщины этого слоя происходило, в основном, в весенне-летний период 1986 г., когда только начинал формироваться верхний однородный слой.

Характерные элементы вертикальной структуры

Район	Период	Номер станции	Однородный слой	
			Пределы, м	$\bar{O}_2, \text{мл} \cdot \text{л}^{-1}$
Северо-восточный склон	Осень, 1985	136	0-6	6,34
		159	0-51	6,39
	Весна-лето, 1986	162	-	-
		187	0-8	5,80
СРЕДНЕЕ				
Восточная халистаза	Осень, 1985	137	0-15	6,11
		158	0-20	6,78
	Весна-лето, 1986	186	0-2	5,85
		СРЕДНЕЕ		
Конвергенция	Осень, 1985	138	0-17	6,02
		182	-	-
	Весна-лето, 1986	СРЕДНЕЕ		
		СРЕДНЕЕ		
Западная халистаза	Осень, 1985	140	0-39	5,89
		157	0-43	6,51
	Весна-лето, 1986	181	-	-
		СРЕДНЕЕ		
Юго-западный склон	Осень, 1985	150	0-40	6,44
		151	0-43	6,24
	Весна-лето, 1986	163	-	-
		184	0-10	5,78
СРЕДНЕЕ				
По всем данным 1985-1986 гг.		<u>Пределы</u> Среднее		

Относительно более тонким (10-35 м) слой подповерхностного максимума кислорода был в центральных халистатических областях, утолщаясь в периферийных районах до 40-50 м. Концентрация растворенного кислорода в ядре подповерхностного слоя соответствовала, в среднем для моря $7,18 \text{ мл} \cdot \text{л}^{-1}$, меняясь от $6,45$ до $7,91 \text{ мл} \cdot \text{л}^{-1}$. При этом несколько более высокое содержание ($7,3-7,5 \text{ мл} \cdot \text{л}^{-1}$) было характерным для центров халистаз по сравнению с периферийными районами и зоной конвергенции, где концентрация кислорода составляла $7,0-7,2 \text{ мл} \cdot \text{л}^{-1}$ (см. табл. 2). Степень насыщения вод кислородом в подповерхностном слое также была наибольшей (110-120%) в восточной и западной халистазах, уменьшаясь в районах склонов и конвергенции до 90-108%.

Непосредственно под слоем подповерхностного максимума происходит быстрое падение содержания кислорода с глубиной в среднем от $6,35$ до

кислородного поля по данным 1985-1986 гг.

Слой подповерхностного максимума					
верхняя граница		нижняя граница		экстремум	
глубина, м	O ₂ , мл л ⁻¹	глубина, м	O ₂ , мл л ⁻¹	глубина, м	O ₂ , мл л ⁻¹
6	6,42	57	6,69	20	7,67
5I	6,39	70	6,39	60	6,82
0	6,53	39	6,55	12	7,07
II	6,42	55	6,5I	25	6,89
I3	6,45	53	6,54	25	7,20
I5	6,28	50	6,56	26	7,9I
20	6,78	40	6,50	30	7,15
3	6,15	39	6,15	25	7,35
I3	6,39	43	6,40	27	7,47
I7	6,06	64	6,25	50	7,09
5	6,50	33	6,50	16	7,17
II	6,28	48	6,38	33	7,13
39	5,80	48	5,78	54	7,4I
-	-	-	-	-	-
9	6,67	38	6,70	24	7,13
I9	6,38	45	6,18	34	7,22
40	6,50	59	6,5I	50	7,25
43	6,00	78	6,00	65	6,47
3	6,75	56	6,75	27	7,35
10	5,85	53	5,85	24	6,73
22	6,32	6I	6,32	42	6,95
<u>0-5I</u>	<u>5,80-6,78</u>	<u>3I-78</u>	<u>5,85-6,87</u>	<u>9-65</u>	<u>6,45-7,9I</u>
I5	6,36	5I	6,44	32	7,18

0,45 мл·л⁻¹ (см. рисунок). Этот слой повышенных градиентов кислорода - оксиклин, залегал по данным 1985-1986 гг. на глубинах 50-93 м и был расположен целиком в пределах пикно-(гало-)клина. Глубина залегания верхней границы оксиклина менялась по акватории моря от 3I до 70 м. Наиболее глубоко она располагалась у склонов шельфа - в среднем 53-6I м, поднимаясь в центрах халистатических областей до 43-45 м. Содержание кислорода на верхней границе оксиклина колебалось от 5,50 до 6,87 мл·л⁻¹, несколько уменьшаясь на акватории в направлении с востока на запад. Отмечалась тенденция незначительного увеличения средней концентрации кислорода на верхней границе оксиклина с осени 1985 г. к весне-лету 1986 г. Среднему положению верхней границы оксиклина по вертикали в толще вод соответствовала изопикна I4,36 усл.

Район	Период	Номер станции	верхняя граница		
			глубина, м	O ₂ , мл·л ⁻¹	σ _t
Северо-восточный склон	Осень, 1985	136	57	6,69	14,47
		159	70	6,39	14,44
	Весна-лето, 1986	162	41	6,50	14,27
		187	57	6,50	14,30
		СРЕДНЕЕ	53	6,54	14,37
Восточная халистаза	Осень, 1985	137	50	6,56	14,47
		158	40	6,50	14,68
	Весна-лето, 1986	186	39	6,15	14,17
		СРЕДНЕЕ	43	6,40	14,44
Конвергенция	Осень, 1985	138	64	6,25	14,51
	Весна-лето, 1986	182	33	6,50	14,35
		СРЕДНЕЕ	48	6,38	14,43
Западная халистаза	Осень, 1985	140	48	5,78	14,33
		157	47	6,25	14,33
	Весна-лето, 1986	181	38	6,70	14,49
		СРЕДНЕЕ	45	6,18	14,38
Юго-западный склон	Осень, 1985	150	59	6,51	14,23
		151	78	6,00	14,63
	Весна-лето, 1986	163	56	6,75	14,03
		184	53	5,85	13,97
СРЕДНЕЕ	61	6,32	14,22		
По всем данным 1985-1986 гг.	<u>Пределы</u>		<u>31-70</u>	<u>5,50-6,87</u>	<u>13,96-14,68</u>
	Среднее		50	6,35	14,36

ед. Изменения плотности на верхней границе по акватории моря лежали в пределах 13,96-14,68 усл. ед. При этом несколько более высокие величины плотности (14,40-14,50 усл. ед.) наблюдались в центральных районах моря по сравнению с его периферийными областями (14,00-14,30 усл. ед.) (см. табл. 2).

Нижняя граница оксиклина располагалась в среднем на 93 м; глубина ее залегания изменялась в зависимости от района моря и сезона от 61 до 140 м. По данным, осредненным за период исследований, наиболее глубоко - 110-130 м - она находилась на периферических районах моря у склонов шельфа, поднимаясь в центрах халистатических областей до 70-80 м. В весенне-летний период 1986 г. по сравнению с осенью 1985 г. наблюдалась тенденция подъема нижней границы оксиклина в центральных районах моря и ее заглубления у склона. Содержание кислорода на ниж-

к		л		и		н	
нижняя граница			тол- щина, м	градиент O_2 , мл л ⁻¹ ·м ⁻¹		слой макс. градиен- та, м	
глубина, м	O_2 , мл·л ⁻¹	σ_t		средний	макси- мальный		
III	0,44	15,54	55	0,12	0,22	86-109	
I23	0,40	15,76	53	0,11	0,31	79-89	
I37	0,51	15,67	97	0,07	0,12	76-123	
I27	0,56	15,50	70	0,08	0,18	70-95	
I24	0,47	15,61	71	0,09	0,20	79-110	
84	0,33	15,57	34	0,18	0,53	70-84	
75	0,37	15,57	35	0,20	0,31	40-70	
70	0,38	15,56	31	0,19	0,52	39-50	
76	0,36	15,57	33	0,19	0,45	50-68	
III	0,49	15,54	47	0,12	0,16	69-105	
62	0,55	15,34	30	0,17	0,22	33-53	
86	0,52	15,44	38	0,15	0,19	51-79	
74	0,51	15,42	26	0,20	0,35	53-70	
70	0,37	15,57	23	0,18	0,40	51-67	
66	0,45	15,45	28	0,22	0,46	38-53	
71	0,45	15,48	26	0,21	0,40	48-64	
I03	0,51	15,70	44	0,15	0,23	80-100	
97	0,50	15,86	19	0,28	0,39	81-97	
I25	0,50	15,73	69	0,08	0,16	74-117	
I20	0,45	15,67	67	0,08	0,13	76-120	
II0	0,49	15,73	49	0,15	0,23	78-107	
<u>6I-I40</u>	<u>0,33-0,59</u>	<u>15,29-15,92</u>	<u>15-102</u>	<u>0,06-0,28</u>	<u>0,12-0,63</u>		
93	0,46	15,57	43	0,16	0,29		

ней границе оксиклина составляло в среднем 0,46 мл·л⁻¹, при диапазоне изменений от 0,33 до 0,59 мл·л⁻¹. Как правило, в периферийных районах концентрации O_2 на этих горизонтах были несколько выше по сравнению с центральными частями моря. В целом наблюдалось относительное повшшение содержания кислорода на нижней границе оксиклина с осени 1985 г. к весне-лету 1986 г. Среднему положению нижней границы оксиклина соответствовала изопикна 15,57 усл. ед., при этом изменения плотности по акватории моря укладывались в диапазон от 15,29 до 15,92 усл. ед. В отличие от верхней границы оксиклина, более высокие величины плотности (15,60-15,80 усл. ед.) на его нижней границе были зафиксированы у склонов шельфа по сравнению с 15,40-15,60 усл. ед. в центрах калитатических областей. С осени 1985 г. к весне-лету 1986 г. отмечалось в среднем весьма незначительное уменьшение плотности на нижней границе оксиклина по всему морю (см. табл. 2).

По данным исследований 1985–1986 гг. толщина оксиклина в среднем для всего моря составляла 43 м, меняясь на разных участках акватории и в зависимости от сезона от 15 до 102 м. В среднем наиболее тонким – 23–25 м – оксиклин был в центральных районах, значительно утолщаясь у склонов шельфа до 50–70 м. Его наибольшая вертикальная протяженность была зафиксирована в весенне–летний сезон 1986 г. у северо–восточного склона и составляла 90–100 м. В отличие от периферийных районов моря, толщина оксиклина в центральных частях акватории, как правило, уменьшалась с осени 1985 г. к весенне–летнему периоду 1986 г. (см. табл. 2).

В период исследований наблюдаемые средние градиенты кислорода в оксиклине варьировали по акватории от 0,06 до 0,28 $\text{мл}\cdot\text{л}^{-1}\cdot\text{м}^{-1}$ при характерном для всего моря уровне в 0,16 $\text{мл}\cdot\text{л}^{-1}\cdot\text{м}^{-1}$. Более высокие средние величины градиентов фиксировались в центральных районах моря, где толщина оксиклина была наименьшей и составляли 0,15–1,20 $\text{мл}\cdot\text{л}^{-1}\cdot\text{м}^{-1}$. В периферийных областях у склонов шельфа при более развитом по вертикали оксиклине средние градиенты кислорода были 0,08–0,12 $\text{мл}\cdot\text{л}^{-1}\cdot\text{м}^{-1}$ при значительном их уменьшении с осени 1985 г. к весне–лету 1986 г., связанном с соответствующим сильным увеличением вертикальной протяженности оксиклина в этих районах (см. табл. 2).

Использование в экспедиционных исследованиях 1985–1986 гг. зондирующего комплекса, оснащенного кассетным пробоотборником, позволило получить достаточно тонкое разрешение по вертикали элементов структуры кислородного поля и выделить внутри оксиклина зону максимальных градиентов кислорода. Как правило, эта зона располагалась в нижней части оксиклина (между изооксигенами 4,0–0,5 $\text{мл}\cdot\text{л}^{-1}$) и была приурочена к нижней же части холодного промежуточного слоя (см. табл. 1). В соответствии с изменениями глубины залегания оксиклина в зависимости от районов моря и сезона наблюдений, положение зоны максимальных градиентов O_2 также варьировало по вертикали в достаточно широких пределах – от 33 до 130 м. В среднем по морю эта высокоградиентная зона была приурочена к слоям 62–86 м. Максимальные вертикальные градиенты кислорода в оксиклине составляли в среднем для глубоководных районов 0,29 $\text{мл}\cdot\text{л}^{-1}\cdot\text{м}^{-1}$ достигая своих наибольших значений 0,53–0,63 $\text{мл}\cdot\text{л}^{-1}\cdot\text{м}^{-1}$ как осенью 1985 г., так и весной–летом 1986 г. в центрах халистатических областей моря при наименьшей толщине оксиклина.

Ниже оксиклина наблюдалось постепенное уменьшение содержания растворенного кислорода с глубиной вплоть до его полного исчезновения на нижней границе слоя сосуществования кислорода и сероводорода (см. рисунок). Однако, уменьшение концентраций кислорода в нижней части аэробной зоны и в слое сосуществования происходило не монотонно – было зафиксировано наличие экстремумов вертикального распределения кислорода, которое более подробно исследуется в нашей последующей работе (Поярков, наст. сб.).

Важным показателем состояния абиотических параметров экосистемы является содержание биогенных элементов в поверхностном продуцирующем слое моря. В исследованный период в поверхностном слое над термоклином содержание минерального фосфора составляло в среднем для открытых районов моря $0,14 \text{ мкг-ат-л}^{-1}$, меняясь по акватории от $0,01$ до $0,30 \text{ мкг-ат-л}^{-1}$. Как правило, минимальное содержание фосфатов ($0,01-0,07 \text{ мкг-ат-л}^{-1}$) наблюдалось в центрах халистатических областей, увеличиваясь в периферийных районах у склонов до $0,15-0,30 \text{ мкг-ат-л}^{-1}$. В сезонном аспекте с осени 1985 г. к весенне-летнему сезону 1986 г. происходило увеличение концентрации фосфатов в центральных частях моря в среднем на $0,12-0,18 \text{ мкг-ат-л}^{-1}$ и ее уменьшение на $0,05-0,10 \text{ мкг-ат-л}^{-1}$ у склонов. В целом величины содержания растворенного минерального фосфора в фотосинтезирующем активном слое были близки к лимитирующим для продукции фитопланктона (Ведерников, наст. сб.).

Характер вертикального распределения фосфатов в поверхностной толще вод Черного моря представлен на рисунке. С позиций экосистемного подхода представляются существенными следующие детали этого распределения. Во-первых, наглядно выражена независимость вертикальной структуры поля минерального фосфора от термической структуры деятельного слоя. Во-вторых, четкая корреляция вертикального профиля фосфатов с вертикальным распределением солености, при этом независимо от глубины залегания галоклина в различных районах моря и в разные сезоны нарастание фосфатов с глубиной четко связано с возрастанием солености в галоклине. Как правило, глубже 50 м структура поля фосфатов в Черном море характеризуется наличием неоднородностей, выраженных на вертикальном профиле в виде экстремумов (Гусарова, 1987). Верхний слой максимума фосфатов залегал в среднем для моря на глубине 85 м, при этом в центральных частях моря он приподнимался и наблюдался в среднем на глубинах 60–70 м, а у склонов шельфа – заглублялся в среднем до 100–120 м. Концентрация фосфатов в ядре этого слоя достигала $1,20-1,40 \text{ мкг-ат-л}^{-1}$. Сравнение положения этого экстремума по вертикали показывает, что он четко был связан с нижней частью холодного промежуточного слоя и, как правило, залегал у нижней границы оксиклина при сопутствующих концентрациях кислорода около $0,5 \text{ мл-л}^{-1}$. Как показали проведенные наблюдения, этот относительный максимум фосфатов совпадал по глубине со скоплениями крупного зоопланктона – калянусов, хетогнат и гребневиков (Флинт с соавт., наст. сб.).

Глубже наблюдались еще два экстремума вертикального распределения фосфатов: минимум, расположенный непосредственно над верхней границей слоя сосуществования кислорода и сероводорода ("С-слой"), и максимум внутри этого слоя. Происхождение этих экстремумов связано с физико-химическими аспектами взаимодействия кислородной и сероводородной зон Черного моря и подробно рассмотрено в нашей работе, специально посвя-

щенной проблеме слоя сосуществования (Поляров, наст. сб.). Здесь отметим только, что глубже максимума, расположенного в слое сосуществования кислорода и сероводорода, где концентрации фосфатов достигали величин $4,9-5,5 \text{ мкг-ат-л}^{-1}$, происходило незначительное уменьшение их содержания к нижней границе "С-слоя", после чего концентрации фосфатов плавно возрастали в сероводородной зоне моря до $6,0-6,5 \text{ мкг-ат л}^{-1}$ на глубине 500 м.

Проведенные исследования показывают, что вертикальная структура гидрохимических полей в нижней части кислородной зоны и в слое сосуществования кислорода и сероводорода имеет весьма сложный характер. С одной стороны, она в значительной степени определяла особенности пространственной неравномерности распределения жизни на этих глубинах и химико-биологическое взаимодействие аэробной и анаэробной зон моря, а с другой – сама частично являлась следствием такого взаимодействия. Характерные детали этой структуры были объектом специальных исследований, результаты которых представлены в работах настоящего сборника (Поляров, наст. сб.; Флинт с соавт., наст. сб.).

Л и т е р а т у р а

- В и н о г р а д о в М.Е., Ш у ш к и н а Э.А. Особенности вертикального распределения черноморского мезопланктона//Экосистемы пелагиали Черного моря. М.: Наука, 1980. С. 179-191.
- В и н о г р а д о в М.Е., Ф л и н т М.В., Ш у ш к и н а Э.А. Исследование вертикального распределения мезопланктона с использованием подводного обитаемого аппарата "Аргус"//Современное состояние экосистемы Черного моря. М.: Наука, 1987. С. 172-185.
- Г у с а р о в а А.Н. Слои экстремальных концентраций фосфатов в Черном море//Современное состояние экосистемы Черного моря. М.: Наука, 1987. С. 44-54.
- Л у р ь е Ю.Ю., Р ы б н и к о в а А.И. Химический анализ производственных сточных вод. М.: Химия, 1974. С. 86-91.
- Методы гидрохимических исследований океана. М.: Наука, 1978. С. 133-150.
- Н а з а р е т с к и й Л.Н., П о л я р о в С.Г. Гидрологические условия и особенности стратификации вод фотического слоя Черного моря//Экосистемы пелагиали Черного моря. М.: Наука, 1980. С. 7-20.
- Океанографическая энциклопедия. Гидрометеиздат. 1974. С. 583-588.
- Р о ж д е с т в е н с к и й А.В. Гидрохимия болгарского сектора Черного моря. София. Изд. БАН. 1986. 189 с.
- С к о п и н ц е в Б.А. Формирование современного химического состава вод Черного моря. Л.: Гидрометеиздат. 1973. 336 с.
- С о р о к и н Ю.И. Черное море. Природа, ресурсы. М.: Наука, 1982. 216 с.

Ц и р г о ф ф е р А. Атлантический океан и его моря. Гидрометеиздат. М., 1975. С. 103-108.

Ч е р н я к о в а А.М. и др. О сопоставлении определений растворенного в воде кислорода по методу Зинклера (результаты советско-американского эксперимента 1981 г.)//Океанология. 1983. Т. 23, вып. 4. С. 681-687.

Unesco technical papers in marine science. 36. Unesco. 1981. P. 13-21.

УДК 551.464.6(262.5)

ИЗУЧЕНИЕ ЗОНЫ СОСУЩЕСТВОВАНИЯ КИСЛОРОДА И СЕРОВОДОРОДА: ГИДРОХИМИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ

С.Г. Поярков

С момента установления в 20-30-х годах нашего столетия факта взаимного присутствия кислорода и сероводорода на глубинах свыше 100 м в зоне контакта аэробной и анаэробной зон в Черном море, этот природный феномен постоянно обращает на себя внимание исследователей. К настоящему времени уже сформировались общие представления о топографии верхней границы сероводородной зоны по акватории моря. Общепринято, что наиболее высоко она располагается в глубоководной части моря в центрах восточного и западного круговоротов циркуляции, существенно заглубляясь на периферии циркуляционной системы - в прибрежных районах, в зоне действия основного Черноморского течения. Исследования последних лет отмечают тенденцию подъема верхней границы зоны сероводородного заражения. Данные по толщине слоя сосуществования кислорода и сероводорода и ее зависимости от районов моря и времени года варьируют в достаточно широких пределах и продолжают обсуждаться в литературе (Скопинцев, 1975; Рождественский, 1979, 1986а, б; Лукашев и Стоянов, 1986).

Экспедиционные исследования, проведенные в рамках изучения структуры и закономерностей функционирования экосистемы Черного моря осенью 1985 г. и весной-летом 1986 г. (7-8-й рейсы нис "Рифт"), позволили детально проанализировать особенности структуры слоя сосуществования кислорода и сероводорода, а также выявить некоторые важные аспекты взаимодействия аэробной и анаэробной зон моря.

Специально спланированная программа работ по слою сосуществования предусматривала использование гидрофизического комплекса "Зонд-батометр" с борта судна, позволяющего в режиме зондирования в интересую-

шем слое иметь разрешение по глубине в 1 м, а в режиме отбора проб учащать его до 5–2 м по вертикали. Пробы воды на гидрохимические анализы отбирались с помощью батометрической секции комплекса, оснащенной батометрами БМ–48, внутренние полости которых были покрыты инертным к морской воде нетоксичным лаком ЭДН–1м. Гидрохимические анализы выполнялись сразу после завершения отбора проб на борту судна. Растворенный кислород определялся по стандартной методике ("Методы...", 1978) с учетом рекомендаций для его малых концентраций (Чернякова и др., 1983), при этом влияние сероводорода устранялось добавлением в пробу 1 мл насыщенного раствора хлорида ртути (сулемы). Сероводород определялся модифицированным диметил–парафенилендиаминовым методом Квентина–Пахмайера с колориметрическим окончанием (Дурье, Рыбникова, 1974).

В каждом из обследуемых районов, выбор которых определялся прежде всего глубиной залегания верхней границы сероводородной зоны, на 2–х суточных станциях–полигонах ежедневно проводились, как правило, одно–два зондирования деятельного слоя (в среднем до 200 м), а также отбор проб воды на анализы. В соответствии с критерием выбора районов работ были обследованы центры восточного и западного циклонических круговоротов; конвергентная зона между ними в центральной части моря мористее Крыма, а также области континентального склона на северо–востоке и юго–западе акватории [см. рис. 1, 2 (в Виноградов, Флинт, наст. сб.)].

Обобщение полученных данных по слою сосуществования кислорода и сероводорода в Черном море в 1985–1986 гг. представлено в табл. 1. За верхнюю границу слоя сосуществования ("С–слой") принималась глубина аналитически достоверного появления в воде сероводорода; нижняя его граница отождествлялась с глубиной, на которой содержание растворенного кислорода падало до аналитического нуля.

Верхняя граница слоя сосуществования располагалась, в среднем, на 127 м, меняясь по глубине на акватории моря от 90 до 165 м. Наиболее высокое положение она занимала в центрах восточной и западной халистатических областей и залегала на 104–106 м. При этом, если в восточном круговороте была отмечена тенденция уменьшения глубины залегания верхней границы "С–слоя" с осени 1985 г. к лету 1986 г. на 10–20 м, то для западной халистазы верхняя граница практически не претерпела изменений, находясь и осенью 1985 г. и летом 1986 г. на глубине чуть более 100 м. Наиболее глубокое свое положение верхняя граница занимала у материкового склона на северо–востоке и юго–западе акватории, причем у северо–восточного склона она, в среднем, залегала глубже на 15–17 м, нежели у юго–западного склона.

Обращает на себя внимание факт значительно более высокого положения верхней границы "С–слоя" у юго–западного склона моря осенью 1985 г. в отличие от весенне–летнего сезона 1986 г. Превышение в этом районе достигало 35–40 м. Для северо–восточного склона в сезон–

Т а б л и ц а I

Характеристики слоя сосуществования кислорода и сероводорода в различных районах
Черного моря

Район	Период	Номер стан- ции	С л о й с о с у щ е с т в о в а н и я						
			Верхняя граница		($H_2S=0,005 \text{ мл.л}^{-1}$)	Нижняя граница		($O_2 = 0 \text{ мл.л}^{-1}$)	Толщи- на, м
			Н, м	ϕ_t	$O_2, \text{мл.л}^{-1}$	Н, м	ϕ_t	$H_2S, \text{мл.л}^{-1}$	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Северо-вос- точный склон	Осень 1985	136	156	16,18	0,29	205	16,56	0,47	49
		159	152	16,14	0,26	202	16,53	0,40	50
	Весна-лето 1986	162	160	16,05	0,31	217	16,51	0,39	57
		187	164	16,08	0,26	220	16,54	0,40	56
		СРЕДНЕЕ	158	16,11	0,28	211	16,54	0,42	53
Восточная халистаза	Осень 1985	137	115	16,09	0,24	172	16,56	0,49	57
		158	107	16,12	0,18	164	16,54	0,49	57
	Весна-лето 1986	186	96	16,03	0,21	146	16,49	0,48	50
		СРЕДНЕЕ	104	16,08	0,21	157	16,53	0,49	54
Конверген- ция	Осень 1985	138	155	16,26	0,26	225	16,56	0,55	70
		182	108	16,17	0,28	155	16,51	0,41	47
	СРЕДНЕЕ	132	16,22	0,27	190	16,54	0,48	59	
Западная халистаза	Осень 1985	140	109	16,16	0,28	180	16,55	0,56	70
		157	102	16,14	0,22	172	16,60	0,60	70
	Весна-лето 1986	181	105	16,09	0,29	170	16,53	0,74	65
		СРЕДНЕЕ	106	16,13	0,26	174	16,56	0,63	68
Юго-запад- ный склон	Осень 1985	150	128	16,16	0,23	186	16,61	0,60	59
		151	124	16,32	0,20	190	16,70	0,58	66
	Весна-лето 1986	163	165	16,18	0,25	210	16,52	0,78	45

Окончание табл. I

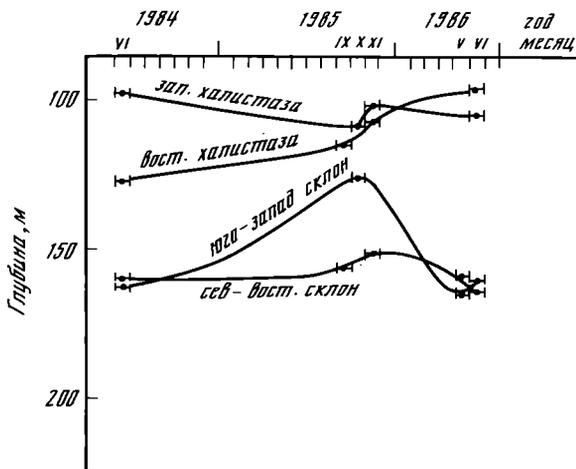
I	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Юго-запад- ный склон	Весна-лето 1986	184	160	16,12	0,27	215	16,55	0,80	55
СРЕДНЕЕ			141	16,20	0,24	197	16,60	0,69	57
По всем данным 1985-1986 гг.	Пределы		90-165	16,03-16,32	0,18-0,35	142-225	16,49-16,70	0,39-0,80	45-70
	Среднее		127	16,14	0,26	187	16,55	0,55	57

ном аспекте наблюдалась такая же картина, выраженная, однако, в меньшей степени - разница в глубинах залегания составляла около 10 м. Подобное обстоятельство, вероятно, может являться иллюстрацией наблюдаемых годовых колебаний верхней границы слоя сосуществования в связи с чередованием мягких и суровых зим Черноморского климата (Рождественский, 1979, 1986а)^I.

Существенное изменение глубины залегания верхней границы слоя сосуществования с осени 1985 г. к лету 1986 г. в районе конвергентной зоны центральной части моря между западным и восточным круговоротами связано, вероятно, с межгодовой изменчивостью циркуляции Черного моря и соответствующим смещением основных циркуляционных систем в пространстве. Так, если осенью 1985 г. ситуация в целом являлась характерной для конвергентной зоны, то летом 1986 г. она скорее отражала условия в центральной халистатической области моря (см. табл. I).

Сравнение с данными для весенне-летнего сезона 1984 г., полученными в 6-м рейсе нис "Витязь" (Лукашев, Стоянов, 1986), показывает, что тенденция подъема верхней границы слоя сосуществования отмечается лишь для центральной части восточной халистазы, где с тех пор граница приподнялась примерно на 30 м. В противоположность этому в западной халистазе все это время происходило заглубление верхней границы, выраженное, однако, в меньшей степени - до 10 м. На перифериях халистатических областей в зонах свала шельфа у северо-восточного и юго-западного склонов изменение положения верхней границы "С-слоя" во времени не носит столь направленного характера и, в среднем, глубина ее залегания практически остается постоянной. Ярко выраженный "всплеск" верхней границы, наблюдаемый во всех обследованных районах осенью 1985 г., является, по-видимому, отражением влияния суровых зимних условий 1984-1985 гг. на гидрофизическую структуру вод моря (см. рис. I).

^I Следует отметить, что зимний сезон 1984-1985 гг. являлся, по общему мнению болгарских исследователей, аномально холодным для всего западного побережья моря.



Р и с. 1. Изменение глубины залегания верхней границы "С-слоя" во времени в различных районах моря

В 1985–1986 гг. верхней границе "С-слоя" в среднем для всего моря соответствовала изопикна 16,14 усл. ед. Значения условной плотности воды на верхней границе слоя сосуществования менялись по акватории от 16,03 до 16,32 усл. ед. Полученные величины косвенно подтверждают правильность фиксации положения верхней границы "С-слоя", так как хорошо согласуются с данными более чем 50-летней давности (Никитин, 1930) о нижней границе проникновения жизни в Черном море в пределах изопикн 16,0–16,4 усл. ед.

Значительно позднее американские исследователи (Spenser, Brewer, 1971) отмечали, что на границе между кислородной и сероводородной зонами на всей изученной ими акватории моря значения гидрофизических характеристик воды (температуры, солености, плотности) были практически одинаковыми. В 1985–1986 гг. величины плотности воды на верхней границе слоя сосуществования были несколько ниже относительно средней для всего моря в районах восточной и западной халистаз и у северо-восточного склона. У юго-западного склона и в зоне конвергенции в центре моря плотность воды на верхней границе незначительно превышала свое среднее значение. Как правило, осенью 1985 г. величины плотности повсеместно были примерно на 0,1 усл. ед. больше, чем весной–летом 1986 г., что, вероятно, связано с последствиями суровой зимы 1984–1985 гг.

Концентрация растворенного кислорода, при которой в воде появлялся сероводород для разных районов колебалась в 1985–1986 гг. от 0,18 до 0,35 мл·л⁻¹, составляя в среднем для всего моря 0,26 мл·л⁻¹ или 3,5% насыщения (см. табл. 1). Эти величины несколько отличаются от резуль-

татов исследований, выполненных в 1980, 1981 и 1984 гг., которые показывают, что при появлении в воде сероводорода наиболее вероятные значения растворенного кислорода лежали в пределах 0,25–0,50 мл·л⁻¹ при средней – 0,30 мл·л⁻¹ (Лукашев, Стоянов, 1986). Казалось бы, различие средних величин на несколько сотых долей не носит принципиального значения, тем более, что диапазоны изменений концентраций в этом случае практически перекрываются. Однако, в условиях жесткого кислородного дефицита в нижних слоях аэробной зоны Черного моря при абсолютных концентрациях растворенного кислорода 0,2–0,3 мл·л⁻¹ подобное отклонение может приобретать решающее значение для проникновения планктонных организмов в эти слои (Флинт, наст. сб.). Для нижней границы распределения планктона ("границы жизни") в Черном море в работе (Никитин, 1930) приводятся следующие характеристики: температура воды 8,6–8,7°C, соленость 20,80–21,10⁰/оо, плотность 16,0–16,4 усл. ед., содержание кислорода – около 3%. Данным условиям соответствует абсолютная концентрация растворенного кислорода 0,20–0,22 мл·л⁻¹. Важной подробностью являлось упоминание о наличии следов сульфидов на нижней границе распределения планктона. Таким образом в этой статье "граница жизни" практически отождествлялась с верхней границей слоя сосуществования кислорода и сероводорода. Детальное изучение особенностей распределения различных форм планктона в нижних слоях кислородной зоны, проведенное в 1985–1986 гг. со всей очевидностью показало, что "граница жизни" повсеместно располагалась над верхней границей "С-слоя" (в среднем на 20–30 м выше) и четко соответствовала "пороговым" значениям растворенного кислорода 0,22–0,25 мл·л⁻¹ (Флинт, наст. сб.). То обстоятельство, что на верхней границе слоя сосуществования (при появлении в воде сероводорода) концентрация кислорода превышает таковую на нижней границе распределения планктона (хотя последняя и залегает в вышележащих слоях при отсутствии каких-либо следов сероводорода), определяется особенностями тонкой структуры распределения кислорода в нижних слоях аэробной зоны и будет подробно обсуждаться ниже.

Нижняя граница слоя сосуществования в 1985–1986 гг. менялась по глубине на акватории моря от 142 до 225 м, располагаясь в среднем на 187 м (см. табл. I). Особенности изменения ее положения в зависимости от районов и времени года практически те же, что и для верхней границы. Среднее значение плотности воды на нижней границе "С-слоя" составляло 16,55 усл. ед. при диапазоне колебаний от 16,49 до 16,70 усл. ед. Американские исследователи в свое время оценили условную плотность на границе, где кислород отсутствует, величиной 16,41 усл. ед. (Spenser, Brewer, 1971). Содержание сероводорода на нижней границе слоя сосуществования изменялось по акватории моря от 0,39 до 0,80 мл·л⁻¹, в среднем составляя 0,55 мл·л⁻¹. У северо-восточного склона, в восточной халистазе и в зоне конвергенции в центре моря количество сероводорода на нижней границе было меньше среднего

значения примерно на $0,1 \text{ мл} \cdot \text{л}^{-1}$, а в западной халистазе и у юго-западного склона настолько же превышало его.

В сезонном аспекте (с осени 1985 г. к весне-лету 1986 г.) происходило уменьшение содержания сероводорода на нижней границе в первых трех из названных выше районах моря при одновременном его увеличении в западной халистазе и у юго-западного склона. На акватории моря наблюдалась четко выраженная тенденция возрастания содержания сероводорода на нижней границе "С-слоя" в направлении с востока на запад.

Приведенные выше количественные оценки содержания сероводорода на нижней границе слоя сосуществования противоречат высказанному в (Лукашев, Стоянов, 1986) утверждению, что "полное исчезновение кислорода наблюдается при концентрациях сероводорода $1,2-1,5 \text{ мл} \cdot \text{л}^{-1}$ ". Так как после появления в воде сероводорода нарастание его концентрации в пределах "С-слоя" происходит значительно быстрее по сравнению с плавным уменьшением кислорода, подобные различия могут быть связаны даже с относительно небольшими погрешностями выбора глубины залегания нижней границы. Подтверждением правильности фиксации нижней границы слоя сосуществования по материалам исследований 1985-1986 гг. может служить сопоставление ее с глубиной залегания изосульфиды $0,5 \text{ мл} \cdot \text{л}^{-1}$. Еще работами В.Н. Никитина 20-30-х годов было показано, что "граница жизни" в Черном море расположена несколько выше изосульфиды $0,5 \text{ мл} \cdot \text{л}^{-1}$, немного ниже которой, в свою очередь, расположена изопикна 16,5 усл. ед. Данные для сравнения сведены в табл. 2. Прежде всего обращает внимание, что глубина залегания изосульфиды $0,5 \text{ мл} \cdot \text{л}^{-1}$ в среднем для всего моря сохраняется неизменной при практически одинаковых диапазонах ее изменения по акватории. В то же время в районах северо-восточного и юго-западного склонов и в западной халистазе изосульфида приподнялась в 1985-1986 гг. в среднем на 10-20 м относительно положения, занимаемого ею около 60 лет назад, а в восточной халистазе и зоне конвергенции - соответственно заглубилась. Закономерности изменения глубины залегания изосульфиды по акватории моря полностью идентичны поведению нижней границы слоя сосуществования. Сопоставление табл. 1 и 2 показывает, что изосульфида $0,5 \text{ мл} \cdot \text{л}^{-1}$ действительно находится в пределах слоя сосуществования в непосредственной близости от его нижней границы, являясь, таким образом, наглядным маркером для ее экспрессной фиксации.

Толщина слоя сосуществования в 1985-1986 гг. в среднем для всего моря составляла 57 м при диапазоне ее изменений по акватории от 45 до 70 м (см. табл. 1). В сезонном аспекте (с осени 1985 г. к весне-лету 1986 г.) отмечалось уменьшение толщины слоя сосуществования на всех обследованных участках акватории, кроме северо-восточного склона, где он утолщился на 6-8 м. Наиболее сильно за этот период сократилась вертикальная протяженность слоя в конвергентной области центральной части моря, что связано, вероятно, с отмеченной выше межгодовой изменчивостью этой зоны в пространстве.

Сравнение глубины залегания изосульфиды $0,5 \text{ мл} \cdot \text{л}^{-1}$ в различных районах Черного моря

Район	Период	Номер станции	Глубина			
			по данным 1985 - 1986 гг.	Зенкевич, 1963 (по данным Никитина, 1929)		
Северо-восточный склон	Осень 1985	136	212	230		
		159				
	Весна-лето 1986	162	221			
		187				
СРЕДНЕЕ			217			
Восточная халистаза	Осень 1985	137	165	150-160		
		158				
	Весна-лето 1986	186	150			
		СРЕДНЕЕ			158	
Конвергенция	Осень 1985	138	215	170		
		182	165			
	СРЕДНЕЕ			190		
	Западная халистаза	Осень 1985	140	165	165-180	
157						
Весна-лето 1986		181	162			
		СРЕДНЕЕ			164	
Юго-западный склон	Осень 1985	150	183	205		
		151	184			
		163	187			
	Весна-лето 1986	184	189			
		<u>Пределы</u>			<u>150-221</u>	<u>150-230</u>
		Среднее			183	180

В целом по акватории относительно тоньше "С-слой" был в исследованных районах восточной половины моря. Наибольшей толщины он достигал в западной халистатической области, составляя в среднем 68 м.

Таким образом, не подтверждается существующее мнение о том, что в центрах халистатических областей моря в зонах подъема границ слоя существования толщина его наименьшая. Похоже, что вслед (за Лукашевым Стояновым (1986) следует признать, что все обстоит как раз наоборот: в халистазах "С-слой" имеет наибольшую толщину, тогда как на их перифериях у побережья он утоньшается. Обзор литературных данных по этому вопросу подкрепляет сделанный вывод (табл. 3). Кроме того, несмотря на различия применяемых приборов и методик отбора проб, а также аналитических методов гидрохимических определений за все эти годы, данные табл. 3 позволяют получить оценку возможных пределов изменения толщины слоя существования в Черном море.

Вертикальная протяженность слоя сосуществования
кислорода и сероводорода в Черном море по данным различных
исследований

Период	Район	Толщина "С-слоя", м		Источник
		среднее	пределы	
1924-1933 гг.	Вся акватория	40	30-50	Скопинцев, 1975
1951-1952 гг.	Юго-восточная часть	28	7-35	То же
1963-1965 гг.	Вся акватория	40	10-60	"
1967 г.	У Крыма и Керченского пролива	35	20-45	Сорокин, 1982
1970-1971 гг.	Центры халистаз	60	50-70	То же
1984 г.	Вся акватория	58	35-80	Лукашев, Сто- янов, 1986
1985-1986 гг.	Вся акватория, кроме юго-восточной части	57	45-70	нис "Рифт"

Переходя к рассмотрению тонкой структуры распределения кислорода в нижних слоях аэробной зоны и слое сосуществования следует еще раз подчеркнуть, что получение подобного рода информации оказалось возможным лишь в недавнее время в связи с внедрением в практику морских исследований зондирующих комплексов, оснащенных кассетами пробоотборников, которые позволяют сочетать подробное зондирование толщи с прицельным отбором проб воды на учащенных горизонтах в интересующем слое. Именно гидрологический комплекс "зонд-батометр" открыл в 1978 г. при непосредственном участии автора новый подход к изучению тонкой структуры гидрофизических и гидрохимических полей Черного моря в широко поставленных и продолжавшихся до сего времени экосистемных исследованиях, проводимых Институтом океанологии им. П.П. Ширшова.

В период работ 1985-1986 гг. вертикальное распределение кислорода глубже слоя его градиентов носило немонотонный характер. На фоне общего падения содержания кислорода в нижних слоях аэробной зоны наблюдались относительные максимумы концентрации, превышающие фоновые значения на $0,03-0,22 \text{ мл} \cdot \text{л}^{-1}$. Таким образом, были отмечены локальные экстремумы вертикального распределения кислорода как в самом слое сосуществования, так и непосредственно над ним, где практически при столь же малых как в "С-слое" концентрациях кислорода в воде еще не присутствует сероводород. Наиболее важным оказалось то, что именно в этих, по сути, субанаэробных условиях, подобный профиль кислородного распределения оказывал существенное влияние на формирование деталей вертикальной структуры различных форм планктона (Флинт, наст. сб.).

Обобщенные по данным исследования 1985-1986 гг. параметры такого субанаэробного слоя, расположенного между зоной больших вертикальных градиентов кислорода и слоем сосуществования кислорода и сероводорода, представлены в табл. 4. Верхняя его граница, в среднем для моря,

Т а б л и ц а 4

Характеристики субанаэробного слоя в различных районах Черного моря

Район	Период	Номер станции	Субанаэробный слой			
			Н, м	O ₂ , мл·л ⁻¹	σ _t	Толщина, м
Северо-восточный склон	Осень 1985	136	111	0,44	15,60	45
		159	123	0,40	15,80	30
	Весна-лето 1986	162	137	0,51	15,67	23
СРЕДНЕЕ			124	0,46	15,67	33
Восточная халистаза	Осень 1985	137	82	0,33	15,53	33
		158	75	0,37	15,57	32
	Весна-лето 1986	186	70	0,38	15,55	27
СРЕДНЕЕ			76	0,36	15,55	31
Конвергенция	Осень 1985	138	111	0,49	15,53	45
		182	62	0,55	15,34	46
	Весна-лето 1986		86	0,52	15,44	46
СРЕДНЕЕ	Осень 1985	140	74	0,51	15,47	35
		157	70	0,37	15,49	32
	Весна-лето 1986	181	66	0,45	15,45	39
СРЕДНЕЕ			71	0,45	15,47	35
Юго-западный склон	Осень 1985	150	103	0,51	15,60	25
		151	97	0,50	15,85	27
	Весна-лето 1986	163	125	0,50	15,63	40
		184	120	0,45	15,71	40
СРЕДНЕЕ			110	0,49	15,70	31
По всем данным 1985-1986 гг.	Пределы		61-140	0,33-0,59	15,33-15,85	20-48
	Среднее		93	0,46	15,57	35

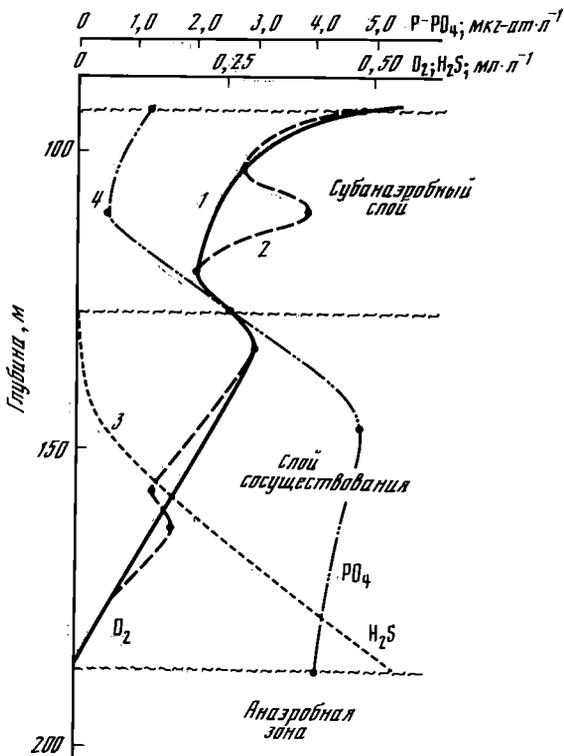
располагалась на 93 м при диапазоне колебаний от 61 до 140 м. Наблюдаемые изменения глубины залегания верхней границы субанаэробного слоя по акватории аналогичны поведению границ слоя сосуществования: наиболее высоко она приподнимается в халистатических зонах и максимально заглубляется - у побережья. В соответствии с этим верхняя граница в исследованных районах оказывалась в слоях воды различной плот-

ности: меньшей при подъеме границы и большей – при ее опускании. В среднем для всей акватории плотность воды на верхней границе составляла 15,57 усл. ед. при ее изменениях от 15,33 до 15,85 усл. ед. Содержание растворенного кислорода на верхней границе субанаэробного слоя, меняясь по акватории от 0,33 до 0,59 мл·л⁻¹, характеризовалось средней величиной 0,46 мл·л⁻¹. В районах заглужения верхней границы – у северо-восточного и юго-западного склонов и в зоне конвергенции – концентрации кислорода оказывалась повышенной, а при подъеме границы – в восточной и западной халистатических областях – ниже своего среднего значения. Средняя толщина субанаэробного слоя в Черном море составляла 35 м при изменениях по акватории от 20 до 48 м. Наибольшая вертикальная протяженность этого слоя была зафиксирована в конвергентной зоне центральной части моря и составляла в среднем за период исследований 46 м.

От осеннего сезона 1985 г. к весенне-летнему 1986 г. верхняя граница приподнималась в глубоководных районах открытого моря и заглужалась по периферии акватории, у склонов. Содержание растворенного кислорода на ней за этот период относительно возросло в обследованной части восточной половины моря и уменьшилось – в западных районах. Толщина субанаэробного слоя с осени 1985 г. к весне-лету 1986 г. уменьшалась в восточных районах и увеличивалась – в западных. На конвергенции в центре моря его вертикальная протяженность не изменялась во времени (см. табл. 4).

Проведенное структурирование толщи вод нижней части аэробной зоны помогает понять специфические особенности вертикального распределения кислорода на этих глубинах в Черном море. С этой целью на рис. 2 на фоне обобщенных элементов вертикальной структуры вод представлены осредненные профили распределения кислорода и сероводорода. Наглядно видно, что локальные неоднородности поля кислорода расположены в пределах обоих выделенных слоев, а размах колебаний их абсолютных значений угасает с глубиной. Всего в нижней части аэробной зоны было выявлено шесть экстремумов вертикального распределения кислорода (табл. 5). Наиболее важен из них минимум кислорода, расположенный непосредственно над верхней границей слоя сосуществования, в среднем на 7 м выше нее. В зависимости от районов моря его превышение над верхней границей менялось от 1 до 18 м. Среднее содержание кислорода в экстремуме составляло 0,20 мл·л⁻¹, диапазон изменений от 0,14 до 0,25 мл·л⁻¹. Именно этот минимум являлся своеобразным "индикатором границы" для зоопланктонных организмов, которые "настраивали" по нему предельно допустимую глубину погружения (гарантировано от присутствия следов сероводорода), исходя из "пороговых" для своего существования концентраций кислорода 0,22–0,25 мл·л⁻¹ (Флинт, наст. сб.).

Другим, не менее интересным элементом вертикальной структуры кислорода, является максимум концентраций, лежащий сразу под верхней гра-



Р и с. 2. Обобщенные профили вертикального распределения растворенного кислорода, сероводорода и фосфатов в нижних слоях аэробной зоны и слое сосуществования в Черном море

I - распределение кислорода, постоянно существующее для всех районов моря; 2 - распределение кислорода, проявляющееся в ряде районов в различные сезоны; 3 - распределение сероводорода; 4 - распределение фосфатов

Т а б л и ц а 5

Элементы вертикальной структуры кислорода в нижних слоях аэробной зоны Черного моря

М и н и м у м				М а к с и м у м			
Расстояние от верхней границы "С-слоя", м		Концентрация O ₂ мл.л ⁻¹		Расстояние от верхней границы "С-слоя", м		Концентрация O ₂ мл.л ⁻¹	
среднее значение	пределы	среднее значение	пределы	среднее значение	пределы	среднее значение	пределы
24	13-35	0,28	0,17-0,49	17	9-25	0,39	0,20-0,61
7	1-18	0,20	0,14-0,25				

Выше верхней границы "С-слоя"							

Ниже верхней границы "С-слоя"							
30	18-47	0,13	0,10-0,18	6	1-17	0,30	0,22-0,41
				36	23-51	0,16	0,14-0,18

нией "С-слоя" (см. рис. 2). Он был расположен, в среднем, на 6 м глубже верхней границы, хотя в зависимости от района моря это расстояние менялось от I до I7 м. Подобное относительное повышение содержания кислорода, наблюдаемое под верхней границей появления сероводорода при концентрациях последнего, как правило, 0,02-0,05 мл.л⁻¹, составляло величину порядка 0,05-0,08 мл.л⁻¹, достигая в отдельных случаях 0,18-0,22 мл.л⁻¹. Впервые на существование данной неоднородности вертикального распределения кислорода было обращено внимание при проведении исследований на нис "Витязь" в 1984 г. (Лукашев, Стоянов, 1986).

По данным 1985-1986 гг. оба экстремума, наблюдаемые в окрестностях верхней границы слоя сосуществования, присутствовали на этих глубинах во всех изученных районах в течение всего периода работ. Другими словами, вертикальное распределение кислорода, подобное представленному на рис. 2 сплошной линией, является выражением объективно существующей вертикальной структуры поля кислорода в нижних слоях аэробной зоны и в слое сосуществования в Черном море.

Два других элемента тонкой структуры распределения кислорода - экстремумы в пределах слоя сосуществования на глубинах I57 и I63 м - были зафиксированы в 16-21% наблюдений. Они встречались только в глубоководных районах открытой части моря (в восточной и западной халистатазах и в конвергентной зоне) и наблюдались лишь в осенний период 1985 г.

В пределах субанаэробного слоя, в среднем на глубинах I03 и I10 м, также выделялись два экстремума вертикального распределения кислорода, которые отмечались в 53-56% наблюдений. В западной халистатазе и в зоне конвергенции обе эти неоднородности фиксировались во все сезоны. У юго-западного склона они обнаруживались только осенью 1985 г. В восточной халистатической области из двух экстремумов присутствовал один лишь максимум концентрации, который также наблюдался только в осенний период. Профиль вертикального распределения кислорода, отражающий все перечисленные выше подробности его тонкой структуры, приходящие либо отдельным районам моря, либо определенному времени года, представлен на рис. 2 пунктирной линией. Следует отметить, что размеры выявленных неоднородностей поля кислорода по вертикали не превышали 5-10 м и поэтому вряд ли могли быть обнаружены в рамках общепринятой методики проведения серийных наблюдений на стандартных горизонтах.

И, наконец, изучая зону сосуществования кислорода и сероводорода в Черном море нельзя не остановиться на специфической особенности вертикального распределения фосфатного фосфора в этих слоях (см. рис. 2). Наблюдения показывают, что происходящее в верхней части кислородной зоны моря увеличение с глубиной содержания фосфатов сменяется в ее нижних слоях уменьшением концентраций и достигает минимума в пределах субанаэробного слоя непосредственно над верхней границей

"С-слоя". По данным 1985-1986 гг. этот минимум фосфатов располагался в среднем на 16 м выше верхней границы "С-слоя", причем по акватории это превышение менялось от 6 до 24 м. Концентрация фосфатов в минимуме составляла в среднем $0,51 \text{ мкг-ат.л}^{-1}$ при диапазоне изменений от $0,13$ до $0,87 \text{ мкг-ат.л}^{-1}$.

В соответствии с общей тенденцией распределения характеристик в Черном море наблюдаемый минимум занимал наиболее высокое положение в халистатических областях (80-90 м) и заглублялся в периферийных районах у склонов (120-150 м), залегая в среднем на 110 м. Абсолютные величины содержания фосфатов в минимуме составляли в среднем $0,20-0,30 \text{ мкг-ат.л}^{-1}$ в халистазах и $0,60-0,70 \text{ мкг-ат.л}^{-1}$ в районах склонов. Следует отметить, что минимум содержания фосфатов в нижних слоях аэробной зоны соответствовал максимуму вертикального распределения кислорода на этих глубинах (см. рис. 2). Глубже происходило резкое нарастание концентрации фосфатов и в пределах слоя сосуществования кислорода и сероводорода, теперь уже под его верхней границей, был зафиксирован максимум содержания фосфатов. Этот максимум располагался в среднем для всего моря на 145 м, меняясь по глубине на акватории от 120 до 180 м; его заглубление относительно границы "С-слоя" составляло в среднем 19 м. Абсолютные значения концентрации фосфатов в максимуме менялись по акватории моря в пределах от $3,70$ до $6,08 \text{ мкг-ат.л}^{-1}$ при средней величине $4,86 \text{ мкг-ат.л}^{-1}$. Сопутствующие концентрации кислорода и сероводорода на этих глубинах составляли около $0,20 \text{ мл.л}^{-1}$ и $0,05 \text{ мл.л}^{-1}$ соответственно. Ниже наблюдаемого максимума содержание фосфатов плавно уменьшалось с глубиной, достигая на нижней границе слоя сосуществования в среднем для всего моря значений $4,09 \text{ мкг-ат.л}^{-1}$ (см. рис. 2).

В анаэробной зоне Черного моря происходило постепенное нарастание концентрации фосфатов до $7,70-8,50 \text{ мкг-ат.л}^{-1}$ на глубинах 1500-2000 м (Скопинцев, 1975).

Происхождение экстремумов вертикального распределения фосфатов в окрестностях верхней границы слоя сосуществования кислорода и сероводорода получает свое исчерпывающее объяснение на физико-химическом уровне в рамках "насосно-челночной" (Pump-Shuttle) модели Шаффера (Shaffer, 1986).

Вкратце суть предложенного в модели объяснения заключается в следующем. Из наблюдений известно, что содержание катионов тяжелых металлов железа (Fe) и марганца (Mn) в воде Черного моря минимально над верхней границей анаэробной зоны, что обусловлено образованием труднорастворимых гидроокисей, и существенно увеличивается в верхней части сероводородной зоны вследствие образования более растворимых закисных форм. При этом в нижних слоях кислородной зоны до границы сероводорода эти металлы находятся, главным образом, во взвешенном виде, а глубже, при наличии сероводорода, - в растворенном (Скопинцев, 1975). В результате процессов вертикального переноса и турбу-

лентного обмена восстановленные 2-х валентные формы этих металлов "забрасываются" из сероводородной зоны в нижние слои кислородной зоны. Здесь происходит окисление этих форм с образованием малорастворимых гидроокислов и переходом их во взвешенное состояние. Растворенные фосфаты переходят во взвесь за счет адсорбции на гидроокислах железа и марганца. Оседая вниз и пересекая границу слоя сосуществования эта взвесь попадает в восстановительные условия анаэробной зоны, где фосфаты высвобождаются за счет сорбции и замещения сульфид-ионами с образованием сульфида железа, который продолжает опускаться вниз, накапливаясь в нижних слоях сероводородной зоны. Избыточные количества железа и марганца, перенесенные со взвесью в анаэробные условия, опять восстанавливаются здесь до своих 2-х валентных исходных форм, а при спорадически существующих адвективных и турбулентных возмущениях среды вновь могут быть "заброшены" в нижние слои кислородной зоны. Цикл процесса замыкается. Фосфаты, освобожденные в верхних слоях анаэробной зоны из оседающей взвеси в результате ионного обмена и сорбции образуют максимум своей концентрации непосредственно под верхней границей "С-слоя" (см. рис. 2). Таким образом, рассмотренный возвратно-поступательный процесс "перекачивает" фосфаты из нижних слоев кислородной зоны в верхнюю часть слоя сосуществования, формируя наблюдаемые экстремумы вертикального распределения фосфатов по обе стороны верхней границы "С-слоя".

Результаты проведенного исследования позволили детализировать представления о существующих неоднородностях гидрохимических полей в нижней части кислородной зоны, которые существенно влияли на распределение практически всех форм жизни на этих глубинах (флинт и др., наст. сб.). Полученные материалы помогли выработать новые подходы к объяснению наблюдаемой структурированности распределения организмов и к решению некоторых вопросов их жизнедеятельности, что нашло отражение в статьях настоящего сборника, посвященных различным аспектам функционирования сообществ пелагиали Черного моря.

Л и т е р а т у р а

- Зенкевич Л.А. Биология морей СССР. М.: Изд-во АН СССР. 1963. 739 с.
- Лукашев Д.Ф., Стоянов А.С. Некоторые особенности совместного существования кислорода и сероводорода в редокс-слое Черного моря//Океанология (НРБ). 1986. Т. 16. С. 12-17.
- Дурье Д.Д., Рыбникова А.И. Химический анализ производственных сточных вод. М.: Химия. 1974. С. 86-91.
- Методы гидрохимических исследований океана. М.: Наука, 1978. С.133-150.
- Никитин В.Н. Вертикальное распределение планктона в Черном море. II. Зоопланктон//Тр. Севастопол. биол. станц. 1929. Т. 1. С. 27-152. 37

- Н и к и т и н В.Н. Распределение зоопланктона Черного моря в связи с гидробиологическими условиями//Тр. 2-го Всес. гидр. съезда. 1930 г.
- Р о ж д е с т в е н с к и й А.В. Распределение и динамика растворенного кислорода в водах Черного моря перед болгарским берегом//Океанология (НРБ). 1979. Т. 4. С. 50-62.
- Р о ж д е с т в е н с к и й А.В. Динамика сероводорода в Черном море//Океанология (НРБ). 1986а. Т. 16. С. 3-II.
- Р о ж д е с т в е н с к и й А.В. Гидрохимия болгарского сектора Черного моря. София: БАН, 1986б. 189 с.
- С к о п и н ц е в Б.А. Формирование современного химического состава вод Черного моря. Л.: Гидрометеиздат. 1975. 336 с.
- С о р о к и н Д.И. Черное море. Природа, ресурсы. М.: Наука, 1982. 216 с.
- Ч е р н я к о в а А.М. и др. О сопоставлении определений растворенного в воде кислорода по методу Винклера (результаты советско-американского эксперимента 1981 г.)//Океанология. 1983. Т. 23. Вып. 4. С. 681-687.
- S h a f f e r G. Phosphate pumps and shuttles in the Black Sea//Nature. 1986. N 321. P. 515-517.
- S p e n s e r D.W., B r e w e r P.G. Vertical advection diffusion and redox potentials as controls on the distribution of manganese and other trace metals dissolved in waters of the Black Sea//J. Geophys. Res. 1971. Vol. 76, N 24. P. 5836-5845.

УДК 577.475:582.26(262.5)

ФИТОПЛАНКТОН ОТКРЫТОЙ ЧАСТИ ЧЕРНОГО МОРЯ

Т.Н. Ратькова

В сентябре-ноябре 1985 г. (7-й рейс) и в мае-июне 1986 г. (8-й рейс) были проведены экспедиции на нис "Рифт". Был изучен фитопланктон на станциях-полигонах, расположенных в наиболее характерных точках открытой части Черного моря (табл. I), отличающихся гидрологическими характеристиками и, в частности, глубиной залегания верхней границы сероводородной зоны. На каждом полигоне работы продолжались 2-3 дня. Выбор горизонтов осуществлялся по данным предварительного зондирования толщи вод комплексом Зонд-батометр (распределение температуры и солености) и по результатам визуального наблюдения распределения планктона и взвеси из погружаемого обитаемого аппарата

© Т.Н. Ратькова, 1989.

(ПОА) "Аргус". На каждом полигоне были получены и обработаны пробы с 13-28 горизонтов.

Т а б л и ц а I

Характеристики полигонов

Станции	162	187	136	137	186	138	182	140	157	181	150	184
Дата	19.У	29.У1	23.1X	27.1X	26.У1	28.1X	15.У1	1.Х	1.Х1	11.У1	20.Х	21.У1
Слой об-лова, м	220	70	192	160	125	218	109	161	140	133	200	153
Полигон*	I		II		III		IV		У			
Верхняя граница H_2S	161-190		110-139		113-159		104-109		139			
Прозрачность, м	8		14		13		13		5			

* Полигон I - свал глубин в районе Новороссийска, II - центр восточной халистазы, III - зона конвергенции течений к югу от Крыма, IV - центр западной халистазы, У - свал глубин в районе Бургаса.

Пробы отбирали 32-литровым винипластовым батометром, батометрами комплекса Зонд-батометр и батометрами ПОА. Пробы для анализа крупноразмерной фракции фитопланктона получали из 32-литрового батометра и из батометров ПОА. Для изучения этой фракции (диаметр клеток более 20 мкм) применяли обратную фильтрацию на ядерных фильтрах с размером пор 1-2 мкм с последующей фиксацией нейтрализованным бурой формалином (концентрация 1%). Нанофитопланктон (2-20 мкм) и пикофитопланктон (менее 2 мкм) подсчитывали в тех же пробах, что и крупные водоросли, и в дополнительных пробах из Зонд-батометра, концентрируя водоросли при помощи прямой фильтрации на фильтрах с размером пор 0,17 мкм. Подсчет мелкого фитопланктона вели при помощи люминесцентного микроскопа ЛЮМАН-ИЗ по сигналам красной или оранжевой флуоресценции, а подсчет крупных клеток - в световых микроскопах "Эрговал" и "Люмипан". Более подробно методы сбора и обработки проб описаны в работе автора (Ратькова, 1988). Видовое определение мелкоразмерной фракции фитопланктона в полевых условиях невозможно, так как требует применения электронной микроскопии. Поэтому нано- и пикофитопланктон считали по размерным группам: 1 - менее 1 мкм; 2 - 1-2; 3 - 2-4; 4 - 4-6; 5 - 6-8; 6 - 8-12; 7 - 12-15; 8 - 15-20 мкм. По характерному подковообразному хлоропласту при работе с люминесцентным микроскопом обычно можно определить кокколитофорид, которые в этих случаях учитывали отдельно. Однако, как было показано нами при сравнении данных, полученных при помощи люминесцентной микроскопии и при помощи светового микроскопа, кокколитофориды часто не обладали автофлюо-

ресценцией или сигнал был настолько слаб, что такие клетки можно было обнаружить только в световом микроскопе. Поэтому биомасса и численность этой группы приведены по результатам обработки проб в световом микроскопе. Среди пикофитопланктона по характерному оранжевому свечению различали цианобактерий и по характерному красному свечению - пиководоросли. Так как для обработки в люминесцентном свете концентрировали небольшой объем воды (не более 100 мл), учет даже мелких перидиниевых произведен в световом микроскопе, поскольку их численность была недостаточно высока для получения достоверной оценки в небольшом объеме воды. Определение этих форм до вида не проведено, потому что требует применения специальных методов. Для уточнения видовой принадлежности некоторых диатомовых использован метод изготовления постоянных препаратов после уничтожения органического содержимого клетки ультрафиолетовым излучением при добавлении перидроля (Swift, 1967).

Горизонтальное распределение фитопланктона

В изученном материале определено 59 видов водорослей, из которых 23 - диатомовых, 33 - перидиниевых и 3 - кремнежгутиковых. Качественный состав фитопланктона был довольно постоянен на протяжении всего периода работ. Число видов диатомовых было несколько выше в начале лета. Осенью разнообразие этой группы снижено, хотя, возможно, что снижение числа видов осенью связано с резким уменьшением численности этой группы, ибо объем обработанной пробы был невелик, и обнаружение малочисленных видов затруднено. Состав перидиниевых менялся слабо.

Хотя работы проводили в разные календарные сроки, суммарная биомасса фитопланктона менялась незначительно: 10-19 г·м⁻² осенью 1985 г и 11-27 г·м⁻² летом 1986 г. Только на полигоне У в октябре 1985 г. обилие водорослей было существенно ниже - 4 г·м⁻² (табл. 2). Сходные величины были отмечены Сухановой с соавт. (1987) в тех же точках на станциях, выполненных в апреле-мае 1984 г. (9,4-29,9 г·м⁻²).

Т а б л и ц а 2
Биомасса размерных групп водорослей (г·м⁻²) в слое облова

Полигон	Более 20 мкм	2-20 мкм	Менее 2 мкм	Сумма	% пикофито.
I	3,6-11,4	1,9-14,0	0,5-2,2	13,7-19,0	2,7-12,4
II	5,4-24,1	2,9-7,2	0,4-3,1	15,1-27,4	1,4-19,4
III	5,5-9,2	1,9-5,4	0,3-0,8	11,6-11,7	3,8-7,5
IV	4,4-19,2	2,0-5,7	0,5-1,2	10,7-21,6	2,1-11,0
У	2,9-7,3	1,0-13,8	0,04-0,1	4,0-21,3	0,7-1,1

Наибольшая биомасса крупных водорослей, так же как и наибольшая суммарная биомасса, была отмечена в центрах круговоротов (полигоны II и IV), наименьшая – над свалом глубин (полигоны I и V). Максимальные значения биомассы нанофитопланктона отмечены над свалом глубин. Обилие пикофитопланктона было минимальным в зоне конвергенции и над свалом глубин у Бургаса (полигоны III и V).

Численность нанофитопланктона на всех станциях на 1–2 порядка выше численности более крупных водорослей. В сентябре–октябре нанофитопланктон преобладал на всех станциях, кроме ст. 150, и по биомассе. В мае–июне нанофитопланктон был менее обилен (табл. 3) и по биомассе на всех станциях, кроме ст. 184, преобладали крупные водоросли, причем в восточной части моря (ст. 162 и 186) – диатомовые, а на остальной акватории количество перидиниевых и диатомовых было сходным, кроме ст. 181, где доминировали перидиниевые. На ст. 187, повторявшей ст. 162 более чем через месяц, также преобладали перидиниевые, и не отмечено характерного для ст. 162 максимума диатомовой *Nitzschia delicatula*, хотя последнее может быть связано с отсутствием прицельных ловов, скорректированных по данным ПОА.

В мае роль диатомовых снижается по сравнению с поздневесенним периодом, когда, по данным Сухановой с соавт. (1987), практически на

Т а б л и ц а 3
Численность фитопланктона (млн. кл.м⁻²)

Станция	Диатомовые	Перидиниевые	Нанофитопланктон	Кокколитофориды	Пикофитопланктон
136	0,3	0,7	76,8	0,3	56400
137	0,2	1,0	81,2	0,2	242300
138	0,7	0,8	115,0	0,3	63000
140	0,3	0,6	38,0	0,3	62500
150	0,8	0,9	5,4	2,7	2100
157	2,1	0,7	48,0	2,9	38900
162	4,3	1,7	15,1	нет	4796,3
181	1,7	3,6	14,2	3,2	2845,6
182	1,7	1,9	29,7	3,5	1132,5
184	0,5	1,4	52,1	2,2	389,0
186	11,4	1,6	16,0	1,9	2281,9
187	0,4	2,2	34,6	2,7	402,6

всех станциях преобладали диатомовые. В начале лета повышается доля перидиниевых. Среди нанофитопланктона преобладают кокколитофориды, численность которых по сравнению с апрелем–маем снизилась и только в слое максимального развития на отдельных станциях превышала 100 тыс. кл.л⁻¹. Значительная часть кокколитофорид обладала слабым свечением, что свидетельствует об угнетенном состоянии этих клеток.

В апреле-мае такие клетки не были отмечены (Суханова и др., 1987). Количество автотрофных жгутиковых в апреле-мае и в мае-июне было сходным, по биомассе они практически на всех станциях составили менее 30%. Такая же картина отмечена и в июне 1985 г., когда основу фитоценоза составляли перидиниевые и диатомовые водоросли, причем диатомовые развивались в основном глубже 20–40 м, но при этом возросла роль нанофитопланктона (в среднем 44% суммарной биомассы) (Сеничкина и др., 1986). В августе, когда стратификация вод близка к максимальной (Филиппов, 1968), по биомассе доминируют крупные перидиниевые (*Ceratium furca*, *C. fusus*, *Protoceratium reticulatum*, *Clenodinium adriaticum*, *Goniaulax spinifera*), более мелкие формы (*Euxviaella cordata* и др.) преобладают по численности (Белогорская, Кондратьева, 1965). В сентябре основной вклад в биомассу крупного фитопланктона вносят также перидиниевые, а в октябре – диатомовые, но суммарная биомасса крупных водорослей снижается по сравнению с раннелетним периодом, и доминирование переходит к нанофитопланктону. Мелкие водоросли представлены осенью, в основном, жгутиковыми формами, количество кокколитофорид снижается по сравнению с весенним и летним периодами на I–2 порядка (см. табл. 3, а также Суханова и др., 1987).

Осенью довольно сильно выражены различия между восточной и западной частями моря, отмеченные также и в поздневесенний период (Суханова и др., 1987). Особенно сильно отличается фитопланктон свала глубин у Бургаса, что можно объяснить влиянием более обширного, чем на востоке, шельфа или сезонными различиями, связанными с разными сроками наступления биологических сезонов в разных частях моря.

Численность пикофитопланктона несопоставима с численностью других размерных групп водорослей (см. табл. 3). Однако роль этой группы в биомассе не столь велика, пикофитопланктон по биомассе составляет в открытой части моря осенью 5–10% и 1–5% – в начале лета. Наибольшее обилие пикофитопланктона (более 1 г·м⁻²) отмечено на ст. I36, I37 и I57 осенью и на ст. I87 летом. В мае и первой половине июня обилие мельчайших водорослей и цианобактерий невелико (менее 500 мг·м⁻²), а в конце июня и осенью обилие пикофитопланктона возрастает, превышая 700 мг·м⁻² на всех станциях, кроме ст. I50.

Имеющиеся данные позволяют представить сезонные изменения развития пикопланктона. В конце весны пикопланктон составляет менее 5% суммарной биомассы фитопланктона, причем около 20% биомассы образуют пиководоросли и 80% – цианобактерии. Максимальное развитие пикопланктона приурочено к нижней границе термоклина; при этом численность и биомасса этой размерной группы в слое максимума на I–2 порядка выше, чем на соседних горизонтах (Суханова и др., 1987). Летом пикофитопланктон в верхних слоях воды почти полностью отсутствует. В отличие от весеннего периода, летом роль пиководорослей в планктоне ничтожна – она составляет не более 10% суммарной биомассы пикофитопланктона, который, в свою очередь, составляет только 4% общего оби-

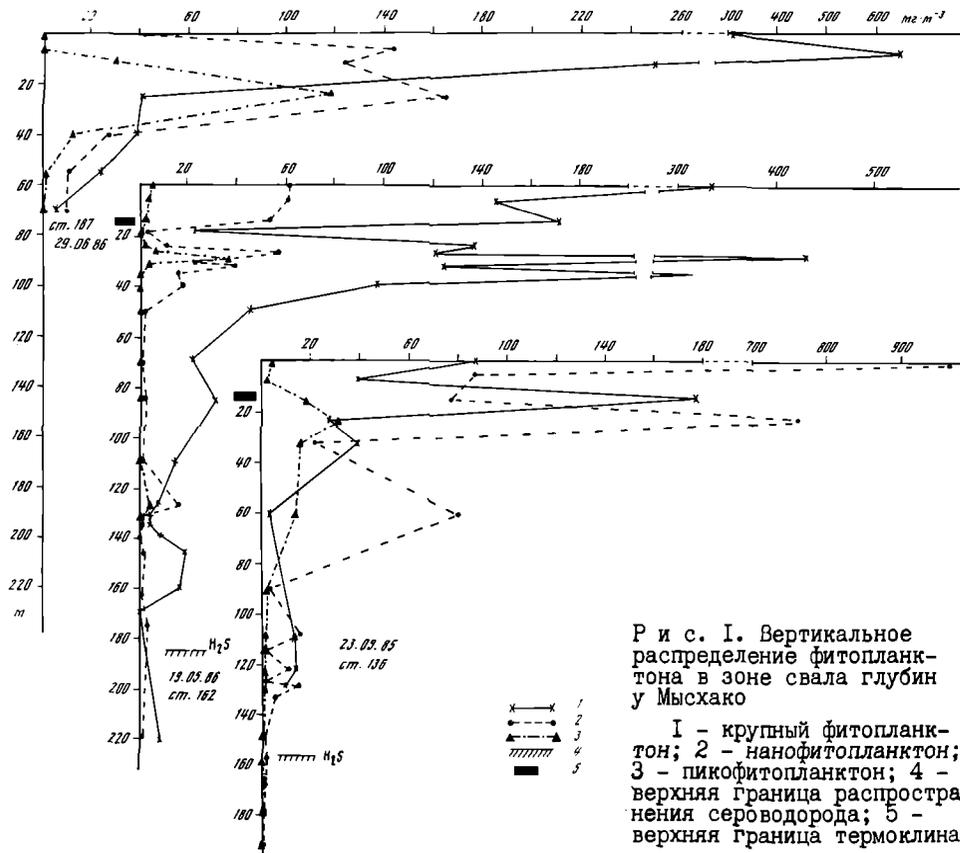
лия фитопланктона. Такой характер распределения пикопланктона, по-видимому, сохраняется в течение всего лета, как показано во время работ 8-го рейса нис "Рифт" в мае-июне и в конце июля – во время работ нис "Проф. Водяницкий" (Заика, Яшин, 1984). Осенью повышается роль пикофитопланктона в суммарной биомассе (до 20% на отдельных станциях, в среднем – 9%, более 95% биомассы пикофитопланктона составляют цианобактерии). В зимний период обилие пикофитопланктона на порядок ниже, чем осенью, доля цианобактерий снижается, хотя на отдельных станциях пиководоросли составляют более 10% суммарной биомассы пикофитопланктона (Заика, Малиночка, 1986).

Особенности вертикального распределения фитопланктона

1. Полигон над свалом глубин у Мысхако (рис. 1). Слой высокого обилия водорослей на полигоне в мае и июне не превышал 45 м, а в конце сентября – 60 м. Первый максимум был расположен над термоклином (у поверхности на ст. 136 и 162, на глубине 6 м на ст. 187). В конце мая биомасса в этом слое была $409 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$, крупные водоросли составляли 85% суммарной биомассы, по численности доминировали кокколитофориды, а среди крупных водорослей наиболее многочисленными были *Euxivella perforata* и *Nitzschia delicatula*. К концу июня несколько возросли как суммарная биомасса ($795 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$), так и обилие нанофитопланктона, доля которого возросла до 18%. Численность кокколитофорид снизилась втрое, среди крупных водорослей продолжала доминировать *E. perforata*, а среди диатомовых – *N. spp.* Осенью при максимальной биомассе ($1057 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) соотношение размерных групп фитопланктона обратное: нанофитопланктон составлял 91% суммарной биомассы. Роль кокколитофорид мала. Среди крупных водорослей доминировала *E. perforata*, хотя ее численность была вдвое ниже, чем весной и в начале лета. Диатомовые малочисленны. Доля пикофитопланктона на протяжении всего периода работ не превышала 0,3–1,7% суммарной биомассы.

Второй максимум ($405\text{--}816 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) был расположен в термоклине на глубине 14–35 м. Соотношение размерных групп в этом максимуме было практически таким же, как и в верхнем, только доля пикопланктона возросла до 1,4–7,6%. Во время работ на ст. 162 в этом максимуме были взяты прицельные пробы при помощи ПОА "Аргус". На глубине 31–34 м отмечено видимое невооруженным глазом скопление диатомовой водоросли *Nitzschia spp.*, биомасса которой достигала $640 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$, а численность – 320 тыс. кл. $\cdot \text{л}^{-1}$. На этой глубине располагалась нижняя граница слоя инверсии солёности, характерной для глубин 13–25 м.

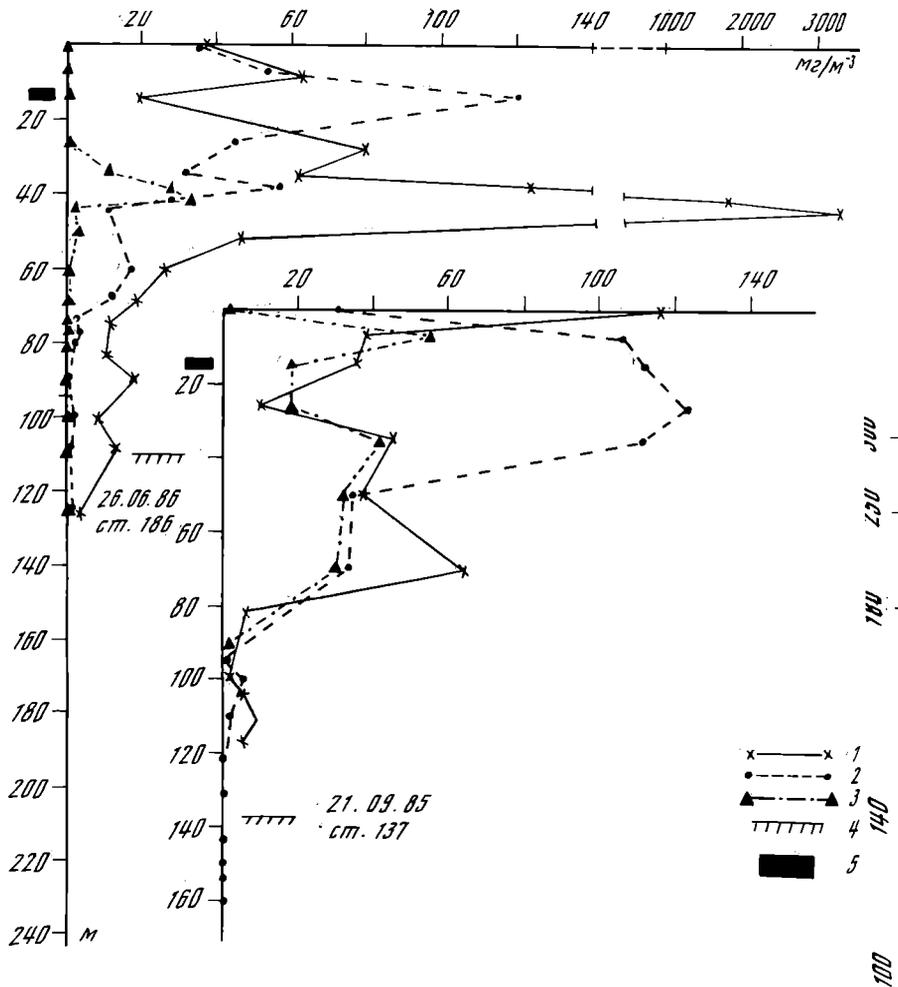
У нижней границы термоклина (32; 31,5; 25 м на ст. 136, 162 и 187 соответственно) возрастала доля пикофитопланктона, достигая 22, 7,6 и 27% соответственно. Под термоклином обилие всех групп водорослей



резко снижается. Только на ст. 136 было отмечено заметное увеличение численности нанофитопланктона на глубине 60 м (80 мг м^{-3}). В зоне окислина над верхней границей сероводородной зоны как в мае, так и в сентябре (в июне работы были ограничены верхним перемешанным слоем и слоем термоклина) отмечено некоторое увеличение обилия крупного и нанофитопланктона; при этом суммарная биомасса водорослей возрастает на глубине 120–160 м вдвое по сравнению с соседними вышележащими горизонтами и в 5 раз – по сравнению с более глубокими слоями.

2. Полигон в центре восточной халистазы (рис. 2). Слой высокого обилия водорослей толще, чем над свалом глубин у Мысхако и достигает 80 м. Относительно слабый максимум обилия как в июне, так и в конце сентября находился над термоклином (горизонты 7 и 14 м), в максимуме биомассы количество водорослей было 200 и 140 $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$ на ст. 137 и 186 соответственно. По биомассе в верхнем перемешанном слое и в термоклине преобладал нанофитопланктон (53% и 86% соответственно), а осенью велика также роль пикофитопланктона (27%). Под термоклином расположен второй максимум на глубинах 70 и 41–44 м на ст. 137 и 186 соответственно. По биомассе в этом максимуме преобладал крупный фитопланктон (50 и 96% соответственно). Осенью доминировали перидиниевые *E. cordata*, *E. compressa*, численность которых в верхнем максимуме была в 4–5 раз ниже, чем в слое максимума на глубине 70 м. В июне в верхнем максимуме отмечено наибольшее развитие *E. cordata*, а в сентябре – *N. closterioides*, *N. seriata*. В нижнем максимуме в июне доминировала *E. seriata* в сочетании с *N. delicatula*. Так же, как и на предыдущем полигоне, максимум *N. spp.* был изучен с помощью ПОА. На горизонтах 41,5 и 44 м численность *N. spp.* достигала 2350 тыс. и 837 тыс. кл. $\cdot \text{л}^{-1}$, а биомасса – 3266 и 2279 $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$ соответственно. При этом в верхней части максимума преобладала *N. delicatula*, а в нижней – *N. seriata*. Как и над склоном у Мысхако, максимум *N. spp.* располагался под слоем инверсии солености, которая отмечена на горизонтах 8–40 м, причем в отличие от предыдущего полигона градиент солености под слоем скопления *N. seriata* был довольно велик. В нижней части термоклина (50 и 38 м) как летом, так и осенью возрастала доля пикофитопланктона (31 и 14% суммарной биомассы на ст. 137 и 186 соответственно). В отличие от полигона Мысхако под пикноклином отмечена высокая биомасса крупных водорослей. Резкое уменьшение суммарной биомассы фитопланктона отмечено только глубже 70–80 м. Максимумы в нижней части кислородной зоны (110 и 90 м на ст. 137 и 186 соответственно) выражены слабее, чем над свалом глубин, отличаясь от соседних горизонтов менее чем вдвое.

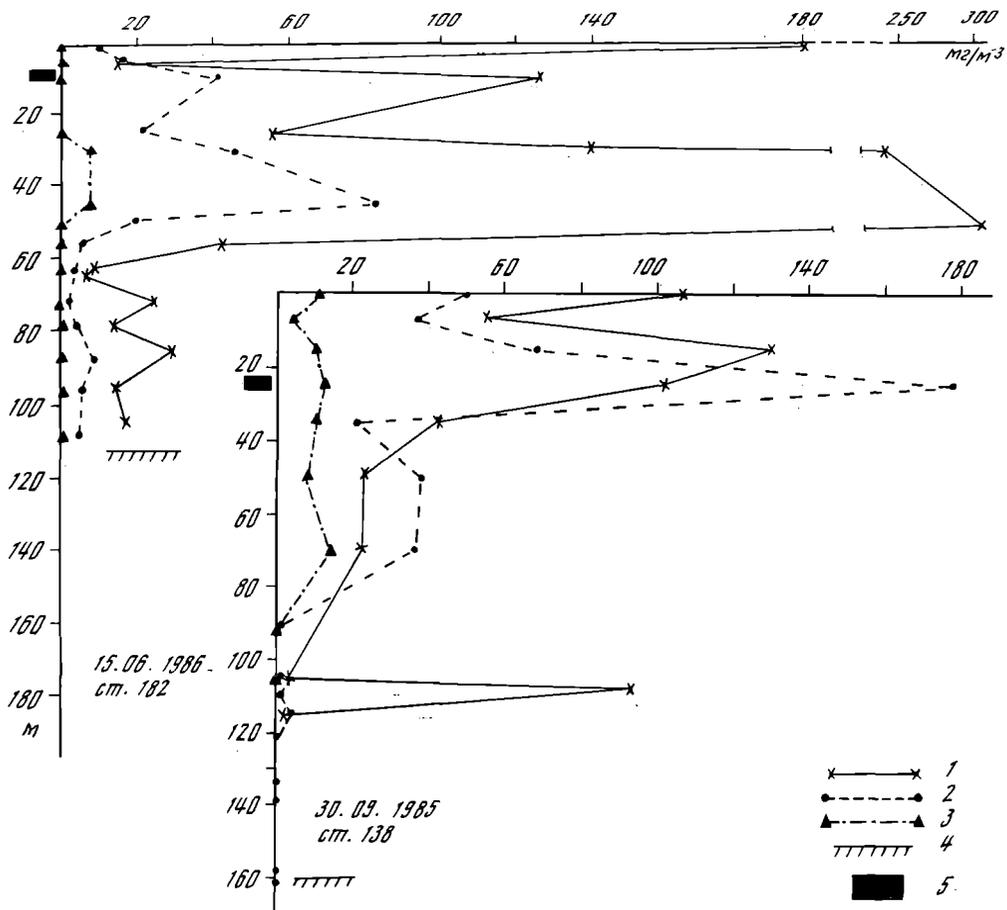
3. Полигон в зоне конвергенции в центральной части моря (рис. 3). В июне слой высокой концентрации фитопланктона занимал верхние 60 м, а в сентябре – верхние 80 м. Как в июне (ст. 182), так и в сентябре (ст. 138) в пределах эвфотической зоны отмечено по три максимума: у поверхности, у верхней границы термоклина и в его нижней части.



Р и с. 2. Вертикальное распределение фитопланктона в центре восточной халистазы

Обозначения см. рис. I

В двух верхних максимумах преобладали крупные водоросли. В июне в этих максимумах доминировала *N. delicatula*, а в сентябре – *Hermesina adriaticum* и *E. perforata*. У поверхности крупные водоросли составляли 64 и 95%, а в верхней части термоклина – 63 и 75% на ст. 138 и 182 соответственно. В третьем максимуме в июне доминировала *N. delicatula*, биомасса крупных водорослей на 30–50 м достигала 81% от суммарной. В сентябре в третьем максимуме на горизонте 25 м преобладали

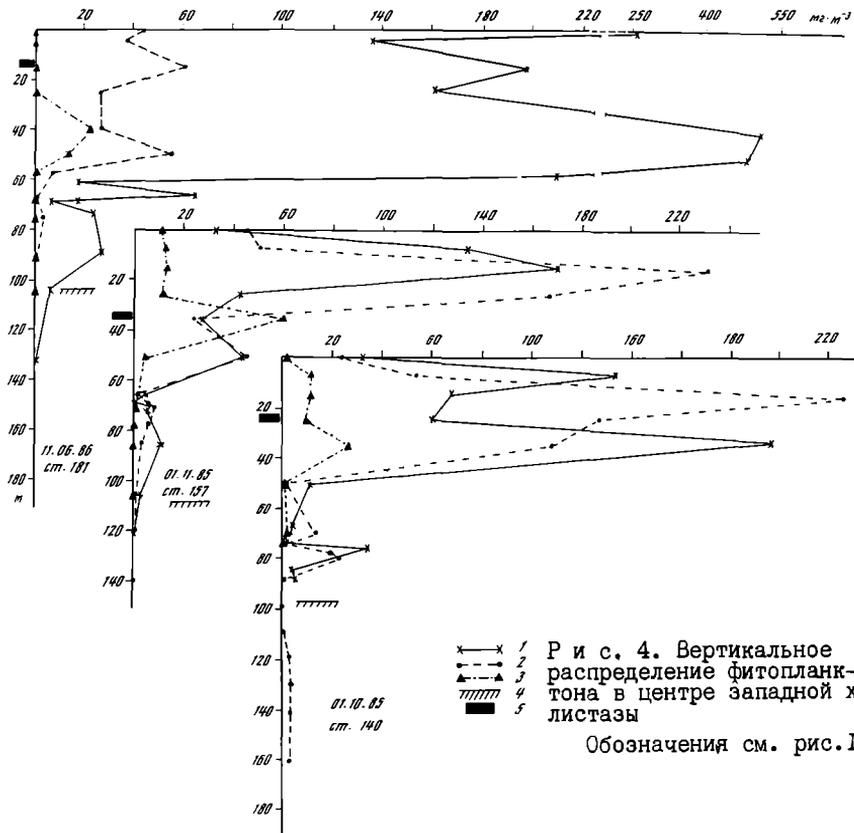


Р и с. 3. Вертикальное распределение фитопланктона в зоне конвергенции в центральной части моря

Обозначения см. рис. 1

нанопланктонные формы (61%). Из крупных водорослей более многочисленными были *N. closterium*. На ст. 182 слой скопления *Nitzschia* spp. под слоем инверсии солености был изучен с помощью ПОА. Его протяженность по вертикали не превышала 10 м. Численность *N. spp.* составляла 221–596 тыс. кл.л⁻¹, биомасса – до 477 мг·м⁻³. Выше, в слое 0–30 м диатомовые практически полностью отсутствовали. Глубже 50 м обилие *N. spp.* резко снижалось, но до верхней границы слоя сосуществования *N. spp.* составляла более 30% суммарной биомассы фитопланктона. В 30–40 м от верхней границы слоя сосуществования как в июне, так и в сентябре отмечены максимумы крупного фитопланктона. Биомасса фитопланктона в слое глубинного максимума была в 30 и в 2 раза выше, чем над его верхней границей, и в 50 и 2 раза выше, чем в расположенном ниже слое на ст. 138 и 182 соответственно. Как и на предыдущих полигонах, роль пикофитопланктона возрастала под пикноклином (70 и 45 м) на ст. 138 и 182 соответственно до 20 и 13% суммарной биомассы фитопланктона. В отличие от предыдущего полигона, пикофитопланктон распределялся по вертикали довольно равномерно, хотя в июне был выражен небольшой максимум на глубине 30–50 м, а в сентябре – некоторый максимум на глубине 7 м.

4. Полигон в центре западной халистазы (рис. 4). Слой высокого обилия фитопланктона в начале сентября был довольно тонок (0–50 м), а в июне и ноябре – несколько толще: до 70 м. На ст. 140, 157 и 181 отмечен максимум у верхней границы термоклина на глубине 15 м (302, 415 и 261 мг·м⁻³ соответственно). Осенью в этом максимуме преобладал нанофитопланктон (74 и 56% на ст. 140 и 157 соответственно), а летом 76% составлял крупный фитопланктон, представленный разнообразными перидиниевыми (*E. cordata*, *E. perforata*). Летом, кроме максимума у верхней границы термоклина, хорошо выражен максимум у поверхности (296 мг·м⁻³, 85% крупного фитопланктона, главным образом перидиниевых). В этом максимуме преобладали *E. cordata*, *E. perforata*, высока была численность кокколитофорид. Кроме двух верхних максимумов, летом был отмечен хорошо выраженный максимум под термоклином, образованный скоплением *N. spp.* в нижней части (50 м) и перидиниевыми – в верхней (40 м). Детальные исследования, проведенные в слое скопления с помощью ПОА, позволили установить, что в ядре скопления на глубине 50 м обилие *N. spp.* достигает 900 тыс. кл.л⁻¹ (2970 мг·м⁻³). На ст. 140 в начале октября 1985 г. отмечен максимум у нижней границы термоклина (329 мг на горизонте 35 м, 85% – крупный фитопланктон, в основном перидиниевые и диатомовая *N. closterium*). На ст. 157 в ноябре 1985 г. обилие фитопланктона имело в эвфотической зоне единственный максимум на глубине 15 м. На всех станциях этого полигона под пикноклином (35–40 м) отмечен хорошо выраженный максимум пикофитопланктона (биомасса 26, 60 и 23 мг·м⁻³ – 7,9, 60 и 4,4% суммарной на ст. 140, 157 и 181 соответственно).



Р и с. 4. Вертикальное распределение фитопланктона в центре западной касспиды

Обозначения см. рис. I

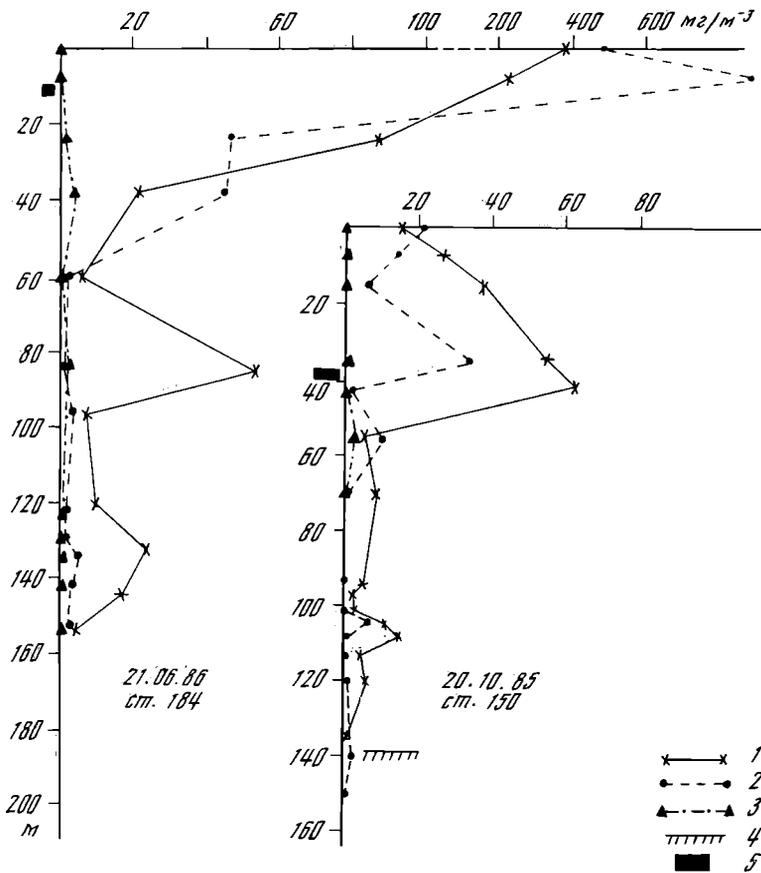
На глубине 70–90 м были отмечены глубинные максимумы фитопланктона (рис. 5), расположенные на расстоянии 10–20 м от верхней границы сероводородной зоны (53, 14 и 28 мг·м⁻³ на ст. 140, 157 и 181 соответственно). В этих максимумах преобладал крупный фитопланктон (57, 79 и 90% соответственно). От соседних верхних горизонтов эти максимумы отличались в 2–3 раза, а от нижележащих – в 15, 3 и 4 раза на ст. 140, 157 и 181 соответственно). На ст. 140 и 181 проведены исследования глубинного максимума фитопланктона с помощью ПОА. В июне (ст. 181) по биомассе в этом слое доминировали диатомовые (*N. delicatula*, *N. seriata* и *N. fraudulenta*), а в октябре – перидиниевые. В отличие от летнего фитопланктона осенью в глубинном максимуме довольно велика роль нанофитопланктона (в октябре 43, в ноябре 21%). Пиксофитопланктон в слое глубинного максимума практически отсутствовал.

5. Полигон над свалом глубин у Бургаса (рис. 5). Слой высокого обилия водорослей у свала глубин был довольно толстым (55 м в октябре и 80 м в июне). Над термоклином был выражен относительно слабый максимум обилия фитопланктона (88 и 1152 мг·м⁻³ на горизонтах 35 и 7 м на ст. 150 и 184 соответственно).

По биомассе в этом максимуме на ст. 184 преобладал нанофитопланктон, 80% которого составляла *E. cordata*. Судя по тому, что более 60% клеток этого вида находилось в угнетенном состоянии (определеном по слабой флуоресценции хлоропластов), этот максимум связан с выносом водорослей с шельфа, где в июне 1986 г. было отмечено цветение *E. cordata* (Sukhanova et al., 1988). Существование выноса подтверждается значительным опреснением верхнего слоя вод на ст. 184.

На ст. 150 над термоклином доминировали крупные водоросли (80% суммарной биомассы). Среди диатомовых преобладала *N. closterium*, а среди перидиниевых более многочисленными были *N. cordata* и *N. perforata*. Роль пиксофитопланктона возрастала под пикноклином (14 и 6% на горизонтах 70 и 38 м на ст. 150 и 184 соответственно). На глубинах 105 и 84 м (ст. 150 и 184) расположен глубинный максимум биомассы фитопланктона (17 и 55 мг·м⁻³), отличающийся от слоя, расположенного выше, в 8 и 6 раз, а от слоя, расположенного ниже – в 4 и 5 раз соответственно (см. рис. 5). В этом слое преобладал крупный фитопланктон (60 и 95% на ст. 150 и 184 соответственно). Доминировали в основном перидиниевые, число видов которых было довольно велико, хотя численность каждого из них была небольшой. Наибольшим обилием характеризовались 4 вида диатомовых: *N. seriata*, *N. closterium* на ст. 150 и *N. delicatula* и *N. seriata* на ст. 184.

На станциях, расположенных над свалом глубин у Бургаса, инверсия солености не прослеживалась, а на ст. 184 отмечено сильное опреснение верхнего слоя (до 16,96‰), на ст. 150 соленость была высокой во всем столбе воды, меняясь от 18,02‰ у поверхности до 20,77‰ у придонном слое.



Р и с. 5. Вертикальное распределение фитопланктона в зоне свала глубин у Бургаса
 Обозначения см. рис. I

Таким образом, в летне-осенний период для вертикального распределения фитопланктона в открытой части Черного моря характерно наличие нескольких максимумов. В конце весны-начале лета максимумы, расположенные в верхнем перемешанном слое или в термоклине, выражены слабее, чем в холодном промежуточном слое, где на всех станциях отмечены скопления диатомовых водорослей рода *Nitzschia* spp., биомасса которых достигала нескольких граммов в кубическом метре. Осенью эти максимумы исчезли, наибольшая биомасса фитопланктона (200-900 мг·м⁻³) отмечалась в верхнем перемешанном слое или в термоклине, в этих максимумах преобладали нанопланктонные жгутиковые, и только в ноябре доминирование перешло к нанопланктонным диатомовым. К этому времени диатомовые водоросли, развивавшиеся летом только глубже 25-30 м

(*N. seriata*, *N. fraudulenta*) при относительно низкой численности распределены довольно равномерно во всей толще эвфотической зоны, что, возможно, связано с возрастанием перемешивания поверхностного слоя вод в позднеосенний период.

Л и т е р а т у р а

- Белогорская Е.В., Кондратьева Т.М. Распределение фитопланктона в Черном море. // Исследования планктона Черного и Азовского морей. Киев: Наук. думка. 1965. С. 36-58.
- Зайка В.Е., Малиночка И.И. Фототрофный пикопланктон в западной части Черного моря. Севастополь. 1986. Рук. деп. в ВНИИТИ № 8747-В86. С. 1-8.
- Зайка В.Е., Яшин В.А. Люминесцирующая пиковзвесь (0,2-2,0 м в олиготрофных водах Средиземного и Черного морей. Докл. АН СССР. 1984. Т. 275, № 6. С. 1514-1516.
- Лукашев Ю.Ф., Гусарова А.Н., Налбандов Ю.Р., Сердитенко В.В. Гидролого-гидрохимическая структура вод 200-метрового слоя Черного моря // Современное состояние экосистемы Черного моря. М.: Наука, 1987. С. 13-18.
- Ратькова Т.Н. Цианобактерии в планктоне Черного моря // Журн. общей биологии. 1988. Т. XVII, № 1. С. 58-69.
- Сеничкина Л.Г., Бочарова Р.К., Манжос Л.А. Фитопланктон глубоководной зоны Черного моря в июне 1985 г. Севастополь. 1986. Рук. деп. в ВНИИТИ № 1579-В86. С. 74-82.
- Суханова И.Н., Георгиева Л.В., Микаэлян А.С., Сергеева О.М. Фитопланктон открытых вод Черного моря в позднеосенний период. // Современное состояние экосистемы Черного моря. М.: Наука, 1987. С. 86-96.
- Филиппов Д.И. Циркуляция и структура вод Черного моря. М.: Наука, 1968. 136 с.
- Sukhanova I.N., Flint M.V., Hibaum G., Karafilov V., Korulov A.I., Matveeva E., Ratickova T.N., Sazhin A.F. *Exuviaella cordata* red tide in Bulgarian coastal waters (May to June 1986). // Marine Biology. 1988. Vol. 99. N 1. P. 1-8.
- Swift E. 5th. Cleaning Diatom frustules with ultraviolet radiation and peroxide // Phycologia. 1967. Vol. 6. N.2-3. P. 161-163.

ФРАКЦИОНИРОВАНИЕ ФИТОПЛАНКТОНА: ПРОБЛЕМЫ
И ВОЗМОЖНОСТИ

А.С. Микаэлян, В.И. Ведерников

Введение

История фракционирования фитопланктона насчитывает более трех десятилетий. Первые работы, известные авторам, были посвящены разделению на так называемый сетной фитопланктон и нанопланктон (Wood, Davis, 1956; Yentsch, Ryther, 1959). В последующие десятилетия относительно немногочисленные работы, проводимые в этом направлении, также включали деление фитопланктона по фракциям с использованием нейлоновых сит с размерами ячеек от 200 до 10 мкм (Anderson, 1965; Malone, 1971; McCarthy et al., 1974; Paerl, 1977 и др.). Как показали эти исследования, основное количество хлорофилла "а" и ассимилированного C^{14} содержалось во фракции нанопланктона, к которому большинство авторов относили водоросли с размерами клеток менее 20-40 мкм.

За последние 15 лет благодаря широкому применению новых фильтрующих материалов, особенно ядерных фильтров, все большее внимание уделялось размерным фракциям менее 5, 3, 2 и 1 мкм (Bernau, 1975; Herbrand, Le Bouteiller, 1981; Furnas, 1983; Joint, Pomroy, 1986; Takahashi, Bienfang, 1983; Glover et al., 1985; Putt, Prezelin, 1985 и др.). Число этих работ значительно и к настоящему моменту охватывает практически все крупные регионы и широтные пояса Мирового океана. Оказалось, что как в прибрежных, так и в открытых районах океанов, в олиготрофных и мезотрофных зонах, от тропических, умеренных и вплоть до арктических вод, на долю фракции фитопланктона менее 1-3 мкм может приходиться значительная часть первичной продукции (30-70%) и хлорофилла "а" (50-80%) (см. обзоры: Fogg, 1986; Stockner, Antia, 1986). Отметим, что несмотря на ряд недостатков деление фитопланктона на фракции через различные фильтрующие материалы остается в настоящее время практически единственным подходом к исследованию структурно-функциональных характеристик разных размерных категорий водорослей.

В пределах метода фракционирования имеется ряд методических различий. В экспериментальных работах, связанных с определением продукционных возможностей разных фракций водорослей, существенное значение имеют пре- или постфильтрация проб. И тот, и другой подходы обладают своими достоинствами и недостатками (Larson, Hagstrom, 1982). В первом случае заведомо нарушаются размерная структура, физиологическое состояние клеток и трофические взаимосвязи сообщества (Smith et al., 1985). Во втором случае на получаемые результаты влияет распределе-

ние меченой органики в фильтратах, связанное с качеством фильтрации (Nalevaiko, Garside, 1983). В последнее время предпочтение отдается постфильтрации.

Существенным признается и различие в способах фильтрации. При параллельном способе подпробы фильтруют через фильтры с разным диаметром пор и по разнице между контролем и фильтратами оцениваются структурно-функциональные характеристики каждой фракции (Glover et al., 1985; Putt, Prezelin, 1985; Iturriaga, Mitchell, 1986 и др.). При последовательной фильтрации пробу пропускают через каскад фильтров (Murphy, Naugen, 1985; Joint, Pomroy, 1986; Лопухин и др., 1987). При первом способе возникают неточности из-за различия исходного материала в подпробах. Очевидно, что при последовательной фильтрации водоросли, особенно мелкие, проходя через серию фильтров, в большей степени повреждаются и распределяются на фильтрах не адекватно их размерам по сравнению с параллельным способом разделения, вследствие чего последний используется чаще.

На результаты фракционирования влияет скорость прохождения воды через фильтры, количество взвеси, объем профильтрованной воды и т.д. Очевидно, что одними из решающих факторов являются пропускные характеристики фильтрующих материалов и исходный размерный спектр фитопланктонной пробы. Тем не менее, работы, касающиеся этих аспектов фракционирования, практически отсутствуют. Фильтрация природной взвеси через различные фильтры и сита исследовались с помощью счетчика Каултера (Sheldon, Sutcliffe, 1969; Sheldon, 1972). Было показано, что размер пор фильтров и ячеек сита не соответствуют строго размерам пропускаемых и задерживаемых частиц. При этом, если сита и ядерные фильтры еще могут быть использованы для целей фракционирования, так как более или менее корректно разделяют природную взвесь в соответствии с размерами пор, то целлюлозные мембраны пригодны только для осаждения на них взвеси, поскольку задерживают частицы значительно более мелкого размера, чем диаметр пор. Вопрос проникновения через фильтры клеток фитопланктона остается практически не изученным. В подавляющем большинстве работ при анализе результатов фракционирования возможные последствия этого фактора не учитываются.

В настоящей статье на примере мезотрофных и эвтрофных вод Черного моря рассматривается центральный момент фракционирования, связанный с прохождением клеток водорослей через фильтры. Это дало возможность сопоставить полученные при помощи фракционирования результаты с реальными структурными показателями разных размерных фракций фитопланктона.

Материал и методика

Исследования проводили в 8-м рейсе нис "Рифт" в мае-июне 1986 г. в различных районах Черного моря на II станциях (таблица). Посредст-

Сравнение биомассы (В, мг С.м⁻³) пико- и нанофитопланктона в исходных пробах с биомассой водорослей в фильтратах <2 мкм и <15 мкм

Станция	Гори зонт, м	Пикофитопланктон			Нанофитопланктон			П (п+н), %	Н (н+м), %	В _Σ
		В исх. проба	В филт- рат <2 мкм	К _Ф	В исх. проба	В филт- рат <15 мкм	К _Ф			
I62	0	1,0	0,8	0,80	38,8	21,3	0,55	2,5	82	48,1
I64	0	0,06	4,3	86,00	29	61,8	2,13	0,2	5	529
I65	0	0,08	15,0	187,5	55	134,8	2,45	0,1	18	309
I66	0	0,08	3,4	42,5	46,5	121,6	2,61	0,2	6	765
I67	0	0,06	1,3	21,7	15,8	27,7	1,75	0,4	5	315
I68	0	0,14	1,0	11,4	42,9	58,7	1,37	0,2	14	303
I69	0	0,5	7,2	14,4	173	133	0,77	0,3	75	230
I81	0	0,3	0,4	1,33	24,5	15,1	0,62	1,0	82	30,3
	10	0,5	1,3	2,6	9,3	10,1	1,09	5,1	39	24,2
	35	9,8	11,2	1,14	4,9	5,5	1,12	66	54	18,8
I82	0	0,08	1,2	15,0	12,9	12,0	0,93	0,6	71	18,1
	17	0,2	1,1	5,50	26,1	28,6	1,09	0,8	88	29,7
	30	2,8	2,9	1,04	10,4	9,0	0,87	21,2	84	15,2
I85	0	1,16	1,7	1,46	26,6	26,1	0,98	4,2	72	37,9
I86	0	0,06	1,2	20,0	13,5	9,8	0,72	0,4	80	16,9
	15	0,2	1,2	6,00	21	18,5	0,88	0,9	80	26,4
	41	6,3	7,4	1,17	11,5	33,7	2,93	35	12	99,4

Примечание. К_Ф - коэффициент фракционирования; п/(п+н), % - доля биомассы пикофитопланктона в суммарной биомассе пико- и нанофитопланктона; н/(н+м), % - доля нанофитопланктона в суммарной биомассе нано- и микрофитопланктона; В_Σ - суммарная биомасса водорослей.

вом фильтрации был получен ряд структурных и эколого-физиологических параметров трех размерных фракций фитопланктона (пико-, нано- и микрофитопланктона). Этими параметрами были: численность и биомасса фитопланктона, содержание хлорофилла "а", первичная продукция, удельная скорость роста водорослей и ассимиляционное число.

Пробы отбирали 30-литровым пластиковым батометром. На всех станциях проводили отбор проб с поверхности, а на трех мористых станциях дополнительно исследованы пробы с двух горизонтов, расположенных в верхнем перемешанном слое и у границы эвфотической зоны. В пробах определяли численность и биомассу фитопланктона, концентрацию хлорофилла "а" и первичную продукцию.

Количественную обработку проб фитопланктона проводили в два этапа. Крупные водоросли с размерами клеток более 15 мкм (микрофитопланктон)

концентрировали на ядерных фильтрах с диаметром пор 1 мкм в воронки обратной фильтрации. Как правило, фильтровали 1–2 л в богатых прибрежных водах и 4–5 л на мористых станциях. Концентраты объемом 30–40 мл фиксировали 40%-ным раствором формальдегида так, что концентрация его в пробах составляла 1%. До обработки концентраты хранились в холодильнике при температуре примерно +4°C. Учет микрофитопланктона проводили спустя 3–10 дней после взятия проб в камере Нажота объемом 0,05 мл.

Мелкие водоросли (менее 15 мкм) осаждали на ядерные фильтры с диаметром пор 0,2 мкм, предварительно окрашенные суданом черным для снятия фона собственной флуоресценции фильтра. Фильтрацию осуществляли в воронке с внутренним диаметром 2 см при слабом вакууме. Объем профильтрованной воды составлял 3 – 36 мл в зависимости от обилия водорослей.

Счет нанофитопланктона (2–15 мкм) проводили под люминесцентным микроскопом при увеличениях $\times 450$ и $\times 1000$. Подсчет клеток велся по сигналам красной флуоресценции. Просматривалась часть фильтра, соответствующая 0,1–1 мл прошедшей через нее воды. Пикофитопланктон (менее 2 мкм) учитывали на том же фильтре при увеличении $\times 1000$. Водоросли пикофитопланктона (зоокариоты) определяли по красному свечению, цианобактерии (прокариоты) – по желто-оранжевому.

Объемы клеток определяли по формулам геометрического подобия. Содержание углерода в клетках микро- и нанофитопланктона рассчитывали по формулам Стратмана (Strathman, 1969). Для пикофитопланктона эта величина была принята равной 20%.

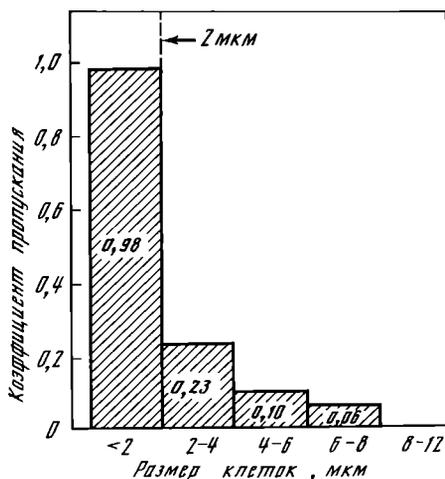
Для разделения природного сообщества водорослей на пикофитопланктон (< 2 мкм), нанофитопланктон (2–15 мкм) и микрофитопланктон (> 15 мкм) применяли ядерные фильтры отечественного производства (г. Дубна) с размером пор 2 мкм и нейлоновое сито (Швейцария) с размером ячеек 15 ± 2 мкм. Фракционирование проводили параллельным способом в двух воронках обратной фильтрации диаметром 7 см (для ядерных фильтров) и 4 см (для нейлонового сита). Пробы воды объемом 0,25–0,5 л фильтровали под минимальным давлением (0,03 атм) с малой скоростью (по каплям), чтобы уменьшить вероятность разрушения клеток при прохождении клеток водорослей через фильтр или сито. На разделение одной пробы по фракциям требовалось 20–40 мин.

В каждом из полученных фильтратов (< 2 и < 15 мкм) проводили оценку биомассы фитопланктона (альгологический контроль) и содержания хлорофилла "а". Учитывали клетки данной фракции и клетки более крупных размеров, прошедшие в фильтрат. Определение концентрации хлорофилла "а" в этих фильтратах (в ацетоновых экстрактах) проводили на лазерном спектрофлуориметре (Ведерников, Микаэлян, наст. сб.).

де
фи
и
к
ри
ли
(
м
б

Сравнение численности водорослей в исходных пробах и в фильтрах дает возможность определить коэффициенты пропускания через ядерный фильтр с диаметром пор 2 мкм и сито 15 мкм. На рис. 1 (фильтр 2 мкм) и рис. 2 (сито 15 мкм) представлены средние по всем опытам величины коэффициента пропускания K (отношение численности водорослей в фильтрате к численности в исходной пробе) в зависимости от максимального линейного размера клеток. Эти величины рассчитаны для пикопланктона (<2 мкм), для пяти размерных групп нанофитопланктона и для части микрофитопланктона.

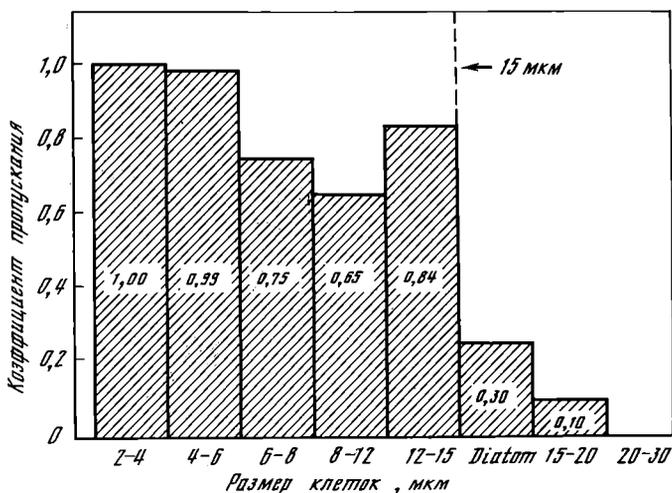
Как видно из рис. 1 в фильтрате (<2 мкм) были обнаружены клетки более крупных размеров, достигающих 8 мкм. Среди клеток, прошедших



Р и с. 1. Коэффициенты пропускания разных размерных групп водорослей для ядерных фильтров с диаметром пор 2 мкм. Представлены осредненные величины для всех проб

через фильтр 2 мкм, клетки с размером до 4 мкм обычно имели шаровидную форму. Клетки с размерами 4-8 мкм имели, как правило, эллипсоидную форму. Способность клеток водорослей проходить сквозь поры меньшего размера, сохраняя форму, отмечалась ранее. Так, например, при фильтрации через ядерный фильтр с диаметром пор 0,8 мкм проходили клетки с диаметром до 2 мкм (Murphy, Naugen, 1985). Отметим, что процент клеток с размерами от 2 до 4 мкм, прошедших через фильтр, составлял в наших опытах почти 25%. Клетки же с диаметром менее 2 мкм проникали через фильтр почти без потерь ($K = 0,98$). Полученная величина K хорошо согласуется с данными других авторов: 0,9-0,99 (Joint, Pomroy, 1986; Johnson, Sieburth, 1979). Заметим, что в период наших работ в составе пикофитопланктона доминировали цианобактерии с диаметром клеток 0,8 мкм.

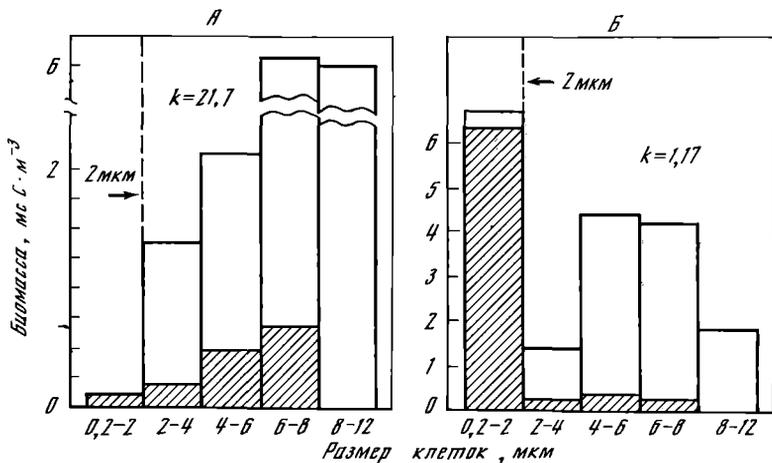
Сито 15 мкм почти полностью пропускало клетки с диаметром менее 6 мкм (рис. 2). Начиная с 6 и до 15 мкм на сите задерживалось или разрушалось значительное число клеток (16-35%). Высокий коэффициент



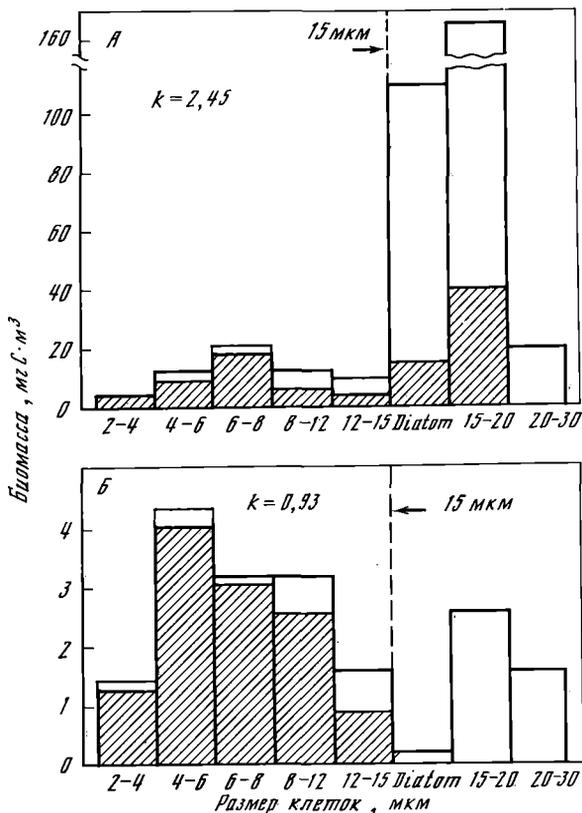
Р и с. 2. Коэффициенты пропускания разных размерных групп водорослей для сита с ячейей 15 мкм. Представлены осредненные величины для всех проб. Размер группы "Diat." - см. в тексте

пропускания диатомовых водорослей (0,3) связан с конфигурацией клеток. В нашем случае это были длинные клетки колониальных диатомовых с небольшим диаметром: *Nitzschia seriata* (длина клетки 80-100 мкм, ширина 4-6 мкм), *Chaetoceros socialis* (ширина клеток без хвот 8-12 мкм), *Rhizosolenia delicatula* (10-12 мкм), *Rhizosolenia alata* (12-14 мкм). Размерная группа 15-20 мкм была в основном представлена водорослями *Euxydiaella cordata* (максимальная длина 16-20 мкм) и *Peridinium* sp. (диаметр около 20 мкм).

Из-за значительной пропускной способности фильтра и сита для более крупных клеток размерная структура сообщества должна оказывать существенное, а во многих случаях даже определяющее влияние на результат фракционирования. На рис. 3 и 4 приведены примеры распределения биомассы фитопланктона в исходных пробах и в фильтрах <2 и <15 мкм. Двойной линией очерчена площадь, соответствующая распределению биомассы в исходных пробах; штриховкой покрыта площадь, соответствующая реально прошедшей биомассе через разделяющий материал. Как видно из рис. 3А и 4А, в том случае, когда биомасса водорослей в предполагаемой фракции существенно ниже, чем биомасса более крупных клеток, способных проходить через фильтр, реальная биомасса водорослей в фильтрате создается главным образом за счет клеток более крупной фракции,



Р и с. 3. Сравнение размерного распределения биомассы фитопланктона в исходной пробе (жирная линия) и в фильтрате 2 мкм (штриховка) на ст. 167, 0 м (А) и ст. 186, 41 м (Б)



Р и с. 4. Сравнение размерного распределения биомассы фитопланктона в исходной пробе (жирная линия) и в фильтрате 15 мкм (штриховка) для поверхностного слоя на ст. 165 (А) и 162 (Б). Размер группы "Diat." - см. в тексте

в несколько раз превышая ожидаемую величину. Коэффициент пропускания составляет несколько единиц или десятков. Более реальные величины фракционирования дает, если количество водорослей в более мелкой фракции превышает таковое в более крупной фракции (см. рис. 3Б и 4Б). Коэффициент пропускания в этих случаях близок к 1,0.

Предполагаемые (в исходных пробах) и реальные (в фильтрах) величины биомассы водорослей, полученные в опытах, представлены в таблице. Кроме того, в таблице приведены величины коэффициента фракционирования ($K_{\text{ф}}$) пико- и нанофитопланктона, под которым мы понимаем отношение биомассы всех водорослей в фильтрате к биомассе определенной фракции (пико- или нано-) в исходной пробе. Как видно из таблицы, величины $K_{\text{ф}}$, как для пико-, так и для нанофитопланктона, во многих случаях существенно отличались от единицы, причем варибельность значений $K_{\text{ф}}$ для пикофитопланктона (0,8-187,5) была выше, чем для нанофитопланктона (0,6-2,9). Большие значения $K_{\text{ф}}$ нанофитопланктона были получены на станциях с резким преобладанием микрофитопланктона (ст. 164-168, 186) в суммарной биомассе нано- и микрофитопланктона. Это было связано с тем, что значительная часть диатомовых водорослей, доминирующих по биомассе в микропланктоне, проходила сквозь сито 15 мкм (см. рис. 21 4А). Сходная картина наблюдалась для пикофитопланктона. Высокие величины $K_{\text{ф}}$ (>5) были получены в пробах, в которых доля пикофитопланктона от суммарной биомассы пико- и нанофитопланктона была крайне низка, что также было связано с пропусканием через фильтр водорослей с более крупными размерами клеток (>2 мкм), (см. рис. 1 и 3А).

Зависимости коэффициентов фракционирования нано- и пикофитопланктона от их относительной доли в биомассе фитопланктона представлены на рис. 5. Из рис. 5А видно, что при величине отношения $V_{\text{пико}} / (V_{\text{пико}} + V_{\text{нано}}) (V_{\text{пико}}^{\text{отн}}) > 10\%$ фракционирование проходит с высокой степенью надежности ($K_{\text{ф}} \approx 1,0$). В диапазоне величин $V_{\text{пико}}^{\text{отн}}$ от 1 до 10% разброс величин $K_{\text{ф}}$ возрастает, однако абсолютные значения этого коэффициента ($K_{\text{ф}} < 2$) позволяет отделять пикофитопланктон от остального фитопланктона с достаточной степенью надежности. При низких значениях $V_{\text{пико}}^{\text{отн}}$ (менее 1%) величины $K_{\text{ф}}$ оказываются недопустимо высокими, что свидетельствует о том, что биомасса водорослей в фильтрах представлена в основном водорослями нанофитопланктона.

Между коэффициентом фракционирования нанофитопланктона и величиной $V_{\text{нано}}^{\text{отн}} (V_{\text{нано}} / (V_{\text{нано}} + V_{\text{микро}}))$ также была получена обратная связь (см. рис. 5Б). При высоких значениях $V_{\text{нано}}^{\text{отн}}$ (40-90%) фракционирование нанофитопланктона дает надежные результаты. При величинах $V_{\text{нано}}^{\text{отн}} = 5 - 20\%$ $K_{\text{ф}}$ составлял около 2,0, что приводило к переоценке роли нанофитопланктона в фитоценозе. Низкие значения $K_{\text{ф}}$ (0,6-0,8), по всей вероятности, были обусловлены задержанием или разрушением части клеток нанофитопланктона на сите 15 мкм (см. рис. 2). Из рис. 5 следует, что при переменном способе фильтрации как для пико-, так и для нановодорослей

Рис. 5. Зависимость коэффициента фракционирования пикофитопланктона для ядерных фильтров с диаметром пор 2 мкм (А) и нанофитопланктона для сита с ячейей 15 мкм (Б) от величин отношений $V_{\text{пико}} / (V_{\text{пико}} + V_{\text{нано}})$ и $V_{\text{нано}} / (V_{\text{нано}} + V_{\text{микро}})$ соответственно. $V_{\text{пико}}$, $V_{\text{нано}}$, $V_{\text{микро}}$ - величины углеродной биомассы пико-, нано- и микрофитопланктона

прохождение клеток более крупного размера сквозь поры оказывало большее влияние на $K_{\text{ф}}$, чем задержание и разрушение части клеток исследуемых фракций на фильтрующих материалах.

Очевидно, что попадание в фильтрат клеток более крупной фракции должно приводить к увеличению среднего объема клеток водорослей. На рис. 6 показано,

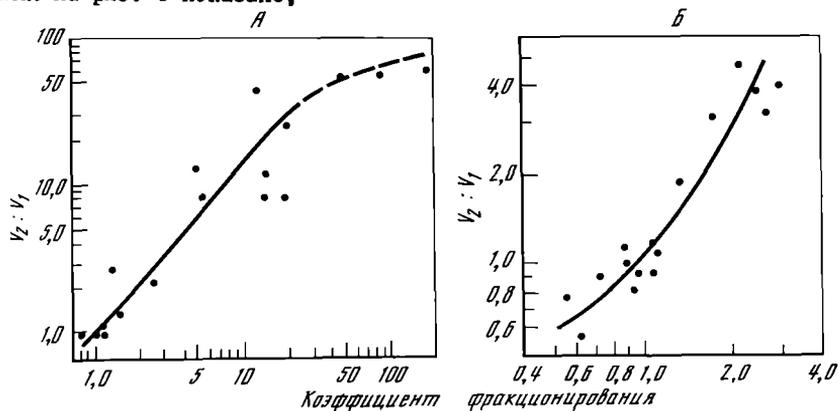
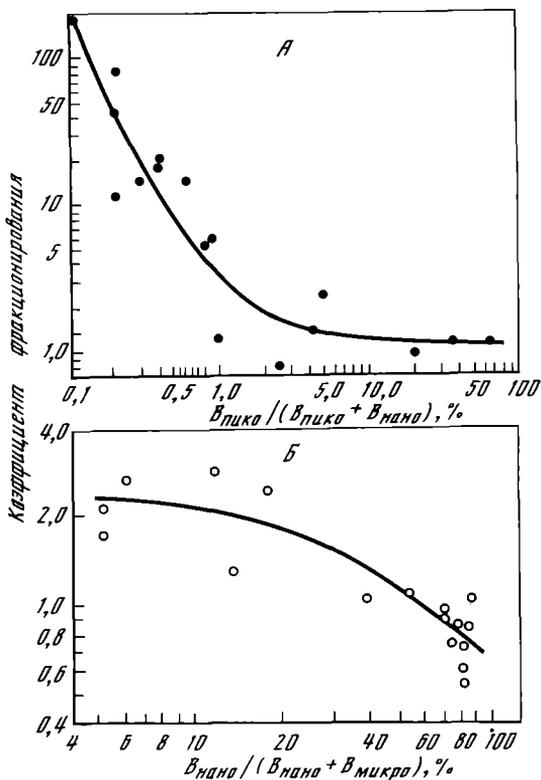


Рис. 6. Зависимость отношения $V_2:V_1$ от коэффициента фракционирования пикофитопланктона для ядерных фильтров с диаметром пор 2 мкм (А) и нанофитопланктона (Б) для сита с ячейей 15 мкм. V_1 - средний объем клеток пикофитопланктона (А) и нанофитопланктона (Б) на основании анализа размерного распределения их в исходных пробах; V_2 - средний объем клеток пикофитопланктона (А) и нанофитопланктона (Б) на основании анализа размерного распределения клеток фитопланктона в фильтратах 2 мкм (А) и 15 мкм (Б)

что степень искажения истинного среднего объема клеток определенной фракции находится в тесной зависимости от коэффициентов фракционирования. По оси ординат приведено отношение средних объемов клеток рассматриваемых фракций водорослей ($v_2:v_1$), рассчитанных на основании анализа их размерного распределения в исходной пробе (v_I) и в фильтрате (v_2). Для обеих фракций величина отношения v_2/v_1 оказалась примерно равной значениям K_{Φ} . Из этого следует, что степень искажения объема ($v_2:v_1$) практически также зависит от соотношения фракций в исходной пробе, как коэффициент фракционирования (см. рис. 5).

Таким образом, проведенные исследования показали, что итог фракционирования прежде всего зависит от размерного состава фитопланктона так как ядерные фильтры и сито пропускают клетки, заметно превышающие размер пор или ячеек. В итоге биомасса исследуемой фракции в фильтратах оказывается часто завышенной. Показано, что фракционирование дает надежные результаты, когда биомасса пикофитопланктона составляет не менее 10% от суммарной биомассы пико- и нанофитопланктона. Аналогичная величина для нанофитопланктона составляет примерно 30% от суммарной биомассы нано- и микрофитопланктона. В противном случае фракционирование приводит к заметному искажению представлений о размерной структуре фитоценоза. Из полученных результатов также следует, что альгологический контроль не обязательно проводить в фильтратах. Достаточно знать размерную структуру фитопланктонного сообщества в исходных пробах, чтобы иметь возможность оценить степень достоверности полученных структурно-функциональных характеристик разных фракций фитопланктона.

Хорошо известно, что при фильтрации происходит частичное разрушение клеток (Ведерников, Суханова, 1978; Herbland, Le Bouteiller, 1981; Бульон, 1988). Причем, влияние этого разрушения на результаты определения в фильтратах различных характеристик фитоценоза (первичная продукция, хлорофилл и т.д.) также зависит от размерного состава фитопланктона. Эти два фактора (прохождение клеток более крупного размера и их частичное разрушение) делает малоэффективным альгологический контроль при последовательном пропускании через каскад фильтров. Очевидно, чем больше используется фильтрующих материалов, тем больше должна быть вероятность возникновения артефактов. По мнению авторов, при фракционировании проб фитопланктона следует ограничиваться одним или двумя фильтрующими материалами при обязательном применении альгологического контроля за качеством фильтрации.

Л и т е р а т у р а

Бульон В.В. Влияние потерь при мембранной фильтрации на оценку величины первичной продукции//Экосистемы субантарктической зоны Тихого океана. М.: Наука, 1988. С. 132-136.

Ведерников В.И., Суханова И.Н. К методике определения численности фитопланктона с использованием ядерных фильтров//Океанология. 1979. Т. 19, № 4. С. 742-748.

- Допухин А.С., Крупаткина Д.К., Каменир Ю.Г. и др. Размерная структура микропланктона: метод фракционирования и аналитические возможности//Океанология. 1987. Т. 27, № 2. С. 338-343.
- Anderson G.G. Fractionation of phytoplankton communities off the Washington and Oregon coasts//Limnol. and Oceanogr. 1965. Vol. 10, N 3. P. 477-480.
- Berman T. Size fractionation of natural aquatic populations associated with autotrophic and heterotrophic carbon uptake//Mar. Biol. 1975. Vol. 33. P. 215-220.
- Fogg F.R.S. Picoplankton. Review lecture//Proc. R. Soc. Lond. 1986. Vol. B 228. P. 1-30.
- Furnas M.J. Community structure, biomass and productivity of size-fractionated summer phytoplankton populations in lower Narragansett Bay, Rhode Island//J. plankt. Res. 1983. Vol. 5, N 5. P. 637-655.
- Glover H.E., Smith A.E., Shapiro L. Diurnal variations in photosynthetic rates: comparisons of ultraphytoplankton with a larger phytoplankton size fraction//J. Plankt. Res. 1985. Vol. 7. N 4. P. 519-535.
- Herbland A., Le Bouteiller. The size distribution of phytoplankton and particulate organic matter in the equatorial Atlantic Ocean: importance of ultraseston and consequences//J. Plankt. Res. 1981. Vol. 3, P. 659-673.
- Iturriga R., Mitchell B.G. Chroococcoid cyanobacteria: a significant component in the food web dynamics of the open ocean//Mar. Ecol. Prog. Ser. 1986. Vol. 28. N 3. P. 291-297.
- Johnson P.W., Sieburth J.Mc.N. Chroococcoid cyanobacteria in the sea: a ubiquitous and diverse phototrophic biomass//Limnol. Oceanogr. 1979. Vol. 24. N 5. P. 928-935.
- Joint I.R., Pomroy A.J. Photosynthetic characteristics of nanoplankton and picoplankton from the surface mixed layer//Mar. Biol. 1986. Vol. 92, N 4. P. 465-474.
- Larsen U., Hagström. Fractionated phytoplankton primary production, exudate release and bacterial production in a Baltic eutrophication gradient//Mar. Biol. 1982. Vol. 67. P. 57-70.
- Malone T.C. The relative importance of net plankton and nanoplankton as primary producers in neritic and oceanic tropical waters//Limnol. Oceanogr. 1971. Vol. 16. P. 633-639.
- McCarthy J.J., Taylor W.R., Loftus W.E. Significance of nanoplankton in the Chesapeake Bay estuary and problems associated with the measurement of nanoplankton productivity//Mar. Biol. 1974. Vol. 24. P. 7-16.

- Murphy L.S., Haugen E.M. The distribution and abundance of phototrophic ultraplankton in the North Atlantic//Limnol. Oceanogr. 1985. Vol. 30, N 1. P. 47-58.
- Nalewaiko C., Garside C. Methodological problems in the simultaneous assessment of photosynthetic and nutrient uptake in phytoplankton as functions of light intensity and cell size//Limnol.Oceanogr. 1983.Vol. 28. P. 591-527.
- Paerl H.W., Mackenzie L.A. A comparative study of the diurnal carbon fixation patterns of nanoplankton and net plankton//Limnol.Oceanogr. 1977. Vol. 22. P. 732-738.
- Putt M., Prezelin B. Diurnal patterns of photosynthesis in cyanobacteria and nanoplankton in California coastal waters during 'el Nino'//J. Plankt. Res. 1985. Vol. 7. P. 779-790.
- Sheldon R.W. Size separation of marine seston by membrane and glass-fiber filters//Limnol. Oceanogr. 1972. Vol. 17. P. 494-498.
- Sheldon R.W., Sutcliffe W.H. Retention of marine particles by screens and filters//Limnol.Oceanogr. 1969. Vol. 14. P. 441-444.
- Smith J.C., Platt T., Li W.K.W. et al. Arctic marine photoautotrophic picoplankton//Mar. Ecol. Prog. Ser. 1985. Vol. 20. N 3. P. 207-220.
- Strathman R.R. Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma-volume//Limnol. Oceanogr. 1969. Vol. 12. P. 411-418.
- Stoekner J.G., Antia N.J. Algal picoplankton from marine and freshwater ecosystems: a multidisciplinary perspective//Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1986. Vol. 43. P. 2472-2503.
- Takahashi M., Bienfang P.K. Size structure of phytoplankton biomass and photosynthesis in subtropical Hawaiian waters//Mar. Biol. 1983. Vol. 76. P. 201-211.
- Wood E.J.P., Davis P.S. Importance of smaller phytoplankton elements//Nature (Lond.). 1956. N 177. P. 438-439.
- Yentsch C.S., Ryther T.H. Relative significance of the net phytoplankton and nanoplankton in the waters of Vineyard Sound//J. Cons. perman. int. explor. mer. 1959. Vol. 24, N 2. P. 231-238.

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ И ХЛОРОФИЛЛ
В ЧЕРНОМ МОРЕ В ЛЕТНЕ-ОСЕННИЙ ПЕРИОД

В.И. Ведерников

Основная задача исследований по первичной продукции в 7-м и 8-м рейсах нис "Рифт" заключалась в оценке ее величины в различных районах моря в начале летнего периода 1986 г. (20.V-29.VI) и в осенние месяцы 1985 г. (22.IX-8.XI). Особое внимание было уделено изучению продуктивности в глубоководных районах и в прибрежных водах Болгарии. Было выполнено 30 станций с определением первичной продукции в столбе воды, из них на 17 продукция измерялась в условиях *in situ*, а на остальных использовался хлорофильный способ расчета продукции. Изучение вертикального распределения хлорофилла "а" и оценка его среднего содержания в фотосинтетической зоне были проведены на 30 станциях.

Методика

Для определения первичной продукции и содержания хлорофилла "а" пробы воды отбирали 32-литровым батометром из пластика с верхних 5-7 горизонтов (обычно до глубины, превышающей относительную прозрачность в 5 раз).

Измерения первичной продукции проводили при помощи радиоуглеродной модификации скляночного метода. Для измерения продукции на определенном горизонте использовали две светлых и одну темную склянки объемом 275 мл. В каждую склянку перед началом экспозиции добавляли по 0,3-0,6 мл радиоактивной соды, меченой по углероду. Склянки экспонировали в течение второй половины светового дня (с полудня до заката солнца) в условиях *in situ* или в палубном инкубаторе.

При измерении продукции *in situ* склянки с пробами воды, взятой с разных глубин, прикрепляли к тросу с грузом на конце и опускали на те же горизонты. Серия крестовин со склянками экспонировалась обычно с освещенного солнцем борта судна. При использовании хлорофильного способа расчета продукции в столбе воды склянки с поверхностными пробами экспонировались в установленном на палубе аквариуме с проточной морской водой.

После окончания экспозиции содержимое склянок отфильтровывалось через чешские мембранные фильтры "Сынпор-5" с порами 0,6 мкм (7-й рейс нис "Рифт") или через фильтры "Сынпор-6" с порами 0,4 мкм (8-й рейс нис "Рифт"). Фильтры устанавливались в воронки с диаметром фильтрующей поверхности 2,0 см. Фильтрация проводилась под вакуумом с остаточным давлением 0,4-0,8 атм. После пропускания содержимого

склянок через фильтры последние промывались фильтрованной морской водой 4 раза (по 25-30 мл).

Фильтры после фильтрации помещали на сутки в эксикатор со свежепрокаленным силикагелем. После такого высушивания проводили счет активности фильтров на радиометре УИМ2-2 с блоком детектирования БДБ2-0242 и низковольтным торцовым счетчиком СБТ-10А. Время счета равнялось 15-30 мин в зависимости от активности фильтров. Два фильтра, полученные при фильтрации "параллельных" светлых склянок, обычно считали одновременно. Расчет продукции в столбе воды за день проводили по формуле:

$$C_{\Phi} = \frac{2C_K(r_{СВ} - r_T)\rho_0}{R_0\rho_1},$$

где C_{Φ} - дневная продукция, $\text{мгС}\cdot\text{м}^{-3}$ в день; C_K - общее количество углерода во всех формах углекислоты в воде, принятое равным $36000 \text{ мгС}\cdot\text{м}^{-3}$; $r_{СВ}$ и r_T - активность фильтров, полученная после экспозиции светлых и темных склянок; R_0 - исходная активность рабочего раствора изотопа, внесенная в склянки; ρ_0 - активность стандартного препарата в день определения R_0 ; ρ_1 - активность стандартного препарата в день определения $r_{СВ}$ и r_T .

Рабочий раствор меченого препарата готовили из заводского препарата $\text{Na}_2^{14}\text{CO}_3$ путем перегонки из него CO_2 в раствор слабой щелочи. Исходную активность рабочего раствора изотопа определяли на американском радиометре "Coruflow" при помощи сцинтилляционного счетчика с жидким сцинтиллятором. Калибровку использовавшегося в рейсе торцового счетчика проводили путем измерения активности серии мембранных фильтров с радиоактивным осадком на торцовом и сцинтилляционном счетчиках.

По результатам измерения продукции *in situ* на разных горизонтах для каждой станции строили кривую вертикального ее распределения. Площадь, ограниченная кривой, соответствовала продукции в столбе воды.

На некоторых станциях использовали косвенный (хлорофильный) способ определения продукции в столбе воды. На каждой из таких станций проводили измерения продукции в поверхностном слое (в палубном инкубаторе), концентрации хлорофилла "а" на различных горизонтах и относительной прозрачности (по диску Секки). По результатам последних определений рассчитывали величины относительной облученности (в диапазоне ФАР) на различных горизонтах (см. ниже). Световая кривая фотосинтеза (зависимость ассимиляционного числа от облученности) определялась при измерении продукции *in situ* на соседних станциях со сходными метеорологическими условиями и прозрачностью воды. При помощи этой или обобщенных (см. ниже) световых кривых, а также результатов измерения ассимиляционного числа (АЧ) в палубном инкубаторе

строили кривые вертикального распределения АЧ в абсолютных единицах. Сопоставление последних величин с кривыми вертикального распределения хлорофилла делало возможным проведение расчета величин первичной продукции на различных горизонтах и в столбе воды.

Сбор проб для определения содержания хлорофилла "а" проводили с тех же горизонтов, на которых измерялась первичная продукция. Пробы воды объемом 5-6 л фильтровали через фильтры "Сынпор-5" или "Сынпор-6" диаметром 60 мм. Перед началом фильтрации на них наносили слой углекислого бария из расчета 15-20 мг на 1 см² фильтрующей поверхности. Фильтры после экстракции, которую проводили сразу после окончания экспедиции, хранились в морозильной камере холодильника. Экстрагирование фильтров проводили 90%-ным раствором ацетона два раза в течение 30 мин. После каждого экстрагирования экстракт очищали от взвеси на центрифуге ЦДН-2 при 7-8 тыс. об/мин в течение 15 мин. и переливали в мерную пробирку. Общий объем экстракта составлял 10 мл. Спектр его пропускания записывали на самопишущем спектрофотометре СФ-18 в кюветках с рабочей длиной 2 см. Концентрацию хлорофилла "а" рассчитывали по формуле Джеффри и Хамфри (Jeffrey, Humphrey, 1975) для смешанного фитопланктона.

Кроме стандартных измерений первичной продукции и хлорофилла, в 7-м рейсе нис "Рифт" были проведены методические работы по сравнению задержания меченого фитопланктона крупно- и мелкопористыми фильтрами. Сравнивали результаты измерения первичной продукции в поверхностном слое при фильтрации проб через фильтры "Сынпор-5" (размер пор 0,6 мкм) и "Сынпор-6" (0,3 мкм). Результаты сравнения представлены в табл. I. Из табл. I видно, что потери первичной продукции при ис-

Т а б л и ц а I

Результаты сравнения величин первичной продукции в поверхностном слое (мгС·м⁻³ в день), полученных при фильтрации проб через мембранные фильтры "Сынпор" с размерами пор 0,6 мкм (С_{фп}) и 0,3 мкм (С'_{фп})

Показатель	Станции	N	Min	Max	M	σ
C' _{фп} :C _{фп}	мористые	6	5,8	12,3	-	-
	"	6	1,07	1,3	1,22	0,10
C' _{фп} :C _{фп}	прибрежные	9	12,9	53,2	-	-
	"	9	0,97	1,17	1,09	0,08

П р и м е ч а н и е. - число станций, на которых проводили сравнение; M - средняя арифметическая; σ - среднее квадратическое отклонение.

пользовании крупнопористых фильтров на мористых станциях (~20%) примерно такие же, какие отмечал В.В. Бульон (1988) в субантарктических

водах Тихого океана. На прибрежных станциях величина потерь при использовании фильтров "Сынпор-5" оказалась в 2 раза ниже (~10%). На основании результатов такого сравнения величины первичной продукции измеренные в 7-м рейсе нис "Рифт", умножали на поправочные коэффициенты 1,09 в прибрежных районах и 1,22 на мористых станциях. В районах свала глубин этот коэффициент принимали равным 1,14.

Как уже указывалось выше, гидрооптические измерения в 7-м рейсе и 8-м рейсе нис "Рифт" ограничивались измерениями относительной прозрачности по диску Секки (Н). Для определения зависимости между величинами Н и величинами показателя ослабления облученности в диапазоне ФАР (к) использовали результаты определения их в 6-м рейсе нис "Витязь" в различных районах Черного моря. Величины к осредняли для верхнего 30-метрового слоя (Возняк и др., 1986). На рис. 1 представлены результаты проведенного сравнения. Анализ полученной зависимости

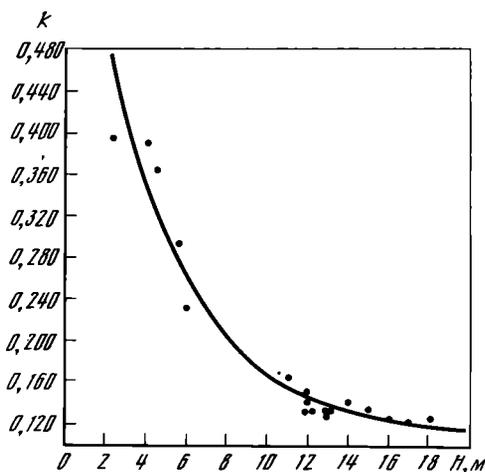


Рис. 1. Связь между относительной прозрачностью (Н) и показателем ослабления суммарной облученности в диапазоне ФАР (к)

2,0 (Егоров, 1974).

Кривую на рис. 1 применяли для определения показателя ослабления суммарной облученности в диапазоне ФАР (к). Расчет величины относительной облученности на различных горизонтах проводили по известной формуле:

$$E_z = E_0 e^{-kz},$$

где E_z - облученность на глубине z в процентах от подповерхностной облученности E_0 , принимавшейся за 100%.

Запись вертикальных профилей температуры проводилась при помощи комплекса "Зонд-батометр" С.Г. Поярковым или с помощью термобати-

ти показал, что с увеличением мутности вод величины Н уменьшаются относительно быстрее, чем к. Это приводит к непостоянству произведения кН в различных по прозрачности водах. Величина кН в наших исследованиях в мутных водах (Н = 2,5-7) составляла 1,1-1,6; в водах с умеренной прозрачностью (Н = 7-14) - 1,6-1,9; в прозрачных водах (Н = 14-18) 1,9-2,1. Такие величины соответствуют литературным данным. Произведение кН для мутных прибрежных вод оказалось равным 1,44 (Holmes, 1970), для умеренно-прозрачных вод Ла-Манша - 1,7 (Poole, Atkins, 1928), а для прозрачных морских вод

графа. С.Г. Поярков определял также на различных горизонтах эвфотической зоны содержание фосфатов; эти данные мы использовали для оценки условий минерального питания фитопланктона в различных районах моря.

Результаты

Результаты определения относительной прозрачности, первичной продукции, концентрации хлорофилла "а", ассимиляционного числа и глубин фотосинтетической зоны приведены в табл. 2. В ней же представлены результаты измерения для поверхностного слоя концентрации фосфатов (данные С.Г. Пояркова) и температуры. Ст. 136-161 (22.IX-8.XI) были проведены во время 7-го рейса нис "Рифт", а ст. 162-187 (20.V-29.VI) - во время 8-го рейса нис "Рифт". В большинстве исследованных районов (см. табл. 2) измерения проводили как в летнее, так и в осенние месяцы. Только на шельфе в районе Новороссийска (м. Дооб, ст. 160) и в северо-западном районе моря период исследований был ограничен только осенними месяцами.

Анализируя данные для поверхностного слоя (см. табл. 2), можно заключить, что первичная продукция в период исследований колебалась от 6 до 27 $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-3}$ в день в центральных районах моря, от 13 до 100 $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-3}$ в день в районах свала глубин и от 19 до 451 $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-3}$ в день на шельфе и в северо-западном районе. Аналогичным было распределение содержания хлорофилла "а" в поверхностном слое: 0,1-0,4 $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$ в центральных районах; 0,2-1,4 $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$ в районах свала глубин и 0,4-8,9 $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$ в шельфовых водах и в северо-западном районе.

Продукция в столбе воды ($C_{\text{фс}}$) изменялась от 90 до 1470 $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-2}$ в день (см. табл. 2). Большинство станций по величине этого показателя относится к мезотрофным водам с продукцией 100-500 $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-2}$ в день. Более высокие величины продукции (>500 $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-2}$ в день), свойственные эвтрофным водам, были получены только на некоторых станциях в прибрежных водах Болгарии.

Как видно из табл. 2, прибрежные районы оказались значительно продуктивнее центральных районов Черного моря. Полученные нами немногочисленные данные по району свала глубин у Мыскако (ст. 136, 161, 162, 187) дают возможность считать его мезотрофным ($C_{\text{фс}}=140-420 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-2}$ в день). Результаты сезонной съемки в прибрежных водах в районе Геленджика (Чеботарев и др., 1983) показали, что такой уровень первичной продукции характерен здесь для большей части года. Это утверждение противоречит карте первичной продукции в Черном море, составленной Ю.И. Сорокиным (1982) для августа-октября. В этой карте прибрежные воды у восточного побережья отнесены к эвтрофным с величиной продукции 1-2 $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-2}$ в день. Такие высокие величины в рассматриваемом районе наиболее вероятны в период зимне-весеннего цветения фитопланктона (Чеботарев и др., 1983).

Результаты измерения различных продукционных характеристик фитопланктона и некоторые другие
сопутствующие факторы

Район	Глу- бина, м	№ стан- ции	Широта (севе- рная)	Долгота (восто- чная)	Дата	По к а з а т е л ь ^{жжж}									
						C _{фп}	C _{фс}	C _{хп}	C _{хс}	AЧ _{max}	AЧ _c	H _ф	H	PO ₄	T, °C
I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Северо-восто- чный район, шельф	22	160	44°38'8	37°54'5	7.II	22,9	214*	0,62	0,62	3,7	1,6	22**	9,5	0,01	15,1
Северо-восто- чный район, свал глубин	250-650	162	44 35 0	37 40 6	20.05	27,0	342*	0,33	0,35	5,8	2,2	31	8	0,09	15,5
		187	44 36 2	37 38 6	29.06	17,4	413	0,17	0,34	6,7	1,8	44	11	0,30	22,1
		136	44 38 8	37 42 8	22.09	13,3	222*	0,31	0,37	3,5	0,8	60	16,5	-	18,0
		161	44 35 0	37 42 5	8.II	16,8	136	0,82	0,72	2,1	0,5	35	13,5	0,02	15,0
Восточный ци- клонический круговорот	~2000	186	43 26 8	35 58 2	27.06	14,4	384*	0,07	0,41	19,6	0,9	65	14,0	0,03	22,5
		137	43 28 4	36 02 8	26.09	7,0	126*	0,23	0,32	2,6	0,4	75	18,5	-	19,3
		158	43 26 7	36 00 0	4.II	5,9	92	0,26	0,23	2,2	0,6	70	16,0	0,06	12,8
Центральная конвергент- ная зона	~2000	182	43 15 7	33 58 6	17.06	11,6	338*	0,08	0,30	9,9	1,0	70	13,0	0,12	23,4
		138	43 15 5	34 00 2	29.09	8,5	144*	0,28	0,40	2,6	0,4	75	16,0	-	18,8
Западный цик- лонический круговорот	~2000	181	42 41 4	29 35 7	13.06	27,1	352*	0,13	0,23	13,5	1,7	60	13,0	0,13	21,6
		139	43 01 2	30 25 0	1.IO	11,4	200	0,36	0,45	2,7	0,5	70	17,5	-	20,0
		140	42 40 7	29 36 4	3.IO	11,3	281*	0,26	0,38	3,7	0,9	70	20,0	-	20,2
Прибрежье Бол- гарии, свал глубин	150-550	157	42 42 9	29 39 6	1.II	15,0	260*	0,33	0,29	4,4	1,2	70	15,5	0,07	14,4
		169	42 28 9	28 24 0	2.06	100,9	332	1,44	0,51	4,7	2,2	20	5,0	-	20,4
		184	42 35 8	28 33 3	20.06	35,2	343	0,30	0,52	7,7	1,8	24	5,0	0,21	22,9
		185	42 35 8	28 27 5	21.06	27,2	498	0,19	0,35	10,4	2,7	35	8,0	-	22,9
		150	42 38 5	28 21 3	21.IO	19,6	410*	0,62	0,47	2,9	1,1	70	14,5	0,03	15,3

Окончание табл. 2

I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Болгарский шельф	23-75	I66	42 28 8	27 38 2	28.05	451,4	1468*	8,90	7,31	3,4	1,0	13	2,8	0,28	19,4
		I67	42 24 4	28 00 0	30.05	83,1	507*	3,20	3,00	1,7	0,6	18	3,8	0,22	19,2
		I68	42 24 2	28 11 2	31.05	168,9	643	3,36	2,21	3,4	1,2	16	3,7	0,14	18,4
		I44	42 28 1	27 38 7	8.10	45,5	525*	0,64	1,27	6,1	1,4	26***	11,0	-	19,4
		I45	42 24 8	27 52 5	11.10	18,6	183*	0,46	0,47	3,6	0,9	38***	12,5	0,07	19,4
		I47	42 24 6	28 00 0	12.10	22,1	259	0,41	0,47	4,8	1,1	44	15,0	0,20	18,0
Северо-за- падный район	24-42	I56	43 08 6	27 59 2	29.10	51,4	306	1,58	1,46	3,2	1,0	21	6,5	-	13,6
		I52	45 17 4	29 59 5	24.10	137,1	460	2,61	2,67	5,0	1,1	15	4,0	0,21	13,0
		I53	45 39 9	31 16 0	26.10	32,4	177*	1,99	1,70	1,6	0,3	30	6,5	0,06	12,8
		I54	45 38 0	32 20 5	27.10	52,4	257*	1,96	1,74	2,6	0,7	20	7,5	0,06	10,5

*Измерения продукции *in situ*; на остальных станциях использовали хлорофильный способ расчета в столбе воды. **Указана глубина станций, на которых она меньше H_{ϕ} . *** $C_{\phi п}$ - первичная продукция в поверхностном слое, $mg \cdot m^{-3}$ в день; $C_{\phi с}$ - первичная продукция в столбе воды, $mg \cdot m^{-2}$ в день; $C_{хп}$ и $C_{хс}$ - концентрация хлорофилла "а" в поверхностном слое и среднее его содержание в слое фотосинтеза, $mg \cdot m^{-3}$; $A_{с max}$ и $A_{с}$ - максимальное в столбе воды и среднее для слоя фотосинтеза ассимиляционное число, $mg \cdot (mg \cdot \mu l^{-1} \cdot a)^{-1}$ в час; H_{ϕ} - толщина слоя фотосинтеза, м; N - относительная прозрачность, м; PO_4 - содержание фосфатного фосфора в поверхностном слое, $mg \cdot at \cdot l^{-1}$; T - температура поверхностного слоя, $^{\circ}C$.

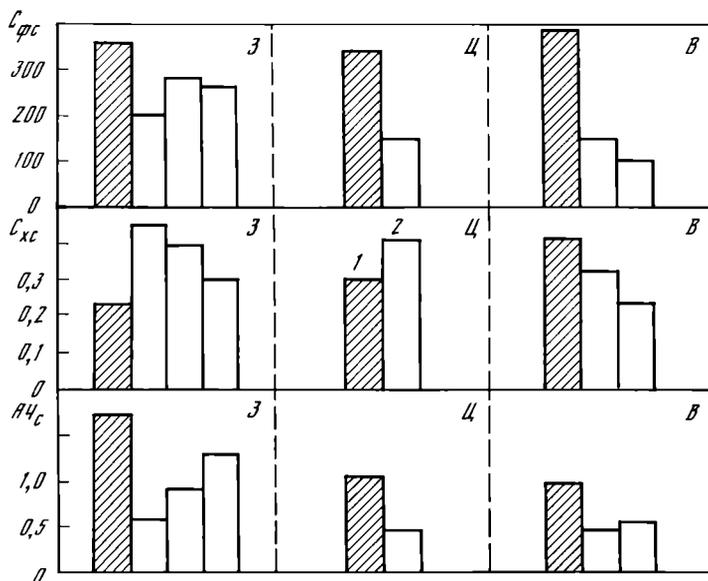
В прибрежных водах Болгарии можно выделить две зоны, различающиеся по величине первичной продукции. К первой зоне относятся непосредственно прилегающие к берегу шельфовые воды с глубинами 20–30 м. Эта зона является одной из самых продуктивных в Черном море с величинами продукции 480–1470 мгС·м⁻² в день в мае 1986 г. и 180–550 мгС·м⁻² в день в октябре 1985 г. (см. табл. 2). Следует отметить, что в мае 1984 г. величины продукции в этой зоне (Ведерников, 1987) оказались практически такими же, как и в мае 1986 г. Вторая зона включает, в основном район континентального склона (глубины 150–550 м). В отличие от первой зоны воды второй зоны были чисто мезотрофными с продукцией 330–500 мгС·м⁻² в день.

Распределение содержания хлорофилла "а" в прибрежных водах Болгарии в целом соответствовало распределению первичной продукции. Среднее содержание хлорофилла "а" в фотосинтетической зоне в высокопродуктивных шельфовых водах составляло 0,5–7,3 мг·м⁻³, в то время как в мезотрофном районе свала глубин оно уменьшалось до 0,3–0,5 мг·м⁻³ (см. табл. 2).

По уровню первичной продукции в столбе воды северо-западный район Черного моря в октябре 1985 г. оказался мезотрофным (см. табл. 2). Одной из причин относительно невысокой продукции при высоком содержании хлорофилла "а" в слое фотосинтеза ($\geq 1,7$ мг·м⁻³), по всей вероятности, были неблагоприятные погодные условия (низкая инсоляция) на всех трех станциях, проведенных в этом районе. Ст. 152, расположенная между устьем р. Дунай и о-вом Змеиный, оказалась продуктивнее ст. 153 (северная часть филофорного поля Зернова) и ст. 154 (вход в Каркинитский залив).

В летний период при высокой температуре и инсоляции мелководный северо-западный район должен быть значительно продуктивнее, чем в осенние месяцы. Такое предположение подтверждается высокими величинами продукции (0,5–1,6 гС·м⁻² в день), измеренными в этом районе Ю.И. Сорокиным (1962) в августе 1960 г. В апреле 1984 г. высокие величины первичной продукции (1,7 гС·м⁻² в день) были получены только в районе устья Дуная, в то время как в удаленных от берега районах продукция оказалась < 250 мгС·м⁻² в день (Ведерников, 1987).

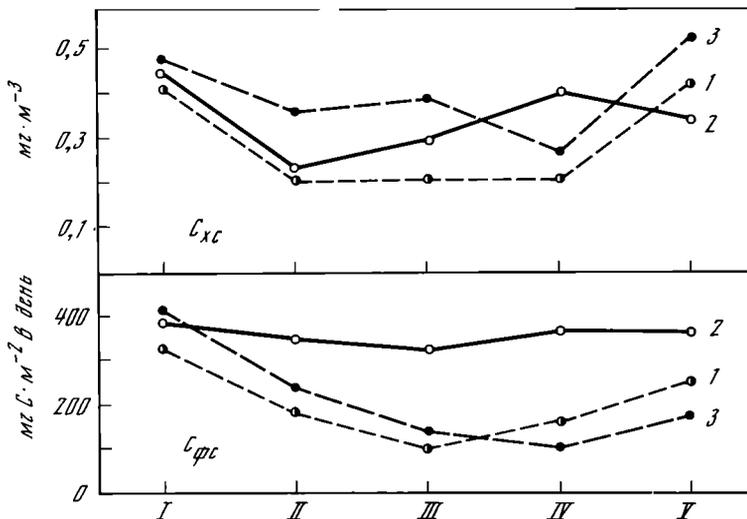
Удаленные от берега глубоководные районы Черного моря, как уже было сказано выше, в период исследований были мезотрофными. Из табл. 1 и рис. 2 видно, что первичная продукция в июне (340–380 мгС·м⁻² в день) в 1,4–3,5 раза превышала осенние величины этого показателя продуктивности экосистемы (90–280 мгС·м⁻² в день). Такое соотношение летних и осенних величин, по всей вероятности, часто нарушается. Так по данным Э.З. Финенко (1967), величины первичной продукции в западной халистазе в летние месяцы составляли 100–160 мгС·м⁻² в день, а в осенние – 120–210 мгС·м⁻² в день. Высокие величины первичной продукции в центральных районах моря (330–520 мгС·м⁻² в день) были получе-



Р и с. 2. Сравнение результатов измерения различных продукционных характеристик фитопланктона в западном циклоническом круговороте (3), центральной конвергентной зоне (4) и восточном циклоническом круговороте (B) в июне 1986 г. (1) и в сентябре-ноябре 1985 г. (2). $C_{фс}$ - первичная продукция в столбе воды, $мгС \cdot м^{-2}$ в день; $C_{хс}$ - среднее содержание хлорофилла "а" в слое фотосинтеза, $мг \cdot м^{-3}$; $AЧс$ - среднее для слоя фотосинтеза ассимиляционное число, $мгС \cdot (мг \text{ хл"а"})^{-1}$ в час

ны нами (Ведерников и др., 1980а) в сентябре и октябре 1980 г. Следует отметить, что по среднему содержанию хлорофилла "а" в зоне фотосинтеза июнь 1986 г. ($0,23-0,41 \text{ мг} \cdot м^{-3}$) и сентябрь-ноябрь 1985 г. ($0,23-0,45 \text{ мг} \cdot м^{-3}$) отличались друг от друга незначительно, в то время как максимальные и средние для слоя фотосинтеза ассимиляционные числа в июне были значительно выше, чем в осенний период (см. рис. 2 и табл. 2). Такое же соотношение максимальных ассимиляционных чисел в летние и осенние месяцы отмечалось неоднократно в различных районах Мирового океана в умеренных широтах (Ведерников, 1978).

Значительный теоретический и практический интерес представляет сопоставление величин первичной продукции ($C_{фс}$) и среднего содержания хлорофилла "а" в слое фотосинтеза ($C_{хс}$) в различных районах Черного моря. Результаты такого сопоставления, проведенного по данным 6-го рейса нис "Витязь" (Ведерников, 1987) и рейсов нис "Рифл", представлены на рис. 3. Из рис. 3 можно заключить, что, во-первых, с апреля по ноябрь величины $C_{фс}$ и $C_{хс}$ в глубоководных районах моря практически совпадают или отличаются не более чем в 2,5 раза, и, во-вторых,



Р и с. 3. Сравнение средних величин первичной продукции в столбе воды ($C_{\text{фс}}$) и содержания хлорофилла "а" в слое фотосинтеза ($C_{\text{хс}}$) для различных районов Черного моря (I–V). Измерения проводились: I – апрель–май 1984 г. (6-й рейс нис "Витязь"); 2 – май–июнь 1986 г. (8-й рейс нис "Рифт"); 3 – сентябрь–ноябрь 1985 г. (7-й рейс нис "Рифт"). Районы: I – свал глубин у побережья Болгарии; II – западный циклонический круговорот; III – центральная конвергентная зона; IV – восточный циклонический круговорот; V – свал глубин в районе Новороссийска

соотношение между величинами как $C_{\text{фс}}$, так и $C_{\text{хс}}$ в восточном и западном циклонических круговоротах может изменяться в зависимости от периода наблюдений. Сравнение наших результатов с литературными данными (Ведерников и др., 1980а; Берсенева и др., 1983) подтверждает тот же вывод.

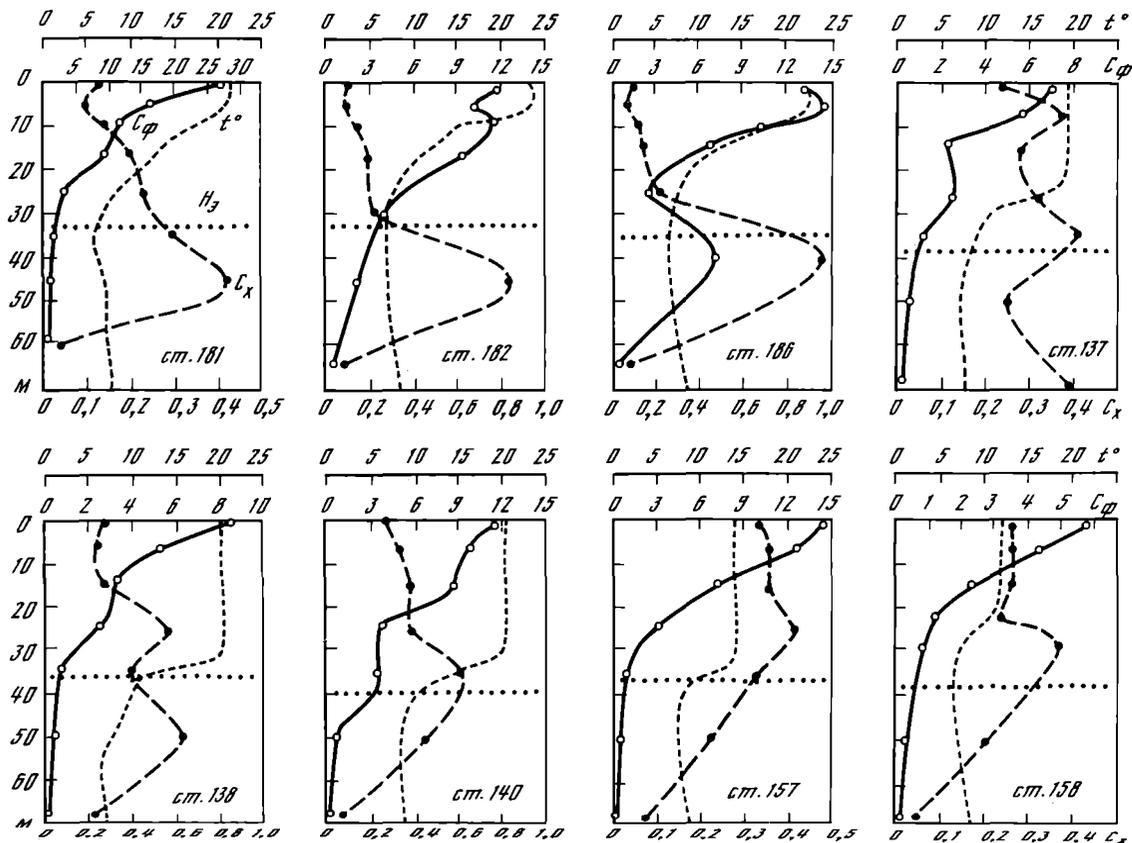
На рис. 3 обращает на себя внимание, что в западной халистазе содержание хлорофилла "а" и первичная продукция уменьшаются от берега к центру круговорота. Такая картина, являясь типичной для летнего периода, может меняться на обратную в зимний и ранневесенний периоды (Финенко, 1988а).

Следует отметить, что измеренные нами величины $C_{\text{фс}}$ (см. табл. 2) центральных глубоководных районах Черного моря в начале летнего периода и осенью (90–380 $\text{мгС}\cdot\text{м}^{-2}$ в день) в целом соответствуют уровню первичной продукции (100–500 $\text{мгС}\cdot\text{м}^{-2}$ в день), обнаруженному в этих районах в августе–октябре в начале шестидесятых годов (Финенко, 1982; Сорокин, 1982). Более низкие величины $C_{\text{фс}}$ (50–200 $\text{мгС}\cdot\text{м}^{-2}$ в день), определенные З.З. Финенко (1988б) в центральных районах моря в период с 30 августа по 18 сентября 1980 г., по всей вероятности, были связа-

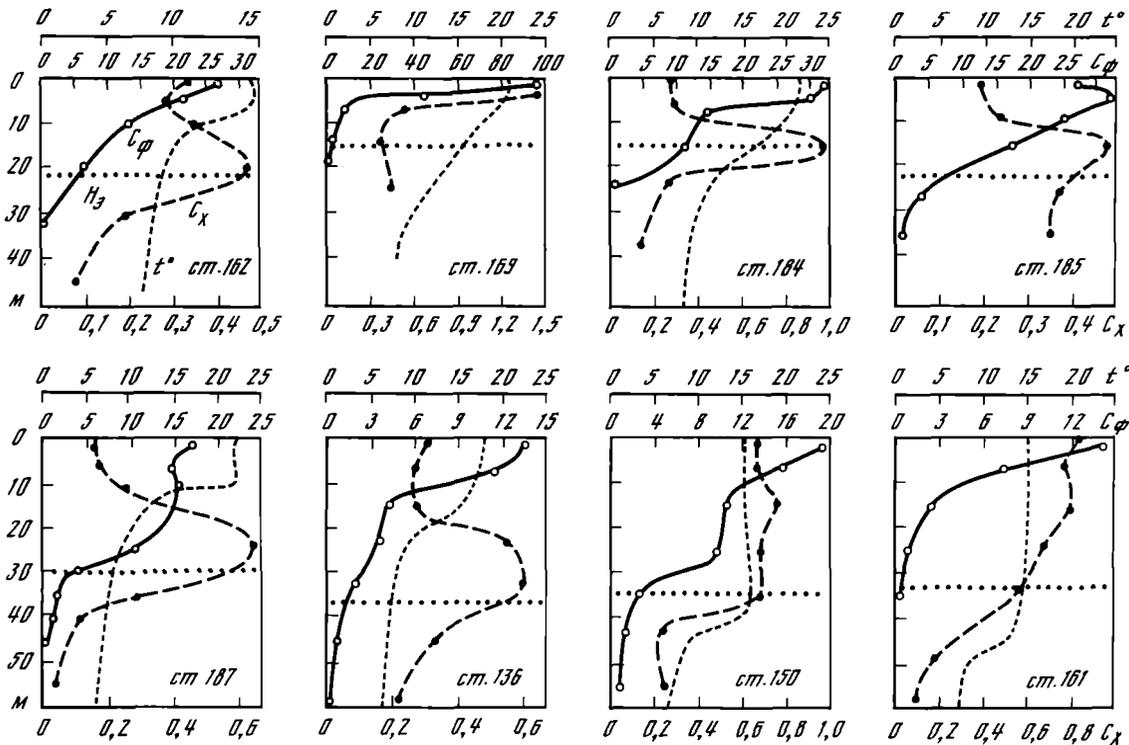
ны с аномально низким содержанием биогенных элементов во время этих исследований. Самые низкие величины первичной продукции для удаленных от берега глубоководных районов Черного моря были получены Т.М. Кондратьевой (1979) в июле и августе 1972 г. Они изменялись на большинстве станций от 40 до 160 мгС·м⁻² в день; при этом западная половина моря была продуктивнее восточной. Д.К. Крупаткина (1988) и З.З. Финенко (1988б) считают, что позднелетний период является наименее продуктивным в году. Такой точке зрения соответствуют очень низкие концентрации хлорофилла "а" в поверхностном слое (0,02-0,10 мг·м⁻³), обнаруженные Г.И. Берсеновой и др. (1983) в июле-августе 1978 г. на большинстве станций в глубоководных районах Черного моря.

Примеры кривых вертикального распределения содержания хлорофилла "а" (C_x) в центральных районах моря и в районах свала глубин представлены на рис. 4 и 5. Из рисунков видно, что характер такого распределения зависел от районов и от времени наблюдений. В июне в халистазах и в центральной конвергентной зоне ниже термоклина (в слое 40-50 м) наблюдался четко выраженный максимум хлорофилла (см. рис. 4), который обуславливался скоплением на этих горизонтах диатомей *Nitzschia delicatula* и *N. seriata* (Ратькова, наст. сб.). В сентябре (ст. 137, 138) распределение C_x в слое фотосинтеза было более равномерным, причем отмечались два или три максимума. В октябре (ст. 140) и ноябре (ст. 157, 158) был зарегистрирован только один слабо выраженный максимум C_x , располагавшийся в термоклине или выше его. Тенденция к подъему глубинного максимума хлорофилла к поверхности при переходе от летнего периода к зимнему отмечалась ранее в Черном море В.И. Ведерниковым и др. (1983). Аналогичная картина прослеживалась нами в районе свала глубин (см. рис. 5). Если в начале лета и сентябре максимум хлорофилла обычно обнаруживался в термоклине или ниже него (в слое 15-30 м), то в октябре и ноябре хлорофилл сосредоточивался в верхнем перемешанном слое, не образуя четко выраженных максимумов.

Вертикальное распределение первичной продукции в исследованных районах было тесно связано с прозрачностью воды. Толщина фотосинтетического слоя (H_{Φ}) в центральных районах моря изменялась от 60 до 75 м (см. табл. 2). По литературным данным, величины H_{Φ} в удаленных от берега районах Черного моря поздней весной, летом и осенью составляют 50-70 м (Сорокин, 1964; Финенко, 1967; Ведерников и др., 1980а; Ведерников, 1987). Относительная прозрачность (Н) во время наших исследований в восточном и западном циклонических круговоротах была довольно высокой (14-20 м). В прибрежных водах Болгарии и в северо-западном районе прозрачность на большинстве станций уменьшалась до 3-8 м, а толщина слоя фотосинтеза - до 13-30 м (см. табл. 2). В районах свала глубин прозрачность воды и толщина фотосинтетического слоя изменялись в широком диапазоне (Н = 5-17 м; H_{Φ} = 20-70 м). Отношение



Р и с. 4. Вертикальное распределение первичной продукции (C_p , $\text{мгС}\cdot\text{м}^{-3}$ в день), концентрации хлорофилла "а" (C_x , $\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}$) и температуры (t , $^{\circ}\text{C}$) в центральных районах моря в июне 1986 г. (ст. 181-186), сентябре-октябре 1985 г. (ст. 157, 158). H_e - нижняя граница эвфотической зоны.



Р и с. 5. Вертикальное распределение первичной продукции (C_ϕ , $\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}$ в день), концентрации хлорофилла "а" (C_x , $\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}$) и температуры (t , $^{\circ}\text{C}$) в районах свала глубин в мае-июне 1986 г. (ст. 162-187), сентябре 1985 г. (ст. 136), октябре 1985 г. (ст. 150) и ноябре 1985 г. (ст. 161). H_3 - нижняя граница эвфотической зоны.

H_{ϕ}/H варьировало обычно от 4,0 до 4,7 на мористых станциях и от 3,6 до 5,0 – на прибрежных станциях и в районе свала глубин.

Вертикальные профили первичной продукции (C_{ϕ}) в центральных глубоководных районах (см. рис. 4) и в районе свала глубин (см. рис. 5) были более однообразными по сравнению с кривыми вертикального распределения хлорофилла. Максимальные величины C_{ϕ} наблюдались в верхнем 10-метровом слое, причем световое угнетение продукции у поверхности не обнаруживалось или было выражено слабо. Слой интенсивного фотосинтеза обычно ограничивался глубиной, до которой проникал 1% подповерхностной облученности в диапазоне ФАР (см. рис. 4, 5). Эта глубина рассматривалась как нижняя граница эвфотической зоны (H_{ϕ}). На более глубоких горизонтах обычно отмечали лишь незначительные величины C_{ϕ} . Следует отметить, что мощные глубинные максимумы хлорофилла, обнаруженные на ст. 181 и 182 на глубине 45 м, очевидно, находились при слишком низком уровне облученности, чтобы отразиться на форме кривых вертикального хода продукции (см. рис. 5). На ст. 186, напротив, более высокое положение максимума хлорофилла (40 м) привело к образованию вторичного максимума продукции, который был связан не со световым оптимумом, а с неравномерным распределением фитопланктона в слое фотосинтеза. Ранее подобное явление в центре восточного циклонического круговорота отмечали в октябре 1978 г. (Ведерников и др., 1980а).

Отсутствие вторичных пиков продукции на большинстве проведенных нами станций дает возможность считать, что вертикальный ход ее определяется, в основном, изменением удельной скорости фотосинтеза, в качестве показателя которой обычно рассматривают ассимиляционное число (АЧ). Кривые зависимости последнего от облученности называются световыми кривыми фотосинтеза.

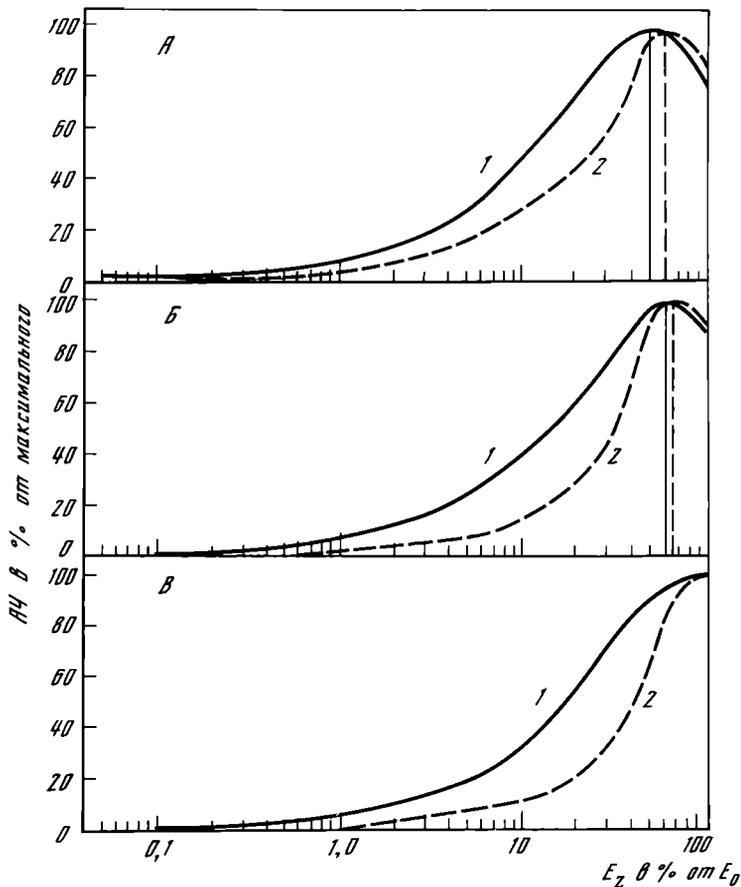
Для построения обобщенных световых кривых фотосинтеза использовал результаты 20 мористых и 28 прибрежных станций, проведенных в 7-м и 8-м рейсах нис "Рифт", а также в 6-м рейсе нис "Витязь" (22.04–31.05) и в 11-м рейсе нис "Академик Л. Орбели" (12.10–10.11.82). На этих станциях измерения первичной продукции в условиях *in situ* сопровождались определением подводной облученности в диапазоне ФАР (6-й рейс нис "Витязь") или оценкой относительной прозрачности при помощи диска Секки (11-й рейс нис "Академик Л. Орбели", 7-й и 8-й рейсы нис "Рифт"). Величины АЧ рассчитывали на основании результатов измерения первичной продукции и хлорофилла и нормировали по максимуму. Подводную облученность в 6-м рейсе нис "Витязь" определяли с помощью многоканального морского спектрофотометра и представляли в дневных дозах энергии, отнесенных к подповерхностной энергии (E_0) (Возняк и др., 1986). В остальных экспедициях расчет относительной облученности на различных горизонтах проводили с использованием эмпирической зависимости между относительной прозрачностью и показателем ослабления суммарной облученности в диапазоне ФАР (см. рис. 1).

После расчета относительной облученности и ассимиляционного числа для каждой станции строили световую кривую фотосинтеза. Эти кривые разбивали на шесть групп с учетом района исследований, сезона и погодных условий во время экспозиции склянок, а затем осредняли для каждой группы. Следует отметить, что такое осреднение для самых верхних слоев эвфотической зоны при солнечной погоде и переменной облачности проводили только для станций, на которых интервал между соседними горизонтами отбора проб был небольшим (1–3 м). На многих станциях, к сожалению, из-за недостаточно частого отбора проб горизонт с оптимальными световыми условиями для фотосинтеза был пропущен. Полученные таким образом обобщенные световые кривые фотосинтеза представлены на рис. 6.

Анализ кривых 1 и 2 на рис. 6А, построенных для мористых станций, показал, что при высокой и умеренной инсоляции выраженный в относительных единицах световой оптимум для весенне-летнего фитопланктона (40–60% от E_0) отличался незначительно от оптимума для осеннего фитопланктона (50–70% от E_0). Для прибрежных станций (см. рис. 6Б) это отличие оказалось еще менее выраженным: 50–70% от E_0 для весенне-летнего фитопланктона и 55–75% – для осеннего. Частичное совпадение этих оптимумов можно объяснить сезонной световой адаптацией фитопланктона. В.И. Ведерников и др. (1986) показали, что в Черном море как падающая радиация, так и оптимальная облученность для фотосинтеза, выраженная в энергетических единицах, в мае в 1,7 раза выше, чем в октябре. Такой одинаковый сезонный сдвиг обоих показателей, естественно, приводит к схождению световых оптимумов, выраженных в единицах относительной облученности.

Следует отметить, что, в отличие от световых оптимумов, восходящие части световых кривых 1 и 2 на рис. 6 не совпали даже частично. Возможная причина такого несовпадения заключается в более благоприятных условиях (выше устойчивость водного столба) для развития "теневого" флоры, адаптированной к низкой освещенности, в мае-июне, чем в октябре-ноябре. Кроме того, сезонная световая адаптация, возможно, слабо выражена для фитопланктона из слоя скачка плотности и более глубоких горизонтов. В таком случае низкая инсоляция осенью должна приводить к более резкому, по сравнению с весенне-летним периодом, световому "голоданию" фитопланктона в средних и нижних слоях эвфотической зоны. В пасмурные дни как в весенне-летний период, так и осенью наблюдался сдвиг световых кривых фотосинтеза вправо (см. рис. 6В), что говорит о световом "голодании" фитопланктона при низкой инсоляции даже в верхних слоях эвфотической зоны.

Из рис. 6А и 6Б видно, что в прибрежных водах в дни с высокой и умеренной инсоляцией нижняя граница фотосинтетической зоны была расположена при облученности, составлявшей менее 1% подповерхностной облученности. Эта пороговая облученность на мористых станциях составляла 0,05% для весенне-летнего и осеннего фитопланктона; в прибрежных



Р и с. 6. Осредненные зависимости ассимиляционного числа (АЧ) весенне-летнего (1) и осеннего (2) фитопланктона от относительной (% от поверхностной) облученности в диапазоне ФАР (E_z) в прибрежных и удаленных от берега районах моря при различных погодных условиях

А - безоблачно или переменная облачность, мористые станции;
 Б - безоблачно или переменная облачность, прибрежные станции;
 В - пасмурно или сплошная облачность: 1 - весенне-летний фитопланктон, мористые станции; 2 - осенний фитопланктон, прибрежные станции

водах ее величины были выше (0,1% для мая-июня и 0,6% для октября). Отсюда можно заключить, что как в удаленных от берега, так и в прибрежных районах черноморский фитопланктон способен к фотосинтезу и нижних горизонтах эвфотической зоны при очень низких величинах облученности. Такой вывод подтверждается результатами исследований, проведенных в глубоководных районах Черного моря в октябре 1978 г. (В дерников и др., 1980а).

Вертикальная и горизонтальная изменчивость величин $C_{\text{ф}}$ и $C_{\text{х}}$, кроме световых условий, определяется также условиями минерального питания. Из табл. 2 видно, что в начале летнего периода и в осенние месяцы концентрация фосфатов в поверхностном слое была низкой; она не превышала $0,13 \text{ мкг-ат.л}^{-1}$ в глубоководных районах моря и $0,30 \text{ мкг-ат.л}^{-1}$ в прибрежных водах. Примерно такие же концентрации фосфатного фосфора были обнаружены в этих акваториях в апреле и мае 1984 г. (Ведерников, 1987). По данным Ю.С. Чеботарева и др. (1983), содержание фосфатов в поверхностном слое северо-восточного района Черного моря в период с марта по ноябрь не превышала $0,2 \text{ мкг-ат.л}^{-1}$. Такой низкий уровень содержания фосфатов ($<0,3 \text{ мкг-ат.л}^{-1}$) лимитирует скорость роста фитопланктона в Черном море (Ведерников и др., 1980б) и удельную скорость фотосинтеза в умеренных и низких широтах Мирового океана (Ведерников, 1976).

Из сказанного выше вытекает, что в Черном море первичная продукция в верхних слоях эвфотической зоны, очевидно, большую часть года лимитируется дефицитом биогенных элементов, причем в удаленных от берега районах моря такое лимитирование выражено сильнее, чем в прибрежных водах. Встает вопрос, распространяется ли этот вывод на более глубокие слои эвфотической зоны? Для ответа на него по результатам 7-го и 8-го рейсов нис "Рифт" было проведено сравнение содержания фосфатов на отдельных горизонтах с измеренными на них относительными величинами первичной продукции ($C_{\text{ф}}^{\text{отн}}$). Последние выражались в процентах от максимальных значений для каждой станции. Результаты проведенного сравнения представлены в табл. 3. Сопоставление этой таблицы

Т а б л и ц а 3
Сравнение концентраций фосфатов (мкг-ат.л^{-1}) у нижней границы зоны фотосинтеза ($C_{\text{ф}}^{\text{отн}} < 10\%$) и в средних и верхних ее слоях ($C_{\text{ф}}^{\text{отн}} = 10 - 100\%$) в различных районах моря

$C_{\text{ф}}^{\text{отн}}, \%$	Р а й о н ы		
	Центральные	Шельф и над свалом глубин	Северо-западный
10-100	$0,09 \pm 0,06$	$0,15 \pm 0,10$	$0,10 \pm 0,06$
	$0,03 \pm 0,23$	$0,01 \pm 0,32$	$0,06 \pm 0,21$
<10	$0,71 \pm 0,20$	$0,21 \pm 0,09$	$0,08 \pm 0,03$
	$0,41 \pm 0,97$	$0,06 \pm 0,34$	$0,06 \pm 0,13$

П р и м е ч а н и е. В числителе - средние величины и средние квадратические отклонения, в знаменателе - пределы колебаний.

и табл. 2 дает возможность считать, что концентрация фосфатов в поверхностном слое достаточно хорошо отражает содержание их в верхних и средних слоях фотосинтетической зоны. Это делает вывод о лимитиро-

6.Зак.1859

вании первичной продукции в Черном море недостатком биогенов (см. выше) более обоснованным. В нижних слоях фотосинтетической зоны ($C_{\text{ф}}^{\text{ОТН}} < 10\%$) значительное содержание фосфатов ($0,4-1,0 \text{ мкг-ат.л}^{-1}$) было обнаружено только в центральных глубоководных районах Черного моря, что, очевидно, повышает вероятность образования в этих акваториях глубинных максимумов $C_{\text{х}}$ и $C_{\text{ф}}$. Сравнение рис. 4 и 5 подтверждает высказанное предположение. В районах свала глубин, в отличие от центральных районов моря, не было зарегистрировано ни на одной станции пиков хлорофилла и продукции глубже нижней границы эвфотической зоны (см. рис. 5). В глубоководных же районах (см. рис. 4) такие пики были обнаружены на ряде станций.

Л и т е р а т у р а

- Б е р с е н е в а Г.П., Ф р а н к Н.А., А п о н а с е н к о А.Д. Содержание хлорофилла "а" в планктоне Черного моря в период летней стратификации//Экология моря. 1983. № 12. С. 15-21.
- Б у л ь о н В.В. Влияние потерь при мембранной фильтрации на оценку величины первичной продукции//Экосистемы субантарктической зоны Тихого океана. М.: Наука, 1988. С. 132-136.
- В е д е р н и к о в В.И. Влияние факторов среды на величины ассимиляционного числа в природных популяциях морского фитопланктона. М.: Наука, 1976. С. 106-129 (Тр. ИО АН СССР).
- В е д е р н и к о в В.И. Сезонные изменения ассимиляционного числа морского фитопланктона//Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва. 1978. Т. 22. С. 18-31.
- В е д е р н и к о в В.И. Первичная продукция в Черном море весной 1984 г.//Современное состояние экосистемы Черного моря. М.: Наука, 1987. С. 105-118.
- В е д е р н и к о в В.И., В о з н я к Б., Х а п т е р Р. Сравнение вертикальных изменений скорости фотосинтеза фитопланктона и фотосинтетически активной радиации в Черном море в апреле-мае 1984 г. //Исследования экосистемы пелагиали Черного моря. М.: ИО АН СССР. КОЦ "Мировой океан", 1986. С. 180-197.
- В е д е р н и к о в В.И., К о н о в а л о в Б.В., К о б л е н ц - М и ш к е О.И. Особенности распределения первичной продукции и хлорофилла в Черном море осенью 1978 г.//Экосистемы пелагиали Черного моря. М.: Наука, 1980а. С. 105-117.
- В е д е р н и к о в В.И., К о н о в а л о в Б.В., К о б л е н ц - М и ш к е О.И. Сезонные изменения пигментов фитопланктона в прибрежных водах северо-восточной части Черного моря//Сезонные изменения черноморского планктона. М.: Наука, 1983. С. 66-84.
- В е д е р н и к о в В.И., С е р г е е в а О.М., К о н о в а л о в Б.В. Экспериментальное изучение зависимости скорости роста

- и фотосинтеза фитопланктона Черного моря от условий минерального питания//Экосистемы пелагиали Черного моря. М.: Наука, 1980б. С. 140-157.
- В о з н я к Б., Х а п т е р Р., В е д е р н и к о в В.И. Поступление фотосинтетически активной радиации в эвфотическую зону Черного моря в апреле-мае 1984 г.//Исследование экосистемы пелагиали Черного моря. М.: ИО АН СССР-КОЦ "Мировой океан", 1986. С. 198-221.
- Е г о р о в Н.И. Физическая океанография. Л.: Гидрометеиздат, 1974. 455 с.
- К о н д р а т ь е в а Т.М. Первичная продукция фитопланктона в Черном море//Комплексные исследования Черного моря. Севастополь: МИ АН УССР, 1979. С. 151-161.
- К р у д а т к и н а Д.К. Сезонная динамика первичной продукции разных размерных групп фитопланктона в поверхностном слое Черного моря//Тез. докл. III Всесоюз. конф. по морск. биологии, ч. 2. Севастополь, 1988. С. 21.
- С о р о к и н Ю.И. Продукция фитопланктона в Черном море//Докл. АН СССР. 1962. Т. 144. С. 914-917.
- С о р о к и н Ю.И. Продукция фитопланктона в Черном море//Изв. АН СССР. Сер. биол. 1964. № 5. С. 749-759.
- С о р о к и н Ю.И. Черное море. М.: Наука, 1982. 216 с.
- Ф и н е н к о З.З. Первичная продукция южных морей//Вопр. биоокеанографии. Киев: Наук. думка, 1967. С. 69-74.
- Ф и н е н к о З.З. Современные представления о продуктивности Черного моря//Тез. докл. III Всесоюз. конф. по морск. биологии, ч. 2. Севастополь, 1988а. С. 42.
- Ф и н е н к о З.З. Первичная продукция в летний период//Динамика вод и продуктивность планктона Черного моря. М.: ИО АН СССР-КОЦ "Мировой океан", 1988б. С. 315-322.
- Ч е б о т а р е в Ю.С., М о и с е е в Е.В., К о п ы л о в А.И. и др. Сезонные изменения биогенов и первичной продукции фитопланктона в прибрежной зоне Черного моря в районе Геленджикской бухты//Сезонные изменения черноморского планктона. М.: Наука, 1983. С. 84-91.
- H o l m e s R.W. The Secchi disk in turbid coastal waters//Limnol. and Oceanogr. 1970. Vol. 15, N 5. P. 688-694.
- J e f f r e y S.W., H u m p h r e y G.F. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c₁ and c₂ in higher plants, algae and natural phytoplankton//Biochem. und Physiol. Pflanz. 1975. Bd. 167, N 2. S. 191-194.
- P o o l e H.H., A t k i n s W.R.G. Photo-electric measurements of submarine illumination throughout the year//J. Mar. Biol. Ass. U.K. 1929. Vol. 16. P. 297-324.

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ
РАЗНЫХ РАЗМЕРНЫХ ГРУПП ФИТОПЛАНКТОНА ЧЕРНОГО МОРЯ

В.И. Ведерников, А.С. Микаэлян

В последние десятилетия появились многочисленные работы, посвященные изучению продукционных характеристик различных размерных фракций фитопланктона. Во многих районах Мирового океана было показано, что на долю ультрафитопланктона (<2–8 мкм) приходится основная часть первичной продукции и хлорофилла "а" (Takahashi, Bienfang, 1983; Myrnes, Naugen, 1985; Smith et al., 1985; Fogg, 1986 и др.). Сравнительно недавно появились первые работы по оценке вклада разных размерных фракций фитопланктона в суммарные величины хлорофилла и продукции в Черном море (Допухин и др., 1987; Стельмах, 1988).

Практически во всех проведенных ранее исследованиях применялось механическое разделение фитопланктона по фракциям путем фильтрации через фильтрующие материалы (фильтры или сита). При этом отсутствовал визуальный контроль за качеством разделения водорослей по фракциям, без которого трактовка полученных результатов вызывает определенные сомнения (Микаэлян, Ведерников, наст. сб.).

В настоящей работе приводятся результаты определения содержания хлорофилла "а" и величин первичной продукции в трех размерных фракциях черноморского фитопланктона с одновременным учетом количества водорослей в исследуемых фильтрах. Особое внимание уделялось сравнительной оценке таких эколого-физиологических показателей фитопланктона, как удельная скорость роста (μ) и ассимиляционное число (АЧ).

Материал и методика

Исследования проводились в различных районах Черного моря на 10 станциях во время 8-го рейса нис "Рифт" в мае-июне 1986 г. Номера этих станций указаны на рис. 1 и 2, а их координаты – в статье В.И. Ведерникова (наст. сб.). Фоновые биологические, гидрохимические (P-PO₄) и гидрофизические (T, °C) характеристики станций приведены в табл. 1.

Пробы отбирали 32-литровым пластиковым батометром с поверхности или с трех различных горизонтов эвфотической зоны. В пробах проводилось определение стандартными методами продукции и содержания хлорофилла "а" (Ведерников, наст. сб.). Эти же пробы использовали для оценки суммарной биомассы фитопланктона и разделения его по фракциям с использованием методов, подробно описанных в статье А.С. Микаэльяна и В.И. Ведерникова (наст. сб.). Для разделения природного сообщества водорослей на три фракции (пикофитопланктон – <2 мкм; нанофитопланк-

тон - 2-15 мкм; микрофитопланктон - >15 мкм) применялись ядерные фильтры с размером пор 2 мкм и нейлоновое сито с размером ячеек 15 мкм. В каждом из полученных фильтратов (<2 и <15 мкм) проводили оценки содержания хлорофилла "а" и биомассы фитопланктона (альгологический контроль). В последнем случае учитывали клетки данной фракции и клетки более крупных размеров, прошедшие в фильтрат. Водоросли, обнаруженные в фильтратах <2 мкм, рассматривали как пикофитопланктон. Разницу между количеством водорослей в фильтратах <15 и <2 мкм относили к нанофитопланктону, а разницу между биомассой водорослей в исходной пробе и в фильтрате <15 мкм - к микрофитопланктону.

Расчет содержания хлорофилла "а" в разных размерных фракциях проводили сходным образом на основании определения его в фильтратах и в исходных пробах методом лазерной спектрофлуориметрии. Для этого фильтраты (<2 и <15 мкм) и аликваты исходной пробы объемом 0,25-0,5 л пропускали через мембранные фильтры "Сымпор-6" с порами 0,4 мкм и диаметром фильтрующей поверхности 20 мм. Экстрагирование 90%-ным ацетоном проводили так же, как и при использовании стандартного метода определения хлорофилла (Ведерников, наст. сб.). Спектры флуоресценции экстрактов получали на лазерном спектрофлуориметре по методу, разработанному на кафедре квантовой радиофизики Физического факультета МГУ (Демидов и др., 1981). Для расчета относительного содержания хлорофилла в исходных пробах и фильтратах использовали параметр Φ_0 для неподкисленных экстрактов. Переход к абсолютным величинам концентрации хлорофилла "а" осуществлялся отдельно для каждого горизонта путем сопоставления результатов определения хлорофилла в исходной пробе при помощи метода лазерной спектрофлуориметрии и стандартного спектрофотометрического метода.

Следует отметить, что необходимость использования лазерной спектрофлуориметрии для измерения концентрации пигментов была обусловлена очень низким содержанием хлорофилла в фильтратах. Применение лазерного спектрофлуориметра позволило надежно определять концентрацию хлорофилла в таких прозрачных экстрактах, в которых запись спектров на самопишущем спектрофотометре СФ-18 невозможна.

Опыты по измерению продукции разных размерных фракций фитопланктона проводили с природной водой без префильтрации при помощи радиоуглеродной модификации скляночного метода (Ведерников, наст. сб.). Экспозиция склянок проводилась в течение второй половины светового дня в условиях *in situ* или в проточном палубном инкубаторе. На каждом горизонте экспонировались 6 светлых и 3 темных склянки объемом 275 мл. После экспозиции контрольные склянки (2 светлых и 1 темная) сразу фильтровали через мембранные фильтры "Сымпор-6" с диаметром фильтрующей поверхности 20 мм для определения продукции в исходной пробе. Оставшиеся 6 склянок каждой серии подвергали фракционированию путем фильтрации содержимого их с небольшой скоростью (по каплям) через ядерные фильтры с порами 2 мкм (2 светлых и 1 темная склянки) и через си-

то с ячеей 15 мкм (тоже 2 светлых и 1 темная склянки). Полученные фильтраты (<15 и <2 мкм) с мечеными водорослями фильтровали так же, как и контрольные склянки (через фильтры "Синпор-6").

Активность фильтратов с радиоактивным осадком определяли дважды. Предварительные измерения проводили на борту судна через 1-2 дня после опыта на радиометре УИМ2-2 с низковольтным торцовым счетчиком СБГ-10А. После окончания рейса счет активности фильтров повторяли на американском сцинтилляционном радиометре "Coulflow". Фильтры при этом погружали во флаконы со сцинтилляционной жидкостью ЖС-106. Результаты определения скорости фотосинтеза в исходных пробах и фильтратах, полученные на основании учета активности фильтров на торцовом и сцинтилляционном счетчиках, оказались практически одинаковыми. Следует отметить, что аналогично определению биомассы и хлорофилла в разных размерных фракциях (см. выше) активность фильтратов <2 мкм рассматривали как активность пикофитопланктона. Разницу между активностями фильтратов <15 мкм и <2 мкм относили к нанофитопланктону, а разницу между активностью водорослей в исходной пробе и в фильтрате <15 мкм - к микрофитопланктону.

Ассимиляционное число определяли путем расчета отношения между суточной продукцией за время экспозиции и содержанием хлорофилла μ в начале опыта.

Расчет скорости роста фитопланктона проводили на основании результатов параллельных измерений первичной продукции и биомассы фитопланктона по формуле Эппли (Eppley, 1972):

$$\mu = \frac{3,32}{t} \lg \frac{C_{\text{фит}} + C_{\text{ф}}}{C_{\text{фит}}},$$

где $C_{\text{фит}}$ - биомасса фитопланктона, выраженная в углероде, в начале опыта ($\text{мг С} \cdot \text{м}^{-3}$); $C_{\text{ф}}$ - продукция за 1 сут ($\text{мг С} \cdot \text{м}^{-3}$ в сутки), принимаемая равной величине продукции, измеренной при помощи радиоуглеродного метода, за день; t - длительность расчетного периода (1 сут).

Вычисленные по этой формуле величины μ означают число удвоений биомассы фитопланктона, выраженной в углероде, на определенном горизонте за 1 сут.

Результаты

Как уже указывалось выше, исследования проводились на четырех мостовых и шести прибрежных станциях. По биомассе фитопланктона и первичной продукции в поверхностном слое прибрежные воды оказались на порядок богаче удаленных от берега районов (табл. I). По концентрации хлорофилла "а" в поверхностном слое эта разница была еще более резкой (см. табл. I) в то время как средняя величина первичной продукции в столбе воды на прибрежных станциях ($707 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-2}$ в день) оказалась

всего в 2 раза выше аналогичной величины для мористых районов ($354 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-2}$ в день). По величине этого показателя большинство прибрежных станций относится к эвтрофным водам с величиной продукции $\geq 500 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-2}$ в день), а мористые станции – к типично мезотрофным водам ($340\text{--}390 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-2}$ в день).

Т а б л и ц а I

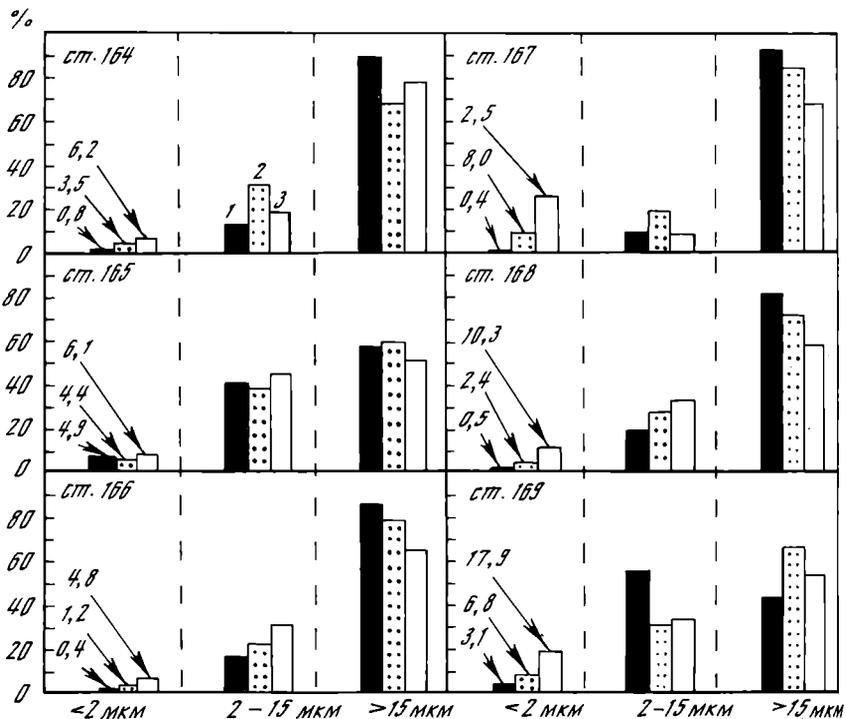
Сравнение различных структурно-функциональных характеристик фитопланктона и сопутствующих факторов в поверхностном слое на мористых и прибрежных станциях

Тип станции	Величина*	Показатель**							
		$C_{\text{фит}}$	C_x	$C_{\text{ф}}$	АЧ	μ	$\frac{C_{\text{фит}}}{C_x}$	PO_4	T, °C
Мористые	min	16,9	0,07	11,6	5,79	0,64	148	0,03	15,5
	max	48,1	0,33	27,1	13,70	0,92	253	0,13	23,4
	M	28,4	0,15	20,0	10,70	0,79	219	0,09	20,8
Прибрежные	min	230,0	1,44	83,0	1,73	0,34	67	0,09	18,4
	max	765,0	8,90	451,0	4,66	0,67	160	0,28	20,4
	M	409,0	4,57	189,0	2,87	0,52	98	0,18	19,0

*M – средняя арифметическая; min, max – пределы колебаний.

** $C_{\text{фит}}$ – биомасса фитопланктона, $\text{мг С} \cdot \text{м}^{-3}$; C_x – содержание хлорофилла "а", $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$; $C_{\text{ф}}$ – первичная продукция, $\text{мг С} \cdot \text{м}^{-3}$ в день; АЧ – ассимиляционное число, $\text{мг С} \cdot (\text{мг хл} "а")^{-1}$ в час; μ – скорость роста фитопланктона, сут^{-1} ; $C_{\text{фит}}/C_x$ – отношение углеродной биомассы фитопланктона к концентрации хлорофилла "а"; PO_4 – содержание фосфатного фосфора, $\text{мкг} \cdot \text{ат} \cdot \text{л}^{-1}$; T – температура, °C.

Резкие различия прибрежных и мористых станций по уровню продуктивности могли отразиться на размерном распределении фитопланктона. Для проверки этого предположения на рис. 1 и 2 представлено распределение по размерным фракциям углеродной биомассы фитопланктона ($C_{\text{фит}}$), содержания хлорофилла "а" (C_x) и первичной продукции ($C_{\text{ф}}$) в поверхностном слое для прибрежных и мористых станций. На рисунках обращает на себя внимание незначительная роль пикофитопланктона (<2 мкм) как в прибрежных, так и в открытых водах, хотя в последних она была несколько выше. Основное отличие рис. 1 и 2 заключается в соотношении нано- (2–15 мкм) и микрофитопланктона (>15 мкм). В прибрежных районах на большинстве станций ведущая роль (>50%) в фитоценозе принадлежит микрофитопланктону (см. рис. 1), в то время как в центральных районах моря роль микро-и нанофитопланктона примерно одинаковая (рис. 2). Отмеченные закономерности четко прослеживаются по средним величинам $C_{\text{фит}}$, C_x и $C_{\text{ф}}$ (табл. 2).



Р и с. 1. Относительный вклад (%) трех размерных фракций фитопланктона в суммарные величины углеродной биомассы (1), содержания хлорофилла "а" (2) и первичной продукции (3) в поверхностном слое на прибрежных станциях

Т а б л и ц а 2

Сравнение средних величин (в числителе) и пределов колебаний (в знаменателе) различных структурных и функциональных характеристик трех размерных фракций фитопланктона в поверхностном слое на мористых и прибрежных станциях

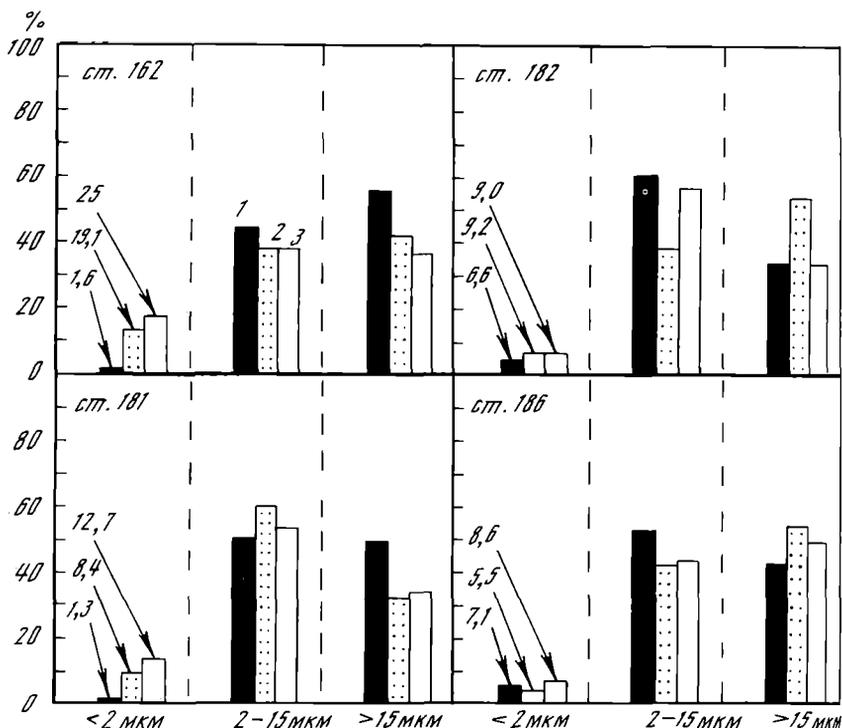
Показатель*	Тип станции	Ф р а к ц и и		
		< 2 мкм	2-15 мкм	>15 мкм
		3	4	5
C _{фит} , %	Мористые	$\frac{4,2}{1,3-7,1}$	$\frac{51,5}{44,4-60,2}$	$\frac{44,3}{33,1-54,0}$
	Прибрежные	$\frac{1,7}{0,4-4,9}$	$\frac{24,7}{8,4-38,8}$	$\frac{73,6}{42,0-91,2}$
C _х , %	Мористые	$\frac{10,6}{5,5-19,1}$	$\frac{44,4}{37,8-60,6}$	$\frac{45,1}{31,6-53,1}$

I	2	3	4	5
C_x , %	Прибрежные	<u>4,4</u> 1,2-8,0	<u>27,2</u> 18,4-38,6	<u>68,4</u> 57,0-78,1
C_ϕ , %	Мористые	<u>13,8</u> 8,6-25,0	<u>47,7</u> 38,4-56,8	<u>38,5</u> 34,0-49,1
	Прибрежные	<u>11,7</u> 4,8-17,9	<u>27,2</u> 7,9-44,0	<u>61,1</u> 49,9-76,5
$C_{\text{фит}}/C_x$	Мористые	<u>134</u> 12-313	<u>266</u> 171-383	<u>225</u> 150-366
	Прибрежные	<u>37</u> 5-74	<u>96</u> 36-299	<u>101</u> 66-122
АЧ, мгС·(мг хл "а") ⁻¹ в час	Мористые	<u>14,8</u> 7,6-21,5	<u>11,7</u> 5,8-14,8	<u>9,6</u> 5,0-14,6
	Прибрежные	<u>8,7</u> 2,4-14,4	<u>3,0</u> 0,7-5,0	<u>2,5</u> 1,5-3,8
μ , сут ⁻¹	Мористые	<u>2,1</u> 0,9-3,3	<u>0,8</u> 0,6-1,0	<u>0,7</u> 0,5-1,0
	Прибрежные	<u>2,5</u> 0,6-4,1	<u>0,7</u> 0,3-1,1	<u>0,5</u> 0,3-0,6

* $C_{\text{фит}}$, C_x и C_ϕ - относительный вклад различных размерных фракций в суммарные величины углеродной биомассы, содержания хлорофилла "а" и первичной продукции соответственно; $C_{\text{фит}}/C_x$, АЧ и μ - функциональные характеристики фитопланктона в абсолютных единицах. Обозначения см. рис. 1.

Из табл. 2 видно, что вклад как нано-, так и микрофитопланктона в суммарные величины всех трех рассматриваемых показателей ($C_{\text{фит}}$, C_x и C_ϕ) примерно одинаков для одного типа станций. Так, доля нанофитопланктона (2-15 мкм) в суммарных величинах $C_{\text{фит}}$, C_x и C_ϕ составляет 44-52% на мористых станциях и 25-27% на прибрежных. Для микрофитопланктона (>15 мкм) отмечено обратное соотношение этих величин: 38-45% для мористых станций и 60-75% - для прибрежных. На основании такого соотношения и увеличения первичной продукции в прибрежных водах (см. табл. 1) можно ожидать возрастание роли микрофитопланктона в фитоценозе в более продуктивных водах. Корреляционный анализ показал наличие прямых связей между $\lg C_\phi$ и долей микрофитопланктона в $C_{\text{фит}}$, C_x и C_ϕ (рис. 3). Значения коэффициента корреляции для этих связей (+0,75-0,77) оказались достоверными при высоких уровнях значимости. При повышении продукции в поверхностном слое в 50 раз (от 10 до 500 мг С·м⁻³ в день) доля микрофитопланктона в суммарных величинах $C_{\text{фит}}$, C_x и C_ϕ возрастала от 30-50% до 70-90%.

следует отметить, что на мористых станциях с продукцией в поверхностном слое $12-27 \text{ мг С м}^{-3}$ в день в микрофитопланктоне доминировала перидинеи *Euxisella cordata*, *E. compressa*, *Prorocentrum micans*.

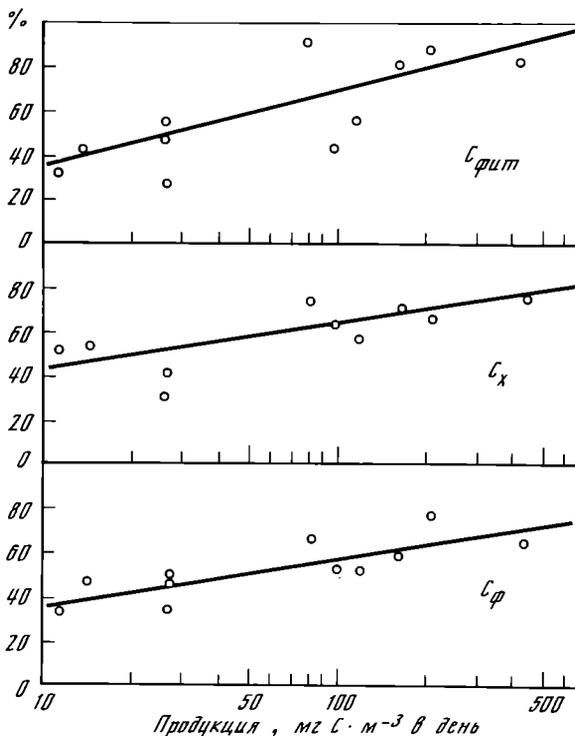


Р и с. 2. Относительный вклад (%) трех размерных фракций фитопланктона в суммарные величины углеродной биомассы (1), содержания хлорофилла "а" (2) и первичной продукции (3) в поверхностном слое на мористых станциях

На станциях, выполненных в прибрежных районах, с продукцией $83-451 \text{ мг С м}^{-3}$ в день микрофитопланктон был представлен преимущественно различными диатомовыми водорослями (*Rhizosolenia delicatula*, *R. alata*, *Nitzschia delicatissima*, *Chaetoceros* sp.).

Из рис. 1 и 2 видно, что вклад пикофитопланктона в суммарные величины трех различных показателей количественного развития фитопланк-

Р и с. 3. Относительный вклад (%) крупно-размерной (>15 мкм) фракции фитопланктона в суммарные величины углеродной биомассы фитопланктона ($C_{\text{фит}}$), содержания хлорофилла "а" ($C_{\text{х}}$) и первичной продукции ($C_{\text{ф}}$) в поверхностном слое при различных величинах последней (ось абсцисс)



тона был неодинаков. Доля пикофитопланктона на большинстве станций достигала максимальных величин в первичной продукции, а минимальных – в биомассе. Для крупной фракции (микрофитопланктона) наблюдалась обратная картина. Это указывает на резкие отличия значений эколого-физиологических показателей фитопланктона у разных размерных групп его. Действительно, из табл. 2 видно, что с увеличением размеров фракций фитопланктона от <2 до >15 мкм наблюдалось уменьшение средних показателей удельной скорости фотосинтеза ($AЧ$) в 1,5–3,5 раза, а скорости роста фитопланктона (μ) – в 3–5 раз. Отношение же биомассы фитопланктона к содержанию хлорофилла "а" ($C_{\text{фит}}/C_{\text{х}}$) возрастало при этом в 1,7–2,7 раза. Следует отметить, что более резко эти изменения были выражены в прибрежных водах.

В табл. 1 и 2 обращают на себя внимание большие отличия величин $AЧ$ и $C_{\text{фит}}/C_{\text{х}}$ на мористых и прибрежных станциях, проявившиеся как для отдельных размерных фракций, так и для суммарного фитопланктона. Несмотря на то, что прибрежные станции были продуктивнее мористых, величины $AЧ$ на последних оказались выше. Аналогичное соотношение средних величин было зарегистрировано для показателя $C_{\text{фит}}/C_{\text{х}}$. Величины μ на прибрежных и мористых станциях сильно не отличались; при этом у

пикофитопланктона на прибрежных станциях средняя величина этого показателя оказалась несколько выше, чем в удаленных от берега районах. В то время как для нано-, микро- и суммарного фитопланктона наблюдалась обратная картина. Из сопоставления пределов колебания величин (табл. 1, 2) можно заключить, что скорость роста фитопланктона была наименее вариабельной величиной из трех рассматриваемых эколого-физиологических показателей фитопланктона.

Изменение с глубиной роли различных размерных фракций фитопланктона было прослежено на трех мористых станциях, проведенных в центральных районах западного (ст. 181) и восточного (ст. 186) циклонических круговоротов, а также в центральной конвергентной зоне (ст. 182). Как видно из рис. 4 и табл. 3, на всех станциях на нижних горизонтах эвфотической зоны, за границу которой мы принимали 1% подповерхностной облученности в диапазоне ФАР, наблюдалось резкое увеличение абсолютных и относительных величин биомассы и содержания хлорофилла "а" пикофракции. Такое увеличение, сопровождаемое снижением скоростей роста (μ) и фотосинтеза (АЧ) у основания эвфотической зоны (табл. 4), приводило к более или менее равномерному распределению продукции пикофитопланктона в верхнем 40-метровом слое (рис. 4). Дене в суммарных величинах продукции при этом возрастала с глубиной (что особенно заметно на ст. 181) (см. табл. 3).

Абсолютные величины содержания хлорофилла нано-, микро- и суммарного фитопланктона обычно увеличивались с глубиной; для абсолютных величин биомассы (кроме ст. 186) аналогичного изменения обнаружено не было (см. рис. 4). На ст. 186 было зарегистрировано резкое возрастание суммарного фитопланктона и особенно его крупной (>15 мкм) фракции на глубине 41 м (см. рис. 4). Последнее было обусловлено массовым развитием в нижних слоях эвфотической зоны диатомеи *Nitzschia seriata*. На глубинах 0 и 15 м. на этой станции и на всех исследованных горизонтах на ст. 181 и 182 микрофитопланктон был представлен в основном различными видами перидиниевых водорослей (*Exuviaella cordata*, *E. compressa*, *Ceratium tripos* и др.). Пикофитопланктон в поверхностном слое и в слое с максимальными градиентами температуры состоял из эукариот и цианобактерий; у основания же эвфотической зоны были отмечены практически только цианобактерии. Таксономический состав нанофитопланктона остался неизвестным из-за специфики применявшегося метода количественной обработки проб (люминесцентная микроскопия).

На основании анализа табл. 3 можно заключить, что кривые размерного распределения трех непосредственно измеряемых показателей количественного развития фитопланктона ($C_{\text{фит}}$, $C_{\text{х}}$, $C_{\text{ф}}$) как на средних, так и на нижних горизонтах эвфотической зоны существенным образом отличаются друг от друга. Отсюда следует ожидать резких вертикальных изменений таких рассчитываемых эколого-физиологических показателей фитопланктона, как АЧ, μ и $C_{\text{фит}}/C_{\text{х}}$. Результаты определения их

Глубина, м

Р
Ц
С
К

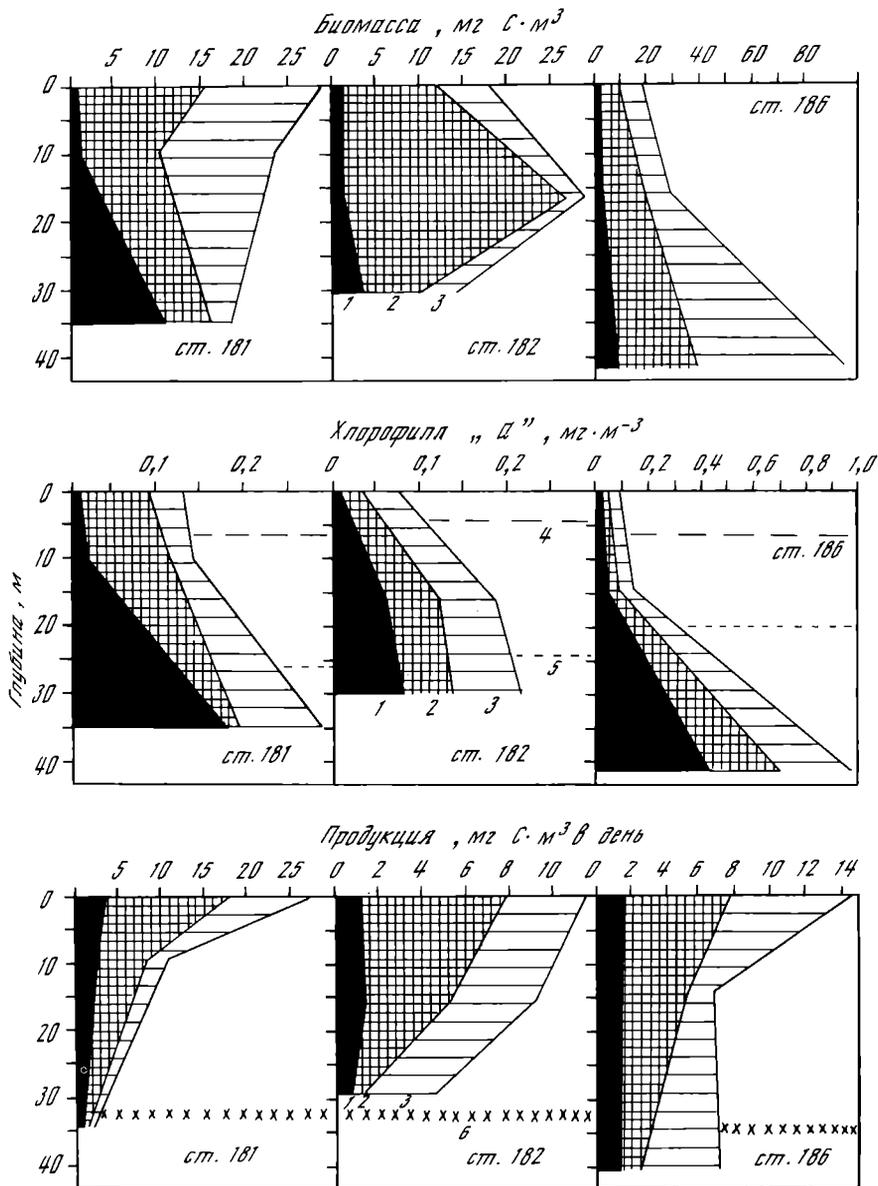


Рис. 4. Вертикальное распределение биомассы, хлорофилла и продукции пико- (1), нано- (2) и микрофитопланктона (3) на трех мористых станциях. 4 - верхняя граница термоклина; 5 - нижняя граница термоклина; 6 - нижняя граница эвфотической зоны

Т а б л и ц а :

Вертикальное распределение относительных значений углеродной биомассы ($C_{\text{фит}}$), содержания хлорофилла "а" (C_x) и первичной продукции (C_p) трех размерных фракций фитопланктона на мористых станциях. Значения даны в процентах от суммарных величин каждого показателя

Горизонт, м	Фракции, мкм	Ст. 181			Ст. 182			Ст. 186		
		$C_{\text{фит}}$	C_x	C_p	$C_{\text{фит}}$	C_x	C_p	$C_{\text{фит}}$	C_x	C_p
0	<2	1,3	8,4	12,7	6,6	9,2	9,0	7,1	5,5	8,6
	2-15	49,8	60,0	53,3	60,2	37,8	56,8	51,5	41,4	42,3
	>15	48,8	31,6	34,0	33,1	53,1	34,2	41,4	53,1	49,1
10-17	<2	5,4	11,5	19,3	3,7	33,4	13,6	4,5	24,1	18,0
	2-15	38,0	70,0	57,2	92,6	35,5	42,5	66,3	38,8	56,6
	>15	56,6	18,5	23,5	5,7	31,1	43,9	29,2	37,1	25,4
30-41	<2	59,6	59,4	61,7	19,1	38,9	13,4	7,4	42,8	17,0
	2-15	26,1	6,3	7,7	58,6	26,4	9,7	32,8	28,4	17,3
	>15	14,4	34,3	30,6	22,4	34,7	76,9	59,8	28,8	65,7

Т а б л и ц а

Результаты определения различных функциональных характеристик трех размерных фракций (<2, 2-15 и >15 мкм) и суммарного фитопланктона (Σ) на различных горизонтах на мористых станциях. Условные обозначения см. табл. I

Горизонт, м	Фракции, мкм	Ст. 181			Ст. 182			Ст. 186		
		АЧ	μ	$\frac{C_{\text{фит}}}{C_x}$	АЧ	μ	$\frac{C_{\text{фит}}}{C_x}$	АЧ	μ	$\frac{C_{\text{фит}}}{C_x}$
0	<2	20,4	3,26	37	9,6	0,90	173	21,5	1,02	313
	2-15	12,0	0,97	197	14,8	0,68	384	14,0	0,77	314
	>15	14,6	0,70	366	6,3	0,73	150	12,7	1,01	197
	Σ	13,5	0,92	237	9,9	0,71	241	13,7	0,89	253
10-17	<2	8,1	1,36	81	1,3	1,09	18	2,5	1,02	38
	2-15	4,0	0,73	94	3,8	0,19	426	4,9	0,29	347
	>15	6,1	0,24	529	4,5	2,21	19	2,3	0,29	160
	Σ	4,8	0,52	173	3,2	0,39	163	3,4	0,33	203
30-41	<2	0,55	0,18	64	0,47	0,27	36	0,16	0,22	16
	2-15	0,65	0,06	263	0,50	0,07	161	0,25	0,05	106
	>15	0,47	0,35	27	3,00	1,01	46	0,94	0,11	189
	Σ	0,53	0,18	63	1,40	0,37	72	0,41	0,10	91

для трех размерных фракций и для суммарного фитопланктона на различных горизонтах эвфотической зоны представлены в табл. 4. Из этой таблицы видно, что как для АЧ, так и для μ характерно резкое падение значений у основания эвфотической зоны; только на ст. 182 максимальные величины μ для пико- и микрофитопланктона отмечались в средних слоях эвфотической зоны. В поверхностном слое самые высокие значения μ и АЧ, как уже говорилось выше, были измерены у пикофитопланктона. У основания же эвфотической зоны максимумы этих показателей часто обнаруживались у микрофитопланктона (на ст. 181 - μ ; на ст. 186 - АЧ; на ст. 182 - АЧ и μ).

Из трех сравниваемых в табл. 4 эколого-физиологических показателей отношение $C_{\text{фит}}/C_x$ у разных размерных фракций фитопланктона было наименее предсказуемо. Наряду с ожидаемым падением этого показателя с глубиной были обнаружены случаи относительного его постоянства (у микрофитопланктона на ст. 186) или даже небольшого увеличения в середине или у основания эвфотической зоны (у пико- и нанофитопланктона на ст. 181). Следует отметить, что для суммарного фитопланктона на всех станциях было зарегистрировано закономерное уменьшение рассматриваемого показателя с увеличением глубины.

Обсуждение результатов

Одним из наиболее важных в методологическом отношении результатов проведенных исследований является заключение, что кривые размерных спектров хлорофилла, биомассы и продукции имеют сходную форму как для морских, так и для прибрежных станций (см. табл. 2). Это дает возможность по размерному спектру хлорофилла или продукции примерно характеризовать размерный спектр биомассы, которая является наиболее трудно определяемой характеристикой количественного развития фитопланктона. Анализ обзоров (Fogg, 1986; Stockner, Antia, 1986; Ратькова, 1988), посвященных пикофитопланктону, показал, что в одной трети исследований, в отличие от наших результатов, были обнаружены резкие различия между долями первичной продукции и хлорофилла пикофитопланктона в суммарных величинах этих показателей. В этих работах (Herbland, Le Bouteiller, 1981; Bergman et al., 1984; Probyn, 1985; Smith et al., 1985; Azov, 1986) доля хлорофилла в 2 раза и более превышала долю продукции. Основная причина такого расхождения, по всей вероятности, заключалась в том, что применявшаяся перечисленными авторами предварительная (перед экспозицией склянок) фильтрация проб приводила к резкому снижению фотосинтетической активности водорослей (Platt et al., 1983; Smith et al., 1985). Постфильтрация, применявшаяся нами, очевидно, дает более правильное представление о размерном распределении первичной продукции.

Сравнения размерного распределения хлорофилла, продукции фитопланктона и его биомассы немногочисленны из-за большой трудоемкости опреде-

ления последней. Фурнас (Furnas, 1983) и Ларсон и Хагстрём (Larsson, Hagström, 1982) нашли удовлетворительное сходство между кривыми размерного распределения биомассы, хлорофилла и продукции. Д.К. Крупикина и др. (1987) в тропических водах Атлантики не обнаружили такого сходства. В этих исследованиях биомасса фитопланктона в отличие от хлорофилла и продукции была сосредоточена в основном в крупных фракциях (11–20 и 20–50 мкм). Причина такого несоответствия, как справедливо считают авторы, заключалась в несовершенстве применяемых авторами метода счета пико- и нанофитопланктона.

Средние величины вклада пикофитопланктона в суммарные величины первичной продукции, хлорофилла "а" и биомассы фитопланктона составили в Черном море в период исследований 2–12% в прибрежных и 4–14% в центральных районах моря (см. табл. 2). Для различных районов Мирового океана эти величины изменяются от <0,1% до 90% с тенденцией увеличения в более теплых и олиготрофных водах (Fogg, 1986; Stocklin Antia, 1986; Микаэлян, 1987; Ратькова, 1988). Для Черного моря немногочисленные литературные данные о роли пикофитопланктона в фитоценозе противоречивы. Результаты микроскопического анализа черноморских проб фитопланктона (без фракционирования) соответствуют нашим данным. Так, во время 6-го рейса нис "Витязь" (апрель–май 1984 г.) величины вклада пикофитопланктона в суммарную сырую биомассу фитопланктона составляли на большинстве станций 0,01–11,5% (Суханова и др., 1987а, б). Близки к этим величинам данные Т.Н. Ратьковой (1988), исследовавшей распределение цианобактерий в Черном море в сентябре–октябре 1985 г. Она показала, что доля цианобактерий от суммарной сырой биомассы фитопланктона изменялась от 1 до 20% в центральных районах и от 0,02 до 6% на шельфе. Роль эукариотного пикофитопланктона была не велика (<1% от суммарной биомассы фитопланктона). В работах с использованием фракционирования были получены более высокие по сравнению с нашими величины вклада пикофитопланктона в первичную продукцию и хлорофилл. Для Севастопольской бухты они составили 20–40% (Стельмах, 1988), а для одной станции, проведенной летом 1984 г. в центре Черного моря – 40% (Лопухин и др., 1987). Не исключено, что такая важная роль пикофитопланктона в фитоценозе была связана в Севастопольской бухте с благоприятными условиями для развития мелких водорослей, а в центре Черного моря – с использованием А.С. Лопухиным и его соавторами специальной установки для последовательного фракционирования. Многократное прохождение водорослей с хрупкой оболочкой через различные фильтры на такой установке, вероятно, может приводить к их разрушению и накоплению обломков клеток, содержащих хлорофилл, в мелкоразмерных фракциях.

Литературные данные о роли нанофитопланктона в фитоценозе немногочисленны. Вклад среднеразмерной фракции фитопланктона (3–20, 3–35 или 5–30 мкм) в суммарные величины первичной продукции и хлорофилла изменяется в различных районах Мирового океана от 10 до 70% (Herbala

Le Bouteiller, 1981; Takahashi, Bienfang, 1983; Putt, Prezelin, 1985; Azov, 1986; Крупаткина и др., 1987). Наши данные соответствуют такому диапазону. Вклад нанофитопланктона в суммарные величины биомассы, хлорофилла и продукции составлял 8–39% в прибрежных водах и 38–61% в удаленных от берега районах моря (см. табл. 2). Из рис. 2 можно заключить, что в центральных районах Черного моря в период наших исследований (20.V–29.VI.86) нано- и микрофитопланктон были ведущими размерными группами в фитоценозе. Во время 6-го рейса нис "Витязь" (22.V–31.V.84) на большинстве морских станций, как и на прибрежных, ведущей размерной группой в фитоценозе был микрофитопланктон, составлявший 20–90% суммарной сырой биомассы (Суханова и др., 1987а, б). Роль нанофитопланктона во время этих исследований была значительно меньше (4–59%). Различия между размерными структурами фитопланктона, обнаруженными во время 8-го рейса нис "Рифт" и 6-го рейса нис "Витязь", были обусловлены, по всей вероятности, сезонными изменениями таксономического состава фитопланктона в весенне-летний период. Для северо-восточной части моря было показано, что в период с апреля по июнь происходит резкое увеличение доли мелких жгутиковых водорослей в суммарной биомассе фитопланктона (Ведерников и др., 1983б).

Из табл. 2 и рис. 3 видно, что в прибрежных районах с возрастанием продуктивности вод микропланктон становится главной размерной группой, определяющей уровень биомассы и продукции фитопланктона. Увеличение роли крупноразмерной фракции в фитоценозе мезотрофных и эвтрофных вод по сравнению с менее продуктивными водами неоднократно отмечалось различными авторами (Mombaerts, 1973; Larsson, Hagström, 1982; Li et al., 1983; Herbland et al., 1985; Крупаткина и др., 1987). Аналогичная картина обычно наблюдается во время "цветения" фитопланктона в мезотрофных водах (Parsons et al., 1970; Azov, 1986). В Черном море во время 6-го рейса нис "Витязь" на разрезах от высокопродуктивных вод прибрежья Болгарии в открытое море доля крупноразмерной фракции (>15 мкм) в суммарной биомассе уменьшалась с 93–96% до 19–86% (Суханова и др., 1987б). Описанную размерную перестройку фитоценоза различные авторы связывают как с адаптацией мелких форм фитопланктона к неблагоприятным условиям минерального питания (Bienfang, Takahashi, 1983; Пробун, 1985; Fogg, 1986), так и с более быстрой реакцией по сравнению с мелкими водорослями типичных представителей микрофитопланктона (диатомей) на возрастание содержания в воде питательных веществ (Azov, 1986).

Анализ табл. 3 и рис. 4 дает возможность считать, что в Черном море в период исследований спектры размерного распределения фитопланктона в верхних и нижних слоях эвфотической зоны резко отличались. Обнаруженное нами возрастание роли пикофракции в фитоценозе у основания этой зоны неоднократно отмечалось в различных районах Мирового океана (Herbland, Le Bouteiller, 1981; Li et al., 1983; Glover et al., 1985а, б) и в Черном море (Зайка, Яшин, 1984; Ратькова, 1988). Неко-

торые авторы (Fogg, 1986; Glover et al., 1985a) объясняют такую перестройку размерного состава фитопланктона тем, что цианобактерии и пиководоросли лучше адаптированы к интенсивности и качественному составу светового поля на больших глубинах эвфотической зоны, чем более крупные водоросли. Результаты наших исследований по изучению вертикальных изменений функциональных характеристик фитопланктона не дали однозначного ответа на этот вопрос (см. табл. 4). С одной стороны, в всех трех станциях у основания эвфотической зоны скорость роста у пикофитопланктона была выше в 3–4,5 раза чем у нанофитопланктона. С другой стороны, в слое 30–41 м максимальные величины как μ , так и АЧ что отмечались у микрофитопланктона. Массовое развитие диатомеи *Nitzschia seriata* на глубине 41 м на ст. 186 (см. рис. 4) сопровождалось относительно высокой (для низкой облученности) величиной АЧ, которая более чем в 2 раза превышала ассимиляционное число суммарного фитопланктона.

Для поверхностного слоя нами была обнаружена довольно четкая тенденция увеличения АЧ и μ с уменьшением размера фракций (см. табл. 2). В ряде исследований, проведенных в различных районах Мирового океана отмечалась такая же закономерность (Malone, 1971; Platt et al., 1983; Bienfang, Takahashi, 1983; Крупаткина и др., 1987). В других же работах, наоборот, АЧ пикофракции оказалось меньше, чем у более крупных размерных групп фитопланктона (Smith et al., 1985; Azov, 1986). Причина такого обратного отношения, возможно, заключалась в использовании в этих работах для фракционирования префильтрации, которая, как указывалось выше, часто приводит к снижению фотосинтетической активности водорослей, прошедших через ядерные фильтры с размером пор 2–3 мкм.

Для установления количественных зависимостей μ и АЧ от объема клеток необходимо установить степень искажения среднего предполагаемого размера клеток фракций при применявшихся методах фракционирования. В специальном исследовании (Микаэлян, Ведерников, наст. сб.) было показано, что отношение между реальным (полученным на основании анализа фильтратов) и предполагаемым средними объемами клеток определенной фракции примерно равно коэффициенту ее фракционирования ($K_{\text{ф}}$). Последняя величина вычисляется как отношение биомассы водорослей в фильтрате к биомассе фракционируемой размерной группы в исходной пробе. В табл. представлены величины $K_{\text{ф}}$ для других размерных фракций и степень искажения средних размеров и объемов клеток на мористых и прибрежных станциях. Из табл. 5 видно, что в удаленных от берега районах моря фракционирование давало более реальную картину размерного распределения фитопланктона, чем на прибрежных станциях. Для последних реальный средний размер клеток пикофракции в 3,3 раза превышал предполагаемый размер. На основании этого можно считать, что все сделанные выше заключения о роли пикофракции в фитоценозе в прибрежных водах в действитель

Т а б л и ц а 5

Сравнение ожидаемых (l_1 ; v_1) и полученных после фракционирования (l_2 ; v_2) средних размеров и объемов клеток пико- (<2 мкм), нано- (2-15 мкм) и микрофитопланктона (>15 мкм) на мористых и прибрежных станциях

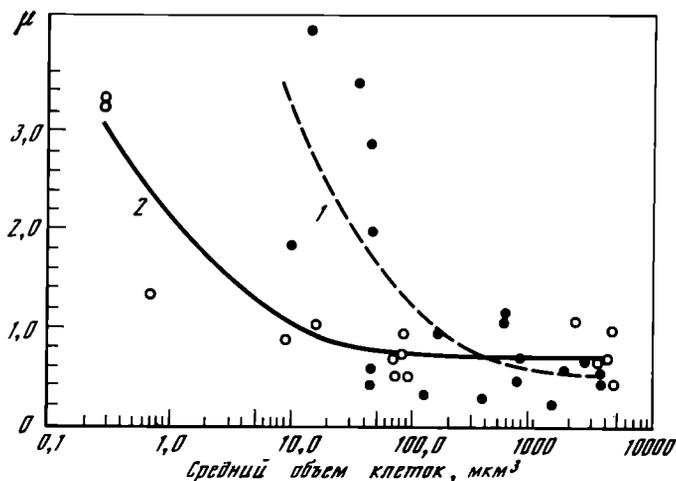
Тип станции	Фракции, мкм	П о к а з а т е л ь*						
		K_{Φ}	l_1	l_2	l_2/l_1	v_1	v_2	v_2/v_1
Мористые	<2	7,7 0,8-20	1,0 0,6-1,5	1,7 0,8-3,1	1,70	0,76 0,11-1,77	5,20 0,27-15,6	6,84
	2-15	0,8 0,6-1,0	5,8 5,5-6,5	5,3 5,1-5,7	0,91	104 87-144	80 69-97	0,77
	>15	-	19,2 16,2-20,6	19,2 16,2-20,6	1,00	3778 2223-4572	3778 2223-4572	1,00
Прибрежные	<2	61 11-188	1,2 1,1-1,2	3,9 2,7-4,4	3,25	0,87 0,70-0,9	32 10-45	36,8
	2-15	1,9 0,8-2,6	6,6 5,3-7,5	9,2 6,1-11,5	1,39	156 78-221	478 119-795	3,06
	>15	-	15,9 10,6-19,0	15,9 9,5-19,2	1,00	2285 623-3587	2345 448-3701	1,03

* K_{Φ} - коэффициенты фракционирования пикофитопланктона (<2 мкм) для ядерных фильтров с диаметром пор 2 мкм и нанофитопланктона (2-15 мкм) для сита с ячейкой 15 мкм; l_1 и v_1 - средний размер (мкм) и средний объем (мкм³) клеток во фракциях, рассчитанные на основании анализа их размерного распределения в исходных пробах; l_2 и v_2 - те же показатели, рассчитанные на основании анализа размерного распределения клеток в фильтрах. Для показателей K_{Φ} , l и v в числителе - средние величины, в знаменателе - пределы колебаний.

ности относятся к сумме мелкого (<5 мкм) нанофитопланктона и пикофракции. В меньшей степени это заключение применимо к мористым станциям, где реальный средний размер клеток пикофракции всего в 1,7 раза превышал предполагаемый. Искажение средних размеров клеток нанофитопланктона сравнительно невелико, хотя оно тоже оказалось больше в прибрежных водах, чем в центральных районах моря (см. табл. 5).

В отличие от стандартных работ по фракционированию в наших исследованиях применялся альгологический контроль, что позволило определить в каждом опыте реальные средние объемы клеток фитопланктона в различных размерных фракциях. Связь между этими величинами и скоростью роста водорослей (μ) в поверхностном слое для прибрежных и мористых станций показана на рис. 5. На нем обращают на себя внимание довольно высокие величины μ мелкого фитопланктона (2-4), что не противоречит литературным данным. В различных районах Мирового океана μ

пикофитопланктона изменяется от 0,15 до 8,9 (Stockner, Antia, 1986). Для культур мелких диатомей с объемом клеток 500–1000 мкм^3 З.З. Финнеко и Л.А. Ланская (1971) приводят величины μ от 3 до 3,5. У крупном фитопланктона ($>1000 \text{ мкм}^3$) в наших исследованиях скорость роста оказалась невысокой (0,3–1,1) как на прибрежных, так и на мористых станциях. Такие величины соответствуют скорости деления крупных перидиней ($\mu = 0,6\text{--}1,2$), измеренной в поверхностном слое Черного моря в октябре 1978 г. (Гутельмахер и др., 1980).



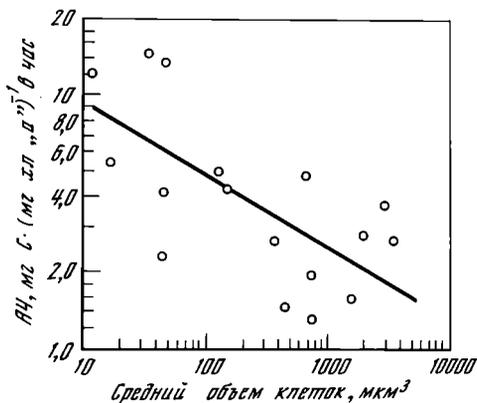
Р и с. 5. Зависимость скорости роста различных размерных фракций фитопланктона (μ) от среднего объема их клеток в поверхностном слое в прибрежных (1) и мористых (2) районах Черного моря

Следует отметить, что кривые зависимости скорости роста от объема клеток (см. рис. 5) сходны по форме с кривой теоретической зависимости скорости деления одноклеточных водорослей от их размера (Fogg, 1986). Такая теоретическая зависимость была рассчитана на основании величин потенциальной скорости поступления биогенов в клетку, определяемой отношением ее поверхности к объему.

Из сравнения кривых 1 и 2 на рис. 5 можно заключить, что у клеток с объемом 10–300 мкм^3 скорость роста на прибрежных станциях была выше, чем в отдаленных от берега районах моря. Такое различие можно объяснить более благоприятными условиями минерального питания фитопланктона в прибрежных водах (см. табл. I). В опытах с подкормками, проведенных в северо-восточном районе Черного моря, было показано, что добавки биогенов в поверхностные пробы приводят к увеличению скорости роста суммарного фитопланктона в несколько раз (Ведерников и др., 1980). Для клеток с объемом 300–5000 мкм^3 достоверных различий

между кривыми 1 и 2 на рис. 5 обнаружено не было, по-видимому, из-за небольшого числа дат и значительного разброса величин μ .

На рис. 6 показана зависимость АЧ различных фракций фитопланктона от реального среднего объема их клеток в поверхностном слое в прибрежных районах Черного моря. Коэффициент корреляции (r) для этой связи



Р и с. 6. Зависимость ассимиляционного числа различных размерных фракций фитопланктона (АЧ) от среднего объема их клеток в поверхностном слое в прибрежных районах Черного моря

в логарифмическом масштабе равен $-0,71$ и достоверен при высоких уровнях значимости. Для мористых станций аналогичная связь ($r = -0,36$) оказалась недостоверной, скорее всего из-за малого числа дат (12) и невысокой точности определения продукции и хлорофилла пикофракции. Следует отметить, однако, что Д.К. Крупаткиной с соавт. (1987) в олиготрофных водах Атлантики, в отличие от эвтрофных вод, также не удалось обнаружить достоверной связи АЧ с размерами фитопланктона. Не исключено, что в малопродуктивных водах при дефиците биогенов зависимость удельной скорости фотосинтеза и роста фитопланктона от его размерной структуры выражена слабее, чем в высокопродуктивных водах с благоприятными условиями минерального питания.

Из табл. 1 видно, что величины μ суммарного фитопланктона на прибрежных и мористых станциях отличались незначительно. Величины же АЧ суммарного фитопланктона (см. табл. 1) и его отдельных фракций (см. табл. 2) оказались на мористых станциях значительно выше, чем на прибрежных. Такое несоответствие в изменении АЧ и μ при переходе из центральных районов моря в прибрежные воды связано с резким возрастанием в последних удельного содержания хлорофилла в фитопланктоне и, соответственно, с уменьшением отношения $S_{\text{фит}}/C_x$ (см. табл. 1, 2). Аналогичное изменение этого эколого-физиологического показателя фитопланктона, связанное с улучшением условий минерального питания водорослей в продуктивных водах, обнаружил Эппли (Eppley, 1968) в Тихом океане. Отмеченная нами для поверхностного слоя тенденция увеличения удельного содержания хлорофилла в фитопланктоне с уменьшением

размера клеток водорослей (см. табл. 2) также подтверждается экспериментальными данными для культур морских планктонных водорослей (Берсенева, 1978). На отдельных мористых станциях такая зависимость нарушалась как в верхних (ст. 186), так и в нижних (ст. 181) слоях эвфотической зоны (см. табл. 4). Уменьшение в этих слоях отношения $C_{\text{фит}}/C_{\text{х}}$, четко проявившееся для суммарного фитопланктона на всех мористых станциях (см. табл. 4), наблюдалось ранее в Черном море в его северо-восточной части (Ведерников и др., 1983а) и вызывается, по всей вероятности, развитием теневого фитопланктона при низких величинах облученности.

В заключение следует сказать, что у авторов остались некоторые сомнения относительно того, насколько полно были исключены в проведенных исследованиях все возможные погрешности метода фракционирования. Так, в наших исследованиях, как и в других работах по фракционированию, не было проведено изучения возможного разрушения клеток при фильтрации, что теоретически могло приводить к искажению полученных результатов. Мы считаем, что такой процесс, если он и имел место, в большинстве случаев не был определяющим. Тем не менее наиболее правдоподобными нам кажутся величины, полученные с фракциями, в которых реальные и предполагаемые средние размеры клеток сильно не отличались. Необходимы дальнейшие исследования с использованием таких методов фракционирования, где наряду с альгологическим контролем будет проводиться оценка степени разрушения клеток при фильтрации. Настоящая же работа показала, что применение альгологического контроля при фракционировании позволяет более корректно определять функциональные характеристики различных размерных групп фитопланктона.

Л и т е р а т у р а

- Б е р с е н е в а Г.П. Функциональная адаптация фотосинтетической системы морских планктонных водорослей к условиям освещения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Севастополь: Ин-т биологии южных морей, 1978. 24 с.
- В е д е р н и к о в В.И., К о н о в а л о в Б.В., К о б л е н ц - М и ш к е О.И. Сезонные изменения пигментов фитопланктона в прибрежных водах северо-восточной части Черного моря//Сезонные изменения черноморского планктона. М.: Наука, 1983а. С. 66-84.
- В е д е р н и к о в В.И., Н е з л и н Н.П., З е р н о в а В.В. 0 количественном развитии мелких жгутиковых водорослей в прибрежных водах северо-восточной части Черного моря//Там же, 1983б. С. 34-56.
- В е д е р н и к о в В.И., С е р г е е в а О.М., К о н о в а л о в Б.В. Экспериментальное изучение зависимости скорости роста и фотосинтеза фитопланктона Черного моря от условий минерального питания//Экосистемы пелагиали Черного моря. М.: Наука, 1980. С. 140-157.

- Гутельмахер Б.Л., Ведерников В.И., Суханова И.Н. Фотосинтетическая активность массовых видов фитопланктона//Там же. С. 118-122.
- Демидов А.А., Баулин Е.В., Фадеев В.В. и др. Применение лазерной спектрофлуориметрии для измерений концентраций пигментов морского фитопланктона//Океанология. 1981. Т. 21, вып. 1. С. 174-179.
- Зайка В.Е., Яшин В.А. Люминесцирующая пиковзвесь (0,2-2,0 мкм) в олиготрофных водах Средиземного и Черного морей//ДАН СССР. 1984. Т. 275, № 6. С. 1514-1516.
- Крупаткина Д.К., Лопухин А.С., Каменир Ю.Г. Размерное распределение фитопланктона тропической Атлантики и его влияние на оценку первичной продукции и хлорофилла "а" в водах разной трофности//Океанология. 1987. Т. 27, № 3. С. 470-474.
- Лопухин А.С., Крупаткина Д.К., Каменир Ю.Г. и др. Размерная структура микропланктона: метод фракционирования и аналитические возможности//Там же. № 2. С. 338-343.
- Микаэлян А.С. Пикофитопланктон субантарктических вод Тихого океана//Там же. № 5. С. 818-825.
- Ратькова Т.Н. Цианобактерии в планктоне Черного моря//Журн. общ. биологии. 1988. Т. 49, № 1. С. 58-69.
- Степельмах Л.В. Вклад пикофитопланктона в первичную продукцию и содержание хлорофилла "а" в эвтрофных водах на примере Севастопольской бухты//Океанология. 1988. Т. 28, № 1. С. 127-132.
- Суханова И.Н., Георгиева Л.В., Микаэлян А.С. и др. Фитопланктон открытых вод Черного моря в поздневесенний период//Современное состояние экосистемы Черного моря. М.: Наука, 1987а. С. 86-97.
- Суханова И.И., Георгиева Л.В., Микаэлян А.С. и др. Фитопланктон болгарских прибрежных вод в поздневесенний период//Там же. 1987б. С. 97-104.
- Финенко Э.З., Ланская Л.А. Рост и скорость деления водорослей в лимитированных объемах воды//Экологическая физиология морских планктонных водорослей. Киев: Наук. думка, 1971. С. 22-50.
- Azov Y. Seasonal patterns of phytoplankton productivity and abundance in nearshore oligotrophic waters of the Levant Basin (Mediterranean)//J. Plankton Res. 1986. Vol. 8, N 1. P. 41-54.
- Berthman T., Azov Y., Townsend D. Understanding oligotrophic oceans: can the eastern Mediterranean be a useful model?//Marine phytoplankton and productivity: lecture notes on coastal and estuarine studies. V. 8. Eds. Holm-Hansen O., Bolis L., Gilles R. Berlin: Springer-Verlag. 1984. P. 101-112.
- Bienfang P.K., Takahashi K. Ultraplankton growth rates in a subtropical ecosystem//Mar. Biol. 1983. Vol. 76, N 2. P. 213-218.

- E p p l e y R.W. An incubation method for estimating the carbon content of phytoplankton in natural samples//Limnol. and Oceanogr. 1968. Vol. 13, N 4. P. 574-582.
- E p p l e y R.W. Temperature and phytoplankton growth in the sea//Fish. Bull. 1972. Vol. 70, N 4. P. 1063-1085.
- F o g g G.E. Picoplankton//Proc. R. Soc. Lond. 1986. Vol. B228, N 1250. P. 1-30.
- F u r n a s M.J. Community structure, biomass and productivity of size-fractionated summer phytoplankton population in lower Narragansett Bay, Rhode Island//J. Plankton Res. 1983. Vol. 5, N 5. P. 637-655.
- G l o v e r H.E., P h i n n e y D.A., Y e n t s c h C.S. Photosynthetic characteristics of picoplankton compared with those of larger phytoplankton populations in various water masses in the Gulf of Maine//Biol. Oceanogr. 1985a. Vol. 3. P. 223-248.
- G l o v e r H.E., S m i t h A.E., S h a p i r o L. Diurnal variations rates: comparison of ultraphytoplankton with a larger phytoplankton size fraction//J. Plankton Res. 1985b. Vol. 7, N 4. P. 519-535.
- H e r b l a n d A., L e B o u t e i l l e r A. The size distribution of phytoplankton and particulate organic matter in the Equatorial Atlantic Ocean: importance of ultraseston and consequence Ibid. 1981. Vol. 3, N 4. P. 659-673.
- H e r b l a n d A., L e B o u t e i l l e r A., R a i m b a u l t P. Size structure phytoplankton biomass in equatorial Atlantic Ocean//Deep-Sea Res. 1985. Vol. 32. P. 819-836.
- L a r s s o n U., H a g s t r ö m A. Fractional phytoplankton primary production, exudate and bacterial production in a Baltic eutrophication gradient//Mar. Biol. 1982. Vol. 67, N 1. P. 57-70
- L i W.K.W., S u b b a R a o D.W., H a r r i s o n W.G. et al. Autotrophic picoplankton in the tropical ocean//Science. 1983. Vol. 219, N 4582. P. 292-295.
- M a l o n e T.C. Diurnal rhythms in netplankton and nanoplankton a simulation ratios//Mar. Biol. 1971. Vol. 10. P. 285-289.
- M o m m a e r t s J.P. The relative importance of nanoplankton in the North Sea primary productivity//Br. Phycol. J. 1973. Vol. 8, N 1. P. 13-20.
- M u r p h y L.S., H a u g e n E.M. The distribution and abundance of phototrophic ultraplankton in the North Atlantic//Limnol. and Oceanogr. 1985. Vol. 30, N 1. P. 47-58.
- P a r s o n s T.R., L e B r a s s e u r R.J., B a r r a c l o u g h W.E. Levels of production in the pelagic environment of the Strait of Georgia, British Columbia: a review//J. Fish. Res. Board Canada. 1970. Vol. 27, N 7. P. 1251-1264.

- Platt T., Subba Rao D., Irwin B. Photosynthesis of picoplankton in the oligotrophic ocean//Nature. 1983. Vol. 301, N 5902. P. 702-704.
- Probyn T.A. Nitrogen uptake by size-fractionated phytoplankton populations in the southern Benguela upwelling system//Mar. Ecol. Progr. Ser. 1985. Vol. 22, N 3. P. 249-258.
- Putt M., Prezelin B. Diurnal patterns of photosynthesis in cyanobacteria and nanoplankton in California coastal waters during "el Nino"//J. Plankton Res. 1985. Vol. 7, N 6. P. 779-790.
- Smith J.G., Platt T., Li W.K.W. et al. Arctic marine Photoautotrophic picoplankton//Mar. Ecol. Progr. Ser. 1985. Vol. 20, N 3. P. 207-220.
- Stockner J.G., Antia N.J. Algal picoplankton from marine and freshwater ecosystems; a multidisciplinary perspective//Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1986. Vol. 43, N 12. P. 2472-2503.
- Takahashi M., Bienfang P.K. Size structure of phytoplankton biomass and photosynthesis in subtropical Hawaiian waters //Mar. Biol. 1983. Vol. 76, N 2. P. 203-211.

УДК 577.475:582.26(262.5)

СКОПЛЕНИЯ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ *Nitzschia* spp.
В ХОЛОДНОМ ПРОМЕЖУТОЧНОМ СЛОЕ ЧЕРНОГО МОРЯ

Т.Н. Ратькова, А.И. Копылов, А.Ф. Сажин,
М.В. Флинт

В мае-июне 1986 г. проведен 8-й рейс нис "Рифт". Работы проведены на станциях-полигонах, расположенных в наиболее характерных точках открытой части Черного моря, отличающихся гидрологическими характеристиками, и в частности глубиной залегания верхней границы сероводородной зоны. На каждом полигоне работы продолжались 2-3 дня. Выбор горизонтов осуществлялся по данным предварительного зондирования толщи вод комплексом Зонд-батометр (распределение температуры и солености) и по результатам визуального наблюдения распределения планктона и взвеси из погружаемого обитаемого аппарата "Аргус". На каждом полигоне были получены и обработаны пробы с 13-28 горизонтов (табл. I).

Пробы отбирали 32-литровым винипластовым батометром, батометрами комплекса Зонд-батометр и батометрами, установленными на ИОА "Аргус". Пробы для анализа крупноразмерной фракции фитопланктона получали из 32-литрового батометра и из батометров на "Аргусе". Сгущение проб проводили по методу обратной фильтрации на ядерных фильтрах с размером

© Т.Н. Ратькова, А.И. Копылов, А.Ф. Сажин, М.В. Флинт, 1989.

Характеристика полигонов

Станция	I62	I87	I86	I82	I8I
Дата	I9.Y	29.YI	26.YI	I5.YI	I1.YI
Слой об- лова	220 м	70 м	I25 м	I09 м	I33 м
Полигон	I		II	III	IY
Верхняя граница H ₂ S	I85-190 м		II0 м	II3-II5 м	I04-I06 м
Прозрач- ность	8 м		I4 м	I3 м	I3 м

Полигон I - свал глубин в районе Новороссийска, полигон II - центр восточной халистазы, полигон III - зона конвергенции течений к югу от Крыма, полигон IY - центр западной халистазы.

пор 1-2 мкм с последующей фиксацией формалином, нейтрализованным тетраборнокислым натрием (концентрация 1%). Нанофитопланктон и пикофитопланктон подсчитывали в тех же пробах, что и крупные водоросли, и в дополнительных пробах, собранных Зонд-батометром, концентрируя водоросли прямой фильтрацией на фильтрах с размером пор 0,17 мкм. Подсчет мелкого фитопланктона вели при помощи люминесцентного микроскопа ЛЮМАН-ИЗ по сигналам красной или оранжевой флуоресценции, а подсчет крупных клеток - в световых микроскопах "Эрговал" и "Люмипан". Более подробно методы сбора и обработки проб описаны в работе Ратьковой (1988). Видовое определение мелкоразмерной фракции фитопланктона в полевых условиях невозможно, так как требует применения электронной микроскопии. Поэтому нано- и пикофитопланктон считали по размерным группам.

В пробах взвеси, собранной батометрами, установленными на ПОА "Аргус", и состоящей из нитевидных частиц, определены соленость и содержание кислорода, проведен анализ бактериопланктона, наногетеротрофов, пико- и нанофитопланктона, обилие крупных водорослей. Микроскопическое изучение проб, полученных из слоя нитевидной взвеси, показало, что взвесь состоит из колоний трех видов рода *Nitzschia*.

На ст. I62 скопление было отмечено на глубине 3I-35 м с максимальной численностью клеток на глубине 3I,5 м. Скопление образовано единственным видом - *Nitzschia delicatula* Hasle. Численность этого вида достигала в скоплении 320 тыс. кл.л⁻¹, а биомасса - 640 мг.м⁻³. Более половины клеток находилось в состоянии деления. Суммарная биомасса остальных видов диатомовых составляла менее 20% в ядре скопления и достигала 35% в его нижней части. В ядре скопления *N. delicatula* зарегистрирована также небольшая биомасса пикофитопланктона и гетеротрофных криптонад (табл. 2). Максимум немногочисленной на

Таблица 2

Численность (N, кл.мл⁻¹) и биомасса (B, мг.м⁻³) разных компонентов планктона в слое скопления водорослей рода *Nitzschia*

№ ст.	Горизонт	B, мг.м ⁻³						B	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B	N
		I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12						
162	27	105	45	38	38	7	57	72	747	12	489	10	19	20	31	0	0	6,5	0,100
	31,5	640	0	165	49	37	21	73	927	24	746	8	25	25	44	0	0	13,0	0,200
	35	286	4	178	25	1	16	54	646	11	508	12	25	6	19	0	0	0,3	0,010
181	40	2	5	20	476	25	27	77	696	20	1271	1	1,6	4	13	0	0	65,0	1,500
	50	550*	40	53	103	15	23	128	836	30	2017	0,4	1,6	0	0	0	0	5,0	0,150
	57	9	60	55	12	0,1	7	71	692	2	122	0,2	0,4	4	5	0	0	1,0	0,025
182	30	0,2	0	0	140	8	45	52	514	9	468	6	16	11	32	2	11	37,0	1,006
	45	60	113	12	56	27	37	107	839	21	1160	7	5	7	20	0,1	0,2	52,0	1,114
	50	41	90	35	55	9	19	53	455	4	468	0,3	2	0	0	0	0	0,6	0,029
	56	26	28	6	24	0,5	5	67	537	2	163	0	0	0	0	0	0	0,6	0,029
186	34	0	0	3	59	12	32	137	1006	2	152	2	8	0	0	0	0	18,0	0,229
	38	30	420	11	124	31	57	154	1037	30	549	5	31	0	0	0	0	37,0	0,229
	41,5	2760*	506	30	39	35	28	116	828	20	685	3	7	65	161	0	0	12,0	0,143
	44	140	2139	265	407	4	11	119	785	16	1038	11	65	29	71	0	0	9,0	0,171
	50	81	213	1	40	3	5	210	994	5	305	0	0	0	0	0	0	2,0	0,057

I - *N. delicatula*, 2 - *N. seriata*, 3 - диатомовые водоросли, крупнее 20 мкм, кроме *Nitzschia* spp., 4 - перидиниевые водоросли, крупнее 20 мкм, 5 - фитопланктон, менее 2 мкм, 6 - фитопланктон от 2 до 20 мкм, 7 - бактериопланктон, 8 - зоофлагелляты, 9 - гетеротрофные динофлагелляты, 10 - гетеротрофные криптозоаны, 11 - амёбы, 12 - инфузории.

**N. delicatula* + *N. fraudulenta*.

этой станции *N. seriata* Cleve отмечен над слоем скопления *N. delicatula* на глубине 27 м. По сравнению с горизонтами, прилежащими к скоплению *N. delicatula* сверху и снизу, в ядре скопления наблюдалась повышенная концентрация бактериопланктона (главным образом, мелких форм), что хорошо заметно по соотношению численности и биомассы бактерий (см табл. 2). Именно в ядре скопления *N. delicatula* на ст. 162 был отмечен абсолютный максимум численности бактерий. Максимумы других групп планктона располагались у поверхности или в термоклине на глубине 6-19 м.

На ст. 181 вертикальная протяженность скопления нитевидной взвеси составляла 10 м (44-54 м) с наибольшей плотностью на глубине 48-50 м. Микроскопическое изучение взвеси показало, что ее состав иной, чем на ст. 162. В скоплении преобладала *N. seriata*, биомасса которой превышала в ядре $2 \text{ г} \cdot \text{м}^{-3}$. Кроме этого вида, в скоплении отмечены *N. delicatula* и *N. fraudulenta* (Cleve), по численности мало уступавшие первому виду, но из-за небольшого объема клеток имевшие значительно меньшую биомассу ($150 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$). Суммарная численность трех видов *N. spp.* составляла около 1 млн кл. $\cdot \text{л}^{-1}$ (см. табл. 2). Как выше (40 м), так и ниже (57 м) слоя скопления, обилие этих видов резко убывало. В слое наибольшей концентрации *N. spp.* была максимальной для всего столба воды и биомасса остальных видов диатомовых, но в целом она составляла лишь немногим более 2% биомассы трех видов *N. spp.* Выше и ниже скопления картина резко менялась. На глубине 40 м *N. spp.* составляли около 30%, а на глубине 57 м - около 50% суммарной биомассы диатомовых. Из остальных групп мелких планктонных организмов, населяющих мезопелagiaльную зону, только зоофлагелляты имели максимум в ядре скопления *N. spp.* (см. табл. 2). Наибольшее обилие остальных групп фитопланктона, бактерий и гетеротрофного нанопланктона отмечено в верхнем перемешанном слое или в слое термоклина, т.е. выше 40 м.

На ст. 182 слой скопления *N. spp.* был отмечен на глубине 44-52 м с ядром в слое 48-50 м. Обилие *N. seriata*, *N. delicatula* и *N. fraudulenta* было меньшим, чем на ст. 181. По числу клеток преобладала *N. delicatula*, а по биомассе - *N. seriata*. Суммарная численность трех видов составляла в скоплении около 500 тыс. кл. $\cdot \text{л}^{-1}$, а биомасса - $131-173 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$. В отличие от двух предыдущих полигонов существенную роль в составе фитопланктона глубинного скопления играли перидиниевые водоросли, суммарная биомасса которых была сопоставима с биомассой *N. spp.* (см. табл. 2). Биомасса других диатомовых была наибольшей в нижней части скопления, но в целом была невысока, в 4-15 раз ниже, чем биомасса трех видов *N. spp.* Максимальная биомасса пико- и нанофитопланктона была зарегистрирована в ядре скопления *N. spp.* Бактерии, зоофлагелляты и инфузории образовывали здесь второй максимум концентрации, основной максимум обилия этих групп был отмечен на глубине 10 м. Максимум перидиниевых отмечен в поверхностных водах, а гетеротрофных криptomonад и динофлагеллят - в слое термоклина, на глубине

25-30 м. Максимальная биомасса довольно многочисленных лишь на этой станции амеб была отмечена существенно глубже слоя скопления *N. spp.*, на глубине 88 м, под слоем высокой концентрации копепод. В отличие от предыдущих станций, биомасса *N. spp.* под слоем скопления снижалась постепенно, оставаясь достаточно высокой до глубины 64 м.

На ст. 186 скопление *N. spp.* отмечено в слое 40-48 м, а максимум был приурочен к горизонтам 41,5-44 м. Концентрация водорослей в слое максимума была очень высока, численность превышала 2 млн кл.л⁻¹, биомасса - 3 г·м⁻³. В верхней части скопления как по численности, так и по биомассе преобладала *N. delicatula*, а в нижней - *N. seriata* (см. табл. 2). Выше слоя скопления оба вида практически полностью исчезали из планктона, ниже - их обилие резко уменьшалось. Максимальная биомасса пикофитопланктона была отмечена на глубине 38-41,5 м. Основные виды фитопланктона имели максимум биомассы в нижней части скопления *Nitzschia spp.*, хотя у перидиниевых был отмечен и второй максимум концентрации у поверхности. Нанофитопланктон максимального развития достигал на глубине 14 м. В водах кислородной зоны наибольшая численность бактериопланктона была характерна для глубины 38 м, т.е. для слоя воды непосредственно над скоплением *Nitzschia spp.* Биомасса бактерий была максимальной на горизонте 14 м (табл. 3). В верхней части скопления *Nitzschia spp.* отмечен лишь максимум обилия гетеротрофных криптонад. Зоофлагелляты были наиболее обильны непосредственно в скоплении *Nitzschia spp.*, абсолютный максимум их численности приходился на нижнюю часть скопления. Биомасса зоофлагеллят на этих глубинах за счет преобладания мелких форм была относительно невелика (см. табл. 2). Гетеротрофные динофлагелляты, как и зоофлагелляты, имели максимальную численность на глубине 44 м, биомасса этих организмов в нижней части скопления *N. spp.* была максимальной и достигала уровня, отмеченного в верхнем перемешанном слое на глубине 14 м при значительно больших размерах особей и более чем в два раза меньшей численности. Инфузории на ст. 186 достигали наибольшего обилия в слоях воды над термоклином, хотя и на глубине 30 м (одновременно с возрастанием концентрации бактерий и пиководорослей) отмечено увеличение их численности и биомассы (см. табл. 2).

На всех станциях в верхнем перемешанном слое и в верхней части термоклина численность *N. delicatula* была крайне низкой (менее 5 мг·м⁻³), что на 1-2 порядка ниже, чем в глубинных скоплениях. Только на ст. 162 биомасса этого вида (рис. 1) у поверхности превышала 15 мг·м⁻³, но при этом указанное количественное соотношение с глубинным максимумом сохранялось.

Численность *N. seriata* и *N. fraudulenta* в верхнем 40-метровом слое на всех исследованных станциях не превышала нескольких клеток в пробе. Существенная биомасса этих двух видов была отмечена только глубже 40 м. Таким образом, глубинные скопления *N. seriata* и *N. fraudulenta* повсеместно были четко связаны с холодным промежуточным

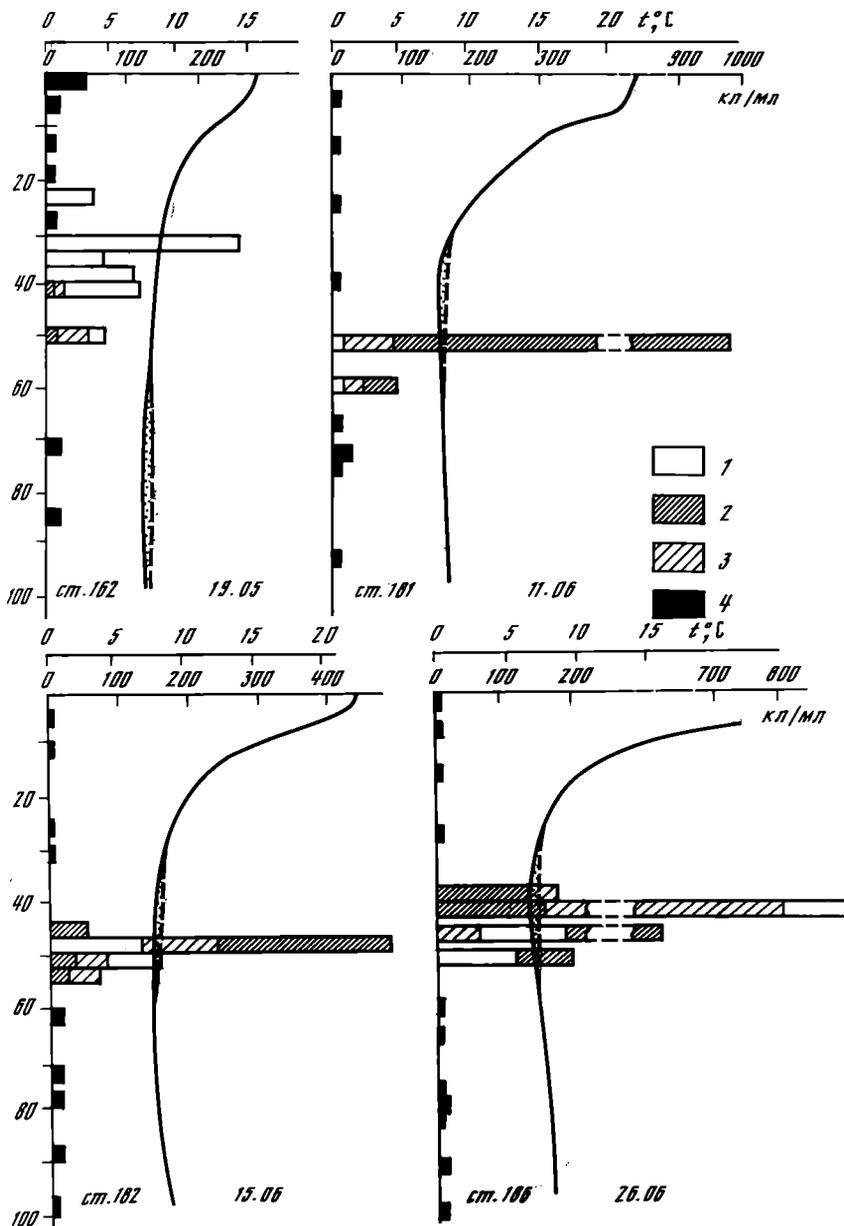
Глубина (м) максимальной численности (N) и биомассы (B) планктонных организмов на станциях I62, I8I, I82, I86

Станция	Организмы планктона																	
	B*	B*	B*	B*	B*	B*	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B	N	B
	I	2	3	4	5	6	7		8		9		10		11		12	
I62	31,5	27	35	14	31,5	0	31,5	6	0	0	0	0	31,5	31,5	-	-	6	14
I81	57**	50	57	15	40	15	15	15	50	50	25	25	15	15	0	0	25	40
I82	45	50	50	0	45	45	10	0	10	45	25	25	45	30	10	0	10	45
I86	41,5**	44	44	0	41,5	14	38	14	44	25	44	14	41,5	41,5	-	-	14	0

I - I2 - то же, что в табл. 2.

*Глубина максимальной численности водорослей совпадает с глубиной нахождения их максимальной биомассы.

**N.delicatula + N.fraudulenta.



Р и с. 1. Вертикальное распределение *Nitzschia delicatula* Hasle (1), *Nitzschia seriata* Cleve (2) и *Nitzschia fraudulentata* Hustedt (3), 4 - суммарное обилие трех видов *Nitzschia*. ХПС показан точками на кривой температуры

слоем ХПС (см. рис. 1), который является характерным элементом вертикальной гидрологической структуры открытых вод Черного моря в поздневесенний, летний и осенний периоды.

Образование ХПС происходит зимой и ранней весной; его верхняя граница формируется с весенним прогревом поверхностных вод и определяется, как и нижняя, положением изотермы 8°C (Блатов и др., 1984).

Из всех исследованных нами станций только на ст. 162 глубинный максимум *N. spp.* располагался выше верхней границы ХПС. Это может быть вызвано, во-первых, преобладанием в нем *N. delicatula* - вида, нередко развивающегося в поверхностных водах (Белогорская, Кондратьева, 1965), и, во-вторых, более ранними сроками проведения работ на этой станции, когда прогрев поверхностного слоя, видимо, и приводящий к вытеснению *N. seriata* и *N. fraudulenta* из поверхностного слоя, в значительной степени проявляется только выше 10 м (см. рис. 1).

Таким образом, наличие глубинных максимумов фитопланктона неоднократно отмечалось в черноморских открытых водах, начиная с апреля, в течение всего летнего и поздневесеннего периодов (Морозова-Водяницкая, 1950, 1954; Белогорская, Кондратьева, 1965; Кондратьева, 1979а, б; Сеничкина и др., 1986; Суханова и др., 1987). Было показано, что глубинные максимумы образуют две группы водорослей: виды первой группы достаточно интенсивно вегетируют и в верхнем слое вод, хотя темп деления на глубине 50-75 м у них выше (Кондратьева, 1979б), а другие виды в летний период в верхнем слое практически полностью отсутствуют. Для последних в условиях лабораторной культуры было показано, что интенсивный свет угнетает их деление, и в летнее время они лучше развиваются при затенении. Эти виды способны длительное время существовать в полной темноте, в условиях, при которых виды, характерные для приповерхностного максимума, отмирают (Морозова-Водяницкая, Ланская, 1959). Виды обеих групп зимой и осенью довольно равномерно распределены по вертикали, что связывают с интенсивным перемешиванием вод и низкой освещенностью (Белогорская, Кондратьева, 1965; Кондратьева, 1979а). Предполагают, что обособление теневого планктона начинается весной (Белогорская, Кондратьева, 1965). Например, в апреле 1952 г., по данным этих авторов, такие виды как *N. longissima*, *N. delicatissima*, *N. pungens* var. *atlantica*, встречавшиеся во всей эвфотической зоне, более интенсивно вегетировали в слое 50-75 м. В июне 1985 г. (Сеничкина и др., 1986) диатомовые водоросли встречались, в основном, на глубинах от 20-40 до 60-100 м. Были отмечены значительные максимумы биомассы фитопланктона, на 90% состоявшего из диатомовых, на глубине 40-100 м. При этом биомасса глубинного максимума в несколько раз превышала биомассу фитопланктона верхнего перемешанного слоя. Развитие диатомовых лишь на указанных значительных глубинах авторы связывают с прогревом верхнего слоя моря. В мае 1984 г. в открытой части моря отмечены максимумы развития диатомовых водорослей на глубине 35-50 м. В этот период верхний гомотермный слой был сравнитель-

но узок, в нем отмечено развитие нескольких видов *N. spp.*, но при этом их концентрация не создавала основного слоя обилия фитопланктона. Максимальные скопления диатомовых водорослей были отмечены в разных участках градиентного слоя, относительно слабо выраженного в весенний период (Суханова и др., 1987). Характер вертикального распределения фитопланктона определяли *Rh. alata* и *Rh. calcar-avis* в сочетании с представителями рода *Nitzschia*. Осенью в глубинном комплексе преобладали перидиниевые (Суханова, Ееллева, 1980).

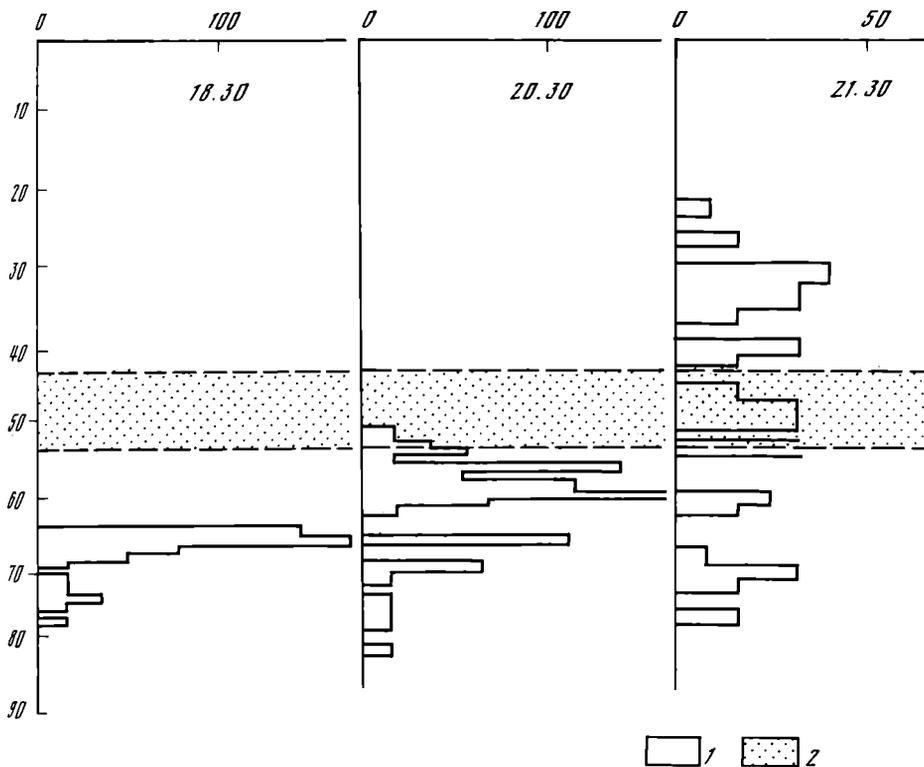
В целом данные по развитию глубинного комплекса фитопланктона немногочисленны и фрагментарны. Для входящей в этот комплекс флоры характерны очень узкие по вертикали максимумы биомассы, которые далеко не всегда улавливаются при работе по стандартным горизонтам (Суханова и др., 1987). В этом отношении использование ПОА дало огромное преимущество. Наши исследования показали, что скопление диатомовых в конце весны и начале летнего периода на глубине 35–50 м характерно для открытой части моря. Наблюдения, проводившиеся на каждом полигоне по несколько суток, показали устойчивый характер скопления. Аналогичные исследования, проведенные нами в сентябре–ноябре 1985 г., показали отсутствие глубинных скоплений в осенний период. Максимальное развитие фитопланктона на всех полигонах было отмечено в верхнем 40-метровом слое. Численность и биомасса диатомовых были невысоки, их наибольшая концентрация отмечалась в верхнем перемешанном слое. Только на ст. 157 наибольшая численность диатомовых (в основном, *N. closterioides*) была отмечена на глубине 50 м, но из-за малого объема клеток биомасса этого вида на глубине была невысока (около $10 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$). Таким образом, наши данные позволяют предположить, что наличие хорошо развитого глубинного комплекса в фитопланктоне характерно для поздневсеннего периода и начала лета.

Суммируя полученные данные, можно охарактеризовать виды глубинного комплекса как: 1) теневыносливые, а некоторые, возможно, и тенелюбивые (Морозова–Водяницкая, Ланская, 1959); 2) холодолюбивые; 3) требующие для своего развития значительной концентрации биогенных элементов, которая постоянно существует на глубинах, где формируется максимум водорослей. По-видимому, для разных видов определяющим может оказаться как один из этих факторов, так и любое их сочетание. Некоторые из видов глубинного комплекса, вероятно, способны к миксотрофному способу питания (например, летом 1986 г. все отмеченные криптонады не имели характерного для хлорофиллсодержащих организмов красного свечения). Для таких видов освещенность не может иметь существенного значения. Для диатомовых, по-видимому, определяющую роль играют сочетание освещенности и концентрации биогенных элементов. При установлении стратификации начинается прогрев верхнего перемешанного слоя и одновременно снижается количество биогенных элементов над сезонным термоклином. Виды, тяготеющие к низкой температуре и требующие наибольшей обеспеченности биогенными элементами, исчезают из верхнего перемешан-

ного слоя, образуя скопления в зоне, где количество биогенных элементов повышается, а освещенность еще не столь велика. В осенний период перемешивание усиливается, содержание биогенных элементов у поверхности повышается, однако, как правило, сезонный термоклин еще хорошо выражен. В этом случае виды, развитие которых не тормозится при сильном освещении (*Rhizosolenia* spp.), развиваются в верхнем слое. Осенью сезонное снижение освещенности на глубине более 30 м приводит к деградации теневого комплекса. В октябре-ноябре диатомовые водоросли, обнаруженные нами глубже термоклина, имели полуразрушенные хлоропласты, делящиеся клетки отмечены не были. При очень высокой концентрации фитопланктона в слое скопления (по нашим данным, максимальные величины биомассы *N. spp.* наблюдаются в центрах халистаз) другие организмы в этом слое имеют невысокую биомассу, хотя бактериопланктон, наногетеротрофные формы и инфузории в этом слое могут иметь более высокую биомассу, чем на соседних горизонтах (см. табл. 2). По-видимому, использование водорослей теневого комплекса в пищевых сетях этой системы, вероятно, происходит и через детритную цепь. Такой путь в определенные периоды может иметь определяющее значение для функционирования экосистемы открытой части Черного моря.

Представляется существенным и еще один вопрос: как используются эти чрезвычайно плотные скопления пищи мезопланктонными фитофагами, в частности копеподами? Исследования вертикального распределения и детальные наблюдения за суточными миграциями *Calanus helgolandicus*, выполненные с помощью ПОА "Аргус", показали, что в распределении и миграционном поведении этого вида не происходит никаких изменений, направленных на использование скоплений *Nitzschia* для откорма. Даже в ситуации, когда биомасса фитопланктона в глубинных скоплениях почти на порядок превышает таковую в бедном поверхностном слое, где концентрируется ночью основная масса калануса, мигрирующие рачки без всякой задержки проходят сквозь скопления водорослей как во время утренних, так и во время вечерних миграций.

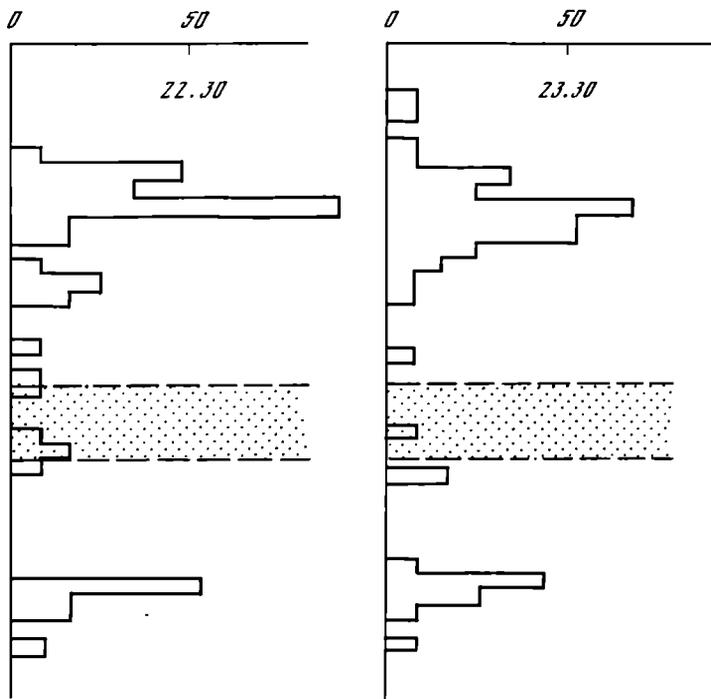
На рис. 2 показаны суточные изменения вертикального распределения интенсивно мигрирующих стадий каланусов (IV - VI) и положение глубинных скоплений *Nitzschia* spp. на ст. 182. Отсутствие направленного пищевого использования глубинных скоплений *Nitzschia* spp. *Calanus helgolandicus* нельзя объяснить плохой пригодностью этих водорослей для питания рачка. По нашим наблюдениям, ранней весной, когда водоросли р. *Nitzschia* интенсивно развиваются и определяют лицо фитоплена верхних слоев воды, они составляют основу питания мигрирующих стадий каланусов. Для *C. helgolandicus* встреча со слоями высокой концентрации пищи и захват пищевых частиц не являются факторами, ограничивающими подъем популяции в верхние слои при вертикальных миграциях, как это предполагается для некоторых мигрирующих животных (Рудяков, 1971; Рудяков, Цейтлин, 1982).



Р и с. 2. Суточные вертикальные миграции *C. helgolandicus*

Л и т е р а т у р а

- Белогорская Е.В., Кондратьева Т.М. Распределение фитопланктона в Черном море//Исследования планктона Черного и Азовского морей. Киев: Наукова думка, 1965. С. 36-58.
- Блатов А.С., Булгаков Н.П., Иванов В.А. и др. Изменчивость гидрологических полей Черного моря. Л.: Гидрометеопиздат, 1984. 239 с.
- Кондратьева Т.М. Суточные изменения фитопланктона в Черном море//Тр. Севастоп. биол. станции. 1963. Т. 6. С. 53-70.
- Кондратьева Т.М. Количественное развитие и распределение фитопланктона//Основы биологической продуктивности Черного моря. Киев: Наукова думка, 1979. С. 70-78.
- Кондратьева Т.М. Суточные изменения фитопланктона в Черном море//Там же. С. 79-84.



на ст. 182. Точками показан слой скопления *Nitzschia* spp.

1- вертикальное распределение *C. helgolandicus*,
2 - слой скопления *Nitzschia* spp.

Морозова - Водяницкая Н.В. Численность и биомасса фитопланктона в Черном море//Докл. АН СССР. 1950. Т. 73, № 4. С. 821-824.

Морозова - Водяницкая Н.В., Ланская Л.А. Теория и условия деления морских диатомовых водорослей в культурах//Тр. Севастоп. биол. станции. 1959. Т. 12. С. 30-87.

Ратькова Т.Н. Цианобактерии в планктоне Черного моря//Журн. общ. биологии. 1988. Т. 49, № 1. С. 58-69.

Рудяков Ю.А. Детали горизонтального распределения и суточные вертикальные миграции *Cypridina* (*-Pyrosocypris*) *sinuosa* (G.W. Miller) (Crustacea, Ostracoda) в западной части экваториальной Пацифики//Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. М.: Наука, 1971. С. 213-227.

Рудяков Ю.А., Цейтлин В.Б. Моделирование процессов питания и формирования вертикального распределения когорты copepod //Океанология. Т. XXII. Вып. 4. С. 630-637.

- Сеничкина Л.Г., Бочарова Р.К., Манжос Л.А. Фитопланктон глубоководной зоны Черного моря в июне 1985 года. Севастополь. 1986. Рук. деп. в ВИНИТИ № 1579-В86. С. 74-82.
- Суханова И.Н., Беляева Т.В. Видовой состав, распределение и суточные изменения фитопланктона Черного моря в октябре 1978 г. // Экосистемы пелагиали Черного моря. М.: Наука, 1980. С. 65-95.
- Суханова И.Н., Георгиева Л.В., Микаэлян А.С. и др. Фитопланктон открытых вод Черного моря в поздневесенний период // Современное состояние экосистемы Черного моря. М.: Наука, 1987. С. 86-96.

УДК 577.475:576.8(262.5)

СРАВНИТЕЛЬНЫЕ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ
МОРСКОГО БАКТЕРИОПЛАНКТОНА МЕТОДОМ РАЗУМОВА
И С ПОМОЩЬЮ ЭПИФЛУОРЕСЦЕНТНОЙ МИКРОСКОПИИ

И.Н. Мицкевич, А.Ф. Сажин

Для оценки структурной и функциональной роли бактериопланктона в водных экосистемах определяющее значение имеют сведения об общей численности и биомассе микроорганизмов. Несмотря на появление в последнее время различных косвенных – биохимических – методов определения биомассы микроорганизмов, самую достоверную информацию об обилии бактерий дают прямые микроскопические наблюдения. Эти методы остаются пока универсальными и наиболее надежными и продолжают широко использоваться в водной микробиологии.

До 60-70-х годов нашего столетия прямые микроскопические наблюдения проводились, в основном, по предложенному Разумовым (1932) методу окраски бактерий на мембранных фильтрах эритрозином. Благодаря широким исследованиям, проводившимся в значительной мере отечественными микробиологами, было получено большое число данных относительно распределения общей численности бактерий в морях и океанах (Крисс, 1959, 1976; Мицкевич, Мигустина, 1974; Сорокин, 1977 и др.).

Однако в последние два десятилетия в практику морских микробиологических работ широко вошли методы эпифлуоресцентной микроскопии, и данные, полученные ранее эритрозиновым методом, не принимаются некоторыми исследователями во внимание из-за невозможности сколько-нибудь четких сравнительных оценок (Van Es, Meyer-Reil, 1982).

При использовании эритрозина возникают трудности, которые состоят, в основном, в том, что этот краситель, как и любой другой с адсорбционными свойствами, окрашивает все частицы, независимо от их происхождения. Поэтому трудно выявлять клетки бактерий и других микроорга-

низмов среди частиц небиологической природы, имеющих размеры, близки к бактериальным. Особенно велики подобные затруднения при выявлении клеток микроорганизмов среди детрита в пробах со значительным содержанием взвеси, например, в прибрежных участках моря, в эстуариях, в пробах донных отложений. Данные, полученные прямым подсчетом бактерий на мембранных фильтрах, окрашенных эритрозином, могут оказаться завышенными, вследствие того, что мелкие частицы детрита принимаются за клетки.

Люминесцентная микроскопия, и в особенности ее разновидность - эфлуоресцентная микроскопия, обладает преимуществом, поскольку позволяет обнаружить микроорганизмы по их яркому свечению, возникающему при окрашивании бактерий флуорохромами, специфически связывающимися с теми или иными компонентами их клетки. Это обеспечивает четкий контраст препарата и делает возможным учет бактерий даже на частицах взвеси. Задачи облегчаются при введении в практику ядерных фильтров-сит с гладкой поверхностью (Hobbie et al., 1977 и др.).

Хотя отмечалось, что результаты, полученные советскими (окрашивание эритрозином) и зарубежными (применение флуорохромов) учеными, не ходятся в пределах одних и тех же порядков величин (Van Es, Meyer-Reil, 1982), сравнительных определений численности бактерий в одних и тех же пробах разными методами не проводилось. Исключением являются наблюдения Харламенко (1984) за естественной водой, инкубируемой в течение 24 ч с органическими добавками. В результате этих опытов было показано, что метод Разумова дает величины в 1,5-1,8 раза заниженные по сравнению с теми, что получаются при окрашивании бактерий акридиновым оранжевым.

Таким образом, полученный при окрашивании эритрозином большой массив данных по количественному распределению бактериопланктона, с одной стороны, и повсеместное использование флуорохромов в настоящее время, - с другой, требуют калибрации обеих методик. Такая попытка была нами предпринята.

Материал и методика

В основу настоящей работы положены материалы, собранные в апреле-мае 1984 г. в центральной, восточной и западной частях Черного моря. Сравнительный анализ был проведен на пробах, полученных на трех глубоководных станциях (послойные сборы от 0 до 1800 м), и на трех станциях, выполненных до глубины 500 м (Сажин, 1987).

Общая численность бактериопланктона была определена двумя методами: методом Разумова с использованием мембранных фильтров "СЫНПОР" № 9 (диаметр пор 0,17 мкм) и на ядерных фильтрах с порами того же диаметра, предварительно погашенных суданом черным В и окрашенных после фильтрации пробы флуорескаминол (Поглазова, Мицкевич, 1984). Объем фильтруемой воды в каждой паре определений был одинаков и со-

ставлял 5–20 мл для кислородной зоны Черного моря и до 100 мл – для проб с глубин свыше 200 м.

Окрашенные фильтры просматривали, соответственно, под микроскопом "Amplival-pol-u" (увеличение $\times 1250$) с зеленым светофильтром и под микроскопами МЛ-4 и ЛЮМАН-И2 со светофильтрами ЖС-24 и СЗС-4 и светоделительной пластиной "зеленая" (увеличение $\times 900$ – 1300). Подсчет бактерий проводили в 10–20 полях зрения, общее количество просчитанных клеток для каждой пробы превышало 400.

Результаты и обсуждение

Сравнительные определения численности микроорганизмов двумя методами были проведены для 82 проб воды, 54 из которых относились к кислородной зоне Черного моря. 28 проб были отобраны в зоне сосуществования O_2 и H_2S и сероводородной зоне. Результаты подсчета бактериальных клеток представлены в таблице.

Согласно определениям, проведенным на фильтрах, окрашенных эритрозином, в кислородной зоне Черного моря величины общей численности бактерий варьировали от 23 до 434 тыс. кл. \cdot мл $^{-1}$ и большей частью находились в пределах 50–300 тыс. бактерий в 1 мл. Величины, полученные при подсчете микроорганизмов в эпифлуоресцентном микроскопе, при окрашивании флуорескаминоом были близки к приведенным выше значениям и менялись в пределах 17–274 тыс. клеток в 1 мл. В большинстве проб (38 из 54) результаты подсчета эпифлуоресцентным методом были ниже в 1,5–2 раза, чем на фильтрах, окрашенных эритрозином.

Предельные значения численности микробных клеток в зоне сосуществования O_2 и H_2S и сероводородной зоне были почти такими же, как и в кислородной: от 31 до 252 тыс. кл. \cdot мл $^{-1}$ при окрашивании эритрозином и 50–174 тыс. кл. \cdot мл $^{-1}$ при использовании флуорескамина. В большинстве случаев (18 из 28) здесь также результаты подсчета бактерий при применении эритрозина были выше в 1,5–2 раза. Однако на фоне общей тенденции следует выделить ст. 579, где данные эпифлуоресцентной микроскопии оказались для ряда проб выше величин, полученных методом Разума.

В целом для всей исследуемой толщи вод Черного моря в большинстве случаев данные подсчета микроорганизмов с применением флуорескамина были в 1,5–2 раза ниже, чем при подсчете бактерий на фильтрах, окрашенных эритрозином. Расхождения эти были характерны и для поверхностных слоев, и для слоя термоклина, и для сероводородной зоны (см. таблицу). По нашему мнению, такие результаты являются следствием следующих факторов. В слоях с повышенным содержанием взвеси мелкие частицы ее, окрашенные таким неспецифическим адсорбционным красителем как эритрозин, могут быть приняты за бактериальные клетки. Кроме того, мелкие автотрофные цианобактерии, дающие в слое термоклина и близлежащих водах численность, сравнимую с численностью гетеротрофных мик-

Численность бактериопланктона, определенная по методу Разумова (Э) и с применением флуорескамина (Ф)

Номер станции	Диапазон глубин, м	Кислородная зона				Зона сосуществования кислорода и сероводорода и сероводородная зона					
		Кол. клеток $\times 10^3 \cdot \text{мл}^{-1}$	Количество проб**				Кол. клеток $\times 10^3 \cdot \text{мл}^{-1}$	Количество проб			
			Общее	Ф<Э	Ф=Э	Ф>Э		общее	Ф<Э	Ф=Э	Ф>Э
57I	0-120	<u>49-102*</u> 50-228	6	4	I	I	-	-	-	-	
	130-150	-	-	-	-	<u>87-102</u> 113-252	3	2	I	0	
579	0-130	<u>36-266</u>	10	6	2	2	-	-	-	-	
	150-1500	<u>78-434</u>	-	-	-	-	<u>77-120</u> 31-114	8	1	2	5
587	0-120	<u>17-274</u>	15	7	4	4	-	-	-	-	
	140-500	<u>23-273</u>	-	-	-	-	<u>80-113</u> 58-177	4	3	0	1
588	0-120	<u>21-163</u>	16	15	I	0	-	-	-	-	
	150-1800	<u>50-248</u>	-	-	-	-	<u>70-174</u> 117-236	9	8	I	0
59I	0-50	<u>62-153</u>	7	6	I	0	-	-	-	-	
	500-1400	<u>130-215</u>	-	-	-	-	<u>50-62</u> 134-165 50-174	4	4	0	0
В целом		<u>17-274</u> <u>23-434</u>	54	38 (70%)	9 (17%)	7 (13%)	<u>31-252</u>	28	18 (64%)	4 (14%)	6 (22%)

*В числителе - данные, полученные при окрашивании флуорескаминол, в знаменателе - при окрашивании эритрозином.

**Ф<или>или=Э означает, что при окрашивании флуорескаминол получены, соответственно, меньшие, большие или сходные (различие не более 10%) с полученными методом Разумова величинами численности бактерий.

поорганизмов (Суханова с соавт., 1987), довольно трудно идентифицируются на препаратах, окрашенных эритрозином, и могут в той или иной степени учитываться как собственно бактерии. При эпифлуоресцентной микроскопии идентификация цианобактерий не составляет труда, так как их собственное желто-оранжевое свечение трудно спутать с зеленым свечением гетеротрофных организмов. С другой стороны, случаи получения более высокой численности бактерий при окрашивании флуорескаминаом (как это имело место на ст. 579) могут быть объяснены тем, что при использовании эритрозина клетки микроорганизмов, адсорбированные на поверхности частиц детрита, могут ускользать от внимания наблюдателя из-за отсутствия контраста между ними и фоном.

Несомненно, что методы учета микроорганизмов с использованием флуорохромов имеют существенные преимущества перед ранее применявшимся методом окраски бактерий эритрозином, в особенности при изучении микробного компонента сообществ, богатых фототрофным пикопланктоном и детритом. Тем не менее, накопленный к настоящему времени методом Разумова обширный материал, особенно для вод с небольшой концентрацией детрита, нельзя игнорировать, так как расхождения в полученных величинах (50–100%) близки к субъективной ошибке самого метода прямого учета бактериальных клеток.

Л и т е р а т у р а

- К р и с с А.Е. Морская микробиология (глубоководная). М.: Изд-во АН СССР, 1969. 453 с.
- К р и с с А.Е. Микробиологическая океанография. М.: Наука, 1976. 269 с.
- М и ц к е в и ч И.Н., М и ш у с т и н а И.Е. Развитие исследований по морской и океанической микробиологии в Академии наук СССР//Микробиология. 1974. Т. 43, № 3. С. 564–571.
- П о г л а з о в а М.Н., М и ц к е в и ч И.Н. Применение флуорескамина для определения количества микроорганизмов в морской воде эпифлуоресцентным методом//Микробиология. 1984. № 5. С. 850–858.
- Р а з у м о в А.С. Прямой метод учета бактерий в воде. Сравнение его с методом Коха//Микробиология. 1932. Т. I. Вып. 2. С. 131–146.
- С а ж и н А.Ф. Бактериопланктон открытых районов Черного моря весной 1984 г.//Современное состояние экосистемы Черного моря. М.: Наука, 1987. С. 118–126.
- С о р о к и н Ю.И. Вертикальное распределение жизни в океане. Бактериопланктон//Океанология. Биология океана. Т. I. Биологическая структура океана. М.: Наука, 1977. С. 124–132.
- С у х а н о в а И.Н., Г е о р г и е в а Л.В., М и к а э л я н А.С. и др. Фитопланктон открытых вод Черного моря в поздневесенний период//Современное состояние экосистемы Черного моря. М.: Наука, 1987. С. 86–97.

- Харламенко В.И. Определение численности и биомассы водных бактерий элифлуоресцентным методом с использованием отечественных ядерных микрофильтров//Микробиология. 1984. Т. 53. Вып. I. С. 165-166.
- Hobbie J.E., Daley R.I., Jasper S. Use of Nucleopore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy//Appl. Environ. Microbiol. 1977. Vol. 33. P. 1225-1228.
- Vass S.P.B., Meyer-Reil L.A. Biomass and metabolic activity of heterotrophic marine bacteria//Adv. Microbiol. Ecol. New York: London. Plenum Press. 1982. Vol. 6. P. 111-170.

УДК 577.475:576.8(262.5)

БАКТЕРИОПЛАНКТОН КИСЛОРОДНОЙ ЗОНЫ ОТКРЫТОЙ ЧАСТИ ЧЕРНОГО МОРЯ

А.Ф. Сажин, А.И. Копылов

Результаты учета численности и биомассы бактериопланктона Черном море довольно обширны: достаточно вспомнить многочисленные работы М.Н. Лебедевой, а также большой массив данных, собранных Ю.И. Сорокиным. К сожалению, сведений о концентрации микроорганизмов, полученных с применением современных методов (использование флуорохромов, измерение истинных размеров клеток, подсчет ассоциированных бактерий), до настоящего времени не было. Результаты определения продукции бактериопланктона наиболее точным прямым методом в литературе по Черному морю относительно редки, а данные собраны так, что численность клеток подсчитывалась на фильтрах, окрашенных карболовым эриозином, что может приводить к определенным методическим ошибкам (Мицкевич, Сажин, наст. сб.). Ошибки возникают и при введении поправочного коэффициента для пересчета биомассы бактерий в сырой вес (Сажин с соавт., 1987). При работах в 1985-1986 гг., опираясь на современные требования к исследованию бактериопланктона, мы получили наиболее близкие в настоящий момент к истинным оценки концентрации и темпов продуцирования микроорганизмов в открытых районах черноморского бассейна.

Материал и методика

Материал, положенный в основу настоящей работы, был собран в осенний (7-й рейс нис "Рифт") и в весенне-летний (8-й рейс нис "Рифт") периоды в открытой части Черного моря. Микробиологические исследования были дополнены на пяти полигонах в типичных районах глубоководной части моря: у свала шельфа близ г. Новороссийск (ст. 136, 162)

© А.Ф. Сажин, А.И. Копылов, 1989.

и мористее Бургасского залива (ст. 150, 163, 184), в зоне конвергенции поверхностных течений в центральной части моря (ст. 138, 182), в восточной (ст. 137, 158, 186) и западной (ст. 140, 157, 181) халистатических областях (Виноградов, Флинт, наст. сб.). Пробы в верхнем 50-70-метровом слое отбирали преимущественно 30-литровым пластиковым батометром. На больших глубинах (а иногда и в поверхностной зоне) для отбора образцов воды в слоях с определенной концентрацией кислорода и сероводорода использовали однолитровые батометры комплекса "Зонд-батометр" и пятилитровые, установленные на погружаемом обитаемом аппарате (ПОА) "Аргус". Применение ПОА позволило также прицельно отбирать воду в скоплениях водорослей, мезопланктона, слоях повышенной мутности. Число горизонтов на разных станциях составляло 14-23, исследовались кислородная зона и верхняя часть зоны сосуществования кислорода и сероводорода.

Численность бактерий определяли методом прямого счета на ядерных фильтрах с диаметром пор 0,17 мкм (производство г. Дубна), окрашенных флуорохромом акридиновым оранжевым (Hobbie et al., 1977). Объем фильтруемой воды составлял 5-10 мл. Просмотр фильтров осуществляли при увеличении $\times 1250-2000$ (микроскоп ЛУМАН-12). Подсчет одиночных бактерий, а также ассоциированных (агрегированных и прикрепленных к частицам детрита) производили в 6-30 полях зрения. Стандартное отклонение составляло 10-20% числа просчитанных клеток. Бактерии измеряли окулярной мерной линейкой при увеличении $\times 1250-2000$. Каждый раз прощупывали около 50 клеток с каждого горизонта. В случае колебаний линейных размеров клеток в 3-5 раз измеряли до 100 бактерий. Объем коков вычисляли по формуле для объема шара, палочек - по формуле для объема цилиндра. Количество просчитанных детритных частиц и бактериальных агрегатов обычно составляло 20-50. При низкой концентрации ассоциированного бактериопланктона просматривали 100 полей зрения при увеличении $\times 1250$. Мы учитывали частицы с линейными размерами 2-200 мкм, причем только те, которые заселены бактериями. На основной массе детритных частиц учет бактерий возможен только с видимой стороны, поэтому при расчетах численности микроорганизмов, прикрепленных к детриту, использован коэффициент $\times 2$.

Продукцию бактерий определяли по изменению общей численности микроорганизмов в пробах воды, экспонировавшихся *in situ* в течение 6-21 ч в склянках объемом 100 мл. Мы использовали модификацию прямого метода с применением антибиотиков в качестве ингибитора бактериального роста. Ингибитором служила смесь сернокислого стрептомицина и бензилпенициллина (Сажин, 1987). Продукцию бактериопланктона рассчитывали по известной формуле (Заика, 1983):

$$P_t = \bar{V} \ln \frac{B_t}{B_0} + B_{et},$$

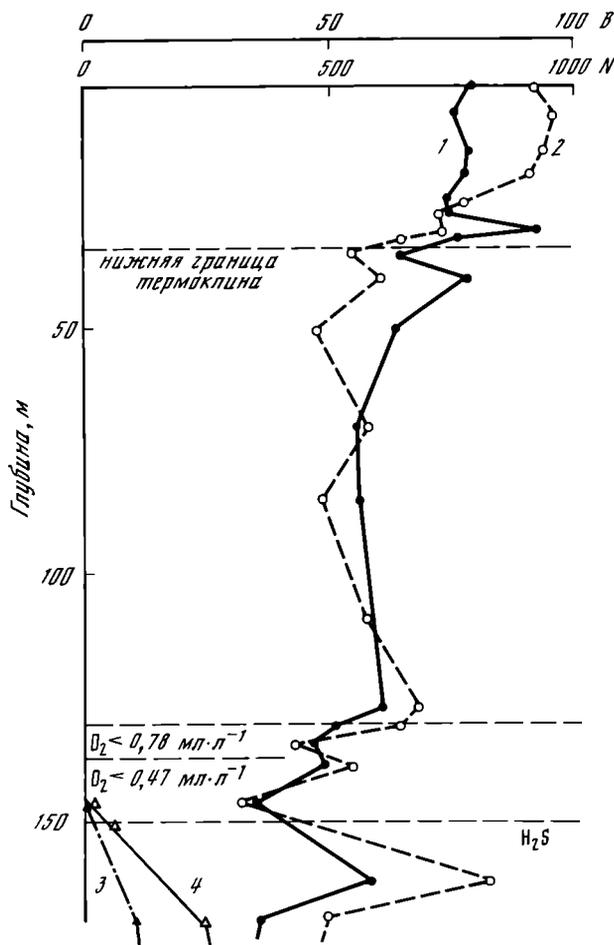
где P_t - продукция бактериопланктона за время опыта; \bar{V} - средняя био-

масса бактерий за время опыта; $V_{\text{ет}}$ - выедание бактериопланктона за время опыта.

Каждое определение проводили в двух повторностях.

Результаты и обсуждение

На станциях, выполненных у свала шельфа близ г. Новороссийск, численность одиночных бактерий в кислородной зоне и в осеннее, и в поздневесеннее время составляла 300-900 тыс. кл.мл⁻¹ (рис. 1). В водах



Р и с. 1. Вертикальное распределение бактериопланктона на ст. 162

1 - численность одиночных бактерий ($N \cdot 10^3$ кл.мл⁻¹); 2 - биомасса одиночных бактерий (B , мг·м⁻³); 3 - численность нитевидных бактерий ($N \cdot 10^3$ кл.мл⁻¹); 4 - биомасса нитевидных бактерий (B , мг·м⁻³)

над термоклином концентрация бактериальных клеток была относительно постоянна и составляла 700–800 тыс. кл·мл⁻¹. Абсолютный максимум обилия бактериопланктона был приурочен к нижней границе термоклина и располагался в слое наибольшего скопления водорослей *Nitzschia* spp. (Ратькова с соавт., наст. сб.). В холодном промежуточном слое (глубины порядка 60–120 м) численность микроорганизмов падала до 300–600 тыс. кл·мл⁻¹. В водах, прилежащих к зоне сосуществования кислорода и сероводорода с концентрацией растворенного кислорода менее 0,7–0,6 мл·л⁻¹ (Поярков, наст. сб.), численность одиночных бактерий, как правило, продолжала уменьшаться. Минимальные значения обилия бактерий были характерны для горизонтов, примыкающих к верхней границе субанаэробных вод. Глубже, в "С-слое" концентрация одиночных бактерий может возрастать, уменьшаться или оставаться в пределах прежних значений. Если в зоне сосуществования кислорода и сероводорода существует максимум обилия микроорганизмов, то он приурочен, как правило, к верхней границе сероводородного заражения (см. рис. 1).

И поздней весной, и осенью клетки одиночных бактерий во всей толще кислородной зоны были мелкие, их средний объем менялся в пределах 0,033–0,128 мкм³. Наибольшего размера бактерии достигали в поверхностном 25-метровом слое (0,104–0,126 мкм³) и в скоплениях мезопланктона на глубинах 127–131 м (0,111–0,128 мкм³) (Флинт с соавт., наст. сб.). На большинстве горизонтов аэробной зоны средний размер одиночных бактерий составлял 0,08 мкм³, в верхних слоях зоны сосуществования кислорода и сероводорода он увеличивался до 0,138–0,141 мкм³.

Характер вертикального распределения биомассы бактерий в целом соответствует распределению их численности. В некоторых случаях различия в размерах клеток микроорганизмов могут приводить к смещению по глубине положения максимума биомассы относительно максимума концентрации бактериопланктона (см. рис. 1). Для вод над термоклином в сентябре 1985 г. были характерны величины порядка 40–45 мг сырого веса в 1 м³; в этом же месте в мае 1986 г. биомасса бактерий в верхнем 35-метровом слое составляла 70–95 мг·м⁻³. На больших глубинах (вплоть до зоны сосуществования кислорода и сероводорода) биомасса микроорганизмов составляла осенью 17–22 мг·м⁻³, поздней весной, при доминировании более крупных бактерий – 30–70 мг·м⁻³. На верхних горизонтах "С-слоя" биомасса одиночных бактерий доходила до 80–90 мг·м⁻³.

Ассоциированный бактериопланктон в периоды исследований на полигоне близ г. Новороссийск в кислородной зоне практически отсутствовал. Численность агрегированных бактерий не превышала 6 тыс. кл·мл⁻¹ (2 мг·м⁻²), бактерий на детрите – 7 тыс. кл·мл⁻¹ (0,6 мг·м⁻³). Преобладали частицы детрита и бактериальные агрегаты с линейными размерами 2–10 мкм, их максимальная численность составляла около 300–500 частиц·мл⁻¹. Наибольшее количество бактерий на детрите (33 тыс. кл·мл⁻¹ или 2,2 мг·м⁻³) было сосредоточено в слое скопления водорослей *Nitzschia* spp. В зоне сосуществования кислорода и сероводорода, особенно

в ее верхней части, количество ассоциированного бактериопланктона, по сравнению с вышележащими водами, почти всегда возрастало.

Нитевидные формы бактерий, связанные в своей жизнедеятельности с сероводородом, в верхних горизонтах "С-слоя" составляли и осенью, и поздней весной не более 100–113 тыс. кл·мл⁻¹ (25 мг·м⁻³). В исследованные периоды проникновение их в кислородную зону составляло по метрикам 5–27 м.

На полигоне у свала болгарского шельфа в конце октября 1985 г. (ст. 150) численность бактериопланктона в кислородной зоне была ничем на полигоне у г. Новороссийск, и составляла на разных горизонтах 200–500 тыс. кл·мл⁻¹ (25–60 мг·м⁻³). Более низкое обилие бактерий здесь могло определяться как локальными причинами, так и более поздним сроком работ. Главные черты распределения бактериопланктона у болгарского шельфа были такими же, как и на полигоне у Новороссийска: наибольшая концентрация микроорганизмов была характерна для слоя термоклина, глубже численность и биомасса бактерий падала, самые низкие значения были характерны для вод с концентрацией растворенного кислорода менее 0,5 мл·л⁻¹ (Поярков, наст. сб.). В "С-слое" максимум обилия бактерий (340 тыс. кл·мл⁻¹ или 50 мг·м⁻³) также располагался у верхней границы сероводородного заражения (см. рис. 2 в статье Флинта с соавт., наст. сб.).

Клетки микроорганизмов в кислородной зоне у свала болгарского шельфа в октябре были несколько крупнее, чем размеры большей части бактерий в водах у г. Новороссийск, и менялись на разных горизонтах в пределах 0,109–0,116 мкм³. В зоне сосуществования кислорода и сероводорода средний объем микроорганизмов возрастал до 0,146 мкм³.

Ассоциированный бактериопланктон в водах кислородной зоны у побережья Болгарии в конце октября встречался лишь в слое глубинного максимума обилия мезопланктона (см. рис. 2 в статье Флинта с соавт., наст. сб.). В "С-слое" частицы детрита, заселенные бактериями, и бактериальные агрегаты встречались единично; нитевидные бактерии были малочисленны (38 тыс. кл·мл⁻¹ или 19 мг·м⁻³), но проникновение их через верхнюю границу зоны сосуществования кислорода и сероводорода доходило до 15–20 м.

На станциях, расположенных над меньшими глубинами (ст. 163, 164) характер вертикального распределения бактерий был несколько иным и течение мая–июня сохранялся почти без изменений: наибольшее обилие бактериопланктона было свойственно поверхностному 10-метровому слою (1–1,5 млн. кл·мл⁻¹ или 136–241 мг·м⁻³), на глубинах 10–30 м концентрация микроорганизмов снижалась до величин порядка 500–700 тыс. кл·мл⁻¹ (43–90 мг·м⁻³) и далее, вплоть до дна (135–162 м) практически не ушлась. Небольшое возрастание численности и биомассы одиночных бактерий и бактерий на детрите наблюдалось в придонных водах в нижней части скоплений *Calanus helgolandicus* (ст. 163).

Бактериальные клетки на станциях с относительно небольшой глубиной были заметно крупнее, чем в более мористом районе свала шельфа ($0,073-0,238 \text{ мкм}^3$), наибольшего размера бактерии встречались в поверхностных водах. Ассоциированный бактериопланктон на мелководных станциях болгарского шельфа практически отсутствовал. В приповерхностных слоях встречался мелкий детрит, но он был почти не заселен микроорганизмами.

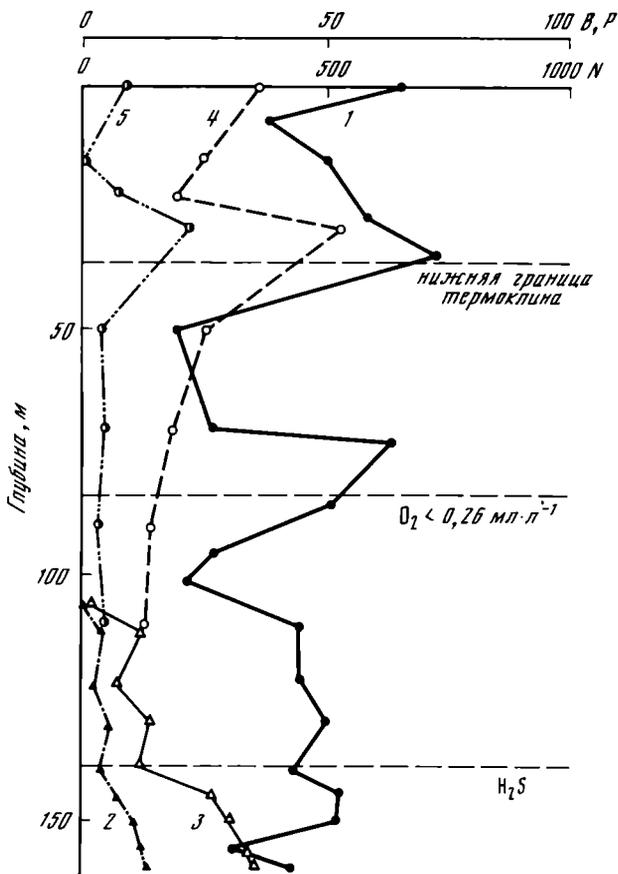
Единственное определение продукции бактериопланктона на полигоне у свала черноморского шельфа в 1985-1986 гг. (ст. 150, гор. 0 м) показало, что ее суточная величина составляет $23,8 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$. Удельная суточная продукция бактерий составляла 0,63; суточное выедание биомассы микроорганизмов потребителями - $2,6 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$.

На полигоне в восточной халистатической области Черного моря в конце сентября-начале ноября численность одиночных бактерий в кислородной зоне колебалось в пределах $200-800 \text{ тыс. кл}\cdot\text{мл}^{-1}$ (рис. 2). Максимальные значения, как и на присвальных станциях, были характерны для вод у нижней границы термоклина. Второй максимум обилия бактерий располагался в верхней части оксиклина. Глубже, в субанаэробных слоях, численность бактериопланктона падала. Минимальные значения обилия микроорганизмов были характерны для горизонтов, примыкающих к верхней границе вод с низкой концентрацией растворенного кислорода. В зоне сосуществования кислорода и сероводорода наибольшее количество бактерий встречалось у верхней границы сероводородного заражения (см. рис. 2).

И в конце сентября, и в начале ноября во всей толще кислородной зоны на этом полигоне средний размер бактерий сильно не варьировал и составлял $0,065 \text{ мкм}^3$. Исключением являлись приповерхностные воды (ст. 137, гор. 7 м), где средний объем клеток составлял $0,317 \text{ мкм}^3$, и некоторые горизонты "С-слоя". Отсутствие больших изменений средних размеров бактерий на разных глубинах определило почти полное соответствие вертикального распределения биомассы бактериопланктона распределению его численности. Предел колебаний величины биомассы одиночных бактерий в кислородной зоне составлял в конце сентября-начале ноября $13-56 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$ и лишь на глубине 7 м (ст. 137) за счет преобладания крупных клеток она доходила до $120 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$.

Ассоциированный бактериопланктон в осенний период на полигоне в восточной халистатической области практически отсутствовал. Отдельные бактериальные агрегаты и детрит, заселенный бактериями, встречались лишь на примыкающих к "С-слою" горизонтах и непосредственно в нем. Численность ассоциированного бактериопланктона не превышала $21 \text{ тыс. кл}\cdot\text{мл}^{-1}$ ($2 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$), преобладали бактериальные агрегаты и частицы детрита размером до 20 мкм .

Проникновение нитевидных форм бактерий через верхнюю границу зоны сосуществования кислорода и сероводорода в осенний период могло достигать до $30-35 \text{ м}$ по вертикали, но концентрация их в субанаэробных во-



Р и с. 2. Вертикальное распределение бактериопланктона на ст. 137 и 158

1 - численность одиночных бактерий на ст. 137 ($N \cdot 10^3 \text{ кл}\cdot\text{мл}^{-1}$);
 2 - численность нитевидных бактерий на ст. 137 ($N \cdot 10^3 \text{ кл}\cdot\text{мл}^{-1}$);
 3 - биомасса нитевидных бактерий на ст. 137 ($B, \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$); 4 -
 биомасса одиночных бактерий на ст. 158 ($B, \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$); 5 - продук-
 ция одиночных бактерий на ст. 158 ($P, \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$ за сутки)

дах была невелика и составляла не более 51 тыс. $\text{кл}\cdot\text{мл}^{-1}$ или $14 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$. На верхних горизонтах "С-слоя" обилие этих бактерий возрастало (см. рис. 2).

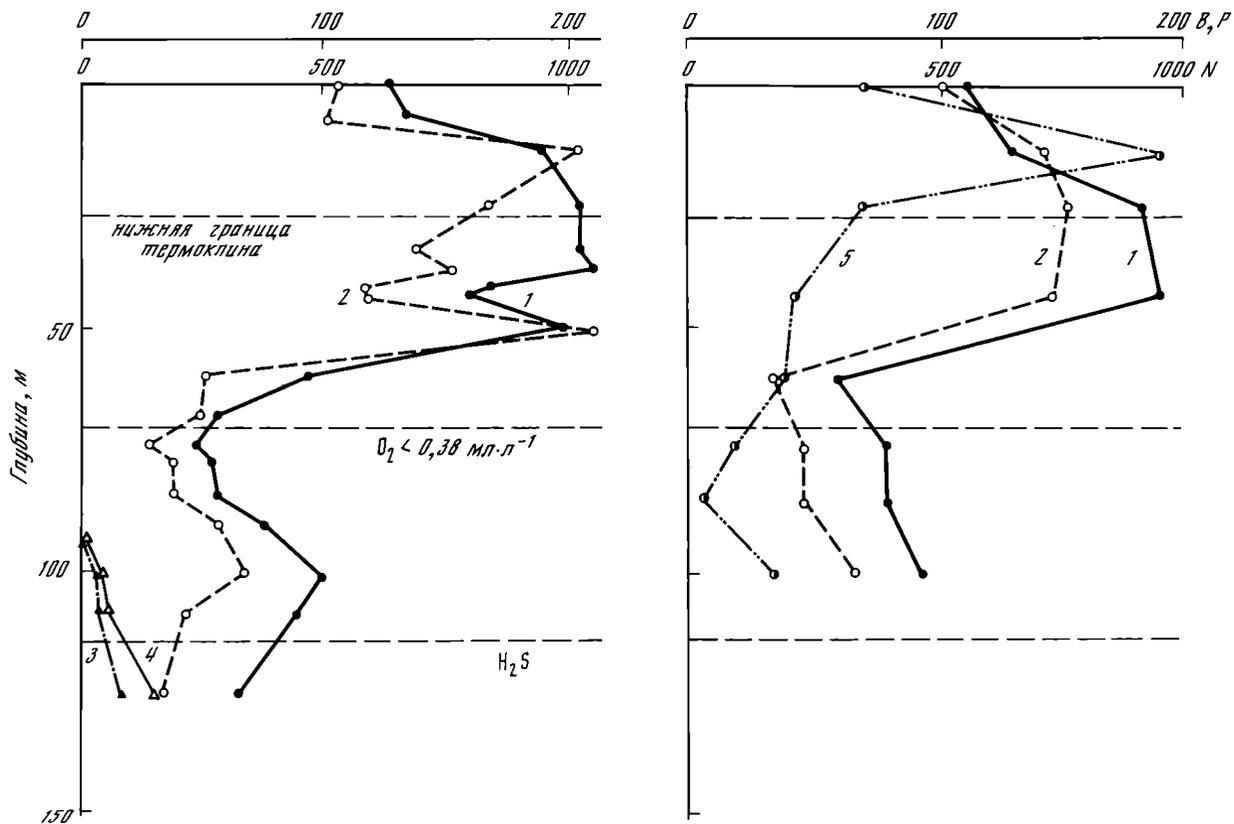
Определение продукции бактериопланктона в конце сентября проводили только в поверхностном слое. Величина суточной продукции одиночных бактерий не превышала $3,7 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$, суточная удельная продукция составляла 0,10, а суточное выедание биомассы бактерий потребителями $8,4 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$. В начале ноября на этом полигоне суточная продукция бак

терий в поверхностном слое возросла до $9,3 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$, суточная удельная продукция – до $0,29$, а суточное выедание биомассы микроорганизмов потребителями составляло $19,6 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$. Максимальная величина продукции и удельной продукции была характерна для слоя наибольшего обилия бактериопланктона над нижней границей термоклина и составляла за сутки $22,4 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ и $0,39$, соответственно. В более глубоких водах величина продукции бактерий менялась в пределах $4,0\text{--}5,1 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ за сутки (см. рис. 2). Суточная удельная продукция микроорганизмов во всей толще кислородной зоны (0–115 м на ст. 158) в осенний период была относительно невелика ($0,17\text{--}0,39$) и в среднем для верхнего 110-метрового слоя составляла $0,29$. Суточное выедание биомассы бактерий потребителями менялось на разных горизонтах от $1,6$ до $9,5 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ и лишь на поверхности, как мы уже говорили, было значительно выше. В толще вод максимальное значение выедания бактериопланктона соответствовало слою наибольшего обилия микроорганизмов (над нижней границей термоклина), где их продукция и удельная продукция были наибольшими.

В конце июня воды кислородной зоны на полигоне в восточной хали-статической области были более богаты бактериопланктоном, чем в осенний период (рис. 3). Численность бактерий в верхнем 50–60-метровом слое составляла $0,5\text{--}1,0$ млн. кл.мл⁻¹, причем высокие концентрации микроорганизмов были характерны для толщи вод практически от поверхности до нижней части оксиклина. Глубже характер изменения обилия бактерий был идентичен осеннему. Кривые вертикального распределения бактериопланктона практически совпадают в своей нижней части, если за точку отсчета брать не абсолютные значения глубины, а положение верхней границы сероводородного заражения (см. рис. 2, 3). Численность бактерий в субанаэробных водах колебалось в пределах $200\text{--}500$ тыс. кл.мл⁻¹.

Размеры бактериальных клеток в период раннего лета варьировали на разных глубинах кислородной зоны от $0,099$ до $0,219 \text{ мкм}^3$, т.е. бактерии были крупнее, чем осенью. Самые крупные микроорганизмы обитали в верхнем 50-метровом слое, их средний размер составлял на разных глубинах $0,136\text{--}0,219 \text{ мкм}^3$. Наиболее мелкие клетки встречались на верхних горизонтах субанаэробных вод. Изменение размеров клеток микроорганизмов от горизонта к горизонту, наблюдавшееся в июне, определило и характер распределения биомассы бактериопланктона. В верхнем 50-метровом слое биомасса бактерий имеет структуру с двумя максимумами своей величины, плохо выраженную в значениях численности микроорганизмов (см. рис. 3). От поверхности до горизонтов в нижней части оксиклина величина биомассы бактерий ранним летом менялась в пределах $100\text{--}200 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$, в более глубоких водах кислородной зоны – от 30 до $70 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$.

Бактериальные агрегаты в конце июня на этом полигоне в наших пробах практически отсутствовали. Бактерии на детрите встречались лишь



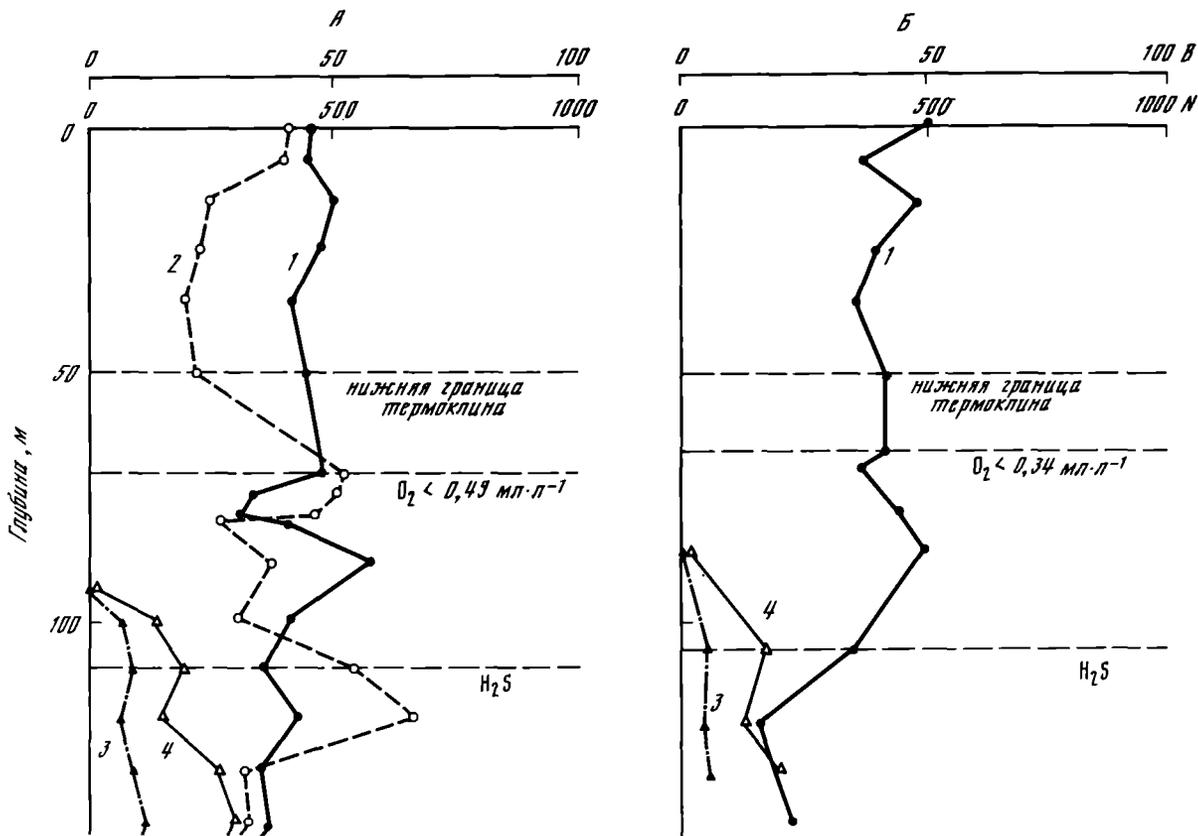
Р и с. 3. Вертикальное распределение бактериопланктона на ст. 181. Обозначения см. рис. 1. 5 - продук-

непосредственно над верхней границей зоны сосуществования кислорода и сероводорода, их максимальная концентрация составляла $4,2 \text{ тыс. кл. мл}^{-1}$ или $0,52 \text{ мг. м}^{-3}$. Детрит был мелкий, преимущественно с размерами 2-20 мкм. Нитевидные формы бактерий начинали встречаться в планктоне на 20-25 м выше зоны сероводородного заражения. Их численность и биомасса в субанаэробных водах не превышала $47 \text{ тыс. кл. мл}^{-1}$ или $13,4 \text{ мг. м}^{-3}$ соответственно (см. рис. 3).

Продукция бактериопланктона на полигоне в восточной халистатической области в летний период была довольно высокой во всей толще кислородной зоны (см. рис. 3). Максимальное значение ($192,4 \text{ мг. м}^{-3}$ за сутки) было получено на горизонте 14 м; здесь была наибольшей и удельная суточная продукция (1,10). В нижележащих слоях величина продукции бактерий падала от 70,1 до $4,7 \text{ мг. м}^{-3}$, возрастая лишь у верхней границы "С-слоя". Удельная суточная продукция микроорганизмов в водах кислородной зоны летом менялась в большем диапазоне, чем осенью (0,10-1,10) и составляла в среднем для верхней 100-метровой толщи 0,52. Биомасса бактерий в данном эксперименте практически не выедалась потребителями, наибольшие величины суточного выедания микроорганизмов ($5,3-15,1 \text{ мг. м}^{-3}$) были зарегистрированы в субанаэробных водах на горизонтах 74, 85 и 100 м.

Работы в западной халистатической области показали, что ряд черт в распределении бактериопланктона в нижней части кислородной зоны в разных участках свала черноморского шельфа на восточном полигоне свойственен водам и на западном полигоне. Поверхностные воды отличались сильнее. Осенью численность бактериопланктона вплоть до глубин порядка 70 м (т.е. от поверхности до нижней части оксиклина), в отличие от восточного полигона, была практически постоянной и составляла 350-500 тыс. кл. мл⁻¹ (рис. 4). Максимум обилия микроорганизмов в поверхностных слоях был выражен очень слабо. В субанаэробных водах характер вертикального распределения бактериопланктона соответствовал его изменениям по вертикали в других открытых районах моря: наблюдалось увеличение концентрации бактерий в слоях, прилежащих к субанаэробным водам (в отдельных случаях более заметное в весовом отношении); чуть глубже, в водах, обедненных кислородом, прослеживалось снижение обилия микроорганизмов и далее, ближе к границе "С-слоя" - нарастание численности или биомассы бактерий. В зоне сосуществования кислорода и сероводорода, у ее верхней границы, воды характеризуются повышенной концентрацией бактериопланктона. В нижней части кислородной зоны в октябре-ноябре численность микроорганизмов менялась в пределах 300-600 тыс. кл. мл⁻¹ (см. рис. 4).

Размеры бактериальных клеток в кислородной зоне в начале октября на западном полигоне варьировали в пределах $0,049-0,152 \text{ мкм}^3$, наибольших величин достигая в нижней части оксиклина (69-78 м). На большинстве горизонтов ст. 140 средний объем бактерий составлял



Р и с. 4. Вертикальное распределение бактериопланктона на ст. 140 (А) и 157 (Б). Обозначения см. рис. 1

0,049–0,089 мкм³, а ст. I57 – 0,095 мкм³, т.е. был близок размеру микроорганизмов в аналогичный период в водах восточной халистатической области.

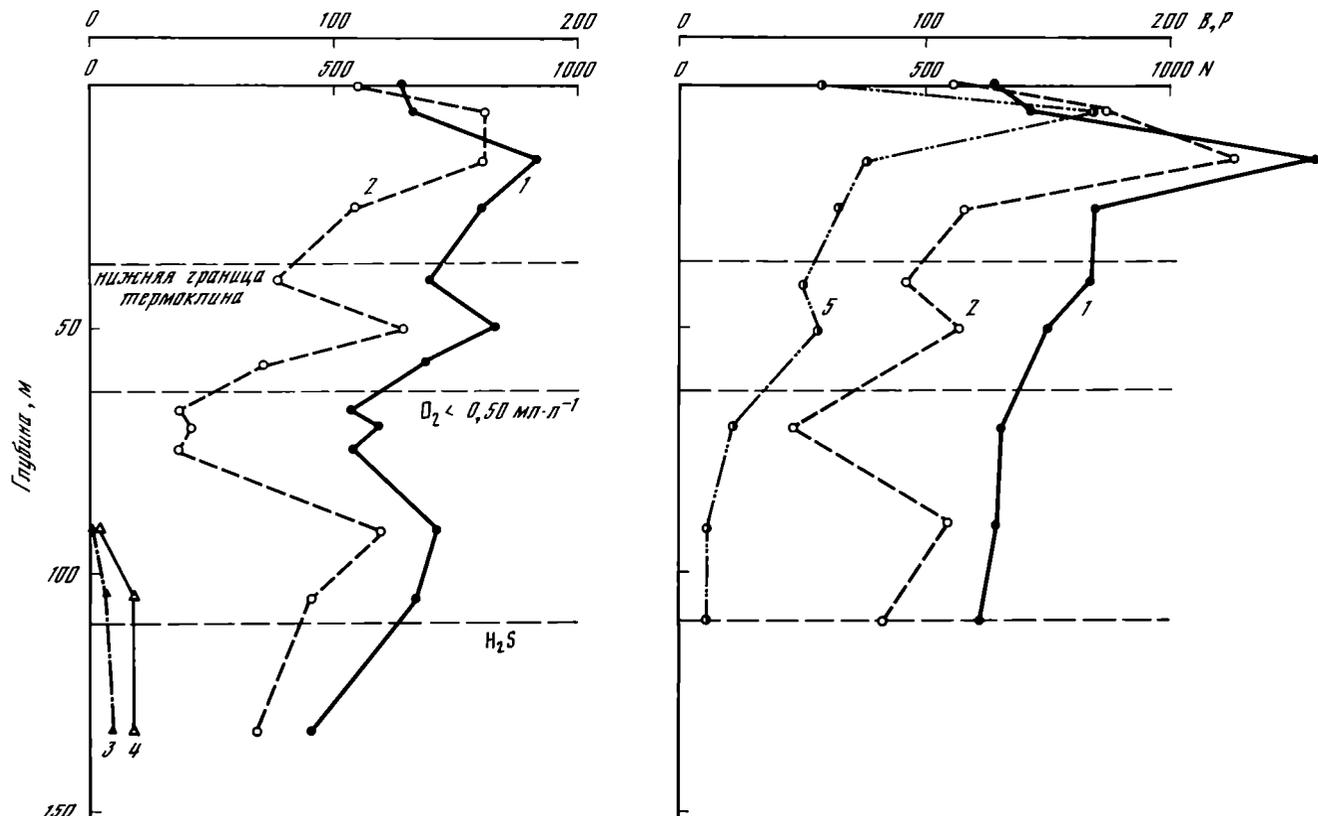
Биомасса бактерий в октябре–ноябре в водах кислородной зоны западного полигона составляла порядка 20–60 мг·м⁻³. Как указывалось выше, на ст. I40 максимумы ее обилия находились в поверхностных слоях, в нижней части оксиклина и на горизонтах, примыкающих к верхней границе зоны сосуществования кислорода и сероводорода. В ноябре измерение размеров бактерий проводили не на всех горизонтах, поэтому на ст. I57 особенности вертикального распределения биомассы микроорганизмов мы не сможем.

Ассоциированный бактериопланктон на западном полигоне в осенний период встречался лишь глубже 60–70 м, в нижней части оксиклина. Численность агрегированных бактерий на некоторых горизонтах была очень высока. Так, на глубине 69 м (ст. I40) она достигала 33I тыс. кл·мл⁻¹ (10,9 мг·м⁻³), т.е. была соизмерима с концентрацией одиночных бактерий, хотя на большинстве горизонтов ст. I40 и I57 агрегированные бактерии заметной роли не играют. Бактерии на детрите в водах субанаэробной зоны встречались почти повсеместно, но в небольшом количестве (I–10 тыс. кл·мл⁻¹ или 0,1–1,5 мг·м⁻³). В верхних слоях зоны сосуществования кислорода и сероводорода в начале октября детрит, заселенный бактериями, в наших пробах присутствовал постоянно; хотя и не был обилён. Численность микроорганизмов на детрите составляла 7–36 тыс. кл·мл⁻¹, биомасса – 0,8–4,0 мг·м⁻³. Бактериальные агрегаты и частицы детрита осенью в западной халистатической области встречались преимущественно размером до 20 мкм, их концентрация в слоях наибольшего обилия составляла порядка 300–500 частиц·мл⁻¹.

Проникновение нитевидных форм бактерий в воды кислородной зоны на западном полигоне не превышало 16–20 м по вертикали. Численность этих организмов над верхней границей "С-слоя" составляла в октябре–ноябре не более 50–100 тыс. кл·мл⁻¹, биомасса – 20 мг·м⁻³ (см. рис. 4).

Продукцию бактериопланктона в осенний период измеряли только в поверхностном слое моря. В начале ноября на ст. I57 ее суточная величина составляла 14,9 мг·м⁻³, суточная удельная продукция – 0,43, выданные бактериопланктона потребителями – 2,9 мг·м⁻³ за сутки.

В начале лета в западной халистатической области вертикальное распределение бактерий по сравнению с осенью претерпело ряд изменений: увеличились абсолютные величины концентрации микроорганизмов в разных слоях, ярче выделился максимум обилия бактериопланктона в поверхностной зоне (рис. 5). Численность бактерий от поверхности до нижней части оксиклина варьировала от 650 до 950 тыс. кл·мл⁻¹; глубже, в субанаэробных водах – менялась в пределах 500–700 тыс. кл·мл⁻¹. Вертикальное распределение бактериопланктона в нижних слоях кислородной зоны отличалось теми же особенностями, что и на других станциях в открытых



Р и с. 5. Вертикальное распределение бактериопланктона на ст. 181. Обозначения см. рис. 1. 5 - продукция

районах моря в разные сезоны: максимум обилия микроорганизмов в нижней части окислина сменялся максимумом их концентрации на верхних горизонтах субанаэробных вод, глубже шло нарастание обилия бактерий.

Средний объем бактериальных клеток ранним летом в водах кислородной зоны был несколько выше, чем осенью на этом полигоне и составлял $0,068-0,244 \text{ мкм}^3$. Самые крупные бактерии были свойственны поверхностному 15-метровому слою ($0,172-0,244 \text{ мкм}^3$), самые мелкие ($0,068-0,070 \text{ мкм}^3$) — характерны для вод со скоплениями мезопланктона (67-75 м). Большая концентрация бактериопланктона и преобладание в нем относительно крупных клеток определили высокие величины биомассы микроорганизмов. В июне в кислородной зоне западной халистатической области биомасса бактерий составляла $40-160 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$. Характер вертикального распределения биомассы бактериопланктона полностью соответствовал распределению его численности (см. рис. 5).

Ассоциированные микроорганизмы в начале лета встречались во всех слоях, хотя и не были обильны. Численность агрегированных бактерий не превышала $10 \text{ тыс. кл}\cdot\text{мл}^{-1}$ ($2,4 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$), максимальные величины были характерны для вод со скоплениями *S. helgolandicus* и под ними (70-75 м). Максимальная численность бактерий в кислородной зоне составляла $2,7 \text{ тыс. кл}\cdot\text{мл}^{-1}$ ($0,4 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$) и также была приурочена к скоплениям мезопланктона. Непосредственно над верхней границей "С-слоя" и в нем количество детрита постепенно увеличивалось с глубиной. Бактериальные агрегаты в скоплениях рачков были крупные (11-20 мкм), их численность составляла порядка $30-50 \text{ частиц}\cdot\text{мл}^{-1}$. Детритные частицы встречались преимущественно размером от 2 до 100 мкм, концентрация детрита, заселенного бактериями, на разных глубинах колебалась в пределах $10-120 \text{ частиц}\cdot\text{мл}^{-1}$.

Нитевидные бактерии в нижних слоях кислородной зоны встречались на расстоянии 20 м и менее от верхней границы "С-слоя". Их численность здесь в начале лета составляла $10-34 \text{ тыс. кл}\cdot\text{мл}^{-1}$, биомасса — $2-17 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$ (см рис. 5).

Продукция бактериопланктона ранним летом на полигоне в западной части моря в пределах кислородной зоны менялась от $10,1$ до $172,9 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$ за сутки (см. рис. 5). Наибольшие значения ($52-172 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$ за сутки) получены в поверхностном 15-метровом слое; дальше величина продукции микроорганизмов убывает по мере нарастания глубины. Удельная суточная продукция бактериопланктона варьировала от $0,10-0,12$ (горизонты 90 и 110 м) до $0,48-0,78$ (горизонты 0 и 5 м) и составляла в среднем для поверхностного 110-метрового слоя $0,37$. Суточное выедание биомассы бактериопланктона потребителями колебалось в пределах $3,5-25,3 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$ и было максимальным в поверхностных водах.

Работы на полигоне в зоне конвергенции поверхностных течений в центральной части моря, несмотря на то, что этот район отличается большей гидрофизической изменчивостью, чем халистатические области, не выявили здесь принципиальных отличий в распределении бактериоплан-

ктонна. Численность бактерий в конце сентября от поверхности до "С-слоя" менялась в пределах 250–650 тыс. кл.мл⁻¹ (20–100 мг.м⁻³) и лп в местах скоплений мезопланктонных животных достигала 900 тыс.кл.мл⁻¹ (160 мг.м⁻³) (см. рис. I в статье Флинта с соавт., наст. сб.). Кроме слоев обитания мезопланктона, повышенная концентрация микроорганизм была характерна и для вод у нижней границы термоклина, в нижней части оксиклина и у верхней границы зоны сосуществования кислорода и серы дорода, т.е. для тех же участков водной толщи, что и на других полигах. Как и на всех станциях в открытых районах моря, минимальные величины обилия бактериопланктона были свойственны горизонтам у верхней границы субанаэробных вод.

Средний объем одиночных бактерий в толще кислородной зоны варьировал в пределах 0,065–0,256 мкм³, составляя на большинстве горизонтов 0,097 мкм³. Наиболее крупные клетки встречались в нижней части оксиклина (0,113–0,256 мкм³) и в местах концентрации мезопланктонных животных (0,179 мкм³), самые мелкие – в верхних слоях субанаэробных вод (0,065 мкм³).

Ассоциированный бактериопланктон в кислородной зоне был редок и лишь на глубинах обитания *S. helgolandicus* был обилен. Численность бактерий на детрите здесь доходила до 262 тыс. кл.мл⁻¹, а биомасса – 47 мг.м⁻³. Концентрация детритных частиц составляла 750 в одном миллилитре; детрит, заселенный бактериями, был преимущественно размером 2–10 мкм (см. рис. I в статье Флинта с соавт., наст. сб.). В "С-слое" ассоциированный бактериопланктон был представлен, главным образом, микроорганизмами на детритных частицах. На верхних горизонтах зоны сосуществования кислорода и сероводорода численность ассоциированного бактериопланктона составляла 6–13 тыс. кл.мл⁻¹, биомасса достигала 0,9–1,9 мг.м⁻³. Нитевидные формы бактерий в осенний период на этом полигоне были встречены в 25-метровой толще вод над верхней границей "С-слоя". Их численность в кислородной зоне не превышала 74 тыс. кл.мл⁻¹, биомасса – 20 мг.м⁻³.

Работы на полигоне в зоне конвергенции поверхностных течений в середине июня показали, что изменения в вертикальной структуре бактериопланктона касаются, главным образом, верхних 50 метров. В начале лета здесь образовались два ярко выраженных максимума концентрации: в поверхностной 10-метровой толще и в холодном промежуточном слое в местах скопления водорослей *Nitzschia* spp. (Ратькова с соавт., наст. сб.). Глубже характер вертикального распределения бактериопланктона и количественные характеристики его обилия остались практически без изменений. Кривые распределения бактерий по глубине довольно хорошо совпадают, если совместить положение верхних границ зоны сосуществования кислорода и сероводорода в разные сезоны. Количество микроорганизмов в верхних 60 м составляло 450 тыс. кл.мл⁻¹ – 1,5 млн кл.мл⁻¹ (50–250 мг.м⁻³), в субанаэробных водах – 250–600 тыс. кл.мл⁻¹ (27–60 мг.м⁻³).

Самые крупные бактерии были характерны для поверхностного 10-метрового слоя (0,229–0,317 мкм³), самые мелкие (0,089 мкм³) встречались на верхних горизонтах субанаэробных вод. На большинстве горизонтов кислородной зоны средний объем бактерий варьировал в пределах 0,101–0,128 мкм³.

Ассоциированный бактериопланктон присутствовал практически повсеместно, но заметной роли в тех или иных слоях кислородной зоны не играл. Численность агрегированных бактерий и бактерий на детрите не превышала 3 тыс. кл.мл.⁻¹, биомасса – 1 мг·м⁻³. Нитевидные формы бактерий в середине июня проникли через верхнюю границу зоны сосуществования кислорода и сероводорода не более чем на 11 м по вертикали. Их максимальное обилие составляло здесь 77 тыс. кл.мл.⁻¹ или 17 мг·м⁻³.

Заключение

Применение современных комплексных приемов сбора и обработки материала при исследованиях в 7-м и 8-м рейсах нис "Рифт" позволило получить качественно и количественно новые характеристики структуры и продуцирования черноморского бактериопланктона. Так, при прижизненном окрашивании микроорганизмов флуорохромами мы учитывали бактериопланктон гораздо более полно и получили величины численности в несколько раз большие, чем при подсчете бактерий, окрашенных карболовым эритрозинном. Применение люминесцентной микроскопии позволило составить и новые представления о размерах бактериальных клеток в Черном море, об изменении объемов бактерий в разных условиях существования. Использование при расчетах биомассы бактериопланктона истинных (или, по крайней мере, близких к ним) размеров микроорганизмов привело, во-первых, к более адекватным оценкам обилия бактерий, выраженных в весовых единицах, во-вторых, позволило проследить соответствие (или несоответствие) распределения показателей их численности и биомассы. Так, например, во многих случаях максимум биомассы микроорганизмов в поверхностных слоях лежит несколько выше максимума их численности (см. рис. 1–5). Более строгие оценки биомассы бактерий позволили более точно определить их продукцию, а контроль за изменениями размеров микроорганизмов в склянках в течение опыта позволил во многих случаях избежать завышенных оценок (Шушкина с соавт., 1987).

Анализ вертикального распределения бактериопланктона в кислородной зоне открытой части Черного моря выявил ряд черт, неизменно свойственных всем сезонам и общих для разных районов. Изменение с глубиной численности и биомассы микроорганизмов в нижней части оксиклина в субанаэробных водах и осенью 1985 г., и поздней весной–ранним летом 1986 г., и, как показывает наш материал, весной 1984 г. (Сажин, 1987) носило сходный характер. Максимум обилия бактериопланктона в нижней части оксиклина сменялся абсолютным минимумом концентрации

микроорганизмов в верхних слоях субанаэробных вод, глубже шло нарастание численности и биомассы бактерий. Во многих случаях кривые вертикального распределения бактериопланктона в нижней части кислородной зоны открытых районов моря совпадают в главных чертах при совпадении положения верхней границы зоны сосуществования кислорода и сероводорода. Максимумы и минимумы обилия бактерий, расположенные на разных глубинах, оказываются на одинаковом расстоянии от верхней границы "С-слоя". Вероятнее всего, положение верхней границы сероводорода в воде и характер распределения кислорода в нижней части аэробной зоны являются главными факторами, определяющими здесь вертикальную структуру бактериопланктона, а, как показали наши работы весной 1988 г., и гетеротрофного нанопланктона и микропланктона (Сажин с соавт., 1980). Изменение положения верхней границы зоны сосуществования кислорода и сероводорода влечет за собой "подъем" или "опускание" всей кривой вертикального распределения тех или иных планктонных организмов при сохранении характерных деталей, приводя, соответственно, к "сжатию" или "растягиванию" ее по вертикали.

Применение в прошлом единой методики обработки проб позволяло обобщать и сравнивать результаты многолетних исследований бактериопланктона, проводившихся разными авторами в открытых районах Черного моря (Лебедева, 1979; Сорокин, 1982; Сажин, 1987). Полученные же с учетом современных методических требований материалы, к сожалению, плохо сравнимы с этими данными. Однако именно такие материалы позволяют по-новому подойти к решению важнейших вопросов жизнедеятельности пелагических бактерий в черноморской экосистеме и перевести будущие многолетние ряды наблюдений на более адекватный уровень.

Л и т е р а т у р а

- З а и к а В.Е. Сравнительная продуктивность гидробионтов//Киев: Изд-во Наук. думка, 1983. 207 с.
- Л е б е д е в а М.И. Бактериопланктон и его роль в биопродукционных процессах//Основы биологической продуктивности Черного моря. Киев: Наук. думка, 1979. С. 183-199.
- С а ж и н А.Ф. Бактериопланктон открытых районов Черного моря весной 1984 г.//Современное состояние экосистемы Черного моря. М.: Наука, 1987. С. 118-126.
- С а ж и н А.Ф., М и ц к е в и ч И.Н., П о г л а з о в а М.Н. Изменение размеров клеток бактериопланктона при фиксации и окрашивании//Океанология. 1987. Т. 27, вып. I. С. 151-154.
- С а ж и н А.Ф., З у б к о в М.В., Д р а б к о в а В.Г. Бактериопланктон, гетеротрофный нано- и микропланктон нижних слоев кислородной зоны Черного моря//Изменчивость экосистем Черного моря (естественные и антропогенные факторы). М.: Наука, 1990 (в печати).
- С о р о к и н Ю.И. Черное море. М.: Наука, 1982. 217 с.

Мушкина Э.А., Ведерников В.И., Копылов А.И. и др. Изменение планктонных сообществ в экспериментальных склянках при определении продукции фитопланктона и бактерий//Изв. АН СССР. Сер. биол. 1987. № 1. С. 42-54.

Hobbie J.E., Daley R.J., Jasper S. Use of Nucleopore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy//Appl. Environ. Microbiol. 1977. Vol. 33. P. 1225-1228.

УДК 577.475(262.5)

ГЕТЕРОТРОФНЫЙ НАНОПЛАНКТОН АЭРОБНОЙ ЗОНЫ ЧЕРНОГО МОРЯ

А.И. Копылов, А.Ф. Сажин

Полученные в последние годы данные о качественном составе и количестве планктонных зоофлагеллят в открытых районах Черного моря (Моисеев, Мамаева, 1979; Моисеев, 1980; Туманцева, 1987) свидетельствуют о большой роли наногетеротрофов в формировании биомассы планктона аэробной зоны и необходимости обязательного учета этой группы гетеротрофных организмов при проведении структурно-функциональных исследований экосистемы пелагиали этого водоема. Однако, несмотря на определенные успехи, достигнутые в последнее время, гетеротрофный нанопланктон остается малоизученной группой. В связи с этим в сентябре-ноябре 1985 г. и в май-июне 1986 г., во время 7-го и 8-го рейсов нис "Рифт" были предприняты исследования качественного состава и пространственного распределения гетеротрофного нанопланктона на станциях у свала глубин у г. Новороссийска и у г. Бургас, в центрах западной и восточной халисатических областей и в зоне конвергенции к югу от полуострова Крым (Виноградов, Флинт, наст. сб.).

Материал и методика

Пробы из эвфотической зоны собирали 30-литровым батометром. Глубина 70 м для отбора образцов воды использовали однолитровые батометры комплекса "Зонд-батометр" и пятилитровые, кассета которых была укреплена на погружаемом обитаемом аппарате (ПОА) "Аргус". Применение последнего позволило проводить прицельный отбор проб в слоях скопления взвеси, мезопланктона, водорослей, а использование гидрологического комплекса "Зонд-батометр" дало возможность получать пробы из слоя с определенными характеристиками температуры, содержания кислорода и сероводорода. Число горизонтов на каждой станции составляло 14-23; облавливали всю толщу воды - от верхней границы сероводородной зоны до поверхности.

© А.И. Копылов, А.Ф. Сажин, 1989.

Для оценки обилия организмов гетеротрофного нанопланктона использовали метод эпифлуоресцентной микроскопии с применением флуорохромов: в 7-м рейсе нис "Рифт" - акридинового оранжевого, а в 8-м рейсе нис "Рифт" - примулина (Davis, Sieburth, 1982; Caron, 1983). В наших исследованиях в отличие от зарубежных применялись ядерные фильтры отечественного производства, которые изготавливаются в Лаборатории ядерных реакций Объединенного института ядерных исследований (г. Дубна). Мы использовали фильтры с диаметром пор 0,2 или 0,4 мкм, предельно окрашенные суданом черным. Все пробы морской воды фиксировали профильтрованным через ядерный фильтр 0,2 мкм 10%-ным раствором глутаральдегида до конечной концентрации 1%. Как показали исследования (Sherr, Sherr, 1983), клетки гетеротрофных флагеллят, не обработанные консервирующими растворами, легко разрушаются при фильтрации.

Кроме того, концентрацию зоофлагеллят определяли в "живых", неконцентрированных пробах воды с использованием камеры-пенала и фазово-контрастной микроскопии (Сорокин, 1980).

Сравнение метода эпифлуоресцентной микроскопии и метода счета в камере-пенале при определении численности бесцветных жгутиконосцев *Monas* sp. из лабораторной культуры показало, что при низкой плотности подсчет их в камере становится трудоемким и иногда приводит к неточным результатам (табл. I). Это связано с необходимостью просмотра

Т а б л и ц а I

Сравнение результатов определения численности (экз·мл⁻¹), полученных методом прямого счета в камере-пенале (1) и методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием флуорохромов акридинового оранжевого (2), примулина (3)

№ опыта	1	2	3
1	23096±3333	22295±7281	22592±7329
2	13802±1752	12485±1723	12723±1739
3	6273±834	5589±815	6064±849
4	1223±214	1229±269	1263±274
5	250±53	237±59	237±59
6	167±39	117±29	114±27
7	67±24	35±13	29±12

большого объема камеры и с неопределенностью счета быстродвигающихся форм. Кроме того, длительный подсчет жгутиконосцев в одной и той же камере не рекомендуется, поскольку через непродолжительное время некоторые флагелляты теряют подвижность, оседают на дно камеры и становятся плохо различимыми. На обработку такой пробы уходит значительный промежуток времени. С другой стороны, подсчет большого числа

движных флагеллят в камере-пенале очень затруднен, и необходимо предварительное разведение исследуемых образцов воды. Результаты определения плотности зоофлагеллят в интервале концентраций 200–20000 экз·мл⁻¹, полученные двумя методами, оказались близкими. Доверительные интервалы для полученных величин численности гетеротрофных флагеллят рассчитаны по формуле случайной ошибки определения численности неколонизальных видов (Ведерников, Микаэлян, 1981).

Итоги оценки концентрации гетеротрофных нанофлагеллят разными методами в естественных образцах воды представлены в табл. 2. В поверх-

Т а б л и ц а 2

Сравнение результатов определения численности гетеротрофных нанофлагеллят в камере-пенале (1) и методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием флуорохрома примулина (2) (станция I62; 8-й рейс нис "Рифт", май 1986 г.)

Горизонт, м	1			2		
	< 4 мкм	> 4 мкм	сумма	< 4 мкм	> 4 мкм	сумма
0	172±108	551±195	723±223	602±150	828±176	1430±232
6	69±30	482±114	551±120	470±133	451±130	921±186
14	276±79	207±69	483±105	564±103	715±116	1279±155
19	138±56	195±67	333±87	357±95	301±87	658±128
24	69±39	207±69	276±79	107±44	201±60	308±74
31	168±75	252±92	420±119	339±65	407±77	746±101
35	67±33	168±53	235±86	326±64	238±55	564±84
40	168±75	210±84	378±113	113±38	144±42	257±57
50	84±53	84±53	168±99	63±28	100±35	163±45
70	0	42±27	42±27	63±28	75±31	138±41
85	0	84±38	84±38	74±29	91±32	165±41
109	0	0	0	40±15	17±10	57±18
127	95±46	56±35	151±58	261±52	109±34	370±62
130	0	0	0	34±14	23±11	57±18

ностных горизонтах (0–35 м) в открытой части моря величины численности бесцветных жгутиконосцев, полученные при их учете на фильтрах, оказались выше, чем при счете в камере, в среднем в 1,9 раза. Прежде всего расхождение данных связано с тем, что методом эпифлуоресцентной микроскопии достаточно четко и полно учитываются все гетеротрофные формы различных систематических групп нанофлагеллят, тогда как идентификация гетеротрофных и автотрофных клеток при просмотре их в камере-пенале вызывает большие трудности. Как правило, этим методом учитываются хорошо известные облигатно-гетеротрофные флагелляты, обладающие характерными морфологическими признаками.

В некоторых пробах (горизонт 14 м) превышение в счете на фильтрах было вызвано присутствием в воде большого количества неподвижных ли-

шенных жгутиков эукариотных гетеротрофных клеток (возможно, бесцветных жгутиконосцев), не учитываемых при счете в камере-пенале. Кроме того, значительная разница в результатах вызвана недоучетом мелких наногетеротрофов с размерами клеток меньше 4 мкм (см. табл. 2) при подсчете их в камере типа пенала. Величины численности мелких гетеротрофных флагеллят, определенные методом счета на ядерных фильтрах, оказались в 1,5–6,8 раза выше таковых, подсчитанных в камере-пенале. Разница уменьшалась при использовании счетной камеры меньшего объема и большего увеличения микроскопа.

Исследование образцов воды с глубины 40–50 м показало, что величины плотности бесцветных жгутиконосцев, полученные методом счета в "живых", в неконцентрированных пробах воды были близки и даже превышали таковые, найденные методом эпифлуоресцентной микроскопии (см. табл. 2). Очевидно, причиной последнего был частично двойной учет быстродвигающихся флагеллят.

На глубоких горизонтах (70–139 м) со сравнительно низкой температурой воды численность гетеротрофных флагеллят, определенная методом подсчета в камере-пенале, оказалась в 2,0–3,3 раза ниже таковой, зарегистрированной эпифлуоресцентным методом. На некоторых горизонтах бесцветные жгутиконосцы вообще не были обнаружены методом счета в камере-пенале. При микроскопировании глубинных образцов холодной воды температура ее в счетной камере резко повышалась, и численность жгутиконосцев в пенале в течение короткого промежутка времени снижалась. Видимо, это было вызвано гибелью части их от температурного шока.

Таким образом, проведенное исследование показало, что метод счета гетеротрофных флагеллят на ядерных фильтрах с помощью эпифлуоресцентной микроскопии позволяет за короткое время получать более репрезентативные данные по численности и биомассе исследуемых организмов. Недостатком метода эпифлуоресцентного счета гетеротрофного нанопланктона является трудность в определении точного систематического положения его представителей, хотя по ряду характерных морфологических признаков можно опознать отдельные группы гетеротрофных флагеллят (Fenchel, 1962). Кроме того, при использовании этого метода необходимо учитывать, что в составе гетеротрофных флагеллят могут быть включены и другие представители гетеротрофного нанопланктона, такие как зооспоры простейших, фикомицетов, метазоа.

Оценивая достоинства и недостатки рассмотренных методов, мы пришли к выводу, что при параллельном использовании метода эпифлуоресцентной микроскопии и просмотра исследуемых организмов в "живой воде", мы получаем более точную и полную экологическую характеристику группы гетеротрофных нанопланктонов, хотя дальнейшее совершенствование методов количественного учета гетеротрофного нанопланктона остается одной из актуальных задач современной морской биологии.

В настоящей работе методом счета в камере-пенале мы попытались учесть в эвфотическом слое неподвижные лишённые жгутиков эукариотные

клетки. Численность последних, особенно в осенний период, достигала значительных величин – до 630 экз.мл. Поскольку эти покоящиеся или неживые клетки в исследованные периоды не являлись активным элементом данного трофического звена, их численность и биомасса нами при сопоставлении с обилием пикопланктона – основного источника пищи наногетеротрофов, не учитывались.

Результаты и обсуждение

В состав гетеротрофного нанопланктона входили жгутиконосцы из отрядов Dinoflagellida, Cryptomonadida, Chrysoomonadida (кл. Phytomastigophorea) и из отрядов Kinetoplastida, Choanoflagellida, Vicosocida (кл. Zoomastigophorea), а также амёбы и инфузории. Нанопланктонные цилиаты в настоящей работе не рассматриваются. Соотношение численности и биомассы наиболее многочисленных таксономических групп наногетеротрофов в мае-июне 1986 г. показано в табл. 3. В толще вод

Т а б л и ц а 3

Доля (в процентах) разных таксономических групп в суммарной численности (N) и биомассе (B) гетеротрофного нанопланктона в аэробной зоне Черного моря в мае-июне 1986 г.

№ станции	Зоофлагелляты+хризомонады		Динофлагелляты		Криптомонады		Амёбы		Прочие	
	% от N	% от B	% от N	% от B	% от N	% от B	% от N	% от B	% от N	% от B
I62	88,94	35,44	6,00	38,79	3,78	19,97	0	0	1,28	5,80
I63	92,18	41,52	4,35	23,24	2,84	31,88	0	0	0,63	3,36
I81	97,25	69,25	1,70	21,03	0,88	7,67	0,01	0,06	0,16	1,99
I82	92,97	41,89	2,60	27,89	1,74	16,19	2,47	11,48	0,32	2,55
I84	89,61	35,37	1,26	6,14	3,10	18,64	3,47	25,31	2,56	14,54
I86	91,71	47,54	3,74	18,53	4,55	33,93	0	0	0	0

Черного моря по численности постоянно преобладали флагелляты, размеры которых составляли меньше 10 мкм. Среди них наиболее многочисленными были жгутиконосцы из отрядов Kinetoplastida, Chrysoomonadida.

Динофлагелляты были представлены как относительно мелкими формами (8 мкм х 6 мкм), так и довольно крупными (20 мкм х 12 мкм). Поэтому при сравнительно низкой численности их биомасса иногда достигала 38% суммарной биомассы наногетеротрофов.

Основанием принадлежности части криптонада к гетеротрофному нанопланктону послужило отсутствие у них свечения хлорофилла при люминесцентном освещении, а также наличие в их телах потребленных бактерий, цианобактерий и водорослей. Это наблюдалось как на препаратах, окрашенных флуорохромами, так и без окрашивания при люминесцентном освещении.

щении, благодаря собственной флуоресценции организмов. Криptomonад, не содержащие хлорофилла, были немногочисленны, но по биомассе, благодаря большому объему тела, могли составлять до 22% суммарной биомассы гетеротрофного нанопланктона.

Потребленные пищевые объекты были обнаружены также в клетках хлорофиллсодержащих флагеллят (криptomonад, динофлагеллят, хризомонад). Концентрация этих жгутиконосцев (обладающих, по-видимому, смешанным типом питания) иногда достигала значительных величин: 40 экз.мл⁻¹ и 16,4 мг·м⁻³ (горизонт 45 м, ст. 182). Конечно, присутствие бактерий и водорослей в телах пигментированных жгутиконосцев не является безоговорочным доказательством наличия фаготрофии у этих организмов. В телах простейших организмов нередко встречаются симбиотические бактерии и водоросли, эндопаразиты. Однако факт накопления зерен крахмала (суспензия которых добавлялась нами к естественной воде) в телах некоторых автотрофных жгутиконосцев свидетельствует о способности ряда фитофлагеллят Черного моря к фаготрофному способу питания.

Мелкие амебы встречались на исследуемых станциях эпизодически, играя иногда большую роль в формировании биомассы гетеротрофного нанопланктона. На отдельных горизонтах (ст. 184, горизонт 122 м) амебы составляли до 80% суммарной биомассы наногетеротрофов.

Предыдущие исследования вертикального распределения зоофлагеллят в Черном море (Моисеев, 1980) обнаружили, что основная масса этих организмов локализуется в слое термоклина. Кроме того, было выявлено значительное скопление бесцветных жгутиконосцев в слое, граничащем с сероводородной зоной, что позволило сделать вывод о возможности вовлечения бактериальной биомассы, продуцируемой в Черном море за счет хемосинтеза, в продукционный процесс путем потребления их жгутиконосцами (Моисеев, 1980).

В нашей работе была получена похожая картина вертикального распределения бесцветных жгутиконосцев в Черном море (табл. 4, 5, 6; рис. 1, 2). Максимумы численности и биомассы организмов гетеротрофного нанопланктона были обнаружены в поверхностном горизонте, слое термоклина, а также в глубоководных скоплениях водорослей *Nitzschia* spp. мезопланктона и слоях "белой мути" (Ратькова с соавт., наст. сб.; Флинт с соавт., наст. сб.).

Так, на ст. 182, кроме максимумов концентрации наногетеротрофов, в зонах скоплений водорослей и мезопланктона, было отмечено увеличение численности и биомассы гетеротрофного нанопланктона в слоях повышенной мутности (96 и 109 м). Слой "белой мути" начинался с 96 м; к 105 м прозрачность воды увеличивалась, затем резко падала, и мутные воды тянулись вплоть до 115 м. Верхняя граница сероводородной зоны находилась на глубине 120 м. На горизонте 96 м в большом количестве были обнаружены амебы размером от 5 до 8 мкм (90 экз.мл⁻¹), зоофлагелляты, небольшое количество гетеротрофных динофлагеллят. На гори-

Вертикальное распределение численности (N, экз.мл⁻¹) и биомассы (B, мг.м⁻³) пико-планктона, гетеротрофного нанопланктона у северо-восточного побережья Черного моря в октябре 1985 г. (ст. 136) и июне 1986 г. (ст. 162)

Станция 136						Станция 162									
Гори- зонт, м	Пико- планк- тон, мг.м ⁻³	Гетеротрофный нанопланктон						Гори- зонт, м	Пико- планк- тон, мг.м ⁻³	Гетеротрофный нанопланктон					
		<10 мкм		>10 мкм		Сумма				<10 мкм		>10 мкм		Сумма	
		N	B	N	B	N	B			N	B	N	B	N	B
1	2	3		4		5		6	7	8		9		10	
0	41,8	368	16,1	0	0	368	16,1	0	97,2	1429	81,4	113	77,4	1542	158,0
7	-	40	2,6	0	0	40	2,6	6	99,4	922	43,3	57	39,3	979	82,6
15	-	144	4,7	0	0	144	4,7	14	96,3	658	28,9	19	8,1	677	37,0
23	-	134	6,4	0	0	134	6,4	19	92,6	620	12,4	19	9,5	639	21,9
24	44,9	16	0,5	3	14,5	19	15,0	24	80,1	282	12,1	13	14,7	295	26,8
45	-	0	0	0	0	0	0	27	78,9	489	12,2	50	30,3	502	42,5
60	-	0	0	0	0	0	0	31	110,4	746	23,9	69	32,5	815	56,4
90	98,2	0	0	0	0	0	0	35	54,5	508	11,2	44	17,9	552	29,1
93	14,1	18	1,2	3	0,5	21	1,7	40	60,8	201	5,2	38	14,6	239	19,8
103	13,8	0	0	3	0,5	3	0,5	50	47,6	125	2,9	50	18,8	175	21,7
108	17,9	0	0	0	0	0	0	70	62,2	106	2,4	31	10,0	137	12,4
109	19,5	33	1,1	0	0	33	1,1	85	49,0	114	2,5	46	27,6	160	30,1
114	21,0	16	0,5	3	1,8	19	2,3	109	58,8	63	1,4	9	3,1	72	4,5
120	19,0	0	0	0	0	0	0	127	72,6	371	7,8	47	20,8	418	28,6
121	11,4	18	0,9	6	11,1	24	12,0	131	65,1	100	1,9	3	2,8	103	4,7
126	6,2	0	0	0	0	0	0	135	42,9	122	1,7	3	1,9	125	3,6
128	21,8	33	2,1	0	0	33	2,1	139	-	57	1,2	3	1,0	60	2,2

1	2	3		4		5		6	7	8		9		10	
133	20,0	0	0	17	11,8	17	11,8	146	30,7	59	1,5	0	0	59	1,5
149	47,8	16	0,7	8	5,6	24	6,3	162	83,1	11	0,2	0	0	11	0,2
157	55,6	19	1,2	0	0	19	1,2								

Таблица 5

Вертикальное распределение численности (N , экз·мл⁻¹) и биомассы (B , мг·м⁻³) пикопланктона, гетеротрофного нанопланктона в центре восточной халистазы Черного моря в октябре 1985 г. (ст. 137) и июне 1986 г. (ст. 186)

Станция 137							Станция 186								
Горизонт, м	Пико-планктон, мг·м ⁻³	Гетеротрофный нанопланктон						Горизонт, м	Пико-планктон, мг·м ⁻³	Гетеротрофный нанопланктон					
		<10 мкм		>10 мкм		Сумма				<10 мкм		>10 мкм		Сумма	
		N	B	N	B	N	B			N	B	N	B	N	B
1	2	3		4		5		6	7	8		9		10	
0	41,8	70	3,29	0	0	70	3,3	0	115,7	519	11,42	91	34,7	670	46,1
7	175,9	493	32,04	0	0	493	32,0	7	102,3	275	2,75	1	0,6	276	3,3
15	51,4	576	36,97	33	17,3	609	54,2	14	204,6	422	6,75	56	23,8	478	30,5
26	56,1	341	24,89	134	70,1	475	94,9	25	168,1	458	29,77	8	1,7	466	31,5
35	89,7	174	12,35	84	54,6	258	66,9	34	151,7	152	1,67	8	2,3	160	3,9
50	46,2	0	0	1	1,1	1	1,1	38	185,7	549	29,65	30	4,6	579	34,2
70	48,6	49	1,62	0	0	49	1,6	41	151,3	885	20,35	168	67,1	1053	87,4
73	12,5	114	2,74	0	0	114	2,7	44	123,5	1035	15,57	136	40,0	1171	55,6
85	-	3	0,04	3	1,0	6	1,9	50	213,6	305	4,88	0	0	305	4,9
95	18,1	8	0,06	2	2,7	10	2,8	60	53,4	55	0,88	6	2,0	55	0,9
100	13,9	0	0	4	14,4	4	14,4	69	-	52	0,88	0	0	52	0,9

Окончание табл. 5

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
110	41,0	13 0,68	0 0	13 0,7	74	50,6	85 1,36	6 0,9	91 2,5
121	40,0	80 0,64	0 0	80 0,6	77	27,5	84 1,86	27 4,1	111 5,9
131	71,7	20 0,84	2 0,8	22 1,64	84	38,5	12 0,17	3 0,9	15 1,1
139	41,0	32 2,11	2 0,8	34 2,91	90	56,4	40 0,64	3 1,5	43 2,1
144	61,2	33 4,69	5 2,8	38 7,46	100	68,7	13 0,22	0 0	13 0,2
150	64,9	79 9,01	0 0	79 9,01	108	43,9	3 0,07	0 0	3 0,1
156	81,0	0 0	0 0	0 0					

Т а б л и ц а 6

Вертикальное распределение численности (N , экз.мл⁻¹) и биомассы (B , мг.м⁻³) пикопланктона и гетеротрофного нанопланктона в центральной части Черного моря в октябре 1985 г. (ст. 138) и июне 1986 г. (ст. 182)

Станция 138							Станция 182								
Гори- зонт, м	Пико- планк- тон, мг.м ⁻³	Гетеротрофный нанопланктон						Гори- зонт, м	Пико- планк- тон, мг.м ⁻³	Гетеротрофный нанопланктон					
		< 10 мкм		> 10 мкм		Сумма				< 10 мкм		> 10 мкм		Сумма	
		N	B	N	B	N	B			N	B	N	B	N	B
0	50,2	20	1,14	0	0	20	1,1	0	250,0	715	22,84	14	5,4	729	28,2
7	38,9	27	1,97	5	5,1	32	7,1	5	111,3	161	2,17	46	14,9	207	17,1
15	51,4	10	0,90	7	3,9	17	4,8	10	209,0	1281	23,81	32	10,7	1313	34,5
25	56,6	284	8,52	10	7,5	294	16,0	25	55,6	539	7,16	32	14,4	571	21,6
35	57,4	18	0,39	7	6,4	25	6,8	30	60,4	479	11,18	49	18,4	528	29,6
50	68,1	6	0,59	7	4,8	13	5,4	45	158,1	1161	21,02	25	13,6	1186	34,6
70	60,7	42	8,00	0	0	42	8,0	50	62,5	468	4,21	1	0,3	469	4,5
91	102,7	15	1,06	3	2,9	18	4,0	56	67,7	163	1,79	0	0	163	1,8

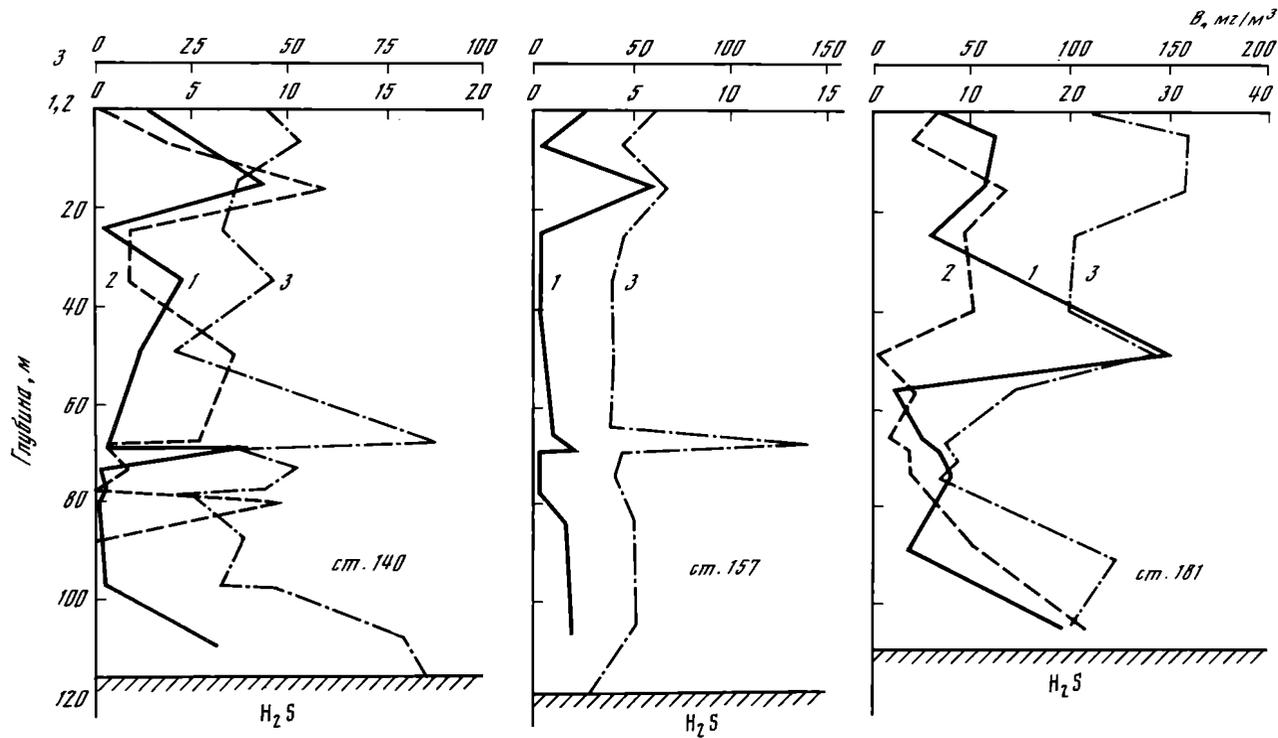
Окончание табл. 6

I	2	3	4	5	6	7	8	9	10						
I05	55,3	17	2,49	8	3,7	25	6,2	64	100,0	79	1,42	12	4,9	91	6,3
I07	59,4	23	2,00	2	8,4	25	10,4	72	48,1	55	0,71	6	1,5	61	2,3
I10	26,0	7	0,97	3	1,6	10	2,6	77	53,5	128	2,94	6	2,9	134	5,8
I15	26,0	12	0,09	2	1,6	14	1,7	88	23,9	24	0,43	30	4,5	54	4,9
I21	23,2	27	0,86	0	0	27	0,9	96	87,9	448	22,16	12	4,4	460	26,6
I30	207,5	20	1,16	7	7,5	27	8,7	105	-	128	1,79	0	0	128	1,8
I34	20,8	7	0,83	2	1,8	9	2,6	109	73,3	588	15,05	0	0	588	15,0
I39	39,0	7	0,34	0	0	7	0,3								

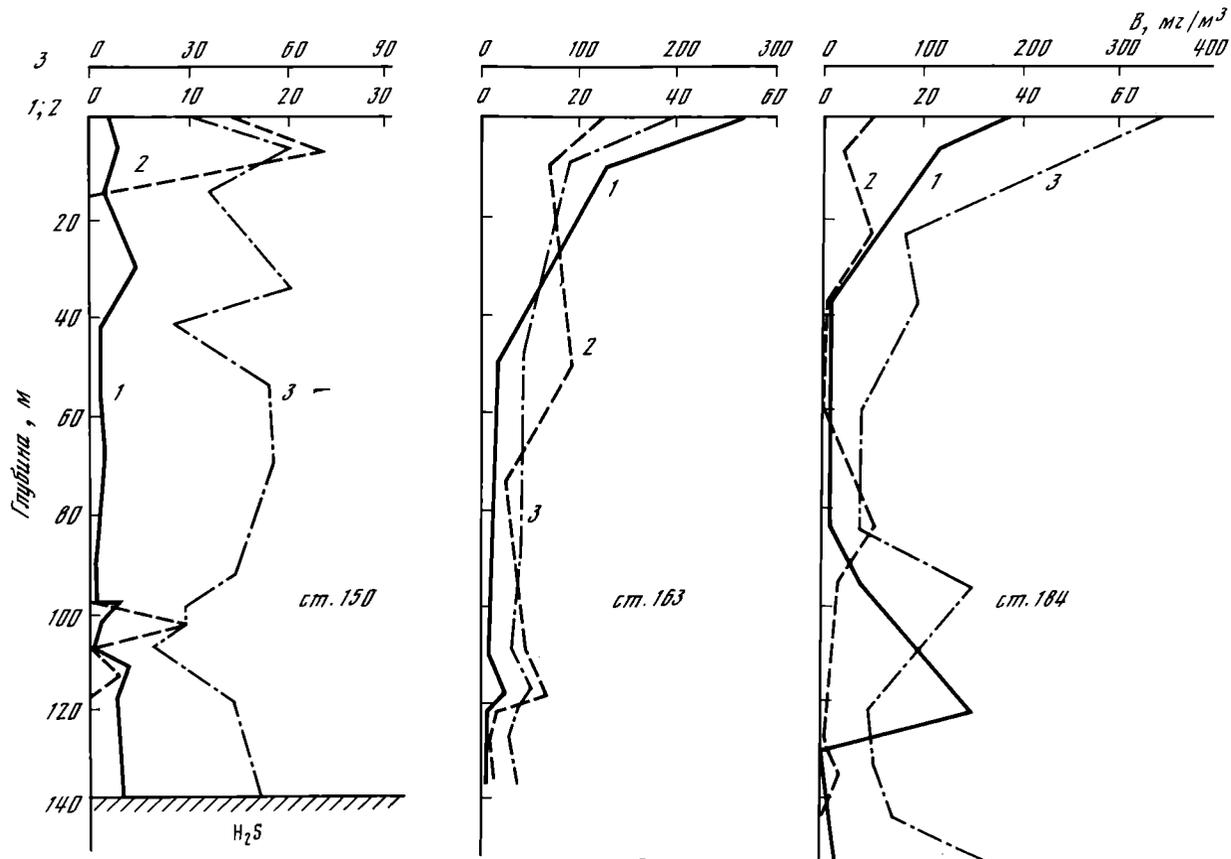
зонте I09 м концентрация амёб упала до 2 экз·мл⁻¹, но возросла численность гетеротрофных флагаеллят и высокого обилия достигли крупные (2х1 мкм бактериальные клетки.

По мнению некоторых авторов (Совга и др., 1987), глубинный слой "белой мути", найденный в Черном море на горизонтах 100–200 м, представлен водами с высокой концентрацией молекулярной серы, являющейся продуктом жизнедеятельности тионовых бактерий. В пользу этой гипотезы говорит наличие большой численности микроорганизмов на глубине расположения мутного слоя, оптимальные для развития тионовых бактерий физико-химические условия (отсутствие тиосульфатов, предположительно за счет их окисления тионовыми бактериями; взвесь мутного слоя содержит до 93% неорганического вещества). Если гипотеза верна, то в заселенных наногетеротрофными формами и простейшими слоях повышенной мутности эти организмы способны вовлекать в пищевую цепь продукцию хемовтотрофных бактерий.

Аналогичные слоям "белой мути" воды могут встречаться не только на больших глубинах, но и на поверхности. Так, например, в июне 1981 г. в открытых районах западной части Черного моря мы наблюдали значительные по занимаемой площади и устойчивые во времени скопления пены, вытянутые в длинные широкие тяжи. Численность гетеротрофных флагаеллят, подсчитанная в камере-пенале с использованием фазово-контрастной микроскопии, в этой пене была в 7 раз выше таковой в поверхностной пленке и более чем на порядок превышала численность зоофлагаеллят на горизонте 0,5 м (4200, 624 и 156 экз·мл⁻¹ соответственно). В ис-



Р и с. 1. Вертикальное распределение биомассы (B , $mg \cdot m^{-3}$) наногетеротрофов размером менее $10 \mu m$ (1), более $10 \mu m$ (2) и пикопланктона (3) в западной части Черного моря



Р и с. 2. Вертикальное распределение биомассы (B , $mg \cdot m^{-3}$) наногетеротрофов размером менее 10 мкм (1), более 10 мкм (2) и пикопланктона (3) в западной части Черного моря

следованных пробах были также отмечены очень высокие величины плотности бактерий и инфузорий. Учитывая, что скопления пены в этом районе занимали значительную часть водной поверхности, можно полагать, что в период исследования существование таких высокопродуктивных микробноценозов вносило заметный вклад в функционирование всего планктонного сообщества. Осенью 1985 г. и весной 1986 г. с явлением образования такой пены на поверхности моря мы не встречались.

Временные изменения могут затрагивать (и существенно) и облик глубинных вод. Так, в мае-июне 1986 г. на всех полигонах в нижней части эвфотического слоя были обнаружены глубинные максимумы фитопланктона, состоящие, в основном, из водорослей *Nitzschia* spp. Аналогичные исследования, проведенные в сентябре-ноябре 1985 г., показали отсутствие таких скоплений в осенний период. В зонах скопления водорослей величины численности и биомассы наногетеротрофов превышали таковые на соседних горизонтах, соответственно, в 1,5-5,8 и 1,3-15,1 раз (Ратькова с соавт., наст. сб.).

Анализ вертикального распределения зоофлагеллят в одних и тех же районах, но в разные времена года показал постоянство увеличения плотности наногетеротрофных организмов в нижней части аэробной зоны. В пробах, отобранных с ПОА "Аргус" в слоях скопления мезопланктона, отмечен высокий уровень развития наногетеротрофов. Например, величины численности и биомассы зоофлагеллят на этих горизонтах превышали таковые на соседних глубинах, соответственно, в 1,5-10 и 1,5-52 раза. Существенное увеличение организмов в слоях скопления мезопланктона наблюдалось и у более крупных представителей наногетеротрофов, в основном динофлагеллят (Флинт с соавт., наст. сб.).

Исследования вертикального распределения мезопланктона (Виноградов и др., 1987) показали, что в дневное время у нижней границы окислина планктон по всей акватории глубоководной части моря образует слой высокой концентрации животных (до $38 \text{ г} \cdot \text{м}^{-3}$) вертикальной протяженностью от 2-5 до 10-20 м. Нижняя граница этого слоя совпадает с изооксигеной $0,2-0,5 \text{ мл } \text{O}_2 \cdot \text{л}^{-1}$ и отстоит от зоны сероводородного заражения на 15-50 м, в зависимости от района. Ночью большая часть животных, образующих скопления, мигрирует к поверхности. Дневное присутствие на глубоководных горизонтах мезопланктона приводит к существенному обогащению их органическим веществом, что, в свою очередь, способствует развитию бактериопланктона, являющегося основным источником пищи для зоофлагеллят. Обнаруженные в зонах скопления мезопланктона многочисленные цианобактерии также могут утилизироваться гетеротрофными нанопланктонными формами.

Анализ вертикального распределения зоофлагеллят в западной части моря в районе свала глубин показал, что глубоководные максимумы обилия гетеротрофных организмов наблюдались как над зоной сероводородного заражения, так и в случае ее отсутствия (см. рис. 2). По-видимому, обнаруженное в разных районах черноморского бассейна увеличение чис-

ленности и биомассы зоофлагеллят на горизонтах 60-130 м (совпадающих с изоксигеной 0,4-0,6 мл $O_2 \cdot л^{-1}$), являются в значительной степени следствием образования на этих глубинах скоплений мезопланктона.

Часть наногетеротрофов планктона Черного моря находилась на детритных частицах размером 20-2000 мкм, водорослях *Nitzschia* spp. и *Sphaeroceros* sp. (табл. 7). В среднем для исследованных станций концентрация

Т а б л и ц а 7

Численность (N) и биомасса (B) гетеротрофных нанофлагеллят ассоциированных с детритными частицами в открытых районах черного моря

Район	№ станции	Глубина максимального обилия, м	В слое максимума, в $л \cdot м^{-3}$				В аэробном слое, под $л \cdot м^{-3}$			
			N		B		N		B	
			$\times 10^6$ экз.	% от N сум.	мг	% от B сум.	$\times 10^6$ экз.	% от N сум.	мг	% от B сум.
Свал глубин у г. Новороссийска	162	19	226	35,4	3,16	14,4	1427	3,1	19,6	0,5
Центр восточной халистазы	137	73	20	17,5	0,70	25,9	2312	11,0	54,0	1,9
	186	41,5	152	14,4	1,22	1,4	669	2,2	5,6	0,3
Зона конвергенции	138	25	84	28,6	2,60	26,3	1049	16,6	42,3	16,3
	182	45	50	4,2	1,00	2,9	734	1,4	12,6	0,7
Центр западной халистазы	140	0	20	29,8	0,28	12,7	290	3,7	7,6	0,8
	157	15	73	58,0	4,74	17,9	772	31,5	46,4	38,4
	181	50	51	0,2	0,70	2,3	525	0,8	12,6	0,7
Свал глубин у г. Бургаса	150	35	59	42,1	0,83	17,9	941	24,1	13,5	2,5
	163	118	12	4,5	0,60	3,5	216	0,4	5,3	0,2
	184	12	71	8,2	1,94	6,7	598	1,5	9,6	0,4

наногетеротрофов, ассоциированных с детритными частицами, составила: в октябре - 2-7 экз. $\cdot мл^{-1}$ или 5-44 $мкг \cdot м^{-3}$, а в мае-июне - 2-9 экз. $\cdot мл^{-1}$ или 4-12 $мкг \cdot м^{-3}$. Обращает на себя внимание то, что доля прикрепленных организмов в суммарном количестве наногетеротрофов была значительно выше в октябре, чем в мае-июне (см. табл. 7). Такая разница в величинах была вызвана, прежде всего, снижением уровня развития свободноплавающего гетеротрофного нанопланктона вследствие уменьшения концентрации бактериопланктона в осенний период. По-видимому, уменьшение количества доступной пищи заставляет гетеротрофных флагеллят концентрироваться на детритных частицах, где плотность бактерий гораздо выше чем в окружающей среде. В дальнейшем, с ухудшением условий существования, обитающие на детритных частицах флагелляты индистигируются. Так, со 2 октября 1985 г. (ст. 140) до 1 ноября (ст. 157) содержание цист на детритных частицах в центре западной халистазы увеличилось от 10%

общего количества гетеротрофного нанопланктона до 50%. Присутствие наногетеротрофов в составе крупных детритных частиц показывает, что в планктонной пищевой сети Черного моря гетеротрофные флагаеллы являются пищей, доступной также и для грубых фильтраторов, практически не способных потреблять кормовые объекты размером 2–20 мкм. В этой связи, учитывая высокую численность цист на детритных частицах, особенно в осенний период, актуален вопрос о возможности их переваривания консументов. Если таковое отсутствует, вероятен перенос жизнеспособных цист гетеротрофных флагаелл на большие расстояния с мигрирующим зоопланктоном.

В свете последних утверждений о большей приспособленности ряда массовых видов зоофлагаелл питаться прикрепленными бактериями (Сагон, 1987) можно полагать, что количество детрита, заселенного бактериями, и уровень развития последних являются фактором, в той или иной мере регулирующим пространственные и временные изменения концентрации гетеротрофных флагаелл в морской воде.

Уровень развития флагаелл – активных потребителей пикопланктона – в мае–июне 1986 г. оказался заметно выше такового в осенний период (табл. 8). Судя по соотношению биомассы гетеротрофных флагаелл и их пищевых объектов – бактерий и цианобактерий, – последние могут играть заметную роль в рационе мелких наногетеротрофов. Например, такая ситуация наблюдалась в сентябре–октябре 1985 г. Однако преобладающим кормовым объектом для мелкого гетеротрофного нанопланктона во все сезоны был бактериопланктон. Отношение биомассы бактериоидных наногетеротрофов к биомассе пикопланктона в столбе воды аэробной зоны моря в исследованные периоды колебалось от 2,3 до 13,5%, что говорит о достаточно благоприятных трофических условиях для развития этих организмов.

Биомасса наногетеротрофов с линейными размерами более 10 мкм (в рационе которых бактерии не играют заметной роли) достигала весьма значительных величин, составляя осенью 1985 г. 49–76% суммарной биомассы гетеротрофного нанопланктона, а в мае–июне 1986 г. – 29–64%. То есть, даже судя по биомассе, можно сказать, что гетеротрофные динофлагаеллы, криптонады и хризмонады играют важную роль в функционировании планктонного сообщества аэробной зоны Черного моря.

Гетеротрофный нанопланктон является существенным компонентом и среди пищевых частиц с размерами от 2 до 20 мкм (табл. 9). В осенний период наногетеротрофы составляли в среднем для шести станций 15,7% общей численности организмов нанопланктона и детритных частиц размером 2–20 мкм (учитывались только детритные частицы, заселенные бактериями), а в мае–июне их доля возросла, в среднем для шести станций, до 66,2%. По биомассе роль гетеротрофного нанопланктона в формировании пищевых ресурсов для организмов микро- и мезозоопланктона несколько иная. Гетеротрофные организмы составляли 22% биомассы всего нанопланктона в октябре 1985 г. и 31,2% суммарной биомассы

Количественная характеристика зоофлагеллят в столбе воды
аэробной зоны Черного моря

Район исследования	№ стан- ции	Слой, м	N _ф	B _ф	B _ф /B _б	B _ф /B _{ап}	B _ф
							B _б +B _{ап} (%)
Свал глубин у г. Новороссийска	136	0-157	4260	185,2	-	11,7	-
	162	0-162	39238	1323,1	13,3	401,4	12,9
Центр восточной халистазы	137	0-150	18206	1127,4	19,3	45,2	13,5
	186	0-108	26846	744,0	6,4	208,9	6,2
Зона конвергенции	138	0-150	5695	387,2	4,2	43,6	3,8
	182	0-109	47702	773,4	8,3	150,4	5,3
Центр западной халистазы	140	0-161	7302	454,7	6,0	69,1	5,5
	157	0-105	3629	262,5	2,5	21,7	2,3
	181	0-105	60276	1215,3	11,3	269,0	10,9
Свал глубин у г. Бургаса	150	0-140	3629	262,5	4,3	168,4	4,2
	163	0-135	44666	1153,9	13,3	397,9	12,9
	184	0-153	35733	812,0	5,4	227,9	5,3

N_ф, $\times 10^6$ экз·м⁻² - численность зоофлагеллят; B_ф, мг·м⁻² - биомасса зоофлагеллят; B_б - биомасса бактериопланктона; B_{ап} - биомасса автотрофного пикопланктона.

Количественная характеристика гетеротрофного нанопланктона
в столбе воды аэробной зоны Черного моря

Район исследований	№ стан- ции	N _{ГН}	B _{ГН}	N _{ГН} /N _{ан}	N _{ГН} /N _д	N _{ГН} /N _а	N _{ГН}
							N _{сум} (%)
Свал глубин у г. Новороссийска	136	4629	775,0	0,05	0,83	0,38	4,1
	162	44118	3733,1	3,10	4,72	0	65,4
Центр восточной халистазы	137	21021	2829,6	0,18	11,84	11,87	17,6
	186	29271	1565,0	1,80	24,20	0	62,4
Зона конвергенции	138	6333	897,2	0,04	0,88	1,97	3,8
	182	51309	1846,1	1,49	36,14	55,89	58,3
Центр западной халистазы	140	7758	941,3	0,11	0,39	14,21	8,4
	157	2452	120,8	0,04	0,31	2,24	3,3
	181	61980	1754,9	3,98	21,55	316,22	76,9
Свал глубин у г. Бургаса	150	3906	534,9	0,65	4,77	0	57,1
	163	48456	2779,1	2,87	37,50	93,54	72,2
	184	39875	2295,4	0,76	28,33	664,58	42,5

N_{ГН}, B_{ГН} - численность и биомасса гетеротрофного нанопланктона ($\times 10^6$ экз·м⁻² и мг·м⁻² соответственно); N_{ан} - численность автотрофного

го нанопланктона; N_D - численность детритных частиц размером 2-20 мкм; N_B - численность бактериальных агрегатов; $N_{\text{сум}}$ - численность организмов нанопланктона, бактериальных агрегатов и детритных частиц.

нанопланктона в мае-июне 1986 г. Такое соотношение численности и биомассы гетеротрофного нанопланктона с количеством других компонентов планктона показало, что в конце весны-начале лета наногетеротрофы являются более значимым компонентом планктонного сообщества, чем в осенний период.

Л и т е р а т у р а

- В е д е р н и к о в В.И., М и к а э л я н А.С. Количественный учет морского фитопланктона с использованием ядерных фильтров//Океанология. 1981. Т. 21, № 5. С. 927-933.
- В и н о г р а д о в М.Е., Ф л и н т М.В., Н и к о л а е в а Г.Г. Вертикальное распределение мезозоопланктона в открытых водах Черного моря//Современное состояние экосистемы Черного моря. М.: Наука, 1987. С. 144-162.
- М о и с е е в Е.В. Зоофлагелляты открытой части Черного моря//Экосистемы пелагиали Черного моря. М.: Наука, 1980. С. 174-178.
- М о и с е е в Е.В., М а м а е в а Н.В. Простейшие у верхней границы сероводородной зоны Черного моря//ДАН СССР. 1979. Т. 248. С. 506-508.
- С о в г а Е.Е., М а н ь к о в с к и й В.И., П р о х о р е н к о Ю.А., Ч е п у р н о в а Э.А. Природа глубинного мутного слоя вод в Черном море//Докл. АН СССР. 1987. № 6. С. 32-35.
- С о р о к и н Ю.И. Камера для количественного учета простейших организмов нанопланктона в полевых условиях//Гидробиол. журн. 1980. Т. 16. № 6. С. 84-86.
- Т у м а н ц е в а Н.И. Количественная характеристика протозойного планктона в Черном море в весенний период 1984 года//Современное состояние экосистемы Черного моря. М.: Наука, 1987. С. 133-138.
- S a r o n D.A. Technique for enumeration of heterotrophic and phototrophic nanoplankton, using epifluorescence microscopy, and comparison with other procedures//Appl. Environ. Microbiol. 1983. Vol. 46, N 2. P. 491-498.
- S a r o n D.A. Grazing of attached bacteria by heterotrophic microflagellates//Microbiol. Ecol. 1987. Vol. 13, N 3. P. 203-218.
- D a v i s P.G., S i e b u r t h J.M. Differentiation phototrophic and heterotrophic nanoplankton populations in marine waters by epifluorescence microscopy//Ann. Inst. Oceanogr. Paris. 1982. Vol. 58(S). P. 249-260.
- F e n c h e l T. Ecology of heterotrophic microflagellates IV. Quantitative occurrence and importance as bacterial consumers//Mar. Ecol. Progr. Ser. 1982. Vol. 9. P. 35-42.

УДК 577.475(262.5)

ИНFUЗОРИИ КИСЛОРОДНОЙ ЗОНЫ ЧЕРНОГО МОРЯ

А.И. Копылов

За последние годы в Черном море под влиянием антропогенного воздействия происходят существенные изменения химического и биологического режимов. Из этого вытекает необходимость интенсификации детальных исследований структуры и функционирования экосистемы пелагиали моря при современном их состоянии с тем, чтобы четко судить о ее возможных изменениях под влиянием антропогенного стресса. Инфузории - очень важный компонент планктонного сообщества, уровень развития которого может служить показателем органического загрязнения воды (Локоть, 1984). В связи с этим изучению планктонных цiliат в пелагиали Черного моря уделяется возрастающее внимание (Мамаева, 1980; Павловская, Островская, 1984; Туманцева, 1987; Морозовская, 1987).

Цель настоящей работы состояла в оценке уровня развития цiliат в открытой части Черного моря в разные сезоны, анализе вертикальной структуры сообщества инфузорий и соотношения их биомассы с таковой у других компонентов планктона.

Материал и методы

Исследования выполнялись во время экспедиций на нис "Рифт" (октябрь 1985 г., май-июнь 1986 г.), использованы также данные, собранные на нис "Академик Л. Орбели" (сентябрь 1979 г., июль 1981 г.).

В рейсах на нис "Рифт" материал был получен на 4 полигонах в типичных районах глубоководной части моря: у свала шельфа близ г. Новороссийска, в зоне конвергенции поверхностных течений в центральной части моря к югу от Крыма; в западной и восточной халистатических областях; у свала шельфа мористее Бургасского залива (Виноградов, Флинт, наст. сб.). Выбор полигонов определялся характером циркуляции, глубиной залегания верхней границы сероводородной зоны и нижней границы основного пикноклина.

Пробы отбирали однолитровыми батометрами гидрологического комплекса "Зонд-батометр"; кассетой 5-литровых пластиковых батометров, установленных на подводном обитаемом аппарате (ПОА) "Аргус" и 30-литровым пластиковым батометром с борта судна. Отбор биологических и гидрохимических проб в нижних слоях кислородной зоны проводился с

3-II горизонтов по наведению с ПОА: горизонты отбора корректировались наблюдателем в соответствии с вертикальной структурой скоплений мезопланктона. Анализ большинства компонентов планктонной экосистемы проводили из одной и той же пробы морской воды.

Среди инфузорий было выделено несколько размерных групп, которые учитывались в камерах разного объема при различных увеличениях. Инфузории размером менее 25 мкм учитывались в камерах типа пенала объемом 4-14 мл под микроскопом "Ампливал" или "Эрговал" при увеличении $\times 75-120$. Более крупные инфузории учитывались в камерах типа пенала с внутренними перегородками объемом 24-30 мл под микроскопом МЕС-1. Редкие и малочисленные виды инфузорий учитывались в пробах, сконцентрированных путем медленной обратной фильтрации 1-3 литров воды через газ с размерами ячеек 10-15 мкм.

В мае-июне 1986 г. численность инфузорий размером меньше 25 мкм параллельно учитывались на ядерных фильтрах, предварительно окрашенных суданом черным, методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием флуорохрома примулина (Caron, 1983). Этот же метод в сочетании с фазовоконтрастной микроскопией был использован при анализе и подсчете инфузорий с симбиотическими хлоропластами и водорослями (Laval-Peuto, Rassoulzadegan, 1988). Численность гетеротрофных микропланктонных динофлагеллят определяли в камерах типа пенала, а также с использованием люминесцентного и эпифлуоресцентного методов.

Результаты и их обсуждение

Массовые виды планктонных инфузорий открытых районов Черного моря были представителями родов *Strombidium*, *Lohmaniella*, *Strobilidium*, *Mesodinium*, *Tontonia*, *Tiarina*, *Metacyelis*, *Tintinnopsis*, *Tintinnidium*, *Soxliella*, *Helicostomella*, *Stenosemella*. Хотя раковинные инфузории в период исследований были представлены значительным числом видов, их доля в общей численности и биомассе цилиат не превышала соответственно 12 и 8%.

Принимая во внимание собственные наблюдения и литературные сведения о качественном составе пищи у обнаруженных инфузорий (Conover, 1982; Porter et al., 1985; Laval-Peuto, Rassoulzadegan, 1988; Rassoulzadegan et al., 1988), в составе их сообщества мы выделили несколько групп: особи меньше 25 мкм (в рационе которых значительную роль играет пикопланктон) и крупнее 25 мкм (с основным питающимся пикопланктоном и отчасти микропланктоном), автотрофные *Mesodinium rubrum* и инфузории с симбиотическими водорослями (табл. 1, 2). Такое деление, на наш взгляд, облегчает проведение качественной и количественной оценки роли сообщества планктонных инфузорий в функционировании морских пелагических экосистем.

Т а б л и ц а 1

Величины численности (N , $\times 10^6$ экз. \cdot м $^{-2}$) и биомассы (B , мг. \cdot м $^{-2}$) инфузорий меньше (1) и крупнее (2) 30 мкм, инфузорий с симбиотическими водорослями (3) и автотрофных *Mesodinium rubrum* (4) в эвфотической зоне Черного моря в сентябре-октябре 1985 г.

№ станции	Слой, м	1		2		3		4		Сумма	
		N	B	N	B	N	B	N	B	N	B
I36	0-45	3,3	19,7	5,1	201,0	0,3	19,1	0,8	38,1	9,5	277,9
	45-II4	0,1	0,5	0	0	0	0	0,2	10,8	0,3	11,3
I37	0-50	6,6	53,2	3,6	295,3	0,4	23,5	1,9	61,9	12,5	433,9
	50-95	0	0	0,7	22,7	0	0	0	0	0	22,7
I38	0-50	5,6	23,7	10,0	646,4	2,9	201,9	2,8	161,8	21,3	1033,8
	50-107	1,0	18,3	1,0	37,1	0	0	0	0	2,0	55,4
I40	0-50	3,9	17,4	2,8	142,0	2,1	77,4	0,5	33,5	9,3	270,3
	50-99	0,3	1,5	0,3	6,7	0,1	0,4	0,2	11,1	0,9	19,7
I50	0-55	8,2	59,5	9,7	304,4	0,8	25,3	0,5	32,5	19,2	421,7
	55-100	1,2	14,0	0	0	0	0	0	0	1,2	14,0
I57	0-50	2,2	17,9	8,5	373,3	3,2	265,4	0	0	13,9	656,6
	50-70	0,5	4,0	0	0	0	0	0	0	0,5	4,0

Т а б л и ц а 2

Величины численности (N , $\times 10^6$ экз. \cdot м $^{-2}$) и биомассы (B , мг. \cdot м $^{-2}$) инфузорий меньше (1) и крупнее (2) 30 мкм, инфузорий с симбиотическими водорослями (3) и автотрофных *Mesodinium rubrum* (4) в эвфотической зоне Черного моря в мае-июне 1986 г.

№ станции	Слой, м	1		2		3		4		Сумма	
		N	B	N	B	N	B	N	B	N	B
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12

I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
I62	50-109	0,2	1,9	0,3	9,8	0	0	0,5	36,4	1,0	48,1
I63	0-50	6,8	51,9	17,6	607,3	5,5	354,6	19,7	1114,2	49,6	2128,0
	50-111	1,9	19,3	0	0	0	0	0	15,1	2,1	34,4
I81	0-50	18,5	151,0	30,4	1092,6	0,8	87,5	6,6	428,1	56,3	1759,2
	50-67	1,9	2,8	0,7	11,5	0	0	0,3	21,9	2,9	36,2
I82	0-45	17,0	102,3	17,9	838,8	0,8	40,2	9,2	531,1	44,9	1512,4
	45-77,5	3,4	14,5	2,1	136,6	0	0	0,4	21,5	5,9	172,6
I84	0-60	19,1	95,9	6,4	434,1	0	0	24,7	255,6	50,2	785,6
	60-122,5	1,0	10,3	1,4	66,9	0	0	0,3	21,8	2,7	99,0
I86	0-50	20,5	88,2	7,4	682,9	0,6	42,7	2,3	218,6	30,8	1032,4
	50-74	0	0	0,6	13,2	0	0	0	0	0,6	13,2

Как правило, крупные инфузории с голозойным типом питания по биомассе преобладали над остальными группами цилиат. Осенью 1985 г. их биомасса составила 51,3-70,0%, а в мае-июне 1986 г. 28,1-66,6% суммарной биомассы инфузурий в столбе воды. Доля нанопланктонных инфузурий с голозойным типом питания в формировании суммарной биомассы инфузурий была заметно ниже (3,3-16,9%). Инфузорию *Mesodinium rubrum*, содержащую в своем теле симбиотические хлоропласты, по мнению многих ученых (Sieburth et al., 1978; Sieburth, 1979; Porter et al., 1985) следует считать скорее автотрофным организмом, чем гетеротрофным. Оценка их биомассы в толще воды исследуемых станций показала, что они являлись очень значительным компонентом планктонного сообщества и составляли 7,4-52,2% суммарной биомассы инфузурий. Известно, что уровень развития инфузурий *Mesodinium rubrum* может служить индикатором степени эвтрофирования вод (Fenchel, 1968; Taylor et al., 1971). Таким образом, более высокие концентрации мезодиниума, обнаруженные в наших экспедициях по сравнению с предыдущими (Мамаева, 1980), по-видимому, свидетельствуют о постепенном повышении уровня трофии черноморских вод. Некоторые виды инфузурий из родов *Strombidium* и *Tontonia* содержали в своем теле симбиотические водоросли и одновременно потребляли оформленные частицы пищи, т.е. обладали смешанным типом питания. По нашим данным, представители этой группы присутствовали в

планктоне в значительных количествах (5,1-40,1% от суммарной биомассы инфузорий в столбе воды).

Толща воды аэробной зоны Черного моря заселена инфузориями очень неравномерно. Основная масса цилиат находилась в верхних 50 м, где было сосредоточено 88,4-96,0% суммарной численности и 79,4-96,3% суммарной биомассы инфузорий в толще воды аэробной зоны Черного моря (см. табл. 1, 2). В нижележащих слоях на протяжении 17-69 м численности биомасса инфузорий были очень низкими. У границы кислородной зоны, 5-10 м от сероводородной зоны, наблюдалось увеличение концентрации инфузорий. Такой характер вертикального распределения инфузорий в Черном море прежде всего объясняется наличием доступной пищи, недостатком которой ограничивал распределение инфузорий в толще воды.

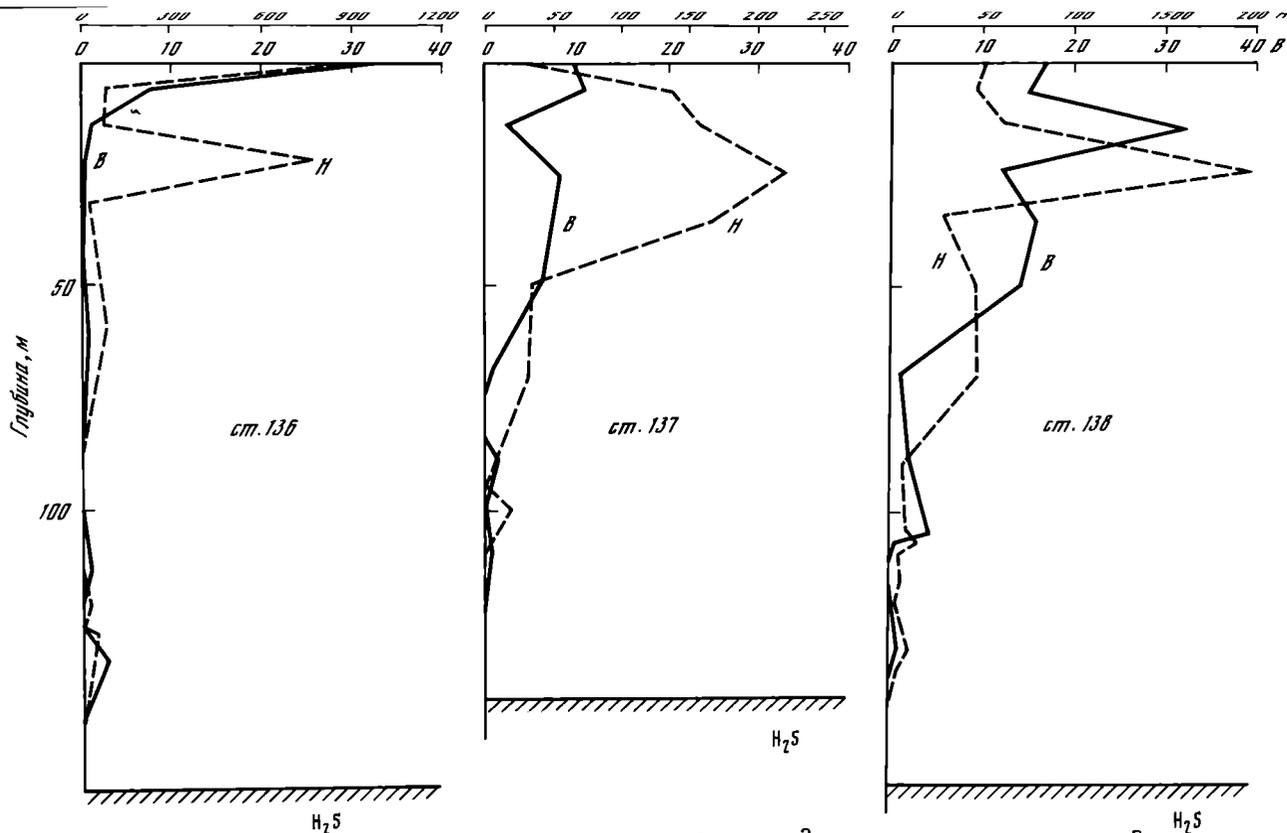
Расположение максимумов концентрации цилиат в эвфотической зоне было разнообразным: поверхность, глубина 5-7 м, около или в слое температурного скачка, в скоплениях водорослей ницшия на горизонтах 31,5-45,0 м. Следует отметить, что максимумы обилия разных групп инфузорий часто не совпадали (табл. 3). Однако определяющее значение в формировании и расположении по вертикали максимумов биомассы сообщества цилиат принадлежало голозойным инфузориям крупнее 25 мкм и в первую очередь инфузории *Mesodinium rubrum* (рис. 1, 2).

Т а б л и ц а 3

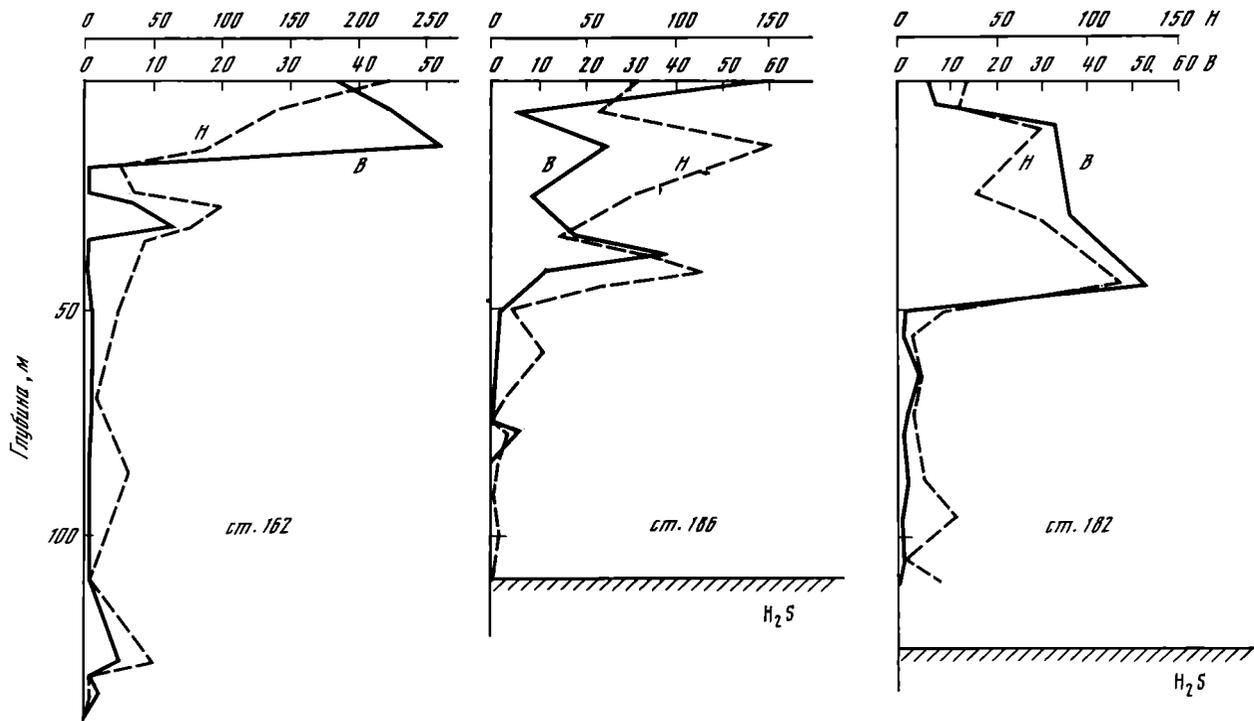
Величины максимумов биомассы (В, мг·м⁻³) и их расположение в толще эвфотической зоны (горизонт, м) на исследованных станциях

№ станции	Меньше 30 мкм		Больше 30 мкм		Сообщество инфузорий			
	Гор.	В	Гор.	В	Гор.	В	Гор.	В
136	0	1,2	0	34,6	7	2,1	0	34,7
137	50	2,0	26	8,3	7	8,2	7	11,9
138	7	0,9	15	31,1	35	7,5	15	31,9
140	0	4,1	25	11,8	0	6,6	0	16,3
150	55	4,0	7	15,2	50	3,2	7	16,3
157	7	2,0	25	48,7	-	-	25	48,7
162	27	6,5	14	46,3	7	27,1	14	51,9
163	0	2,5	0	67,9	10	39,5	10	83,4
181	25	7,2	40	40,1	40	24,4	40	64,5
182	45	4,9	45	41,9	30	26,1	45	52,4
184	24	3,4	0	62,9	24	9,3	0	66,3
186	38	8,4	0	51,7	34	14,0	0	60,9

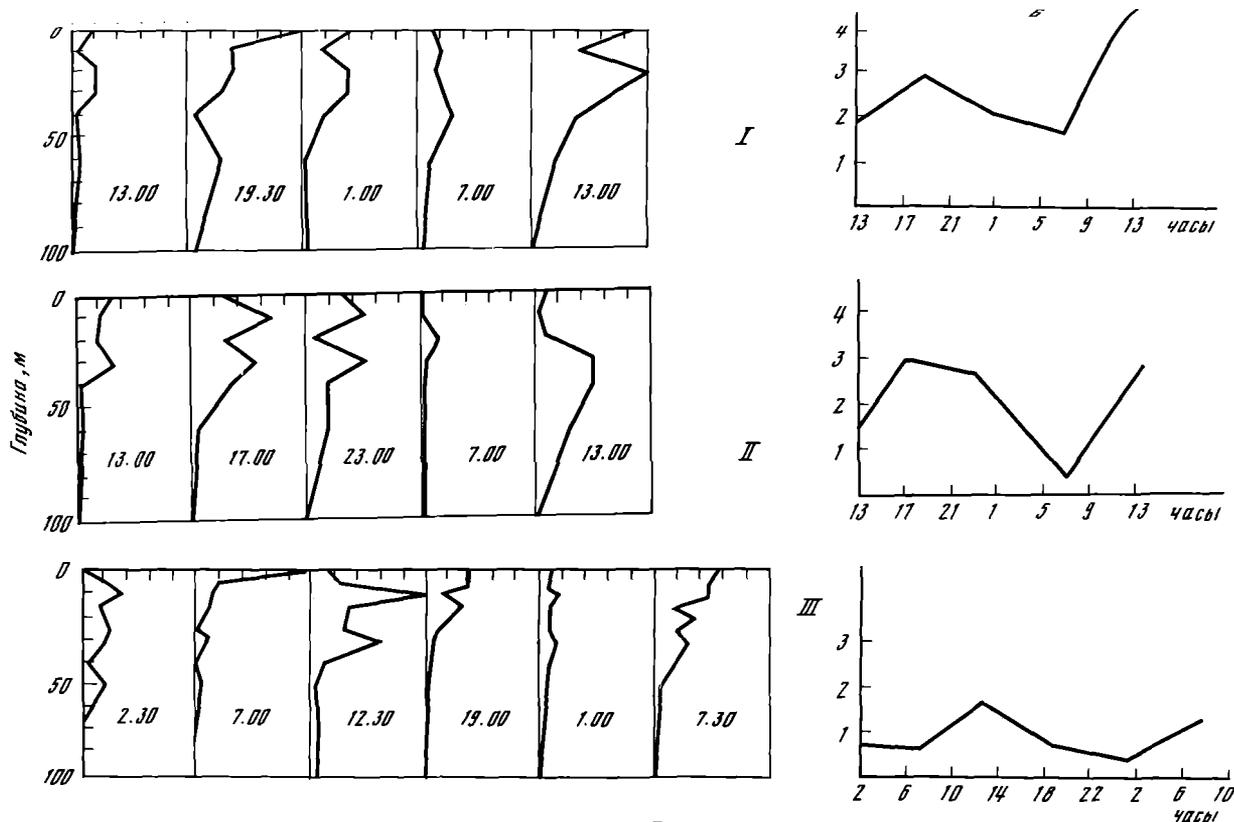
В течение суток характер вертикального распределения инфузорий в толще эвфотического слоя заметно менялся (рис. 3). В конце сентября вследствие интенсивного ночного выедания простейших мигрирующим зоопланктоном, в утреннем распределении цилиат по вертикали не наблюдалось



Р и с. 1. Вертикальное распределение биомассы инфузорий (В, $mg \cdot m^{-3}$) и нанопланктона (Н, $mg \cdot m^{-3}$) у свала глин у г. Новороссийска (ст. 136), в центре восточной халистазы (ст. 137) и в зоне конвергенции (ст. 138) в октябре-ноябре 1985 г.



Р и с. 2. Вертикальное распределение биомассы инфузорий (B , $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) и нанопланктона (H , $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) у свала глубин у г. Новороссийска (ст. 163), в центре восточной халистазы (ст. 186) и в зоне конвергенции (ст. 182) в мае-июне 1986 г.



Р и с. 3. Вертикальное распределение численности ($\cdot 10^2$ экз·л⁻¹) инфузорий (А) и изменение их количества ($\cdot 10^7$ экз·м⁻²) в столбе воды 0-100 м (Б) в разное время суток у северо-восточного побережья Черного моря, около г. Новороссийска (I - 20-21.09.79 г.; II - 27-28.09.79 г.; III - 28.04.80 г.)

лось резко выраженных максимумов биомассы. В июле подобное сглаживание кривых вертикального распределения инфузорий приходилось на 1 ч ночи, а резкое уменьшение концентрации цилиат в эвфотическом слое отмечалось в вечерне-ночные часы (см. рис. 3).

Разнообразие типов вертикального распределения цилиат в толще воды, очевидно, в значительной мере определяется их способностью совершать вертикальные миграции. Как правило, минимум численности инфузорий в поверхностном слое воды приурочен к полуденным часам и зависит от интенсивности освещенности; увеличение ее отмечается в вечерне-ночные часы (Заика, Островская, 1972; Агамалиев, Багиров, 1975). Характер суточных миграций отдельных видов не совпадает. Большинство инфузорий с голозойным типом питания перемещается по описанному типу, тогда как автотрофная *Mesodinium rubrum* и инфузории с симбиотическими водорослями совершают дневные подъемы в поверхностные слои воды. Таким образом, наличие суточные вертикальных миграций планктонных инфузорий представляется важным для объяснения тех или иных типов вертикального их распределения в водоеме.

В работах последних лет показано, что в нижних слоях кислородной зоны Черного моря наблюдается скопление инфузорий (Мамаева, 1980; Туманцева, 1986). Существование этих глубинных максимумов связывают с использованием цилиатами бактериальной биомассы, создаваемой в процессе хемосинтеза, интенсивно протекающего в слое сосуществования кислорода и сероводорода (Мамаева, 1980). Поскольку последнее утверждение является очень важным для оценки роли планктонных инфузорий в функционировании планктонного сообщества Черного моря, то необходимость дальнейшего исследований распределения цилиат над сероводородной зоной очевидна.

Кроме определенной Н.В. Мамаевой инфузории *Pleurometa marginum* DuJ (Мамаева, 1980), в нижних горизонтах кислородной зоны были обнаружены стромбидиумы, тиарина, мезодиниум и еще пять неидентифицированных нами видов инфузорий. На всех станциях, исследованных нами в 7-м и 8-м рейсах нис "Рифт", глубоководные максимумы численности и биомассы инфузорий совпадали или соседствовали с таковыми у пикопланктона и нанопланктона. В этих же слоях концентрировался мезопланктон и гребневика (Флинт и др., 1987). Хетогнаты и копеподы, образующие в дневные часы плотные скопления, совершают интенсивные суточные миграции; у гребневиков суточные изменения вертикального распределения незначительны (Виноградов, Флинт, Шушкина, 1987), в вечерние часы значительная часть ракооб-

разных начинает перемещаться в эвфотическую зону и около полуночи достигает подповерхностных горизонтов, характерных для их ночного распределения. В итоге, на глубине их дневного максимума ночью останутся лишь единичные экземпляры *Calanus helgolandicus*, а *Pseudocalanus elongatus* нацело покидают эти глубины (Виноградов, Флинт, Николаева, 1987). Очевидно, уход из нижних горизонтов значительной массы калянид и, вследствие этого, резкое снижение выедания продукции инфузорий, объясняет более высокие концентрации глубоководных цилиат в ночных пробах, чем в дневных (рис. 4).

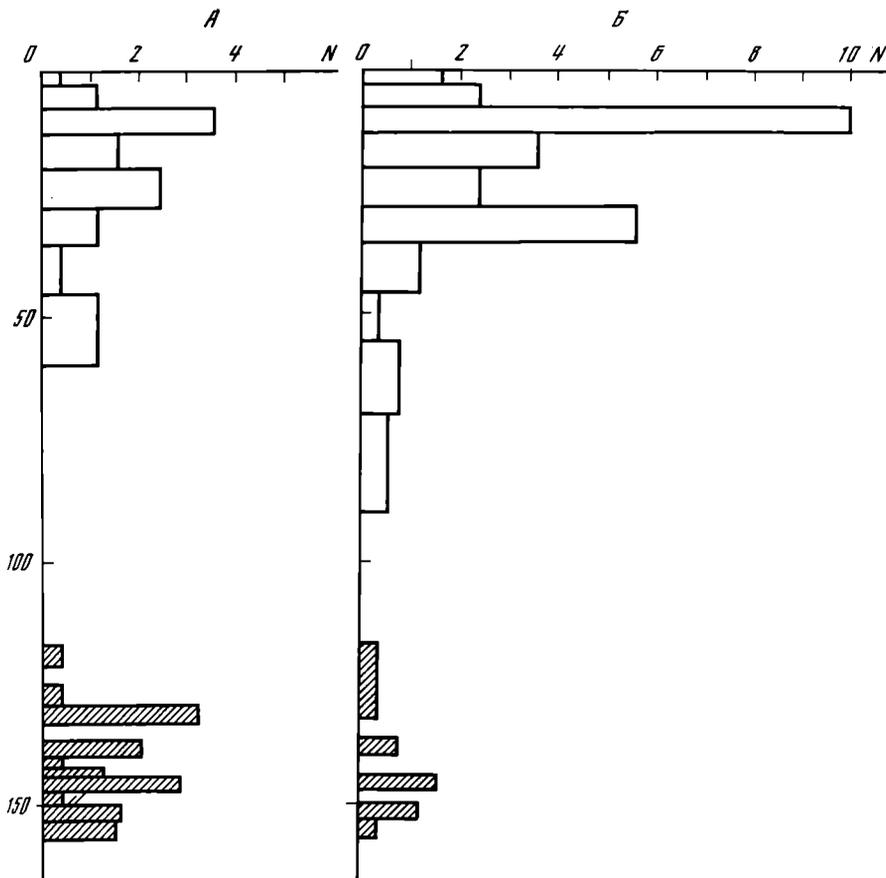


Рис. 4. Вертикальное распределение численности ($n \cdot 10^2$ экз. л⁻¹) инфузорий в ночные (А) и дневные (Б) часы у склона шельфа в северо-восточной части Черного моря (16.04.80 г., А - 2 ч 30 мин; Б - 12 ч 30 мин)

Количество инфузорий в скоплениях в нижней части оксиклина колеблется в течение года (табл. 4). По нашим данным, на исследованных станциях биомасса инфузорий у верхней границы сероводородной зоны в

Биомасса инфузорий и динофлагеллят в нижних слоях кислородной зоны Черного моря

Район	Дата исследования (№ станции)	Граница сероводородного слоя, м	Слой обитания (протяженность), м	Инфузории			Динофлагелляты		
				в слое, мг·м ⁻²	средняя, мг·м ⁻³	максимум, мг·м ⁻³	в слое, мг·м ⁻²	средняя, мг·м ⁻³	максимум, мг·м ⁻³
Северо-восточное побережье, свал глубин	22.04.80	180	119-153 (34)	84,0	2,47	6,08	16,2	0,48	7,30
	21-24.09.85 (136)	149	114-149 (35)	21,9	0,62	13,75	17,6	0,50	3,02
	17-19.05.86 (162)	185	109-139 (30)	64,6	2,15	4,99	44,4	1,48	3,92
Центр восточной халистазы	24.09.85 (137)	140	95-121 (26)	8,6	0,33	1,23	0	0	0
	28.06.86 (186)	110	77-100 (23)	25,8	1,12	4,80	0	0	0
Зона конвергенции	28-30.09.85 (138)	159	107-134 (27)	2,0	0,07	1,80	3,6	0,13	0,43
	15.06.86 (182)	115	77,5-105 (27,5)	42,6	1,55	1,90	19,6	0,71	1,90
Центр западной халистазы	2.10.85 (140)	109	77-99 (29)	22,2	0,76	5,10	6,1	0,21	1,40
	12.06.86 (181)	110	67-105 (38)	198,5	5,22	14,80	125,4	3,30	10,90
Западное побережье, свал глубин	22.10.85 (150)	139	100-120 (20)	9,8	0,49	2,20	0	0	0
	25.05.86 (163)	Нет	111-135,5 (24,5)	213,6	8,72	16,56	0	0	0
	20.06.86 (184)	"	122,5-153 (30,5)	104,5	3,43	10,30	266,3	8,73	43,23

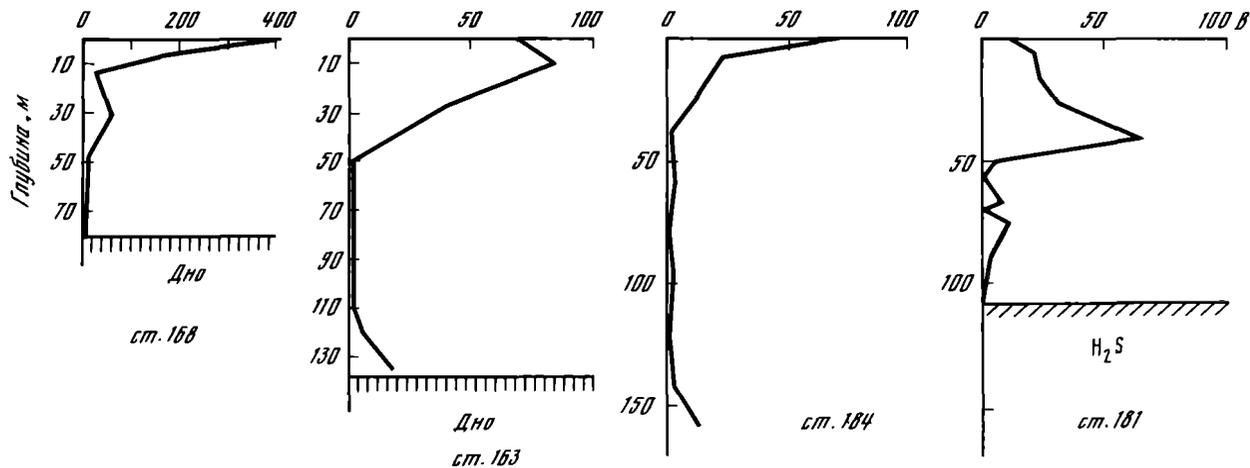
апреле-июле выше, чем в конце сентября-октябре. Этому свидетельствуют и литературные данные: если в сентябре-ноябре 1978 г. биомасса инфузорий в зонах скоплений достигала $8 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ (Мамаева, 1980), то весной 1985 г. она достигала $25-50 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ (Туманцева, 1987). Таким образом, для глубоководных популяций инфузорий, очевидно, также свойственны сезонные сукцессии. Низкий уровень развития цiliат в нижних горизонтах аэробной зоны в осенние месяцы помимо причин, связанных с сезонными изменениями продуктивности эвфотического слоя, регулируемыми потоком детрита в нижние горизонты, объясняется и тем, что часть калянид, готовясь к переходу в зимующее состояние, прекращает миграции и постоянно обитает в слоях воды с содержанием кислорода $0,20-0,35 \text{ мл} \cdot \text{л}^{-1}$ (Флинт и др., 1987). Причем, эта часть популяции продолжает питаться.

Наряду с инфузориями, на тех же горизонтах у верхней границы сероводородной зоны в заметных количествах были обнаружены микропланктонные гетеротрофные динофлагелляты (см. табл. 4). Чаше всего биомасса этих простейших организмов была ниже таковой у цiliат.

Анализ вертикального распределения инфузорий, предпринятый в мае-июне 1986 г. в западной части Черного моря, показал, что их глубоководные скопления наблюдались как над верхней границей сероводородной зоны, так и в ее отсутствии, но обязательно были приурочены к слоям скопления мезопланктона (рис. 5). На этих же или близкорасположенных горизонтах отмечались максимумы биомассы пико- и нанопланктона. Как правило, содержание кислорода в этих глубоководных зонах обилия инфузорий составляло $0,4-0,8 \text{ мл} \cdot \text{л}^{-1}$. Интересно, что на станции, где отсутствовали глубокие скопления мезопланктона и куда не проникала сероводородная зона, не наблюдалось увеличения биомассы цiliат в придонных слоях.

Вероятно, в данном случае мы имели дело со скоплением активных форм планктона на своего рода "ложном дне", которое создается низким уровнем содержания кислорода, определенным для конкретных групп организмов. Наряду с этим, "ложное дно" может создаваться водами определенной плотности, значения которой в нижней части кислородной зоны Черного моря приближается к максимальной для поверхностной 200-метровой толщи (Флинт и др., 1987). В результате суточных миграций значительного количества организмов мезопланктона происходит обогащение нижних слоев кислородной зоны органическим веществом в виде непереваренных остатков пищи, а возможно, и отмирания самих организмов. Таким образом, в узких слоях, где распределяются очень высокие концентрации веслоногих рачков, создаются достаточно благоприятные трофические условия для развития микрогетеротрофов. Видимо допустимо, что на глубинах залегания "ложного дна" происходит также скопление оседающих из верхних слоев детритных частиц.

Область вертикального распределения "нитевидных бактерий", вероятно представляющих тионовую микрофлору и отвечающих за хемосинтез



Р и с. 5. Вертикальное распределение биомассы инфузорий (B , $\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}$) в мае-июне 1986 г. в западной части Черного моря от Бургасского залива до центра западной халистазы

(Сорокин, 1980), на некоторых станциях достигала горизонтов обитания глубоководных инфузорий, что позволяет предполагать возможность потребления цилиатами продукции бактериального хемосинтеза в исследуемые времена года. Эксперименты по выживаемости и питанию цилиат кислородной зоны свидетельствуют о невозможности их длительного существования в переходной зоне (Павловская, Ковалева, 1987). Однако нельзя исключать наличия кратковременных миграций глубоководных аэробных инфузорий в зону сосуществования кислорода и сероводорода, где наблюдаются высокие концентрации бактериопланктона. Результаты анализов численности и биомассы исследуемых простейших, выполненные более чем в 200 пробах, свидетельствуют, что уровень развития планктонных инфузорий в конце весны-начале лета существенно выше, чем в осенний период (табл. 5).

Т а б л и ц а 5

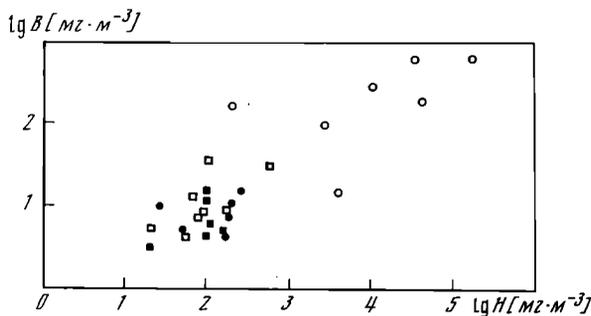
Средняя для столба воды биомасса планктонных инфузорий (B_1 , мг·м⁻³) и суммарная биомасса нано- и микропланктонных простейших (B_2 , мг·м⁻³) в толще кислородной зоны Черного моря

Район	Октябрь 1985 г.			Май-июнь 1986 г.		
	B_1	B_2	$B_1/B_2, \%$	B_1	B_2	$B_1/B_2, \%$
Свал глубин у г. Новороссийска	2,0	7,4	27,0	7,5	34,6	21,6
Центр восточной халистазы	3,1	22,1	14,0	10,7	26,3	40,7
Зона конвергенции	8,1	14,8	54,7	16,4	34,2	47,9
Центр западной халистазы	4,7	10,7	43,9	19,0	36,9	51,5
Свал глубин у г. Бургаса	3,7	8,2	45,1	12,0	30,6	39,2

Анализ соотношения количества инфузорий и других простейших организмов показал, что в различных районах открытой части Черного моря участие цилиат в формировании общей биомассы протозойного нано- и микропланктона неоднозначно. Наибольшие значения были отмечены в зоне конвергенции к югу от полуострова Крым и в западных районах Черного моря (см. табл. 5).

Сравнение концентрации исследуемых организмов с таковыми у других компонентов начальных звеньев пищевой цепи показало, что биомасса голозойных инфузорий размером более 25 мкм на исследуемых станциях составила осенью 1985 г. 2,5-13,5% (в среднем 11,8%), а в мае-июне 1986 г. - 1,7-26,5% (в среднем 9,1%) от биомассы нанопланктона, являющегося основным кормовым объектом этих простейших организмов. Анализ соотношения этих величин (использовались средние величины биомассы для столба

воды) в различные сезоны в открытых и прибрежных районах Черного моря выявил существование положительной зависимости уровня развития крупных инфузорий с голозойным типом питания от такового у наноплани тона (рис. 6).



Р и с. 6. Соотношение между биомассой инфузорий ($lg B$) и биомассой нанопланктона ($lg H$) в различных районах Черного моря (светлый квадрат и круг – соответственно прибрежные и открытые районы (сентябрь–октябрь 1985 г.); темный квадрат и круг – соответственно прибрежные и открытые районы (май–июнь 1986 г.).

В открытых водах Черного моря биомасса нанопланктонных инфузорий составила осенью 1985 г. 0,2–1,6% (в среднем 0,8%), а в мае–июне 1986 г. – 0,8–2,2% (в среднем 1,4%) от биомассы пикопланктона в столбе воды. Однако, не было обнаружено положительной корреляции между этими величинами. По-видимому, кроме бактериопланктона и автотрофного пикопланктона в питании цилиат размером менее 25 мкм значительную роль играли мелкие нанопланктонные организмы. В итоге, при разнице абсолютных величин биомассы инфузорий с голозойным типом питания, зарегистрированных в осенний и весенне–летний сезоны, в 2–4 раза, отношение их биомассы к таковым у предпочитаемых источников пищи отличалось менее значительно.

Поскольку большинство ученых в настоящее время рассматривают инфузорию *Mesodinium rubrum* как автотрофный компонент планктонного сообщества, мы сравнили биомассу этого простейшего организма с таковой у водорослей. Оказалось, что доля *Mesodinium* в суммарной биомассе фитопланктона в столбе воды осенью 1985 г. составила 0,3–1,5%, а в мае–июне 1986 г. – 0,8–4,9%.

Таким образом, проведенные исследования показали, что инфузории в исследованных водах являются важным компонентом планктонного сообщества открытых вод Черного моря. Принимая во внимание высокий уровень разных групп цилиат, отличающихся по преобладающему в рационе источнику пищи, сообщество планктонных инфузорий играет значительную роль в вовлечении в пищевую цепь организмов пико- и нанопланктона. Заслуживает особого внимания присутствие в планктоне Черного моря значительного количества цилиат, содержащих симбиотические хлоропласты и водоросли.

- А г а м а л и е в Ф.Г., Б а г и р о в Р.М. Суточные вертикальные миграции инфузорий (микробентос, планктон, перифитон) Каспийского моря//Acta protozool. 1975. Vol. 14. P. 195-218.
- В и н о г р а д о в М.Е., Ф л и н т М.В., Н и к о л а е в а Г.Г. Вертикальное распределение мезопланктона в открытых районах Черного моря в весенний сезон//Современное состояние экосистемы Черного моря. М.: Наука, 1987. С. 144-162.
- В и н о г р а д о в М.Е., Ф л и н т М.В., Ш у ш к и н а Э.А. Исследование вертикального распределения мезопланктона с использованием подводного обитаемого аппарата "Аргус"//Там же. С. 172-186.
- З а и к а В.Е., О с т р о в с к а я Н.А. Суточный ход численности микрозоопланктона в поверхностном слое Средиземного моря//Океанология. 1972. Т. 12, № 5. С. 868-870.
- Л о к о т ь Л.И. Биоиндикация качества вод по численности планктонных простейших//Тез. докл. Саласпилс. 1984. С. 65-66.
- М а м а е в а Н.В. Микропланктон открытой части Черного моря//Экосистемы пелагиали Черного моря. М.: Наука, 1980. С. 168-173.
- М о р о з о в с к а я О.И. Состав популяций и численность массовых видов раковинных инфузорий северо-западного района Черного моря// III съезд советских океанологов: Тез. докл. Секц. Биол. океана 4.2. 1987. С. 161-162.
- П а в л о в с к а я Т.В., О с т р о в с к а я Н.А. Временная и пространственная изменчивость в распределении простейших в Черном море//Экология морских и пресноводных простейших: Тез. докл. Саласпилс. 1984. С. 86-87.
- П а в л о в с к а я Т.В., К о в а л е в а Т.М. Питание и выживаемость черноморского зоопланктона в зоне сосуществования кислорода и сероводорода//Матер. конф.: Соверш. упр. развитием рекреат. систем. Севастополь, 23-25 окт. 1986 г. 4.3. Мор. гидрофиз. Ин-т АН УССР. Севастополь. 1987. С. 599-607 (Рукопись деп. в ВИНИТИ II.08.87, № 5805-В87).
- С о р о к и н Ю.И. Черное море. М.: Наука, 1982. 216 с.
- Т у м а н ц е в а Н.И. Количественная характеристика протозойного планктона в Черном море в весенний период 1984 года//Современное состояние экосистемы Черного моря. М.: Наука, 1987. С. 133-138.
- Ф л и н т М.В., К о п ы л о в А.И., П о я р к о в С.Г., Р а т ь - к о в а Т.Н., С а ж и н А.Ф. Вертикальное распределение планктона в нижних слоях кислородной зоны Черного моря//ДАН СССР. 1987. Т. 296, № 3. С. 719-723.
- С а г о н D.A. Technique for enumeration of heterotrophic and phototrophic nanoplankton, using epifluorescence microscopy, and comparison with other procedures//Appl. Environ. Microbiol. 1983. Vol. 46, N 2. P. 491-498.

- C o n o v e r R.I. Interrelation between microzooplankton and other plankton organisms//Ann. Inst. Oceanogr. Paris. 1982. Vol. 58(S). P. 31-46.
- F e n c h e l T. On "red water" in the Ilsefjord (inner Danish water caused by the ciliate *Mesodinium rubrum*//Ophelia. 1968. Vol. 5, N 1. P. 245-253.
- L a v a l - P e u t o M., R a s s o u l z a d e g a n F. Autofluorescence of marine planktonic Oligotrichina and other ciliates//Hydrobiologia. 1988. Vol. 159, N 1. P. 99-110.
- P o r t e r K.G., S h e r r E.B., S h e r r B.F., P a c e M., S a n d e r s R.W. Protozoa in planktonic food webs//J. Protozool. 1985. Vol. 32, N 3. P. 409-415.
- R a s s o u l z a d e g a n F., L a v a l - P e u t o M., S h e l d o n R.W. Partitioning of the food ration of marine ciliates between pico- and nanoplankton//Hydrobiologia. 1988. Vol. 159, N 1. P. 75-88.
- S i e b u r t h J.McN. Sea microbes//N.Y.: Oxford Univ. Press. 1979. 491 p.
- S i e b u r t h J.McN., S m e t a c e k V., L e n z J. Pelagic ecosystem structure Heterotrophic compartments of the plankton and relationship to plankton size fractions//Limnol. and Oceanogr. 1978. Vol. 23, N 6. P. 1256-1263.
- T a y l o r R.J.R., B l a c k b o u r n D.J., B l a c k b o u r n J. The red water ciliate *Mesodinium rubrum* and its "incomplete symbiont". A review including new ultrastructural observations//J. Fish. Res. Board Canada. 1971. Vol. 28, N 3. P. 391-407.

УДК 577.475.(262.5)

ИНФУЗОРИИ ЗОНЫ СОСУЩЕСТВОВАНИЯ КИСЛОРОДА И СЕРОВОДОРОДА

М.В. Зубков

В природе существуют сообщества, первичная продукция в которых создается хемосинтезирующими организмами. К ним относятся сообщества рифтовых зон (Grassie, 1986; Jannasch, 1987), тиобиоты морских и пресноводных донных отложений (Boaden, 1977; Fenchel, 1969). В том случае, когда граница сероводорода поднимается от дна в водную толщу, могут возникать и планктонные ассоциации тиобионтных организмов. Это явление характерно для многих сапробных озер (Finlay, 1981; Goulder, 1980; Webb, 1961). Изменение геологической ситуации примерно девять тысяч лет назад привело к формированию обширного слоя, богатого сероводородом, в Черном море (Сорокин, 1982). Вся его толща заселена про-

© М.В. Зубков, 1989.

кариотными организмами, достигающими наибольшего расцвета и разнообразия в граничных областях: в придонном слое и в слое сосуществования кислорода и сероводорода.

Настоящая работа была выполнена ранней весной (с 4 марта по 20 апреля), в период наибольшего подъема сероводорода к поверхности в центрах циклонических круговоротов, когда аэробная зона имеет протяженность, близкую к минимальной, и особенности вертикального распределения организмов в пограничных слоях аэробной и анаэробной зон могут быть особенно четко выражены, предусматривала продолжение исследований микропланктона нижних слоев кислородной зоны и зоны сосуществования кислорода и сероводорода, начатых ранее, в другие сезоны (Моисеев, Мамаева, 1979; Флинт, Копылов, Поярков, Ратькова, Сажин, 1987).

Материал и методы

Исследование нижних слоев кислородной зоны и зоны сосуществования кислорода и сероводорода проводили в районах с глубинами залегания верхней границы сероводорода от 80 до 180 м. Серии проб от слоя термоклина до горизонтов с полным отсутствием кислорода отбирали при помощи гидрологического зонда "Диодон" (разработка ВНИРО), оснащенного датчиками давления, температуры, электропроводности и 16 сферическими стеклянными батометрами. Интервал между горизонтами составлял 5 м. В нижней части зоны сосуществования кислорода и сероводорода отбор шел с шагом по вертикали 10–25 м. Весь отбор проводили за 1–2 серии (по 16 батометров в каждой) в течение 15–30 мин. Если брались две серии, разрыв между ними делали в нижних слоях зоны сосуществования кислорода и сероводорода. В едином объеме пробы определяли концентрации кислорода и сероводорода, содержание бактериопланктона и простейших¹.

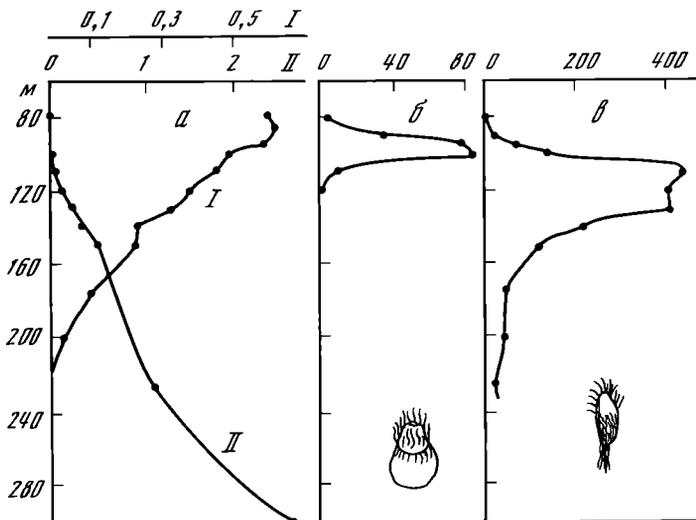
Исследование инфузорий проводили в подпробе, начальный объем которой составлял 500 мл. Пробы стужали методом обратной фильтрации через ядерный фильтр с диаметром пор 1 мкм до объема 50 мл в камере оригинальной конструкции, минимизирующей окисление сероводорода кислородом воздуха и создающей условия мягкого ситования. Сгущенные пробы фиксировали 1%-ным глутаровым диальдегидом, окрашивали примулином в концентрации $3 \cdot 10^{-5}$ М (Caron, 1983; Grebecki, 1962) и осаждали на ядерный фильтр с диаметром пор 0,4 мкм. Препараты тотально просматривали под микроскопом ЛКММ-И2 при увеличении $\times 289-800$. Дополнительно микроскопировали препараты с окрашиванием акридиновым оранжевым для наблюдения ядерного аппарата простейших. Прижизненные наблюдения проводили в камере с 24 ячейками (объем ячейки 3 мл) под стереоскопическим микроскопом при увеличении $\times 100$.

¹Химические исследования выполнены Ю.Ф. Лукашевым и С.Г. Поярковым.

Всего было проведено 13 серий анализов (150 проб) вертикального распределения микропланктона: девять - в центральных циклонических круговоротах и четыре - в районах, примыкающих к свалу глубин.

Результаты и обсуждение

Проведенные исследования показали, что наряду с богатым сообществом прокариотных организмов (Лебедева, 1979) зону сосуществования кислорода и сероводорода населяют и эукариотные организмы. Один вид инфузорий, не отмечавшийся ранее, встречался в количестве 10-140 экз. \cdot л $^{-1}$. В слое его обитания концентрация сероводорода составляла 0-0,15 мл. \cdot л $^{-1}$, кислорода - около 0,3, иногда до 0,6 мл. \cdot л $^{-1}$ (рис. 1а, б). Максимальной численности он достигал при следовых ко-



Р и с. 1. Вертикальное распределение а - кислорода (I) и сероводорода (II) (мл. \cdot л $^{-1}$); б - в двух видов инфузорий (экз. \cdot л $^{-1}$) в центральной части восточного циклонического круговорота 6.04.86

личествах сероводорода (0,004 мл. \cdot л $^{-1}$). Предварительно определен как представитель семейства Mesodiniidae, Янковский (отр. Hartorida), средний размер 30х25 мкм.

На всех станциях, независимо от глубины положения верхней границы сероводорода, непосредственно в зоне сосуществования кислорода и сероводорода было обнаружено простейшее размером 10-35 мкм в длину и 5-20 мкм в ширину. Прижизненным наблюдением было установлено, что простейшее обладает быстрым поступательным движением, в большей степени свойственным инфузориям. Окрашивание акридиновым оранжевым показало, что в передней части тела находятся два крупных и одно маленькое ядра. Благодаря большому количеству простейших на одном препарате стало возможным наблюдать делящиеся клетки. Деление происходит попе-

рек тела. Таким образом, на основании перечисленных признаков можно заключить, что это простейшее относится к ресничным инфузориям, возможно к отряду Scuticociliatida.

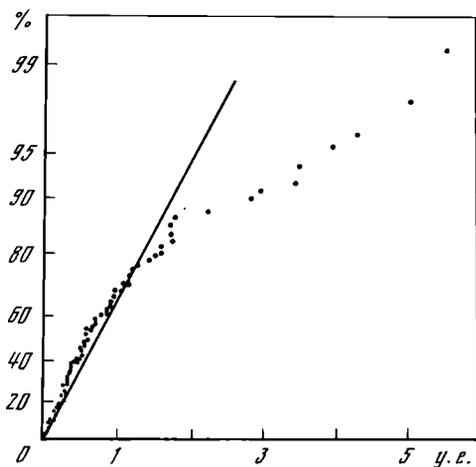
Особенности местообитания этой инфузории не позволили провести выделение ее в культуре и изучение в лабораторных условиях. Поэтому мы ограничились природными наблюдениями. Были поставлены следующие задачи: 1) определить зону распространения инфузорий; 2) выявить наличие связи между количеством особей и концентрацией кислорода и сероводорода; 3) определить размерную структуру популяции инфузорий и закономерности ее изменения в пространстве и во времени.

Верхняя граница распространения инфузорий лежала в пограничных слоях кислородной зоны и зоны сосуществования кислорода и сероводорода, в водах со следовыми количествами сероводорода ($0,002 \text{ мл}\cdot\text{л}^{-1}$) (см. рис. 1а, в). Максимальные концентрации ($400\text{--}1200 \text{ экз}\cdot\text{л}^{-1}$) были характерны для слоев со средним содержанием кислорода $0,3 \text{ мл}\cdot\text{л}^{-1}$, сероводорода — $0,1 \text{ мл}\cdot\text{л}^{-1}$. Глубже обилие инфузорий снижалось, но отдельные экземпляры (до $20 \text{ экз}\cdot\text{л}^{-1}$) встречались вплоть до глубин 300 м, где кислород практически отсутствовал, а концентрация сероводорода составляла $2,5 \text{ мл}\cdot\text{л}^{-1}$.

Благодаря большому объему исследуемой воды с каждого горизонта число экземпляров инфузорий в пробах часто составляло сотни, что давало возможность провести массовые измерения. Мягкая фиксация глицериновым диальдегидом дает основания считать наблюдаемые размеры близкими к естественным. Измерения проводили по ранжированной шкале: размерные классы длины от 10 до 35 мкм через каждые 5 мкм, ширины — от 5 до 25 мкм тоже через 5 мкм. Единообразие отбора проб и приготовления препаратов сделало возможным сравнение полученных результатов между собой.

Для обработки полученных результатов мы воспользовались регрессионным анализом, используя для расчета коэффициентов регрессии алгоритмы Йейтса, а оценку значимости коэффициентов проводя по полунормальному графику (Максимов, 1980). В качестве факторов были выбраны следующие переменные: длина тела инфузории — 4 или 5 уровней; ширина — 3 уровня; глубина, с которой отбиралась проба на станции, — 4 или 5 уровней. Функцией отклика являлась численность инфузорий. Матрица размеров выбиралась в области наиболее массовых значений: длина — 10, 15, 20, 25, 30 мкм (иногда 15, 20, 25, 30 мкм), ширина — 5, 10, 15 мкм. Горизонты чаще выбирали так, чтобы они охватывали максимум суммарной численности инфузорий, но также исследовались и более однородные участки распределения численности. Расстояние между горизонтами составляло 5, 10 или 25 м.

Во всех одиннадцати экспериментах было установлено, что зависимость количества инфузорий от длины и ширины носит сложный характер (рис. 2). Два фактора всегда связаны, что весьма очевидно. В целом



Р и с. 2. Центральная часть восточного циклонического кружоворота 6.04.88. Полнофакторный эксперимент $5^{I-3} 1-5^I$, где первый фактор x_1 - длина тел инфузории, второй x_2 - ширины третий x_3 - глубина отбора проб (100, 110, 120, 130, 140 м). Полуноормальный графи по оси абсцисс - модули контрастов, деленных на корень из делителей. Значимые коэффициенты регрессии, начиная с последнего: $V_6 x_1 x_2$, $-V_8 \cdot I/6x$
 $x(5x_1^3 - 17x_1)x_2$, $V_{13} \cdot I/6x$
 $x(5x_1^3 - 17x_1)(3x_2^2 - 2)$, $-V_2 x$
 $x(x_1^2 - 2)$, $V_{12}(x_1^2 - 2)(3x_2^2 - 2)$,
 $-V_{30}(x_3^2 - 2)$, $-V_{14} \cdot I/12(35x_1^4 -$
 $-155x_1^2 + 72)(3x_2^2 - 2)$, $-V_{11}x_1(3x_2^2 - 2)$, $-V_4 \cdot I/12(35x_1^4 - 155x_1^2 + 72)$

зависимость численности от размерной структуры сходна на всех станциях. Особый интерес представляет анализ изменений размерной структуры популяции инфузорий с глубиной. Он связан с тем, что это один из немногих косвенных способов оценки функциональных изменений в популяции по ее структурным изменениям. Было проведено одиннадцать анализов. В восьми случаях интервал по глубине двусторонне охватывал слои с максимальной численностью инфузорий и в трех - был на больших глубинах. В большинстве случаев не было выявлено значимого изменения размерной структуры с глубиной. В двух случаях, где эта закономерность наблюдалась, использовались менее объемные размерные матрицы, что безусловно исказило и без того достаточно схематичную картину размерной структуры.

При скептическом отношении к полученным результатам можно предположить искажение реальной картины размерной структуры при концентрации проб. Но это предположение не подтверждается тем, что число анализируемых в экспериментах организмов варьировало от 172 до 1564, т.е.: пределах порядка, а закономерности выявлены сходные. В связи с этим следует признать, что при процедуре обработки проб либо происходило избирательное элиминирование разных особей на отдельных горизонтах, приводящее к единой картине соотношения размерных групп при различии этого соотношения в природных условиях, либо полученная закономерность описывает природное явление. Первое нам кажется маловероятным. Таким образом, в пределах зоны сосуществования кислорода и сероводорода инфузории качественно сходно развивались на всех глубинах независимо от количественного обилия. Иными словами, можно предположить,

что их обилие определялось внешними биологическими факторами, а физиологические приспособления к абиотическим факторам позволили инфузориям сходно развиваться во всей зоне их обитания.

Сопоставление результатов, полученных в одной географической точке в разное время, показало, что размерная структура не изменялась, вертикальное распределение было единообразным. Изменения касались в основном количественного обилия инфузорий и носили ненаправленный характер. Скорее всего существенные различия связаны с локальными неоднородностями местообитания инфузорий, пятнистостью их распределения. Пробы, отобранные последовательно в течение двух дней, а иногда и нескольких часов, с одних и тех же горизонтов, могли различаться в 2-4 раза по обилию.

Дальнейшее исследование препаратов с использованием более совершенной люминесцентной техники подтвердили предварительно выявленные морфологические отличия инфузорий. На поверхности более крупных особей были обнаружены десятки бактерий палочковидной формы (1,2x0,7 мкм). В местах расположения бактерий у инфузорий отсутствовал ресничный покров. Доля особей, содержащих эпibiонтные бактерии, составляла 30-80% общего числа инфузорий. Недавно поделившиеся инфузории уже имели на заднем конце тела несколько микроорганизмов. С большой долей вероятности можно считать, что обнаруженные бактерии являются симбионтами инфузорий. Особенности вертикального распределения последних в зоне сосуществования кислорода и сероводорода дают основание отнести микроорганизмы к хемосинтезирующим, связанным в своей жизнедеятельности с соединениями серы. Подобные симбиотические отношения известны у простейших (Lee, Soldo, Reisser, Lee, Jeen, Gortz, 1985; Stumm, Zwart, 1986; Tamm, 1982), в том числе у бентосных (Райков, 1971) и планктонных (Maeda, Carey, 1985) инфузорий.

Полученные результаты показали заселенность зоны сосуществования кислорода и сероводорода Черного моря эукариотными организмами. Своеобразие этого биотопа привело к формированию специальных адаптаций у населяющих их организмов. Простейшие из аналогичных биотопов в озерах являются мигрантами из сходных по гидрохимическим условиям донных местообитаний (Finlay, 1981; Goulder, 1980; Pace, Orcutt, 1981; Sorokin, Donato, 1975; Weeb, 1961). Эти бентосные инфузории биохимически приспособлены к жизни в условиях низкого содержания кислорода и высокого содержания сероводорода (Finlay, Span, Hartman, 1983). Сезонная периодичность подъема сероводорода в озерах сделала невозможным возникновение облигатных планктонных тибиионтных инфузорий. В Черном море стабильность этого биотопа в водной толще в течение нескольких тысяч лет (Сорокин, 1982) создала условия для появления специфических форм. Инфузория, массово населяющая зону сосуществования кислорода и сероводорода, вероятно, биохимически приспособлена к жизни в сероводороде. Отсутствие ресничного покрова на большей части тела инфузории из-

за эпibiонтных бактерий при планктонном образе жизни привело к развitiю оставшейся цилиатуры и небольшим размерам организма. Приспособленность, вероятно, шла по пути увеличения скорости движения, столь необходимой в динамичной и обширной водной толще, и способствовала формированию специфической морфологии. Отсутствие этих инфузорий в кислородной зоне свидетельствует о далеко зашедшей приспособленности к жизни в условиях зоны сосуществования кислорода и сероводорода в водной толще.

Другой путь проникновения в зону сосуществования кислорода и сероводорода прошла инфузория сем. Mesodiniidae. Типичная планктонная инфузория, по-видимому, физиологически адаптировалась к сероводороду. Результатом стала возможность существования этого вида при низких концентрациях сероводорода.

Своеобразие абиотических условий зоны сосуществования кислорода и сероводорода при всем богатстве прокариотной жизни (Крисс, Рукина, Бирюзова, 1949; Лебедева, 1979) сделало доступным ее только ограниченному числу видов простейших. По полученным данным, — двум массовым инфузориям и одному крупному изоконтному жгутиконосцу (15x5 мкм). Другие эукариотные организмы встречались редко, и, вероятно, были занесены из вышележащих слоев, так как представляли типичных обитателей кислородной зоны.

Можно сделать следующие выводы: полученные результаты показали заселенность зоны сосуществования кислорода и сероводорода эукариотными организмами; глубина проникновения в слой сосуществования кислорода и сероводорода инфузории, предварительно определенной как представитель семейства Mesodiniidae, ограничивалась концентрациями сероводорода 0,15, кислорода 0,3 мл·л⁻¹; у 30–80% инфузорий, живущих в зоне сосуществования кислорода и сероводорода, обнаружены многочисленные эпibiонтные бактерии, являющиеся, по-видимому, симбиотическими; в целом размерная структура популяции этой инфузории качественно не изменялась с глубиной в течение периода исследований.

Л и т е р а т у р а

- К р и с с А.Е., Р у к и н а Е.А., Б и р ю з о в а В.И. Видовой состав микроорганизмов Черного моря//Тр. Севастоп. биол. станции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. Т. 7. С. 50–73.
- Л е б е д е в а М.Н. Систематический состав и общая эколого-физиологическая характеристика микрофлоры//Основы биологической продуктивности Черного моря. Киев: Наук. думка, 1979. С. 176–183.
- М а к с и м о в В.Н. Многофакторный эксперимент в биологии. М.: Изд-во МГУ, 1980. 280 с.
- М о и с е е в Е.В., М а м а е в а Н.В. Простейшие у верхней границы сероводородной зоны Черного моря//Докл. АН СССР. 1979. Т. 248, № 2. С. 506–508.

- Райков И.Б. Электронномикроскопическое исследование взаимоотношений морской инфузории *Kentrophoros fistulosum* и ее эктосимбиотических серобактерий//Цитология. 1971. Т. 13, № 12. С. 1514-1517.
- Сорокин Ю.И. Черное море: Природа, ресурсы. М.: Наука, 1982. 217 с.
- Флинт М.В., Копылов А.И., Поярков С.Г., Раткова Т.Н., Сажин А.Ф. Вертикальное распределение планктона в нижних слоях кислородной зоны Черного моря//Докл. АН СССР, 1987. Т. 296, № 3. С. 719-723.
- Саргон D.A. Technique for enumeration of heterotrophic and phototrophic nanoplankton, using epifluorescence microscopy, and comparison with other procedures//Appl. Environ. Microbiol. 1983. Vol. 46, N 2. P. 491-498.
- Феншел Т. The ecology of marine microbenthos. IV. The structure and function of the benthic ecosystem, its chemical and physical factors and the microfauna communities with special reference to the ciliated protozoa//Ophelia. 1969. Vol. 6. P. 1-182.
- Финлау В.Д. Oxygen availability and seasonal migrations of ciliated protozoa in a freshwater lake//J. General Microbiol. 1981. Vol. 123, part 1. P. 173-178.
- Финлау В.Д., Спан А.С.В., Харман Дж.М.Р. Nitrate respiration in primitive eucaryotes//Nature. 1983. Vol. 303, N 5915. P. 333-336.
- Голдлер Р. The ecology of two species of primitive ciliated protozoa commonly found in standing freshwaters (*Loxodes magnus* Stokes and *L. striatus* Penard)//Hydrobiol. 1980. Vol. 72. P. 131-158.
- Грассие Дж.Ф. The ecology of deep-sea hydrothermal vent communities//Adv. Mar. Biol. 1986. Vol. 2, 3. P. 301-362.
- Гребекки А. Adsorption des fluorochromes par le cytotome des Cilies//Bull. de l'Academie polonaise des sciences. 1962. Vol. 10, N 11. P. 483-485.
- Яннасх Г.В. Leben in der Tiefsee - Neue Forschungsergebnisse //Naturwiss. Rdsch. 1987. Vol. 40, N 10. P. 379-398.
- Ли Дж.Д., Солдо А.Т., Рейсер В., Ли М.Д., Жеев К.В., Гортц Х.-Д. The extent of algal and bacterial endosymbioses in protozoan//J. Protozool. 1985. Vol. 32, N 3. P. 391-403.
- Маэда М., Карей П.Г. An illustrated guide to the species of the family Strombidiidae (Oligotrichida, Ciliophora), free swimming protozoa common in the aquatic environment//Bull. Ocean. Res. Inst. 1985. N 19. 68 p.
- Пасе М.Л., Оркутт Дж.Д.Джр. The relative importance of protozoans, rotifers, and crustaceans in a freshwater zooplankton community//Limnol. and Oceanogr. 1981. Vol. 26, N 5. P. 822-830.

- S o r o k i n Yu.I., D o n a t o N. On the carbon and sulfur metabolism in the meromictic lake Faro (Sicily)//Hydrobiol. 1975. Vol. 47. P. 241-252.
- S t u m m C.K., Z w a r t K.B. Symbiosis of Protozoa with hydrogen-utilizing methanogens//Microbiol. Sci. 1986. Vol. 3, N 4. P.100-105
- T a m m S.L. Flagellated ectosymbiotic bacteria propel an eucariotic cell//J. of Cell Biology. 1982. Vol. 94, N 3. P. 697-709.
- W e b b M.G. The effect of terminal stratification on the distribution of benthic Protozoa in esthwaite water//Journal of Animal Ecology. 1961. Vol. 30, N 1. P. 137-151.

УДК 577.475.(262.5)

СКОРОСТЬ РАЗМНОЖЕНИЯ И ПРОДУКЦИЯ
ГЕТЕРОТРОФНОГО НАНОПЛАНКТОНА
В ОТКРЫТЫХ РАЙОНАХ ЧЕРНОГО МОРЯ

А.И. Копылов, А.Ф. Сажин

Сведения о скорости продуцирования планктонных наногетеротрофов немногочисленны, так как содержание и культивирование их связано с определенными методическими трудностями. Имеющиеся для Черного моря данные по этому вопросу характеризуют гетеротрофный нанопланктон мелководной или прибрежной зоны (Копылов, Моисеев, 1983; Копылов, 1985; Копылов, Сажин, 1988). В открытых водах Черного моря такие исследования раньше не проводились. В 1985-1986 гг. на ряде станций в глубоководной части моря были проведены работы по определению скорости размножения организмов гетеротрофного нанопланктона, рассчитаны величины их продукции.

Материал и методика

Определения темпов размножения наногетеротрофов и других продукционных характеристик были выполнены на пяти станциях в сентябре-ноябре 1985 г. (ст. 137, 139, 140, 150, 157) и на шести станциях в мае-июне 1986 г. (ст. 162, 181, 182, 184, 186, 187)(Виноградов, Флинт, наст. сб.). В исследованиях 1985 г. оценивалась скорость размножения организмов гетеротрофного нанопланктона, населяющих только поверхностные горизонты моря. Концентрацию исследуемых объектов определяли методом элифлуоресцентной микроскопии (микроскоп ЛЮМАН-И2) с использованием флуорохрома акридинового оранжевого (Davis, Sieburth, 1982). Параллельно, в камере типа пенала (Сорокин, 1980) регистрировали видовой состав и численность зоофлагеллят. Счет проводили с помощью микроскопа "Amplival", оснащенного фазовоконтрастным устройством.

© А.И. Копылов, А.Ф. Сажин, 1989.

Время удвоения исходной численности наногетеротрофов определяли в изолированных пробах воды, из которых предварительно методом обратной фильтрации (Сорокин, 1979), через капроновое сито с размером ячеек 20–25 мкм были удалены их потребители. Эксперименты проводили в склянках объемом 100 и 250 мл. Опытные образцы выдерживали при естественной температуре в море или в аквариуме с периодически меняемой водой в течение 14–48 ч. Каждый опыт проводился в 3–6 повторностях. Одновременно экспонировались стеклянные бутылки объемом 10 л с нефльтрованной (естественной) водой, в которой оценивали изменение численности наногетеротрофов в присутствии их потребителей.

В мае–июне 1986 г., кроме работ в поверхностных слоях моря, мы исследовали скорость размножения гетеротрофных эукариотных организмов размером менее 10 мкм, обитающих в толще кислородной зоны. В этот период года для планктона Черного моря было характерно значительное развитие крупных наногетеротрофов, в телах которых нередко встречались автотрофные и гетеротрофные клетки размером 2–4 мкм. В связи с этим для оценки времени удвоения численности мелких бактериальных флагаелл в изолированных пробах мы были вынуждены исходную естественную воду предварительно фильтровать через капроновое сито с размером ячеек 10 мкм, т.е. освобождались от крупных гетеротрофных организмов. Экспериментальные сосуды экспонировали в помещении лаборатории при температуре, близкой к естественной. Концентрацию гетеротрофного нанопланктона определяли методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием флуорохрома примулина (Caron, 1983). Кроме того, используя фазово-контрастное освещение, в начале и конце опытов проводили подсчет численности зоофлагаелл в живых пробах воды. Каждый опыт состоял из 2–3 повторностей.

Скорости размножения тех или иных представителей гетеротрофного нанопланктона оценивали по величинам продолжительности времени между очередными делениями их клеток, которое принимали равным времени удвоения исходной численности организмов в экспериментальных сосудах и рассчитывали по формуле:

$$g = t \ln 2 / \ln N_t - \ln N_0,$$

где g – время генерации, ч; t – продолжительность опыта, ч; N_0 и N_t – начальная и конечная численность исследуемых организмов (Зайка, 1972). Расчет продукции производился по формуле:

$$P_t = \bar{B}_t \cdot K \cdot t,$$

где P_t – продукция организмов за время t ; \bar{B}_t – средняя биомасса организмов за время t ; K – константа скорости прироста биомассы гетеротрофного нанопланктона, рассчитанная по формуле:

$$K = \ln b_t - \ln b_0 / t,$$

где b_0 и b_t – начальная и конечная биомасса наногетеротрофов в фильтрованной пробе воды за время t . Количество потребленных организмов оценивали по разнице между величинами продукции и прироста биомассы наногетеротрофов в присутствии потребителей (Гак, 1975).

Результаты и обсуждение

Оценки скорости размножения различных представителей гетеротрофного нанопланктона в сентябре–ноябре 1985 г. показали, что время генерации гетеротрофных флагеллят размером 1,5–2 мкм менялось в пределах 8–27 ч. Время генерации *Monas* sp. размером 3–4 мкм составляло 14–67, размером 5–7 мкм – 11–67 ч. Время генерации *Volvox saltans* Ehrenb. колебалось от 11 до 23 ч, *Rhynchomonas nasuta* (Stokes) Klebs. от 15 до 31 ч, *Gymnodinium* sp, размером 6x8 мкм – от 22 до 31 ч. Время генерации *Peridinium* sp. размером 18x12 мкм составляло 33 ч.

В итоге, величины суточной продукции эукариотных организмов размером менее 10 мкм колебались от 0,62 до 2,66 мг·м⁻³ сырого веса, что было значительно ниже значений продукции бактериопланктона одновременно определенных на тех же станциях (табл. 1). Размножение нано-

Т а б л и ц а 1

Продукционные характеристики наногетеротрофов размером менее 10 мкм (1) и крупнее 10 мкм (2) в поверхностном слое открытой части Черного моря в сентябре–ноябре 1985 г.

№ станции	Дата исследования	Температура, °С	1			2		
			В	К	Р	В	К	Р
137	25.09.85	18,6	3,69	0,030	2,66	3,12	0	7,13
139	02.10.85	18,0	1,55	0,036	1,34	0	-	-
140	03.10.85	18,0	2,40	0,023	1,32	0	-	-
150	21.10.85	15,3	2,44	0,038	2,22	14,15	0,021	7,13
157	01.11.85	13,2	2,87	0,009	0,62	0	-	-

Обозначения: В – средняя биомасса наногетеротрофов в нефидьтрованных (естественных) пробах воды за время эксперимента, мг·м⁻³; К – константа скорости роста биомассы наногетеротрофов, ч⁻¹; Р – продукция, мг·м⁻³ за сутки.

гетеротрофов крупнее 10 мкм, представленных динофлагеллятами, было зарегистрировано только на ст. 150. Рассчитанная величина продукции этих организмов оказалась значительной и превышала таковую у более мелких гетеротрофных флагеллят в 3 раза (см. табл. 1). Интенсивность выедания гетеротрофного нанопланктона консументами составила на исследованных станциях 1,0–6,7 мг·м⁻³ в сутки. Таким образом, 67–155% от суточной продукции наногетеротрофов потреблялось более крупными представителями гетеротрофных организмов.

В июне 1986 г. пределы колебаний величин времени генерации у различных организмов гетеротрофного нанопланктона, населяющих различные горизонты кислородной зоны Черного моря на ст. 186 и 187, составили: у гетеротрофных флагаеллат размером 1,5–2 мкм – 10–38 ч, у *Monas sp.* размером 3–4 мкм – 14–31 ч, у *Monas sp.* размером 5–7 мкм – 19–82 ч, у *Rhynchomonas nasuta* – 18–77 ч, у *Bodo saltans* – 14–42 ч.

Продукция гетеротрофных эукариотных организмов размером менее 10 мкм значительно изменялась по вертикали, достигая максимальных значений в эвфотической зоне. В пределах глубин до 70 м константа скорости роста наногетеротрофов варьировала от 0,009 до 0,051 ч⁻¹ (табл. 2).

Т а б л и ц а 2

Величины биомассы (В, мг·м⁻³), константы скорости прироста биомассы (К, ч⁻¹), продукции (Р, мг·м⁻³ в сутки), частоты встречаемости делящихся клеток (ЧДК, %) и продолжительности деления клеток (t_d, мин) наногетеротрофов размером менее 10 мкм на различных глубинах в открытой части Черного моря в июне 1986 года

№ станции	Дата исследования	Горизонт, м	В	К	Р	ЧДК	t _d
186	26.06.86	0	21,62	0,019	9,86	2,9	90
		14	18,34	0,051	22,45	6,8	77
		25	31,44	0,023	17,35	2,7	69
		38	34,26	0,036	29,60	5,5	89
		44	26,86	0,022	14,18	2,9	78
187	29.06.86	50	2,93	0,009	0,63	3,8	248
		0	5,89	0,018	2,54	2,1	69
		6	2,68	0,025	1,61	2,3	54
		25	1,90	0,025	1,14	3,1	73
		55	2,95	0,018	1,27	2,5	82
		70	0,52	0,009	0,11	3,6	236

Попытки определить темпы размножения наногетеротрофов, обитающих в нижних слоях аэробной зоны в изолированных пробах воды оказались безуспешными, хотя численность делящихся клеток на этих горизонтах в начале экспериментов достигала 5–7% от суммарного числа наногетеротрофов. По-видимому, условия эксперимента, проводимого на борту судна, оказались неблагоприятными для развития обитателей больших глубин. Ориентировочная оценка скорости продуцирования биомассы глубоководными гетеротрофными организмами размером 2–30 мкм была принята нами на основании данных о скорости выедания ими бактериопланктона. Количество потребленных микроорганизмов определяли в изолированных пробах воды (в присутствии антибиотиков сернокислого стрептомицина и бензилпенициллина), экспонируемых на соответствующих

горизонтах в течение 10–12 ч (Сажин, 1987). Для расчета количества сырого вещества бактерий, используемого бесцветными жгутиконосцами на прирост, применяли коэффициент K_T (коэффициент использования потребленной пищи на рост), равный 0,33 (Penchel, 1982). В итоге, рассчитанные продукционные характеристики глубоководных простейших организмов оказались соизмеримыми с таковыми, обнаруженными в верхних горизонтах аэробной зоны Черного моря (табл. 3). В мае–июне 1986 г.

Т а б л и ц а 3

Количество бактериопланктона, потребленного глубоководными простейшими (G , $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$ в час), величины их биомассы, суточной продукции (B , P , $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$) и константы скорости роста биомассы (K , ч^{-1})

Станция	Дата исследования	Горизонт, м	G	B	P	K
181	13.06.86	70	0,19	9,46	1,50	0,060
		110	0,14	4,23	1,10	0,010
186	27.06.86	85	0,30	7,94	2,38	0,011
		100	0,20	2,92	1,58	0,018

на всех горизонтах шести станций учитывалось количество делящихся клеток. Результаты этого подсчета использовались для ориентировочной оценки продукции гетеротрофных флагеллят по определению частоты встречаемости делящихся клеток (ЧДК), рассчитываемой в процентах от общего количества исследуемых организмов (Chung et al., 1973; Newell, Christian, 1981; McDuff, Chisholm, 1982). Для этого на каждом горизонте рассчитывалась константа скорости прироста биомассы нанофлагеллят (K , ч) по формуле:

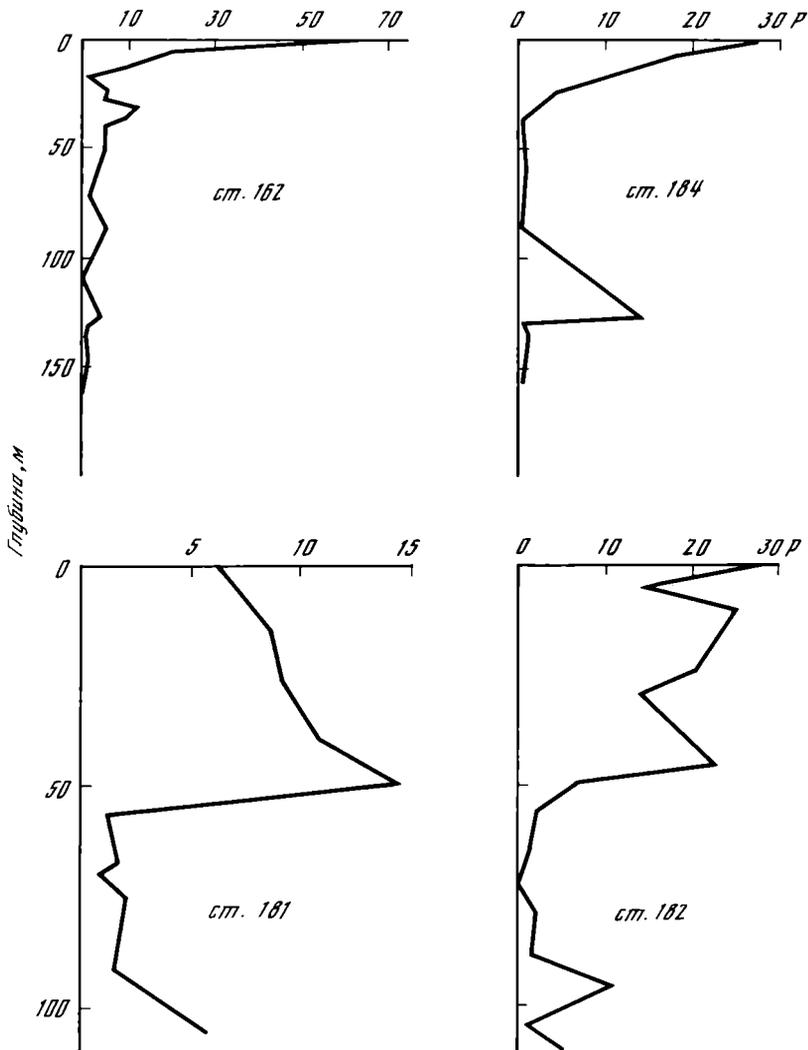
$$K = 1/t_d \log_e(I + f),$$

где t_d – средняя продолжительность деления клеток бесцветных жгутиконосцев, f – доля делящихся клеток (ЧДК/100) в сообществе гетеротрофных нанофлагеллят.

Средняя продолжительность деления наногетеротрофов размером менее 10 мкм на разных глубинах была вычислена исходя из экспериментальных данных о константе скорости роста исследуемых организмов и частоте встречаемости делящихся клеток (см. табл. 2, 3). Руководствуясь полученными результатами, мы принимали, что средняя продолжительность деления клеток гетеротрофных флагеллят в пределах глубин от поверхности до нижней границы термоклина составляла 75 мин, а в нижележащих слоях – 240 мин.

На ряде горизонтов исследуемых станций в поздневесеннее время и раннелетнее время в заметных количествах были обнаружены планктонные амёбы размером 6–12 мкм. Для оценки их продукции были использованы

результаты определения темпов размножения амёб, обитающих на глубине 22 м на ст. 184. По данным динамики численности клеток планктонных амёб в изолированных сосудах, экспонируемых в лаборатории при температуре, близкой к "in situ" время удвоения их начальной численности составило 35 ч, а константа скорости роста оказалась равной $0,020 \text{ ч}^{-1}$.



Вертикальное распределение продукции гетеротрофных флагеллят размером менее 10 мкм и нанопланктонных амёб (P , $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$ в сутки) в открытых районах Черного моря в мае-июне 1986 г. По оси абсцисс: продукция, $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$ в сутки

Анализ вертикального распределения продукции организмов гетеротрофного нанопланктона размером менее 10 мкм свидетельствует, что основная биомасса этих организмов создается в верхнем эвфотическом слое (см. рисунок). Максимальные значения биомассы и продукции в исследованные периоды были приурочены к поверхностным горизонтам, слою температурного скачка и горизонтам со скоплениями водорослей *Nitzschia* spp. (Ратькова с соавт., наст. сб.). Промежуточные воды (50–90 м) отличались низкими величинами продукции наногетеротрофов. Следует отметить, что на некоторых горизонтах делющиеся клетки не были отмечены. В нижней части аэробной зоны наблюдалось возрастание величин суточной продукции гетеротрофного нанопланктона. На ст. 182 и 184 основным компонентом, формирующим максимальные значения продукции на глубоководных горизонтах были планктонные амёбы, составляющие здесь 73–87% суммарной продукции наногетеротрофов.

Сравнение результатов, представленных в настоящей работе, с подобными данными, полученными в мелководной зоне бассейна (Копылов, Моисеев, 1983; Копылов, 1985), показало, что темпы размножения организмов гетеротрофного нанопланктона открытых вод в целом ниже, чем таковые, отмеченные в прибрежных водах северо-восточного и западного районов Черного моря.

Л и т е р а т у р а

- Г а к Д.З. Бактериопланктон и его роль в биологической продуктивности водохранилищ//М.: Наука, 1975. 254 с.
- З а и к а В.Е. Удельная продукция водных беспозвоночных//Киев: Науч. думка, 1972. 148 с.
- К о п ы л о в А.И. Количественное распределение и функциональные характеристики зоофлагеллят в западной части Черного моря//Структура и функционирование прибрежной экосистемы западной части Черного моря. М., 1985. С. 118–131.
- К о п ы л о в А.И., М о и с е е в Е.В. Скорость размножения и продукция зоофлагеллят в северо-восточной части Черного моря//Океанология. 1983. Т. 23, вып. 4. С. 640–643.
- К о п ы л о в А.И., С а ж и н А.Ф. Гетеротрофный нано- и микропланктон в районах крупных морских портовых городов//Там же. 1988. Т. 28, вып. 3. С. 472–477.
- С а ж и н А.Ф. Бактериопланктон открытых районов Черного моря весной 1984 года//Современное состояние экосистемы Черного моря. М.: Наука, 1987. С. 118–126.
- С о р о к и н Ю.И. К методике концентрирования фитопланктона//Гидробиол. журн. 1979. Т. 15, вып. 2. С. 71–76.
- С о р о к и н Ю.И. Камера для количественного учета простейших организмов нанопланктона в полевых условиях//Там же. 1980. Т. 16, вып. 6. С. 84–86.

- Caron D.A. Technique for enumeration of heterotrophic and phototrophic nanoplankton, using epifluorescence microscopy, and comparison with other procedures//Appl. and Environ. Microbiol. 1983. Vol. 46, N 2. P. 491-498.
- Chung K.T., Nilson E.H., Case A.G., Marr A.G., Hungate R.E. Estimation of growth rate from the mitotic index//Ibid. 1973. Vol. 25. P. 778-780.
- Davis P.G., Sieburth J.McN. Differentiation of phototrophic and heterotrophic nanoplankton population in marine waters by epifluorescence microscopy//Ann. Inst. Oceanogr. 1982. Vol. 58(S). P. 249-259.
- Fenchel T. Ecology of heterotrophic microflagellates. II. Bioenergetics and growth//Mar. Ecol. Progr. Ser. 1982. Vol. 8, N 3. P. 225-231.
- McDuff R.L., Chisholm S.W. The calculation of in situ growth rates of phytoplankton populations from fractions of cells undergoing mitosis: a clarification//Limnol. Oceanogr. 1982. Vol. 27. P. 783-788.
- Newell S.Y., Christian R.R. Frequency of dividing cells as an estimator of bacterial productivity//Appl. and Environ. Microbiol. 1981. Vol. 42. P. 23-31.

УДК 577.475. (262.5)

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МАССОВЫХ ВИДОВ
МЕЗОПЛАНКТОНА В НИЖНИХ СЛОЯХ АЭРОНОЙ ЗОНЫ
В СВЯЗИ СО СТРУКТУРОЙ ПОЛЯ КИСЛОРОДА

М.В. Флинт

Исследования вертикального распределения мезопланктона в Черном море представляются важным аспектом изучения его экосистемы в связи с резкой гидрофизической, гидрохимической и биологической вертикальной структурированностью водной толщи этого бассейна, значительной площадной изменчивостью этой структурированности и ее возможной эволюцией. Вопросы, связанные с вертикальным распределением черноморского мезопланктона, на протяжении многих лет обсуждались с самых разных точек зрения (Никитин, Мальм, 1932; Никитин, 1949; Петипа и др., 1963; Виноградов, Щушкина, 1980). Работы, выполненные нами весной 1984 г. (6-й рейс нис "Витязь"), позволили выявить ряд существенных особенностей пространственной структуры популяций массовых видов, которые формируются в нижней части кислородной зоны под воздействием глубокого дефицита O_2 и являются общими для всей глубоководной части бассейна (Виноградов, Флинт, 1985; Виноградов и др., 1987а, б;

Vinogradov et al., 1985). Для доминирующих планктонных форм в весеннее время была показана связь нижней границы вертикального распределения с определенным уровнем концентрации O_2 в воде, были определены условия, приводящие к формированию мощных скоплений планктонных организмов в подповерхностных слоях, плотность этих скоплений и их пространственное взаиморасположение у разных видов. Эти работы были выполнены с использованием прямых наблюдений из подводного обитаемого аппарата (ПОА), первые же "планктонные" погружения которого в Черном море позволили качественно обогатить представление о вертикальном распределении крупных видов мезопланктона (Виноградов, Шушкина, 1982; Виноградов, Парин, 1983). Использование ПОА дало возможность не только исследовать детали вертикального распределения с двухметровым шагом по глубине, но и видоизменить стандартные методики сбора (сетки батометрические), и ориентировать их на получение адекватной картины распределения мезопланктона в нижних слоях аэробной зоны (например, Виноградов и др., 1987а).

Настоящая работа продолжает исследование вертикального распределения крупных форм мезопланктона в Черном море с помощью ПОА "Аргус". Она направлена в основном на анализ связи деталей распределения организмов с физико-химическими особенностями среды в нижних слоях кислородной зоны, вертикальной микроструктуры подповерхностных скоплений животных и их особенностей в весенне-летний и осенний сезоны. Накопленный к настоящему времени материал, относящийся к разным сезонам и годам, позволяет выделить общие закономерности формирования скоплений мезопланктона в нижних слоях кислородной зоны. Это, в свою очередь, дает возможность подойти к решению принципиально важного для экосистемы Черного моря вопроса – оценке роли организмов, образующих эти скопления, в утилизации продукции бактериального хемосинтеза, протекающего на восстановленных соединениях серы, и последующем включении этой продукции в трофические цепи аэробной зоны.

Материал и методика

Наблюдения за вертикальным распределением мезопланктона были выполнены в сентябре-октябре 1985 г. (7-й рейс нис "Рифт") и мае-июне 1986 г. (8-й рейс нис "Рифт") на станциях, соответственно, 136-138, 140, 150, 151 и 162, 163, 181-184, 186 в открытых районах моря и в зоне свала шельфа (Виноградов, Флинт, наст. сб.). Объектами исследования были три массовых вида черноморского мезопланктона: *Galanus helgolandicus* (IV, V копеподиты и половозрелые особи)¹, *Sagitta setosa* и *Pleurobrachia pileus*. Наибольшие линейные размеры животных со-

¹Вертикальное распределение исследованных возрастных стадий калякуса рассматривали вместе из-за невозможности их надежной дифференциации во время счета из ПОА.

ставляли соответственно 2-3,5, 8-22 и 5-20 мм, что позволяло надежно учитывать даже отдельные особи. Для работы был использован подводный обитаемый аппарат "Аргус". Счет животных вели через иллюминатор ПОА в реперном объеме воды, который выделялся верхней или нижней гранями мерных кубов, изготовленных из проволоки, при вертикальном движении аппарата (Виноградов, Парин, 1983). Верхняя и нижняя грани кубов были ориентированы строго горизонтально, а сами кубы устанавливались в зоне, где вода оставалась невозмущенной при движении аппарата. Для счета калянусов и хетогнат использовали куб размером 25x25x25 см, который был закреплен на расстоянии 30-40 см от иллюминатора; гребневиков считали в кубе размером 80x80x80 см, от центра которого до иллюминатора было 1,2-1,5 м. Грани кубов были окрашены в белый цвет, и свет в них направлен под углом 30-35° к оси зрения наблюдателя. Это обеспечивало четкую видимость границ мерных объемов и проходящих через них животных. Подсчет калянусов и хетогнат вели при опускании аппарата, гребневиков - и при опускании, и при подъеме. Вертикальную скорость рабочего движения ПОА меняли в зависимости от концентрации исследуемых животных от 1,5 до 5 м·мин⁻¹. Оценки численности животных получали с 1-2-метровым шагом по вертикали.

Естественная освещенность, ухудшающая видимость мелких организмов в луче светильника ПОА, делала возможным счет калянусов и хетогнат в дневное время лишь с глубины более 15-20 м. Это не влияло на оценки вертикального распределения, поскольку исследованные нами возрастные и размерные группы этих видов в дневные часы обитали заведомо ниже указанных горизонтов. Учет гребневиков при слабом волнении вели от поверхности; при иных ситуациях - начиная с глубин 6-10 м. В ночное время счет всех исследованных форм планктона начинали от поверхности при свете светильников ПОА. Результаты счета животных и вся сопутствующая информация записывалась на магнитофон и обрабатывались на борту судна-носителя.

В основу настоящей работы положены результаты обработки 277 профилей вертикального распределения исследованных видов, полученных с помощью ПОА во всей толще кислородной зоны, и 45 профилей, относящихся к зоне максимальной концентрации животных в оксиклине.

Следует специально подчеркнуть, что учет из ПОА - пока единственный способ получить достоверную картину вертикального распределения мезопланктонных организмов в режиме зондирования. На "запись" вертикального распределения трех видов (она велась одновременно) от поверхности до нижних слоев кислородной зоны уходило 20-35 мин, а в зоне максимальной концентрации животных - 5-10 мин. При этом детальность полученной картины по вертикали составляла 1-2 м. Получить аналогичную картину другими методами в настоящее время невозможно. Ранее мы уже отмечали достаточно хорошую повторяемость микромасштабных деталей вертикального распределения животных при последовательных погружениях аппарата (Виноградов и др., 1987б): прежде всего, положения

нижней границы их распределения и глубины залегания узких слоев с максимальной концентрацией организмов. Все это позволяет относиться ко многим деталям вертикального распределения как к характерным для пространственной структуры популяций и искать их связи с физико-химическими свойствами среды, особенностями физиологии животных, сезонным состоянием популяций и т.п. Сопутствующие физико-химические работы проводили параллельно с исследованием вертикального распределения планктона: непосредственно над местом работы ПОА с судна-носителя работал TS-зонд с кассетой батометров; отбор проб для гидрохимических анализов в нижней части кислородной зоны производился прицельно по указанию наблюдателя из ПОА. Такой подход позволил четко соотносить детали вертикального распределения отдельных видов мезопланктона и важнейших свойств среды (Флинт, 1987; Флинт и др., 1987).

Результаты и обсуждение

Исследования, проведенные в конце мая-июне и сентябре-октябре, показали, что для вертикального распределения мезопланктона в эти периоды характерно наличие плотных скоплений ряда массовых видов в нижних слоях кислородной зоны, во многом сходных с детально описанными нами для всей открытой части моря в апреле-мае (Виноградов и др., 1987а, б). Концентрация животных в этих скоплениях была значительно, иногда на порядок и более, выше, чем в поверхностных слоях воды, и достигала для *C. helgolandicus* в дневные часы во время весенних работ 400-640 экз·м⁻³, а осенью - 530-950 экз·м⁻³; для *P. pileus* соответственно - 18-32 и 14-15 экз·м⁻³; для *S. setosa*, популяция которой в период наших исследований была относительно немногочисленной, 50-175 экз·м⁻³ (табл. 1). Вертикальное положение скоплений в глубоководной части бассейна менялось вместе с положением нижней части окислина - тех слоев водной толщи, где количество растворенного кислорода, резко снижаясь, достигает величин 1-0,2 мл·л⁻¹: для всех исследованных видов и в весеннее, и в осеннее время оно было наиболее глубоким на периферии основного черноморского течения у свала глубин (ст. 136, 150, 162, 163, 184 - см. табл. 1), в зоне конвергенции поверхностных течений против Крыма (ст. 138), а наиболее приближенным к поверхности - в центрах циклонических круговоротов (ст. 137, 140, 181, 186 - см. табл. 1). Разница в положении нижней границы распределения у массовых форм в исследованных центральных и прилегающих к свалу шельфа районах достигала 40-50 м. Наши предыдущие апрельские наблюдения (Виноградов и др., 1987б; Vinogradov et al., 1985) показали, что эти различия могут достигать 100 м и также четко проецируются на особенности вертикальной структуры поля кислорода в этих участках бассейна.

Специального внимания заслуживает тонкая вертикальная структура скоплений и ее сезонная динамика.

Верхняя граница глубинных скоплений *S. helgolandicus* и в весенних, и в осенних наблюдениях лежала на горизонтах с содержанием растворенного кислорода $1 \text{ мл}\cdot\text{л}^{-1}$ ($0,95-0,37 \text{ мл}\cdot\text{л}^{-1}$, см. табл. I). Исключение представляла ст. 136 (сентябрь), которая выделялась и самым глубоким (125 м) положением верхней границы зоны концентрации калянуса и максимальными значениями кислорода на этой границе - $1,2 \text{ мл}\cdot\text{л}^{-1}$. Первые сагитты, формирующие верхнюю часть глубинных скоплений, были отмечены при концентрации $O_2 = 0,37 \pm 0,65 \text{ мл}\cdot\text{л}^{-1}$. Верхняя граница зоны глубинных скоплений *Pl. pileus*, в отличие от двух предыдущих видов, не всегда выражена резко. В некоторых случаях при непрерывном распределении гребневиков по вертикали в нижней части оксиклина наблюдается 5-10-кратное увеличение их численности. Это несколько затрудняет определение верхней границы глубинных скоплений этого вида и приводит к большему, чем для других форм, разбросу связанных с ней значений растворенного кислорода - $0,78-3,50 \text{ мл}\cdot\text{л}^{-1}$.

Нижние границы вертикального распределения исследованных видов и, таким образом, границы их глубинных скоплений повсеместно были приурочены к горизонтам с достаточно строго определенным содержанием растворенного кислорода в воде. В весенне-летний и осенний сезоны содержание кислорода у нижней границы скоплений *S. helgolandicus* составило $0,22-0,26 \text{ мл}\cdot\text{л}^{-1}$, *S. setosa* - $0,32-0,40$, а *Pl. pileus* - $0,40-0,73 \text{ мл}\cdot\text{л}^{-1}$ (в подавляющем большинстве случаев - $0,45-0,60 \text{ мл}\cdot\text{л}^{-1}$, см. табл. I). Приведенные величины растворенного кислорода жестко ограничивают проникновение указанных видов в более глубокие слои воды. Нижние границы глубинных скоплений, как правило, очень резко выражены: на протяжении одного метра, а чаще всего и менее, по вертикали концентрации в десятки и сотни $\text{экз}\cdot\text{м}^{-3}$ сменяются полным отсутствием животных (табл. 2, рис. 1-5).

Приведенные выше величины растворенного кислорода, определяющие нижнюю границу распределения гребневика и сагитты, близки к полученным нами в апреле-мае в предыдущей съемке (Виноградов и др., 1987а, б). Для калянуса эти величины оказались значительно ниже - $0,22-0,26 \text{ мл}\cdot\text{л}^{-1}$ против $0,4-0,6 \text{ мл}\cdot\text{л}^{-1}$. Отмеченные различия заслуживают специального рассмотрения в аспекте причин, формирующих тонкую вертикальную структуру скоплений и определяющих ее сезонные различия. Во время наших апрельских и майских работ 1984 г. гемиполюлядии старших копеподитов и половозрелых особей *S. helgolandicus* были практически целиком представлены рачками, мигрирующими в поверхностные слои воды в ночные часы. В периоды с относительно низкой пер-

Характеристика скоплений массовых видов мезопланктона в нижних слоях
I - *C. helgolandicus*, II -

Характеристика скоплений и параметров среды	Ст. I36			Ст. I62		
	I	II	III	I	II	III
Верхняя граница скоплений, м	106		102	125	141	118
Нижняя граница скоплений, м	124		110	152	147	136
Вертикальная протяженность скоплений, м	18		8	27	6	18
Максимальная концентрация животных в скоплениях, экз·м ⁻³	945		7	640	144	25
Концентрация O ₂ на верхней границе скоплений, мл·л ⁻¹	0,95		1,5	1,2	0,48	2,3
Концентрация O ₂ на нижней границе скоплений, мл·л ⁻¹	0,22		0,6	0,37	0,36	0,73
Вертикальный градиент O ₂ в оксиклине, в зоне скоплений, мл·л ⁻¹ ·м ⁻¹	0,1		0,1	0,07	0,07	0,07
Значение плотности σ_0 на верхней границе скоплений	15,43		15,31	15,41	15,83	15,22
Значение плотности σ_0 на нижней границе скоплений	15,75		15,52	15,88	15,82	15,56
Вертикальный градиент σ_0 ·м ⁻¹ в зоне скоплений	0,02		0,03	0,017	0,032	0,019
Расстояние от нижней границы скоплений до верхней границы H ₂ S (глубина верхней границы H ₂ S)	37 (161)		51 (161)	47 (199)	52 (199)	63 (199)

Т а б л и ц а I

аэробной зоны и некоторых параметров среды обитания в области скопления
S. setosa, III - *Pl. pileus*

Ст. 137			Ст. 186			Ст. 138		
I	II	III	I	II	III	I	II	III
82		76	74	76	52	110		104
106		82	85	78	72	134		112
24		6	11	2	20	24		8
139		8	400	20	6	770		14
0,45		3,5	0,37	0,35	1,8	0,49		0,8
0,22		0,45	0,24	0,33	0,39	0,25		0,5
0,52		0,52	0,19	0,19	0,19	0,12		0,12
0,01		0,51	0,01	0,01	0,07	0,01		0,04
15,37		14,76	15,61	15,67	15,37	15,61		15,46
15,97		15,37	15,84	15,71	15,59	16,02		15,68
0,025		0,1	0,02	0,02	0,01	0,02		0,03
33 (139)		57 (139)	23 (108)	30 (108)	36 (108)	25 (159)		47 (159)

Характеристика скоплений и параметров среды	Ст. 182			Ст. 140		
	I	II	III	I	II	III
Верхняя граница скоплений, м	62	18	56	64	68	58
Нижняя граница скоплений, м	82	76	64	86	76	70
Вертикальная протяженность скоплений, м	20	10	8	22	8	14
Максимальная концентрация животных в скоплениях, экз·м ⁻³	450	175	18	480	48	15
Концентрация O ₂ на верхней границе скоплений, мл·л ⁻¹	0,48	0,4	1,1	0,8	0,55	2,4
Концентрация O ₂ на нижней границе скоплений, мл·л ⁻¹	0,25	0,33	0,45	0,24	0,35	0,5
Вертикальный градиент O ₂ в оксиклине, в зоне скоплений, мл·л ⁻¹ ·м ⁻¹	0,22	0,22	0,22	0,25	0,25	0,25
Значение плотности σ_0 на верхней границе скоплений	0,01	0,01	0,08	0,03	0,03	0,14
Значение плотности σ_0 на нижней границе скоплений	15,35	15,40	15,22	15,27	15,45	15,90
Вертикальный градиент σ_0 ·м ⁻¹ в зоне скоплений	15,82	15,82	15,40	15,95	15,70	15,54
Расстояние от нижней границы скоплений до верхней границы H ₂ S (глубина верхней границы H ₂ S)	0,02	0,02	0,02	0,03	0,03	0,05
	38 (120)	38 (120)	56 (120)	22 (108)	32 (108)	38 (108)

Ст. I8I			Ст. I50			Ст. I5I		
I	II	III	I	II	III	I	II	III
67	67	62	96	98	94	92		90
8I	7I	68	II2	IO4	IOO	IOO		97
14	4	6	I6	6	6	8		7
225	I45	I2	625	48	I4	528		6
0,62	0,62	0,78	0,78	0,62	I,I	0,7		I,2
0,24	0,36	0,50	0,23	0,33	0,5I	0,22		0,45
0,3	0,3	0,3	0,2	0,2	0,2	0,08		0,28
0,03	0,07	0,05	0,03	0,05	0,I	0,06		0,II
15,4I	I5,4I	I5,30	I5,32	I5,42	I5,27	I5,47		I5,37
15,69	I5,50	I5,43	I5,76	I5,63	I5,48	I6,II		I5,88
0,02	0,02	0,02	0,03	0,04	0,04	0,08		0,07
29 (II0)	39 (II0)	42 (II0)	27 (I39)	35 (I39)	39 (I39)	I24-дно (H ₂ S нет)		I24-дно (H ₂ S нет)

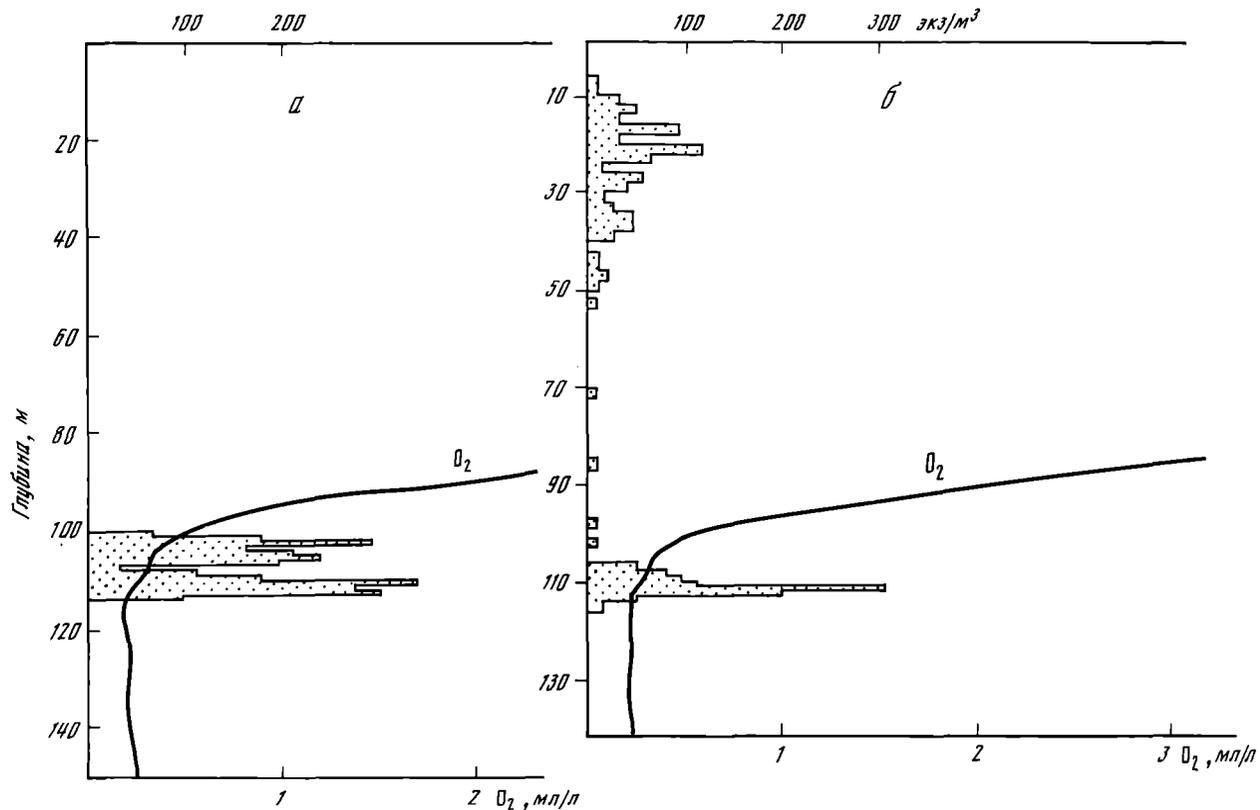
Характеристика скоплений и параметров среды	Ст. 163			
	I	II	III	I
Верхняя граница скоплений, м	118	125	110	110
Нижняя граница скоплений, м	126	131	120	130
Вертикальная протяженность скоплений, м	8	6	10	20
Максимальная концентрация животных в скоплениях, экз·м ⁻³	240	35	8	152
Концентрация O ₂ на верхней границе скоплений, мл·л ⁻¹	0,78	0,46	1,7	0,85
Концентрация O ₂ на нижней границе скоплений, мл·л ⁻¹	0,37	0,32	0,54	0,26
Вертикальный градиент O ₂ : в оксиклине, в зоне скоплений, мл·л ⁻¹ ·м ⁻¹	0,12	0,12	0,12	0,10
Значение плотности σ_0 на верхней границе скоплений	0,05	0,02	0,12	0,03
Значение плотности σ_0 на нижней границе скоплений	16,29	16,31	15,72	15,94
Вертикальный градиент σ_0 ·м ⁻¹ в зоне скоплений	16,32	16,32	16,30	16,34
Расстояние от нижней границы скоплений до верхней границы H ₂ S (глубина верхней границы H ₂ S)	0,004	0,002	0,06	0,02
	137-дно (H ₂ S нет)	137-дно (H ₂ S нет)	137-дно (H ₂ S нет)	170-дно (H ₂ S нет)

Ст. 184

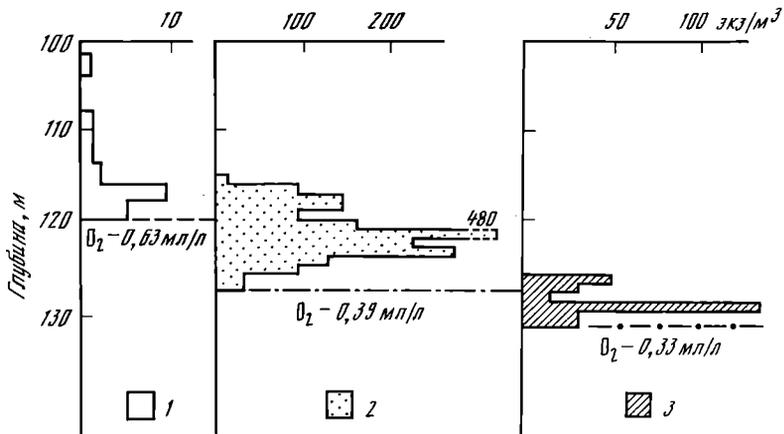
Вертикальное распределение трех массовых видов мезопланктона в нижних слоях глубинных скоплений, экз·м⁻³

II	III	Слой	Pl. pileus	Слой	C. helgolandicus	Слой	S. setosa
II6	IO6	IO4-IO6	1	I20-I21	128	I26-I27	32
I20	II8	IO6-IO8	6	I21-I22	208	I27-I28	48
4	I2	IO8-II0	32	I23-I24	160	I28-I29	80
48	I3	II0-II2	6	I24-I25	144	I29-I30	128
		II2-II4	0	I25-I26	240	I30-I31	96
0,65	1,8	II4-II6	0	I26-I27	176	I31-I32	0
		II6-II8	0	I27-I28	0	I32-I33	0
		II0-I20	0	I28-I29	0	I33-I34	0
0,40	0,47						
0,10	0,10						
0,06	0,11						
16,10	15,83						
16,21	16,16						
0,03	0,03						
I70-дно (H ₂ S нет)	I70-дно (H ₂ S нет)						

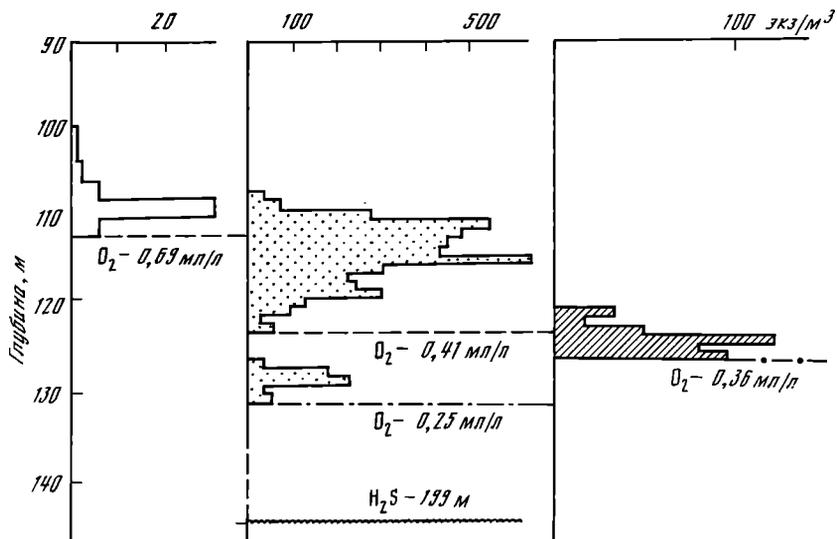
вичной продукцией - летом и осенью - в популяции калянуса формируется своеобразный "покоящийся" фонд, состоящей из части У и УI копепоидов, имеющих значительные запасы резервных веществ и не участвующих в суточных миграциях (см. рис. I). На это явление в осенней популяции калянуса указывалось и ранее (Виноградов, Щушкина, 1980). Судя по нашим материалам, немигрирующие особи могут составлять в июне до 25-30%, а в сентябре-октябре - до 50% гемипопуляций У и УI возрастных стадий. Настоящие исследования позволили показать, что эти рачки образуют нижнюю часть глубинных скоплений вида, хорошо видимую как самостоятельный максимум на профилях вертикального распределения. На рис. I, 3-5 видно, что "покоящаяся" часть популяции калянуса приурочена к слоям воды, где концентрация кислорода меняется от 0,22 до 0,34 мл·л⁻¹, а мигрирующие животные формируют верхушку скоплений, лежащую в области, более насыщенной кислородом - больше 0,34 мл·л⁻¹. Эта величина близка к тем значениям, которые мы отмечали ранее как лимитирующие для мигрирующих гемипопуляций (Виноградов и др., 1987б). В этой связи представляет интерес одна из двух станций, выполненных нами в ходе настоящих исследований в мае - ст. 163. Эта станция выделяется из материала, приведенного в табл. I, более высокими значениями растворенного кислорода на нижней границе вертикального распределения калянуса - 0,37 мл·л⁻¹. Наблюдения показали, что глубинные скопления калянуса здесь имеют четко выраженную



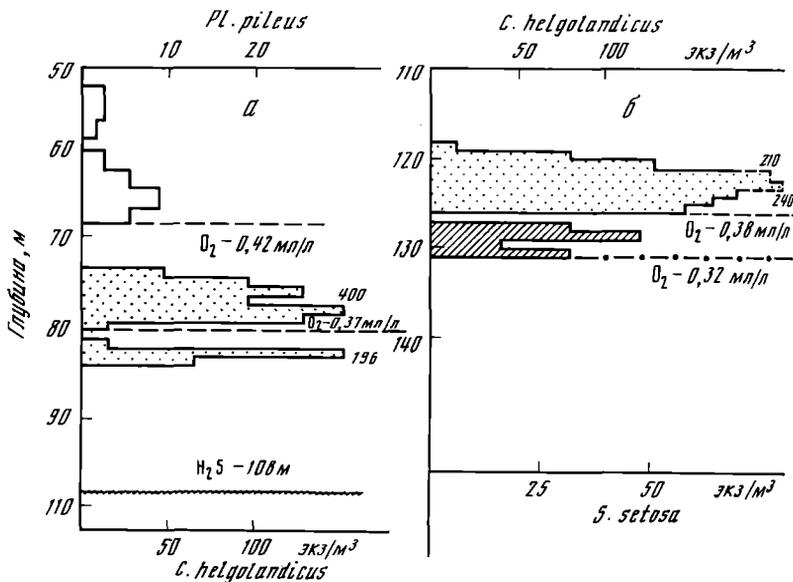
Р и с. 1. Вертикальное распределение кислорода и *C. helgolandicus* на ст. 150
 а - в дневное время (12.00); б - в ночное время (23.00)



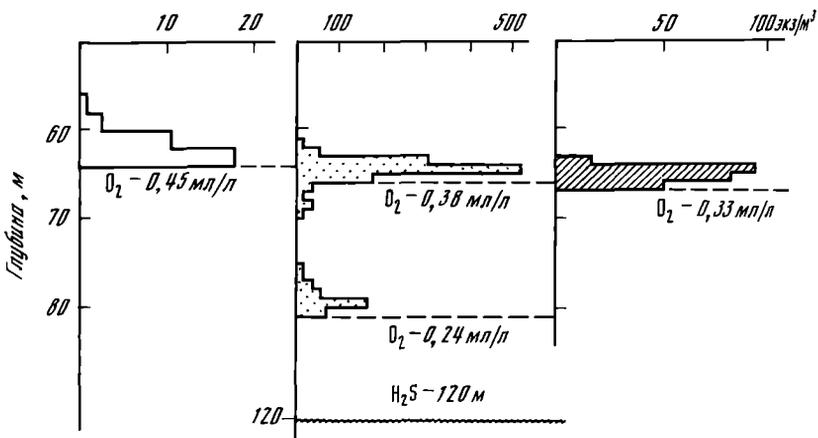
Р и с. 2. Вертикальное распределение *Pl. pileus* (1), *C. helgolandicus* (2), и *S. setosa* (3) на ст. 163 в дневное время (13.10). Пояснения см. в тексте



Р и с. 3. Вертикальное распределение *Pl. pileus*, *C. helgolandicus* и *S. setosa* на ст. 162 в дневное время (13.00). Волнистая линия - верхняя граница "С-слоя"; Остальные обозначения те же, что и на рис. 2. Пояснения см. в тексте



Р и с. 4. Вертикальное распределение *Pl. pileus* и *C. helgolandicus* в дневное время (11.00) на ст. 166 (а) и вертикальное распределение *C. helgolandicus* и *S. setosa* на ст. 163 в дневное время (12.50) (б). Обозначения те же, что на рис. 2 и 3. Пояснения см. в тексте



Р и с. 5. Вертикальное распределение *Pl. pileus*, *C. helgolandicus* и *S. setosa* на ст. 182 в дневное время (12.10). Обозначения те же, что на рис. 2 и 3. Пояснения см. в тексте

однак максимумную структуру и целиком образованы рачками, мигрирующими в ночные часы в поверхностные слои.

Таким образом, смещение нижней границы вертикального распределения калануса в слои воды с более глубоким дефицитом O_2 , вероятно, носит сезонный характер и связано с появлением в составе популяции физиологической группы особей, способных в силу своей относительно низкой активности обитать при более низком содержании кислорода в среде. Следует отметить, что именно величинами $0,20-0,25 \text{ мл } O_2 \cdot \text{л}^{-1}$ характеризовались слои обитания "зимующего" фонда *Calanus pacificus* в северной части Тихого океана (Allredge et al., 1984), а по нашим данным, глубинные скопления "покоящегося" *Calanus australis* у Перу были повсеместно ограничены изооксигеной $0,25 \text{ мл } O_2 \cdot \text{л}^{-1}$.

Концентрация кислорода у нижней границы скоплений исследованных видов может определяться и еще одним фактором - глубиной залегания лимитирующих изооксиген. В том случае, когда мигрирующие животные будут встречаться с низкой концентрацией O_2 в среде, достигнув глубин, близких к наиболее благоприятным для дневного обитания, их проникновение в обедненную кислородом зону будет ограничено горизонтами с относительно более высоким содержанием O_2 . Пример такой ситуации дает ст. 162 (см. табл. I), где нижние границы распределения трех исследованных видов достигали максимальных для настоящей съемки глубин: калануса - 152, сагитты - 147 и гребневика - 136 м. Для двух из них - калануса и гребневика - на этой станции были отмечены самые высокие концентрации O_2 у нижней границы распределения - $0,37$ и $0,73 \text{ мл} \cdot \text{л}^{-1}$ соответственно. Аналогичную картину мы наблюдали при весенних работах 1984 г. в тех редких случаях, когда лимитирующие распределение животных изооксигены ($0,6-0,4 \text{ мл } O_2 \cdot \text{л}^{-1}$) лежали глубже 120-150 м соответственно.

Вертикальная протяженность зоны скоплений у исследованных видов в нижних слоях кислородной зоны значительно различалась и менялась от района к району. Она была минимальной для *S. setosa* - 2-10 м и, как правило, большей для *S. helgolandicus* и *Pl. pileus* - 8-27 и 6-20 м соответственно (см. табл. I). Протяженность слоев, занятых скоплениями животных, определялась в основном двумя факторами - физиологической гетерогенностью исследованных гемипопуляций и размерных групп и, таким образом, гетерогенностью по чувствительности к дефициту O_2 и диапазону суточных вертикальных миграций, - с одной стороны, и вертикальными градиентами кислорода в пределах его концентраций на верхней и нижней границах скоплений, - с другой. В наших наблюдениях минимальная вертикальная протяженность скоплений сагитты (4 м) и калануса (8 м) была, как правило, связана с максимальными вертикальными градиентами O_2 в зоне глубинной концентрации этих видов - $0,06-0,07$ и $0,05-0,06 \text{ мл} \cdot \text{л}^{-1} \cdot \text{м}^{-1}$ соответственно. Наш материал не дает возможности говорить о такой зависимости для популяции гребневика прежде

всего из-за трудностей выделения верхней границы его глубинных скоплений, о чем говорилось выше.

Сделанные наблюдения не позволяют четко выделить тенденцию увеличения вертикальной протяженности глубинных скоплений калянуса и сагитты вместе с увеличением глубины их залегания и общим снижением градиентов растворенного O_2 в оксиклине (см. табл. I), на которую мы указывали в результате апрельских и майских работ 1984 г. (Виноградов и др., 1987б). Вероятнее всего, это связано с тем, что глубина положения оксиклина и максимальные вертикальные градиенты в нем далеко не всегда однозначно связаны с градиентами кислорода в пределах значений $1,00-0,22 \text{ мл}\cdot\text{л}^{-1}$, "внутри" которых лежат скопления указанных видов. Можно лишь отметить, что максимальная вертикальная протяженность глубинных скоплений калянуса - 24-27 м - была отмечена на станциях с наиболее глубоким расположением верхней границы сероводородной зоны и оксиклина (см. табл. I).

Протяженность глубинных скоплений в огромной степени зависит от физиологической гетерогенности составляющих их гемипопуляций. Именно поэтому наиболее консолидированные по вертикали скопления *C. helgolandicus* (до 4 м) были описаны нами для весны, когда практически все IV, V и VI копеподиты, формирующие скопления в нижней части оксиклина, мигрировали к поверхности (Виноградов и др., 1987б), а также М.Е. Виноградовым и Э.А. Шушкиной (1982) для поздней осени, когда скопления, вероятно, были составлены в основном "покоящимися", немигрирующими рачками. Расчленение старших гемипопуляций на мигрирующие и немигрирующие группы особей, формирование двухмаксимумной структуры глубинных скоплений (см. рис. 1, 3, 4а, 5) при прочих равных всегда приведет к их расширению по вертикали.

Исследование глубинных скоплений калянуса и сагитты с метровым, а гребневика - с двухметровым шагом по вертикали показало, что их вертикальная микроструктура может характеризоваться значительной неравномерностью. Узкие слои с чрезвычайно высокой концентрацией животных часто перемежаются слоями, где их количество в 2-5 раз, а иногда и в 10 раз ниже (см. рис. 1-5, табл. 3). Особенной "изрезанностью" отличается микроструктура скоплений калянуса.

В большинстве случаев была отмечена значительная устойчивость во времени деталей вертикального распределения исследованных видов, что проявлялось при последовательных просчетах в течение 1-2 ч. Такие примеры приведены в табл. 3. В более редких ситуациях при сохранении общей конфигурации скопления и положения его нижней границы наблюдается постоянная перестройка его микроструктуры, при которой узкие слои максимальной концентрации животных могут формироваться в разных частях скопления.

Исследования вертикальной микроструктуры глубинных скоплений мезопланктона позволяет, несмотря на неравномерность распределения живот-

Примеры устойчивости вертикальной структуры глубинных скоплений *S. helgolandicus*,
S. setosa и *Pl. pileus* во времени

Станция I36			Станция I82									
<i>S. helgolandicus</i>			<i>Pl. pileus</i>				<i>S. helgolandicus</i>			<i>S. setosa</i>		
Глу- бина, м	Время наблюде- ний		Глу- бина, м	Время наблюдений			Глу- бина, м	Время наблюде- ний		Глу- бина, м	Время наблюде- ний	
	I6.I2	I7.00		I2.I0	I3.55	I4.25		I2.05	I2.45		II.40	I2.50
	экз·м ⁻³			экз·м ⁻³				экз·м ⁻³			экз·м ⁻³	
I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	II	I2	I3
I04-I05	0	0	56-58	0	0	0	60-61	0	0	60-61	0	0
I05-I06	32	48	58-60	2,6	2,6	0	61-62	0	0	61-62	0	0
I06-I07	48	64	60-62	6,2	3,5	2,6	62-63	32	16	62-63	0	0
I07-I08	192	228	62-64	17,7	15,8	15,8	63-64	176	208	63-64	0	16
I08-I09	128	80	64-66	0	0	I	64-65	512	416	64-65	16	0
I09-II0	64	64	66-68	0	0	0	65-66	304	280	65-66	36	48
II0-III	176	48					66-67	32	42	66-67	176	124
III-II2	80	32					67-68	16	16	67-68	64	32
II2-II3	272	0					68-69	0	0	68-69	0	16
II3-II4	0	32					69-70	0	16	69-70	16	16
II4-II5	80	64					70-71	16	32	70-71	0	0
II5-II6	192	96					71-72	32	48	71-72	0	0
II6-II7	288	288					72-73	48	48			
II7-II8	320	224					73-74	16	32			
II8-II9	208	416					74-75	16	16			
II9-I20	624	528					75-76	16	16			

	I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
I20-I21	464	496						76-77	16	16			
I21-I22	176	64						77-78	32	32			
I22-I23	16	48						78-79	32	32			
I23-I24	0	0						79-80	64	80			
I24-I25	0	0						80-81	48	64			
								81-82	0	0			

ных в скоплениях, говорить о приуроченности их максимальных концентраций к определенному диапазону содержания растворенного в воде кислорода. Для гребневика *Pl. pileus* этот диапазон составляет 0,55-2,50, для саргитты - 0,35-0,55 мл $O_2 \cdot л^{-1}$. При двухмаксимной вертикальной структуре глубинных скоплений калянуса, характерной для исследованных сезонов, можно выделить две области повышенной концентрации рачков, связанные с верхней и нижней частями скоплений (см. рис. 1,3,4а, табл. 3). Весной - в начале лета максимальные концентрации животных приурочены к верхней части скоплений, к слоям воды, где содержание кислорода составляет 0,4-0,8 мл $л^{-1}$ (см. табл. 3, ст. 182), осенью - к нижней, где содержание O_2 - 0,25-0,35 мл $л^{-1}$ (см. табл. 3, ст. 136).

Следующий аспект структуры нижнего максимума мезопланктона в Черном море, который был специально исследован - пространственное взаимоотношение разновидовых скоплений. Этот аспект существенен прежде всего для оценки возможных трофических связей между хищниками и их потенциальными жертвами, участвующими в формировании глубинных скоплений (Дриц, Уткина, 1989; Alldredge et al., 1984). Ранее М.Е. Виноградовым (1982) на осеннем (октябрь) и нами (Виноградов и др., 1987б; Vinogradov et al., 1985) на весеннем (апрель-май) материалах было показано, что существует строгая последовательность, с которой чередуются по вертикали слои максимальных концентраций основных видов, формирующих глубинные скопления мезопланктона: наиболее высокое положение занимает максимум гребневиков, глубже расположен максимум калянусов и еще ниже - хетогнат. Расхождение максимумов отдельных видов по вертикали в ряде случаев рассматривалось, как следствие трофических отношений между ними (Виноградов, Шушкина, 1982). Настоящие исследования позволили дополнить и детализировать эти представления.

Описанная выше картина прежде всего связана с периодами развития планктонного сообщества, когда гемипопуляции IУ-UI копеподитов *S. helgolandicus* представлены мигрирующими особями и их распределение по вертикали в дневное время ограничено снизу слоями воды с содержанием кислорода 0,35-0,40 мл·л⁻¹. Пример такого распределения мы наблюдали на уже упоминавшейся весенней ст. 163 (7-й рейс); он представлен на рис. 2. В периоды, когда в популяции *S. helgolandicus* появляются немигрирующие группы особей и образуется двухмаксимумная структура вертикального распределения этого вида в нижней части оксиклина, меняется и пространственное взаимоотношение его глубинных скоплений и скоплений *S. setosa*. В этом случае, благодаря меньшей чувствительности к дефициту O₂, часть особей калянуса опускается ниже максимума сагитт, и формируется картина вертикального распределения, представленная на рис. 3.

Вертикальная структура поля кислорода в нижней части скопления определяет не только глубину положения и вертикальную протяженность скоплений мезопланктона, но и пространственное перекрытие слоев, где консолидируются разные виды. На рис. 2 и 3 представлены ситуации, когда глубинные максимумы исследованных видов при последовательном расположении по вертикали частично перекрываются. Иную, достаточно часто встречающуюся картину, иллюстрируют рисунки 4а, б. В этом случае ограничивающие распределение отдельных видов изооксигены таким образом расположены по вертикали, что глубинные скопления гребневикулов и калянусов, с одной стороны, и калянусов и хетогнат, - с другой, оказываются разобшенными. И, наконец, в условиях резких вертикальных градиентов растворенного кислорода в нижней части оксиклина консолидация *Pl. pileus*, *S. helgolandicus* и *S. setosa* в дневное время происходит на очень близких глубинах, и скопления всех трех видов в основной их части перекрываются (см. рис. 5).

Исследования взаиморасположения скоплений разных видов в нижней части оксиклина заслуживают специального внимания, поскольку связаны с оценкой пищевых взаимоотношений между потенциальными хищниками и жертвами в скоплениях и влияния трофического фактора на формирование их вертикальной структуры. Действительно, насколько интенсивно и в каких случаях используются хищниками те естественные мощные кормовые поля, которые формируют "на лимитирующей изооксигене" в подповерхностных и глубинных слоях воды некоторые виды зоопланктона? Судя по содержанию пищеварительного тракта черноморских *Pl. pileus*, гребневики могут потреблять копепод в зоне их глубинной концентрации. А.В. Дрицом и С.В. Уткиной (1988) было показано, что *S. setosa*, откармливаясь в дневное время на скоплениях копепод в нижней части оксиклина, могут на 37-143% компенсировать свои траты на обмен¹. Уровень потреб-

¹Интенсивное питание мигрирующих хищников в дневное время на глубинных скоплениях жертв - факт важный и для объяснения "движущей силы" суточных миграций, однако рассмотрение этого вопроса не входит в задачи настоящей статьи.

ления рачков популяцией *S. setosa* зависит от степени перекрытия области их глубинных скоплений, и может значительно варьировать от района к району.

Таким образом, можно говорить о том, что влияние трофических отношений между организмами мезопланктона на взаиморасположение зон их концентраций в нижней части оксиклина не является значительным. Все приведенные выше примеры говорят о том, что структура поля растворенного кислорода – важнейший фактор, который определяет и форму глубинных скоплений, и их пространственное перекрытие у разных видов с различной чувствительностью к дефициту O_2 в среде и, таким образом, возможность реализации пищевых взаимоотношений у входящих в состав скоплений животных.

Глубинные скопления мезопланктона в Черном море приурочены к нижней части основного пикноклина – области со значительными вертикальными градиентами плотности (см. табл. I). При том, что определенный уровень дефицита кислорода в воде, очевидно, определяет формирование глубинных скоплений мезопланктона, встает вопрос: насколько важной для консолидации исследованных организмов на определенных глубинах оказывается плотностная стратификация водной толщи? Происходит ли более или менее пассивная концентрация животных в слоях воды с определенной плотностью или в области повышенных градиентов плотности, как это известно для зоны термоклина? Этот вопрос связан, среди прочего, и с оценкой энергетических затрат животных во время поддержания скоплений в узкой зоне с минимально допустимой концентрацией кислорода. Попытка выделить самостоятельное влияние плотностных свойств среды на формирование глубинных скоплений мезопланктона в Черном море затруднительна, поскольку плотность воды и ее насыщенность кислородом в зоне оксиклина и подстилающих слоев – довольно жестко связанные характеристики. Тем не менее материал, приведенный в табл. I, позволяет обсуждать этот вопрос. Прежде всего обращают на себя внимание значительные колебания плотности воды на нижней границе распределения исследованных видов в разных районах. Для *S. helgolandicus* они составляют 15,52–16,34 усл. ед., для *S. setosa* – 15,40–16,32 усл. ед., а для *P. pileus* – 15–37–16,30 усл. ед. Если условно перейти от этих различий плотности к различиям в глубинах для какой-то конкретной станции и той области пелагиали, где концентрируются животные (нижняя часть основного пикноклина), то они составят в разных ситуациях от 35 до 70 м. Можно предположить, что отмеченные выше региональные различия в значениях подстилающих скопления животных изопинн связаны с изменениями удельного веса животных. Это должно быть, в первую очередь, справедливо для *S. helgolandicus*, для которого характерны достаточно резкие колебания соотношения в теле основных компонентов, определяющих удельный вес, – белков и липидов. Такая постановка вопроса заставляет обратиться прежде всего к анализу особенностей калянуса, составляющих верхнюю и нижнюю части описанных выше

двухмаксимумных скоплений. Проведенные анализы показали, что рачки, составляющие верхнюю часть скоплений и обитающие при меньшей плотности среды, характеризуются меньшим соотношением липидов и белков ($L/B = 0,25 \pm 0,50$) и, соответственно, относительно высоким удельным весом; и, наоборот, особи, формирующие нижнюю часть скоплений, "лежащую" на горизонтах с более высокой плотностью, содержат значительное количество липидов, имеют соотношение $L/B = 0,8 \pm 1,2$ и относительно меньший удельный вес. Таким образом, не разницы в удельном весе, а различия в адаптации особей к дефициту кислорода определяют структуру скоплений животных в нижней части оксиклина и положение их нижних границ.

Представленные в табл. I материалы не дают оснований говорить о связи вертикальной протяженности глубинных скоплений мезопланктона с вертикальными градиентами плотности в зоне концентрации организмов. При одинаковых градиентах $\sigma_0 = 0,02$ усл. ед. на I метр протяженность скоплений калянуса может различаться в два и более раз (см. табл. I, ст. I38, I81, I86) и, наоборот, при вертикальных градиентах плотности, различающихся в 5-15 раз (см. табл. I, *S. helgolandicus* - ст. I51, I63 и *S. setosa* - ст. I63, I84), зарегистрирована одинаковая или близкая протяженность скоплений животных.

Результаты наших исследований вертикальной структуры поля плотности в зоне глубинных скоплений мезопланктона, выполненные в предшествующих (Виноградов и др., 1987; Флинт и др., 1987) и настоящих экспедициях с использованием ПОА, в отдельных случаях показали наличие узких слоев с повышенными относительно фона градиентами плотности. С этими плотностными "ступеньками" могли быть связаны как область максимальной концентрации животных, так и нижняя граница их распределения. Вероятно, в каких-то небольших пределах по глубине и содержанию O_2 в среде структура поля плотности может влиять на формирование деталей вертикального микрораспределения мезопланктонных организмов в скоплениях, однако, основным фактором, определяющим консолидацию животных в нижней части оксиклина, следует считать кислородный режим.

Принципиально важный для черноморской экосистемы вопрос - оценка возможности потребления планктонными сообществами аэробной зоны продукции бактериального хемосинтеза, протекающего в пелагиали на основе восстановленных соединений серы (далее для краткости - тионовый хемосинтез). По данным Ю.И. Сорокина (1982), на тионовую микрофлору может приходиться до 40% биомассы бактериопланктона, а ее продукция в слое максимума достигает $40-60 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ и в отдельные периоды превышает первичную продукцию. Более поздние исследования А.И. Нестерова с соавт. (1990) показали, что величина продукции тионовых микроорганизмов достигает $35-82 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ и даже в период весеннего цветения фитопланктона лишь в несколько раз ниже суммарной первичной продукции фотосинтеза. Пик тионового хемосинтеза приходится на зону со-

существования кислорода и сероводорода, однако этот процесс может регистрироваться и в некотором слое воды над верхней границей сероводородной зоны, где, вероятно, протекает с использованием тиосульфатов (Сорокин, 1982; Нестеров и др., 1990). Толщина этого слоя является принципиально важным параметром при оценке возможных трофических контактов тионовой микрофлоры и организмов, населяющих аэробную зону. Прямые оценки активности хемосинтеза в толще воды дают величины от 0 до 20 м над верхней границей сероводорода (Нестеров и др., 1990), косвенные - по характеру распределения нитевидных форм бактерий, предположительно ответственных за тионовый хемосинтез (Лебедева, 1959; Сорокин, 1982), - от 5 до 20 м (Сажин, Копылов, наст. сб.; Сажин и др., 1990). По всем приведенным выше данным, с удалением от верхней границы "С-слоя" и интенсивность хемосинтеза, и обилие тионовой микрофлоры резко сходят на нет и в 5-20 м выше границы сероводорода могут отмечаться лишь "следовые" количества ее продукции и биомассы по сравнению с другими группами бактерий.

Путь включения продукции тионового хемосинтеза в трофические сети аэробных сообществ может быть двояким: при прямом потреблении тионовой микрофлоры копеподами-фильтраторами, образующими скопления в нижней части кислородной зоны, и через цепочку бактерии-зоофлагелляты-инфузории (или одна из этих групп)-копеподы-фильтраторы, промежуточные звенья которой представляют собой своеобразный биологический "лифт", обеспечивающий перенос синтезированного в ходе хемосинтеза органического вещества от верхней границы "С-слоя" к скоплениям мезопланктона в нижней части оксиклина. Возможность существования второго более сложного пути рассматривается в нашей следующей статье (Флинт и др., наст. сб.); здесь же мы остановимся на первом, более простом.

Интенсивное прямое потребление тионовой микрофлоры фильтрующим мезопланктоном, образующим скопления в нижней части кислородной зоны, предполагалось Ю.И. Сорокиным (1982) и рассматривалось им как один из важнейших механизмов, обеспечивающих утилизацию продукции бактериального хемосинтеза в сообществах аэробной зоны. Существование такого дополнительного источника питания определяет, по мнению этого автора, и "биологический смысл аккумуляции мигрирующих копепод в обескислороженных слоях воды в непосредственной близости от сероводородной зоны..." (Сорокин, 1983, стр. 141), а существующий вертикальный водообмен обеспечивает подачу тионовой микрофлоры из зоны ее обилия к потребителям - копеподам. Таким образом формирование глубинных скоплений копепод-фильтраторов в нижней части оксиклина рассматривается этим автором как проявление адаптации этих животных к использованию специфического источника пищи, связанного с продукцией тионового хемосинтеза. Все упомянутые выводы сделаны по аналогии с меромиктическими пресноводными бассейнами (Sorokin, Donato, 1975).

Анализируя проблему доступности тионовой микрофлоры фильтрующему мезопланктону, следует иметь в виду, что между нижней частью оксикли-

на и скоплениями копепод-фильтраторов, с одной стороны, и верхней границей "С-слоя", - с другой, лежит довольно мощный слой воды, крайне обедненной кислородом. Эта существенная деталь вертикальной структуры поля кислорода характерна не только для всей открытой части Черного моря во все сезоны (Скопинцев, 1975; Налбандов, Винтовкин, 1980; Лукашев, Стоянов, 1986; Лукашев, 1987; Лукашев и др., 1987; Поярков, наст. сб.), но и для некоторых других районов океана с устойчивым сероводородным заражением глубинных вод (Айзатуллин, 1979). В ходе настоящих работ структура этой субанаэробной прослойки детально исследована С.Г. Поярковым, и некоторые ее характеристики приведены в табл. I. Основываясь на перечисленных выше источниках, можно сказать, что вертикальная протяженность обедненного кислородом слоя, где содержание O_2 колеблется в основном от 0,35 до 0,20 мл·л⁻¹, разделяющего глубинные скопления мезопланктона и верхнюю границу "С-слоя", в огромном большинстве случаев составляет от 20 до 50 м и лишь в крайне редких ситуациях может уменьшаться до 10 м и несколько менее. За весь период наших комплексных исследований 1984-1986 гг. такая ситуация была отмечена единожды. Подробные исследования субанаэробного слоя, разделяющего скопления копепод-фильтраторов и "С-слой", показывают, что его протяженность по вертикали практически всегда больше, чем зона хемосинтеза и область распространения нитевидных форм бактерий над верхней границей сероводорода (Флинт и др., 1987; Нестеров и др., 1990; Поярков, наст. сб.; Сажин и др., 1990; Сажин, Копылов, наст. сб.).

Таким образом, в Черном море существует пространственное разобщение скоплений копепод-фильтраторов в нижней части оксиклина и области тионового хемосинтеза. Существование такого разобщения связано, с одной стороны, с жестким ограничением вертикального распределения фильтрующего мезопланктона по кислороду, что определяет формирование его скоплений на значительном удалении от "С-слоя", с другой, - незначительным распространением тионовой микрофлоры над верхней границей сероводорода. Трудно предполагать, что вынос бактериопланктона из зоны хемосинтеза за счет вертикального перемешивания в описанном выше субанаэробном слое и верхних горизонтах "С-слоя" может играть сколько-нибудь существенную роль, как механизм транспорта хемосинтетической продукции к скоплениям копепод-фильтраторов. Эта часть водной толщи, лежащая под основным пикноклином, характеризуется довольно значительной вертикальной устойчивостью (Назаретский, Поярков, 1980), что подтверждается наличием резкой структурированности, узких устойчивых максимумов, вертикального распределения большинства обитающих здесь форм микропланктона (Флинт и др., 1987; Зубков, наст. сб.; Сажин и др., 1990; Сажин, Копылов, наст. сб.). Кроме того, в районах, где вертикальный перенос у верхней границы зоны сосуществования кислорода и сероводорода имеет противоположное направление (центры циклонических круговоротов, с одной стороны, периферия кругового течения

и конвергенция, - с другой), отсутствует закономерная разница в вертикальном распределении тионовой микрофлоры выше "С-слоя".

Все сказанное выше позволяет утверждать, что массовые мезопланктонные фильтраторы, населяющие аэробную зону Черного моря и образующие плотные скопления в нижней части оксиклина, не играют сколько-нибудь значительной роли как прямые потребители продукции тионового хемосинтеза, создающейся в пелагиали глубоководных районов. Черноморский мезозоопланктон сформирован комплексом видов, пространственное распределение которого, как показали наши недавние исследования, и в других районах Мирового океана жестко лимитируется определенным уровнем дефицита кислорода в среде - $0,35-0,25 \text{ мл.л}^{-1}$. Массовые формы, способные более или менее длительное время обитать в субанаэробных условиях (при концентрации O_2 $0,2-0,1 \text{ мл.л}^{-1}$) и известные для областей с промежуточным минимумом кислорода в Тихом и Индийском океанах, в мезопланктоне Черного моря отсутствуют. Мезопланктонные фильтраторы, населяющие пелагиаль этого бассейна, эволюционно ориентированы в основном на потребление продукции фитопланктона, и их популяционные циклы более или менее жестко связаны с годовой динамикой первичного продуцирования (Петипа и др., 1970). Вероятно, этим и определяется то, что за относительно короткий геологический срок существования Черного моря в его современном гидрохимическом облике и высокого уровня тионового хемосинтеза в пелагиали этого водоема мезопланктонные организмы не выработали адаптаций прежде всего по чувствительности к дефициту кислорода в среде, которые бы открыли им путь к принципиально новому устойчивому в ходе сезонной динамики экосистемы источнику питания - тионовой микрофлоре.

Таким образом, структура пелагического биотопа в Черном море является основным препятствием на пути прямого потребления продукции тионового хемосинтеза фильтрующим мезозоопланктоном аэробной зоны. Можно, в принципе, говорить о гидролого-гидрохимических изменениях в пелагиали глубоководной части бассейна, которые могут перестроить описанную выше картину, и при наличии необходимых элементов пищевого поведения у мезопланктонных фильтраторов, формирующих глубинные скопления, привести к значительному истреблению ими тионовой микрофлоры. Эти изменения состоят в: а) аномальной интенсификации вертикального водообмена в слоях воды между верхними горизонтами "С-слоя" и нижней частью оксиклина; б) сокращении вертикальной протяженности или полном вырождении субанаэробной прослойки, разделяющей скопления фильтрующего мезозоопланктона и "С-слой". Примером последней ситуации могут служить данные по меромиктическим озерам (Sorokin, Donato, 1975) и некоторые материалы, полученные в морских водоемах, которые демонстрируют возможность прямого потребления копеподами тионовых бактерий при отсутствии субанаэробного "демпфера" между областью обитания копепод и зоной хемосинтеза в пелагиали (Caumette et al., 1983). Можно ожидать формирования сходных условий в пелагиали северо-западной

части Черного моря при возникновении мощных заморов, и нам представляется, что исследование этого вопроса требует специального внимания.

Л и т е р а т у р а

- Айзатуллин Т.А. Гидрохимические черты впадины Кариак//В кн.: Океанология. Химия океана. Т. I. Химия вод океана. М.: Наука, 1979. С. 323-324.
- Виноградов М.Е., Парин Н.В. Визуальная оценка концентрации планктона: обитаемые аппараты, ТВ-камеры, фотоустановки//Современные методы количественной оценки распределения морского планктона. М.: Наука, 1983. С. 237-246.
- Виноградов М.Е., Флинт М.В. Исследование экосистемы черноморской пелагиали//Океанология. 1985. Т. 25, № I. С. 168-171.
- Виноградов М.Е., Флинт М.В., Николаева Г.Г. Вертикальное распределение мезопланктона в открытых районах Черного моря в весенний сезон//Современное состояние экосистемы Черного моря. М.: Наука, 1987а. С. 144-161.
- Виноградов М.Е., Флинт М.В., Шушкина Э.А. Исследование вертикального распределения мезопланктона с использованием подводного обитаемого аппарата "Аргус"//Там же. 1987б. С. 172-185.
- Виноградов М.Е., Шушкина Э.А. Особенности вертикального распределения черноморского мезопланктона//Экосистемы пелагиали Черного моря. М.: Наука, 1980. С. 179-191.
- Виноградов М.Е., Шушкина Э.А. Оценка концентрации черноморских медуз, гребневиков и калыуса по наблюдениям из подводного аппарата "Аргус"//Океанология. 1982. Т. 22, № 3. С. 473-479.
- Дриц А.В., Уткина С.В. Питание сагитты в слоях дневного скопления в Черном море//Там же. Т. 28, № 6. С. 1014-1019.
- Лебедева М.Н. Бактериальные нити, вынесенные из сероводородных глубин Черного моря как возможный объект питания зоопланкто-ров-фильтраторов//Тр. Севастоп. биол. станции. 1959. Т. II. С. 29-34.
- Лукашев Ю.Ф. Микроструктура слоя совместного существования O_2 и H_2S в Черном море//Современное состояние экосистемы Черного моря. М.: Наука, 1987. С. 41-43.
- Лукашев Ю.Ф., Гусарова А.Н., Налбандов Ю.Р. и др. Гидрохимическая структура вод 200-метрового слоя Черного моря//Там же. С. 13-28.
- Лукашев Ю.Ф., Стоянов А.С. Некоторые особенности совместного существования кислорода и сероводорода в редокс-слое Черного моря//Океанология. (С). 1986. Т. 16. С. 12-17.
- Назаретский Л.Н., Поярков С.Г. Гидрологические условия и особенности стратификации вод фотического слоя Черного моря //Экосистемы пелагиали Черного моря. М.: Наука, 1980. С. 7-19.

- Н а л б а н д о в Ю.Р., В и н т о в к и н В.Р. Гидрохимические условия аэробной зоны Черного моря осенью 1978 г.//Там же. С. 50-61.
- Н е с т е р о в А.И., Н а м с а р а е в Б.Б., Б о р з е н к о в И.А. Процессы бактериального хемосинтеза в западном циклоническом круговороте Черного моря//Изменчивость экосистемы Черного моря (Естественные и антропогенные факторы). М.: Наука, 1990 (в печати).
- Н и к и т и н В.Н. Основные закономерности распределения жизни в Черном море//Тр. ИО АН СССР. 1949. Т. 3. С. 173-190.
- Н и к и т и н В.Н., М а л ь м Е.Н. Влияние кислорода, водородных ионов и углекислоты на вертикальное распределение зоопланктона в Черном море//Тр. Севастоп. биол. станции. 1932. Т. 3. С. 21-37.
- П е т и п а Т.С., П а в л о в а Е.В., М и р о н о в Г.Н. Структура пищевых цепей, передача и использование вещества и энергии в планктонных сообществах Черного моря//Биология моря. Киев: Наук.думка, 1970. Вып. 19. С. 3-41.
- П е т и п а Т.С., С а ж и н а Л.И., Д е л а л о Е.П. Вертикальное распределение зоопланктона в Черном море//Тр. Севастоп. биол. станции. 1963. Т. 16. С. 119-137.
- С а ж и н А.Ф., З у б к о в М.В., Д р а б к о в а В.Г. Бактериопланктон, гетеротрофный нано- и микропланктон нижних слоев кислородной зоны Черного моря//Изменчивость экосистемы Черного моря (Естественные и антропогенные факторы). М.: Наука, 1990 (в печати).
- С к о п и н ц е в Б.А. Формирование современного химического состава вод Черного моря. Л.: Гидрометеиздат, 1973. 336 с.
- С о р о к и н Ю.И. Черное море. М.: Наука, 1982. 216 с.
- Ф л и н т М.В. Биологические и гидрохимические исследования пелагиали Черного моря в седьмом рейсе научно-исследовательского судна "Рифл" (21 сентября-10 ноября 1985 г.)//Океанология. 1987. Т. 22, вып. 2. С. 346-348.
- Ф л и н т М.В., К о п ы л о в А.И., П о я р к о в С.Г. и др. Вертикальное распределение планктона в нижних слоях кислородной зоны Черного моря//Докл. АН СССР. 1987. Т. 296, № 3. С. 719-723.
- A l l d r e d g e A.L., R o b i n s o n B.H., F l e m i n g e r A. et al. Direct sampling and in situ observation of a persistent copepod aggregation in the mesopelagic zone in the Santa Barbara Basin//Mar. Biol. 1984. Vol. 80, N 1. P. 75-82.
- C a u m e t t e P., P a g a n o M., S a i n t - J e a n L. Repartition vertical du phytoplankton, des bactéries et du zooplankton dans un milieu stratifié en Baie de Bietri (Lagune Ebrie, Cote d'Ivoire). Relations trophiques//Hydrobiologia. 1983. Vol. 106, N 2. P. 135-148.
- S o r o k i n Yu.I., D o n a t o N. On the carbon and sulfur metabolism in the meromictic lake Faro (Sicily)//Hydrobiologia. 1975. Bd. 47. P. 241-252.

УДК 577.475.(262.5)

СТРУКТУРА ПРИДОННЫХ СКОПЛЕНИЙ МЕЗО- И МАКРОПЛАНКТОНА
НАД ВНЕШНЕЙ ЧАСТЬЮ ШЕЛЬФА

М.В. Флинт, С.Г. Поярков

Придонные скопления планктона – важный элемент вертикальной структуры пелагических сообществ. Эти скопления могут быть сформированы специфическими придонными или бенто-пелагическими формами, а также чисто планктонными организмами, опускающимися в придонные слои в определенные периоды суточных или онтогенетических циклов. Последнее в ряде случаев приводит к формированию у самого дна чрезвычайно плотных "кормовых полей" для планктоноядных рыб и являются мощным фактором воздействия пелагических сообществ на донные. Концентрация мигрирующего макропланктона и микронектона в узком слое у дна, по мнению ряда авторов, в значительной степени определяет продуктивность высших звеньев пищевой цепи на некоторых подводных поднятиях (Кашкин, 1984; Федоров, Чистиков, 1985). Аналогичное явление имеет место в мелководных шельфовых районах и в зоне свала глубин. По имеющимся представлениям наибольшую роль в формировании придонных скоплений мезо- и макропланктона здесь играют интерзональные копеподы и эвфауниды, а в ряде районов амфиподы, мизиды, гребневники и медузы. Такие скопления детально описаны для шельфовой зоны Баренцева моря (Камшилов, 1955, 1957; Камшилов с соавт., 1958; Мантефель, 1959; Дробышева, 1960; Кашкин, 1962), и существующие данные позволяют говорить о их кормовом значении для некоторых рыб – планктофагов (Богоров с соавт., 1939; Дробышева, 1960; Кашкин, 1962). Концентрация мигрирующего планктона в придонных слоях в области шельфа и самой верхней части континентального склона известна и для других районов северной Атлантики (Simrad et al., 1985), дальневосточных морей (Кос, 1969; Tanaka et al., 1987), прибрежных вод западного побережья Африки (Н.В. Кучерук, личное сообщение). По данным М.С. Кос (1969), основанным на прямых наблюдениях аквалангистов в заливе Посьет, количество рачков р. *Calanus* в очень узком придонном слое, т.е. практически "на дне", составляло около 1300 экз·м⁻². Близкие величины приводит Н.В. Кучерук для склона нанибийского шельфа, где в пробах, взятых дночерпателем "Океан" (0,25 м²), насчитывалось до 250-500 экз, "покоящихся" старших копеподов *C. carinata*.

tus. Совершенно очевидно, что придонные скопления планктонных животных могут существовать во многих шельфовых районах и будут там мощнее, чем богаче зоопланктон и чем большую долю в нем составляют мигрирующие и терзональные виды.

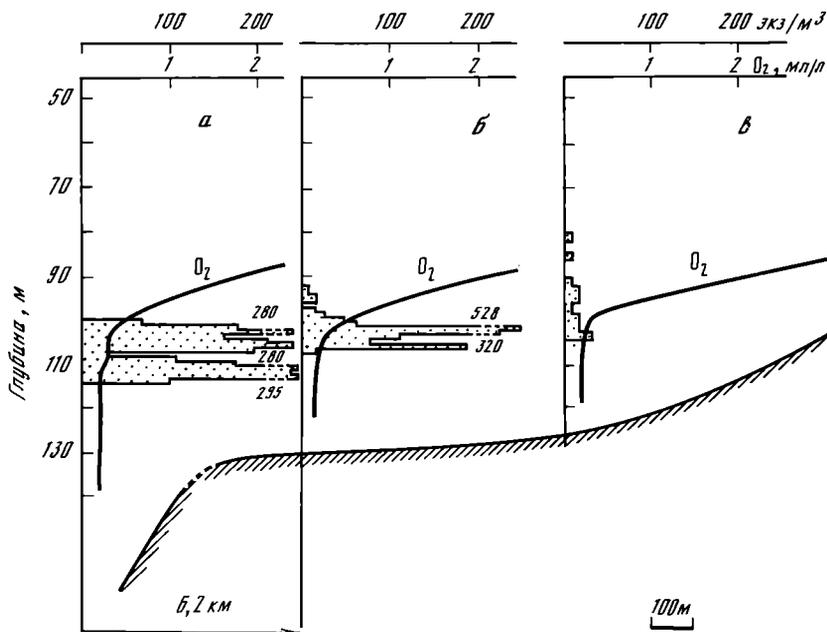
Однако, в ряде случаев наличие глубокого дефицита кислорода в придонных слоях воды может менять описанную картину. Часть организмов, не способных существовать в условиях низкого содержания O_2 в среде, будет формировать скопления "на лимитирующих изооксигенах" на некотором расстоянии от дна, которое определяется толщиной обедненного кислородом придонного слоя вод. Удаление скоплений зоопланктона от дна ведет к разобщению их с донным населением и, вероятно, снижает их доступность для некоторых видов рыб. Такая ситуация в более или менее продолжительные периоды складывается в районах, где обедненные кислородом ($<0,2-0,5 \text{ мл} \cdot \text{л}^{-1}$) поверхностные и промежуточные воды соприкасаются с верхней частью шельфового склона и могут проникать в придонных горизонтах в зону шельфа: у Чили, Перу, западного побережья Центральной Америки, у северной Калифорнии, Британской Колумбии, в ряде прибрежных районов Берингова и Аравийского морей, на шельфе западного побережья Африки и в некоторых других районах Мирового океана (Айзатуллин, Скопинцев, 1979; Иваненков с соавт., 1979; Иваненков, Чернякова, 1979).

Исследования придонных скоплений мезо- и макропланктона в Черном море представляются существенным аспектом изучения его экосистемы. В-первых, придонная концентрация планктонных животных может иметь для пелагических и донных сообществ этого бассейна такое же значение, как и в других районах океана, но до настоящего времени не была исследована. Во-вторых, исследовать этот феномен в Черном море можно практически в модельных условиях: гидролого-гидрохимическая структура вод здесь такова, что в близлежащих районах складываются ситуации, при которых резко обедненная кислородом вода проникает в придонных слоях на шельф или же над шельфом и в верхней части склона дефицит кислорода в придонном слое незначителен. Использование подводного обитаемого аппарата "Аргус" позволило детально изучить микроструктуру придонных скоплений мезо- и макропланктонных животных на значительных глубинах вплоть до свала шельфа, что практически невозможно сделать другими методами.

Материал и методика

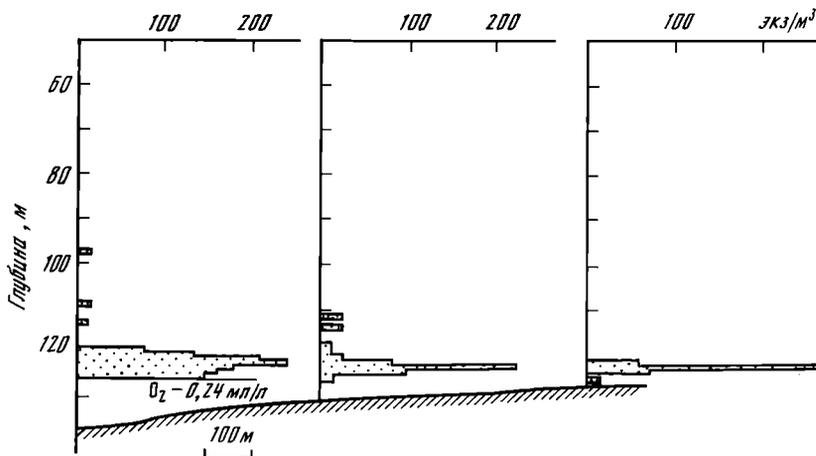
Материал получен во время 7-го и 8-го рейсов нис "Рифт" на станциях I35 и I62 у кавказского побережья недалеко от г. Новороссийска, на станциях I50, I51, I63 и I84 у внешней части болгарского шельфа примерно на широте г. Бургаса и на станции I83 у внешней границы северо-западного мелководья (см. рис. 1, 2 и таблицу, Виноградов, Флинт, наст. сб.). В районе исследований у г. Новороссийска ширина шельфа

составляла примерно 4 км, резкий свал глубин начинался с отметки 140–160 м, концентрация кислорода у дна на кромке шельфа колебалась в пределах 0,8–1,2 мл·л⁻¹. Аналогичными условиями характеризовалась внешняя часть северо-западного шельфа. В месте проведения работ в западной части моря шельф был значительно шире – 35–40 км, резко выраженный склон также начинался с глубин 140–160 м, однако вертикальная структура поля кислорода в водах над шельфом была принципиально иной и сходна с характерной для глубоководных районов моря (рис. 1, 2).



Р и с. 1. Вертикальное распределение *S. helgolandicus* (IV–VI копейды) и структура поля растворенного кислорода в придонном слое на западном шельфе в октябре 1985 г. (ст. 150 – а, ст. 151 – б, в). Время наблюдений – 12.00–16.00

Содержание O_2 в придонной воде резко снижалось вплоть до величин 0,25–0,17 мл·л⁻¹, хотя следов сероводорода у дна обнаружено не было. Толщина обедненного кислородом слоя над дном составляла от 10 до 30 м над внешним краем шельфа и постепенно уменьшалась по направлению к берегу. Такой характер вертикального распределения кислорода сохранялся, по крайней мере, в 5–7-мильной полосе вод над внешней частью шельфа и, судя по имеющимся данным, является характерной чертой гидрохимической структуры исследованного района (Рождественский, 1986). Обедненный кислородом придонный слой на западном шельфе имеет адвективное происхождение и различия его вертикальной протяженности в разные периоды, вероятно, определяются динамическими причинами.



Р и с. 2. Вертикальное распределение *C. helgolandicus* (IV-VI копеодиты) и структура поля растворенного кислорода в придонном слое на западном шельфе в мае 1966 г. (ст. 163). Левый профиль получен в 1,5-2 км от внешней кромки шельфа. Время наблюдений - 12.00-16.00

Объектами исследования были три массовых вида черноморского мезо- и макропланктона: *Calanus helgolandicus* (IV-VI копеодиты), *Sagitta setosa* и *Pleurobranchia pileus*, вертикальное распределение которых в глубоководных районах моря подробно анализируется в нашей предыдущей статье (Флинт, наст. сб.). В этой же работе детально описана методика сбора материала, важнейшие аспекты которой составляют прямой учет животных из ПОА с одно-двухметровым шагом по вертикали и прицельный отбор гидрохимических проб в области глубинных скоплений планктона.

Результаты и их обсуждение

Над внешней частью западного шельфа в периоды исследований глубинные скопления мезо- и макропланктона формировались на некотором удалении от дна (рис. 1, 2, табл. 1). Это было следствием низкого содержания кислорода в придонных слоях воды. Формирование максимумов концентрации отдельных видов и положение нижних границ их вертикального распределения определялись теми же кислородными условиями, которые описаны нами для глубоководных районов (Флинт, наст. сб.). Близкими были и концентрации организмов в области скоплений. Расстояние между глубинными скоплениями животных и дном зависело от вертикальной протяженности обедненного кислородом придонного слоя воды и могло составлять от 30-40 м (ст. 184, см. табл. 1) до нескольких метров при глубине над внешней кромкой шельфа 130-150 м (ст. 163, см. рис. 2). Сравнение данных, приведенных на рисунках и в таблице, показывает, что

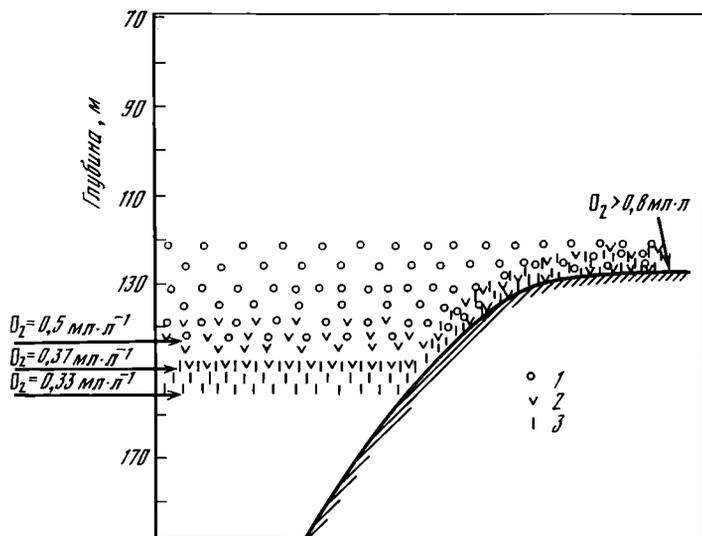
Т а б л и ц а I

Вертикальное распределение гребневиков, калянусов, хетогнат (экз·м⁻³) и растворенного кислорода (мл·л⁻¹)
над внешней частью шельфа в западных (ст. 184) и северных (ст. 162)
районах моря

Слой, м	Станция 184				Станция 162				Станция 162			
	Pl. pileus	C.helgo- landicus	S. setosa	O ₂	Pl. pileus	C.helgo- landicus	S. setosa	O ₂	Pl. pileus	C.helgo- landicus	S. setosa	O ₂
I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
I00-I02	0	0	0	2,69	0	0	0	-	0	0	0	-
I02-I04	0	0	0	-	0	0	0	-	0	0	0	-
I04-I06	0	0	0	-	0,9	0	0	-	1,8	0	0	-
I06-I08	0	0	0	-	0	0	0	-	0	0	0	-
I08-II0	2,4	0	0	-	0,9	0	0	-	0	0	0	-
II0-II2	2,4	32	0	-	0	0	0	-	0,9	0	0	-
II2-II4	4,4	48	0	-	0	0	0	-	0	0	0	-
II4-II6	7,9	80	0	-	1,8	0	0	-	0,9	0	0	-
II6-II8	13,2	72	0	-	0,9	0	0	-	0	0	0	-
II8-I20	1,8	48	0	0,45	0	0	0	-	0	0	0	-
I20-I22	0	16	48	-	0	0	0	-	0	0	0	-
I22-I24	0	80	24	-	0	0	0	-	0	0	0	2,6
I24-I26	0	104	0	-	0,9	0	0	-	0,9	0	0	-
I26-I28	0	56	0	0,25	0	0	0	1,98	0	8	0	-
I28-I30	0	0	0	-	0	0	0	-	1,8	96	24	-
I30-I32	0	0	0	-	0,9	46	0	-	7,9	232	56	0,92
I32-I34	0	0	0	-	0	168	0	1,10	Дно на 131 м			
I36-I38	0	0	0	-	4,4	196	32	-				
I38-I40	0	0	0	0,21	11,5	392	64	0,86				
	Дно на 156 м			0,17	Дно на 139 м							

это расстояние может значительно меняться на одних и тех же участках шельфовой зоны, но в целом очевидна тенденция приближения скоплений планктона к дну по мере удаления от свала глубин. Рис. 1 показывает, что подобная картина может наблюдаться в довольно широкой полосе над внешним шельфом, которой часто ограничено массовое распространение в шельфовой зоне открытоморских форм - *S. helgolandicus* и *S. setosa*, формирующих основу глубинных скоплений. В случае, когда суббанаэробный слой, отделяющий область глубинной концентрации планктона от дна сужается (см. рис. 2), на некотором расстоянии от свала скопления животных могут "ложиться" на дно.

Совершенно иная картина складывалась в области свала и внешней части шельфа в северных и северо-западных районах моря. Здесь изооксигены со значениями, лимитирующими распределение мезо- и макропланктона, образно говоря, "упирались" в склон на глубинах около 140-160 м. В самой верхней части склона и на внешней части шельфа мезо- и макропланктон концентрировался в узком придонном слое протяженностью 2-8 м по вертикали. Массовые виды - гребневики, калянус и сагитта, области максимальных концентраций которых в глубоководных районах в норме несены по вертикали из-за различной чувствительности к недостатку кислорода в среде (Флинт, наст. сб.), образуют единое скопление над самым дном (рис. 3, см. табл. I, ст. 162). Концентрация животных в этом



Р и с. 3. Обобщенная картина вертикального распределения в придонном слое массовых видов мезо- и макропланктона и растворенного кислорода над свалом глубин и внешней частью шельфа у кавказского берега и в северо-западном районе Черного моря (ст. 136, 162 и 183)
1 - гребневики; 2 - калянусы; 3 - хетогнаты

слое, по нашим наблюдениям, достигала значительных величин: гребневи-ков - 25, калянусов - 500, сагитт - около 100 экз·м⁻³. Существенную роль в формировании придонных скоплений планктона может играть также *Pseudocalanus elongatus*, половозрелые особи которого в определенные периоды жизненного цикла имеют практически такой же характер вертикального распределения как старшие копеподиты калянуса (Виноградов с соавт., 1987).

Скопления мезо- и макропланктона в узком придонном слое могут формироваться в довольно широкой области внешнего шельфа. По нашим наблюдениям, в районе г. Новороссийска (ст. 136, 162) они отмечались между изобатами 147-150 м и 120-125 м, что составляло полосу шириной около 0,6-1 км от внешней границы шельфа при его общей ширине 3,5-4 км. На глубинах менее 120-125 м количество планктона в придонном слое резко снижалось и, как правило, у дна отмечалось лишь незначительное число *S. helgolandicus* и одиночные гребневики. Над внешней частью северо-западного шельфа (ст. 183) область, где формируются плотные скопления планктонных животных непосредственно над дном, лежала между изобатами 140 и 115 м и ее протяженность по нормали к склону составляла около 700 м.

В тех участках шельфовой зоны, где высокие концентрации мезо- и макропланктона формируются непосредственно у дна, по наблюдениям из ПОА, в придонном слое были отмечены значительные скопления мерланга. На некоторых участках его количество достигало 3-7 экз. на один квадратный метр донной поверхности. Наблюдения, выполненные в 16-19 часов, показали, что рыбы имели четко выраженное пищевое поведение и было видно, как они "собирают" планктонные организмы с поверхности дна.

Выполненные в Черном море наблюдения позволяют провести аналогии с другими районами Мирового океана, где в области шельфа могут складываться близкие условия по кислородному режиму. Обратимся к перуанскому району, детально изученному с точки зрения динамики пелагических сообществ. В периоды интенсивного прибрежного апвеллинга придонные слои в верхней части склона и в зоне внешнего шельфа заняты обедненными кислородом водами - как правило, 0,25-0,15 мл·л⁻¹ и практически не населены планктоном (Judkins, 1980). Исключение могли представлять некоторые эвфаузииды, распределение которых, по нашим наблюдениям и данным А. Лонхарста (Longhurst, 1967), не лимитируется низким содержанием O₂ в среде. Однако, обилие этой группы в зоне шельфа незначительно и их максимум, как правило, отмечается над изобатами 450-1200 м (Михеев, 1978; Тимонин, Флинт, 1984). Во время релаксации апвеллинга содержание кислорода в придонных слоях возрастает до 0,75-2 мл·л⁻¹ (Бордовский с соавт., 1980, 1984). В эти периоды популяции интерзонального вида *Calanus australis*, формирующего до 90% биомассы мезопланктона во внешней части шельфовой зоны, представлены в основном "покоящимися" старшими копеподитами, опускающимися в подповерхностные слои воды (Флинт, 1981; Тимонин, Флинт, 1985). Над кромкой шельфа они образуют

скопления с биомассой до $500-750 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ на горизонтах 150–250 м в верхней части слоя промежуточного минимума кислорода при содержании $\text{O}_2 \cdot 0,35-1,00 \text{ мл} \cdot \text{л}^{-1}$. Очевидно, что в этой ситуации над внешней частью шельфа популяция *S. australis* будет концентрироваться в узком придонном слое, и плотность придонных скоплений может быть, по крайней мере, не менее приведенных выше величин.

Близкую картину формирования придонных скоплений зоопланктона над внешним шельфом можно ожидать с зоне апвеллинга в северо-восточной части Аравийского моря, где содержание O_2 в промежуточных слоях воды составляет $0,1-0,25 \text{ мл} \cdot \text{л}^{-1}$, а изменения структуры поля кислорода (Wyrki, 1971) и, вероятно, пространственной и возрастной структуры популяций массовых интерзональных видов аналогичным образом связаны с сезонными колебаниями интенсивности подъема вод. Придонные скопления зоопланктона на шельфе западной Африки представляются явлением более частым и распространенным, поскольку подповерхностные и промежуточные воды, формирующие здесь придонные слои, в огромном большинстве случаев не несут концентрации кислорода, лимитирующих распределение массовых видов (Иваненков с соавт., 1979). Области с глубоким дефицитом O_2 в нижних горизонтах пелагиали, возникающие в связи с заморами, как правило, приурочены к прибрежной части шельфа и имеют локальный характер.

Настоящая работа позволила проследить формирование придонных скоплений мезо- и макропланктона при различной структуре поля кислорода в области шельфа и свала глубин в Черном море. Она носит рекогносцировочный характер и значение этого феномена для прибрежных участков его экосистемы еще предстоит оценить.

Л и т е р а т у р а

- А й з а т у л л и н Т.А., С к о п и н ц е в Б.А. Формирование анаэробных зон и их распределение в океане//В кн.: Океанология. Химия океана. Т. I. Химия вод океана. М.: Наука, 1979. С. 288-292.
- Б о г о р о в В.Г., М а н т е й ф е л ь Б.П., П а в л о в а А.Е. Питание песчанки (*Ammodytes tobianus*) в мурманских водах//Тр. Всесоюз. научн.-исслед. ин-та морск. рыбн. х-ва и океаногр. 1939. Т. 4. С. 355-368.
- Б о р д о в с к и й О.К., Г у с а р о в а А.Н., В и н т о в к и н В.Р. и др. Гидрохимическая характеристика экосистемы//В кн.: Экосистемы пелагиали перуанского района. М.: Наука, 1980. С. 29-48.
- Б о р д о в с к и й О.К., Г у с а р о в а А.Н., Н а л б а н д о в Ю.Р. и др. Гидрохимические условия в районах исследования//В кн.: Фронтальные зоны юго-восточной части Тихого океана (биология, физика, химия). М.: Наука, 1984. С. 64-76.

р о б ы ш е в а С.С. Характеристика запаса эуфазиевых рачков (капшака) на мелководьях южной части Баренцева моря зимой 1959-1960 г. //Научн.-техн. бюл. Полярн. научн.-исслед. ин-та морск. рыбн. х-ва и океаногр. 1960. № 2(12). С. 11-13.

в а н е н к о в В.Н., В и н о г р а д о в В.Н., Ч е р н я к о в а А.М. Основные закономерности распределения кислорода в океане//В кн.: Океанология. Химия океана. Т. I. Химия вод океана. М.: Наука, 1979. С. 136-153.

в а н е н к о в В.Н., Ч е р н я к о в а А.М. Экстремумы кислорода//Б кн.: Океанология. Химия океана. Т. I. Химия вод океана. М.: Наука, 1979. С. 154-159.

а м ш и л о в М.М. Материалы по биологии *Calanus finmarchicus* (Gunner) Баренцева и Белого морей//Тр. Мурманск. биол. ст. 1955. Т. 2. С. 62-86.

а м ш и л о в М.М. Зоопланктон прибрежной зоны Баренцева моря//Тр. Мурманск. биол. ст. 1957. Т. 3. С. 53-74.

а м ш и л о в М.М., З е л и к м а н Э.А., Р о у х и я й н е н М.И. Планктон побережья Мурманска//В сб.: "Закономерности скопления и миграций промысловых рыб в прибрежной зоне Мурманска". Л.: Изд-во АН СССР. 1958. С. 59-102.

а ш к и н Н.И. О приспособительном значении сезонных миграций *Calanus finmarchicus* (Gunnerus, 1770)//Зоологический журн. 1962. Т. 41, вып. 3. С. 342-357.

а ш к и н Н.И. Мезопелагический микронектон как фактор рыбопродуктивности океанических банок//В кн.: Фронтальные зоны юго-восточной части Тихого океана (биология, физика, химия). М.: Наука, 1984. С. 285-291.

о с М.С. О нахождении видов рода *Calanus* в составе фауны бентоса //Зоологический журн. 1969. Т. 48, № 4. С. 605-607.

а н т е й ф е л ь Е.П. Адаптивное значение периодических миграций водных организмов//Вопр. ихтиол. 1959. Вып. 13. С. 3-15.

и х е е в В.Н. Пространственно-временные характеристики планктонного сообщества перуанского апвеллинга: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Ин-т океанологии АН СССР. 1978. 17 с.

о ж д е с т в е н с к и й А.В. Гидрохимия на болгарский сектор на Черно море. София, Изд-во на Българската Академия на науките. 1986. 189 с.

и м о н и н А.Г., Ф л и н т М.В. Распределение сетного мезопланктона у северного Перу на разрезе по 8° ю.ш.//В кн.: Фронтальные зоны юго-восточной части Тихого океана (биология, физика, химия). М.: Наука, 1984. С. 219-231.

и м о н и н А.Г., Ф л и н т М.В. Особенности структуры мезопланктона перуанского района//В кн.: Биологические основы промыслового освоения открытых районов океана. М.: Наука, 1985. С. 155-165.

- Федоров В.В., Чистиков С.Д. Ландшафты подводных гор как индикаторы биологической продуктивности окружающих вод//В кн.: Биологические основы промышленного освоения открытых районов океана. М.: Наука, 1985. С. 221-230.
- Флинт М.В. Элементы структуры мезопланктонных сообществ продуктивных районов южной части Тихого океана.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Ин-т океанологии АН СССР. 1981. 21 с.
- Judkins D.C. Vertical distribution of zooplankton in relation to the oxygen minimum of Peru//Deep-Sea Res. 1980. Vol. 27, N 6A. P. 475-487.
- Longhurst A.R. Vertical distribution of zooplankton in relation to the eastern Pacific oxygen minimum//Deep-Sea Res. 1967. Vol. 14, N 1. P. 51-63.
- Simrad I., Lacroix G., Legendre L. In situ twilight grazing rhythm diel vertical migrations of a scattering layer of *Calanus finmarchicus*//Limnol. Oceanogr. 1985. Vol. 30, N 3. P. 598-606.
- Tanaka M., Ueda H., Azeta M. Near-bottom copepod aggregations around the nursery grounds of the juvenile red sea bream in Shijoki Bay//Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 1987. Vol. 53, N 4. P. 1537-1544.
- Wyrtki K. Oceanographic atlas of the International Indian Ocean expedition. The National Science Foundation. Washington, D.C. 1971. 531 p.

УДК 577.475. (262.5)

КОЛИЧЕСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ МЕДУЗ АУРЕЛИЙ

М.В. Флинт, Г.Н. Арнаутов, Э.А. Шушкина

Чрезвычайно высокие численность и биомасса медуз *Aurelia aurita*, отмечаемые последнее десятилетие в Черном море (Гомою, Куприянов, 1980; Виноградов, Шушкина, 1982; Виноградов, Флинт, 1985; Шушкина, Арнаутов, 1985, 1987; Флинт, 1987), стали своего рода символом изменений, происходящих в пелагическом сообществе этого бассейна под влиянием антропогенного воздействия (Виноградов, Флинт, 1985; Виноградов, 1987). Эти изменения связываются, в том числе и с замещением планктонных рыб медузами в основной трофической цепи сообщества. Современные оценки количества *Aurelia aurita* более чем в 500 раз превышают величины, приводимые Г.Н. Мироновым для 1949-1962 гг. (Миронов, 1971; Гомою, Куприянов, 1980; Шушкина, Арнаутов, 1985, 1987; Виноградов, 1987), - 300-450 млн т против 670 тыс. т для всей акватории моря.

© М.В. Флинт, Г.Н. Арнаутов, Э.А. Шушкина, 1989.

Следует, однако, подчеркнуть, что данные Миронова основаны на анализе медуз как прилова в ихтиологических траловых сборах, и их нельзя считать строго количественными, а материалы последних лет получены самыми современными способами учета желетелого макропланктона – с использованием ТВ-камер и обитаемых подводных аппаратов (ПОА) (Виноградов, Парин, 1983). Это делает затруднительной реальную количественную оценку наблюдаемой тенденции. В ряде прибрежных районов возрастание биомассы аурелий в последние годы очень велико. Например, в восточной части Каркинитского залива плотные скопления медуз формируют многокилометровые "поля", толщина которых у берега достигает нескольких десятков сантиметров. Это нацело закрыло возможность купания у ряда курортных мест в течение значительной части летнего сезона и ограничило рыболовство. Изменения, происходящие в открытой части моря, не проявляются в столь явном виде.

Учитывая важность четких количественных оценок изменения обилия медуз в Черном море, где их интенсивное развитие может быть показателем вполне определенных перестроек в экосистеме, Институт океанологии в последние годы проводит регулярные исследования популяций черноморских аурелий с использованием единых методик – прямого счета с использованием ТВ-камер и ПОА.

Настоящая работа представляет собой очередной этап этих исследований. Следует подчеркнуть, что материал отражает состояние популяции *Aurelia aurita* осенью и весной одного года, что важно для оценки ее внутригодовой динамики.

Материал и методика

Учет численности и определение размерного состава популяции *Aurelia aurita* выполнены на девяти станциях в сентябре–ноябре 1985 г. (ст. 136–138, 140, 146, 151, 153, 154 – 7-й рейс нис "Рифт") и на семи станциях в мае–июне 1986 г. (ст. 162, 163, 181–184, 186 – 8-й рейс нис "Рифт") в центральном, западном и северо-западном районах моря. Расположение станций показано на рис. 1 и 2 статьи М.Е. Виноградова и М.В. Флинта (наст. сб.), их координаты приведены в табл. 1.

Оценку количественного распределения медуз проводили из ПОА "Аргус" по методике, ставшей в последние годы стандартной (Виноградов, Душкина, 1982; Виноградов, Парин, 1983). Счет животных вели в реперном объеме воды, который вырезался нижней (при опускании) или верхней (при всплытии) гранями проволочного куба $80 \times 80 \times 80 \text{ см}^3$ при прохождении аппаратом двухметрового отрезка по вертикали. Куб выносили манипулятором за габариты ПОА на расстояние 1–1,2 м от иллюминатора. На гранях куба были нанесены линейки, что позволяло оценивать диаметр колокола проходящих через реперный объем медуз с точностью до 1 см. Лишь в небольшом числе погружений наблюдатели ограничились раз-

Характеристика станций 7-го и 8-го рейсов нис "Рифт" и количественные оценки популяции *Aurelia aurita*

№ станций	Координаты с.ш. в.д.	Дата, число дней наблюдений	Время наблюдений д*н	Кол. верти-каль-ных прохо-дов ПОА с прос-четом медуз	Средняя числен-ность, экз.м ²	Средний размер (диаметр колоко-ла) медуз, см	Средняя биомасса, г.м ²
136	44°35'8" 37°41'1"	22-23.09.85 (2)	++	16	8,3±0,6	8,5±1,3	324,1±105,6
137	43°27'0" 36°00'0"	26.09 (1)	+	5	12,0±1,5	11,9±1,4	1288,5±288
138	43°15'0" 34°00'1"	28-29.09 (2)	++	10	18,0±1,9	9,1±0,5	803,8±184,3
140	42°41'8" 29°36'3"	02-03.10	++	25	13,9±1,0	8,3±0,3	562,0±75,8
150	42°38'0" 28°28'0"	20-21.10	++	14	19,3±1,8	8,5±0,4	757,0±70,3
151	42°35'4" 28°20'4"	22.10	+	5	30,4±5,0	8,5±1,1	896,3±194,3
146	42°24'5" 27°44'8"	10.10	+	5	30,6±1,5	8,0±0,6	935,0±69,4
153	45°46'6" 31°11'3"	26.10	+	5	12,0±0,5	8,9±1,2	579,1±112,7
154	45°38'0" 32°20'5"	27.10	+	5	29,3±2,9	10,6±0,5	1667,8±407,3
162	44°35'8" 37°41'1"	15-19.05.86 (3)	++	21	9,8±1,1	5,3±0,5	222,3±93,6
163	42°37'4" 28°22'7"	23.05 (1)	+	5	8,5±2,1	5,5±0,6	88,4±21
181	42°42'8" 29°36'3"	11-12.06 (2)	+	11	11,3±1,5	6,2±0,5	316,9±88,7
182	43°15'0" 34°00'0"	15-16.06 (2)	++	21	9,9±1,3	6,4±0,5	222,4±55,6
183	43°36'3" 29°31'5"	19.06 (1)	++	5	6,0±2,1	4,9±0,6	38,8±19,6
184	42°35'7" 28°23'3"	20-21.06 (2)	+	9	13,3±1,4	8,1±0,5	401,4±80
186	43°27'1" 36°04'0"	27-26.06 (2)	+	17	8,2±0,8	5,2±0,5	88,01±29,5

*д - день, н - ночь

несением учетных животных по размерным классам $a < 5$, $5-10$, $10-15$ и > 15 см. Наблюдения проводили в дневное (10-15 ч) и ночное (23-02 ч) время. Остальные детали методики были такими же, как при работе с мезопланктоном (Флинт, наст. сб.).

Расчет биомассы медуз аурелий проводили на основании зависимости $w = 0,03d^3$, где w - вес особи в мг, а d - диаметр ее колокола в мм, а также средних весов для приведенных выше размерных групп (Шушкина, Арнаутов, 1984).

Оценки численности, размерного состава и биомассы медуз на каждой станции основаны минимум на пяти вертикальных профилях, а в большинстве случаев материал был получен в ходе многосуточных наблюдений при нескольких циклах погружений ПОА и независимой работе двух наблюдателей (см. табл. I). Глубины, до которых велся подсчет медуз, заведомо перекрывали диапазон их вертикального распределения.

Результаты и их обсуждение

Численность *Aurelia aurita* в период наших наблюдений колебалась в весенне-летнее время от 6,0 до 13,3 экз. \cdot м², а осенью - более значительно - от 8,3 до 30,6 (см. табл. I). В конце сентября-октябре максимальное количество аурелий (25 экз. \cdot м²) было отмечено над внешней частью болгарского шельфа и у его свала (ст. I46, I51) и на северо-западном мелководье, у выхода из Каркинитского залива (ст. I54). Даже максимальные для исследованных сезонов показатели численности медуз значительно ниже средних оценок, полученных в предыдущие годы с использованием ТВ-камер и ПОА. Эти оценки для октября 1978 г. составляли 68 (Гомю, Куприянов, 1980), а для апреля-мая 1984 г. - 39 экз. \cdot м² (Шушкина, Арнаутов, 1987). Биомасса медуз в сентябре-октябре в открытых водах менялась от 324 до 1289 г. \cdot м², составляя в среднем 772 г. \cdot м², а над западным и северо-западным шельфом - от 579 до 1668, при средней оценке 1061 г. \cdot м² (см. табл. I). Максимальные значения были получены на акватории, прилегающей к Каркинитскому заливу. При повторной съемке - весной - в начале лета - отмечено значительное снижение биомассы в исследованных участках открытой акватории моря в среднем до 197 при колебаниях от 38,8 до 401,4 г. \cdot м² на различных станциях (см. табл. I).

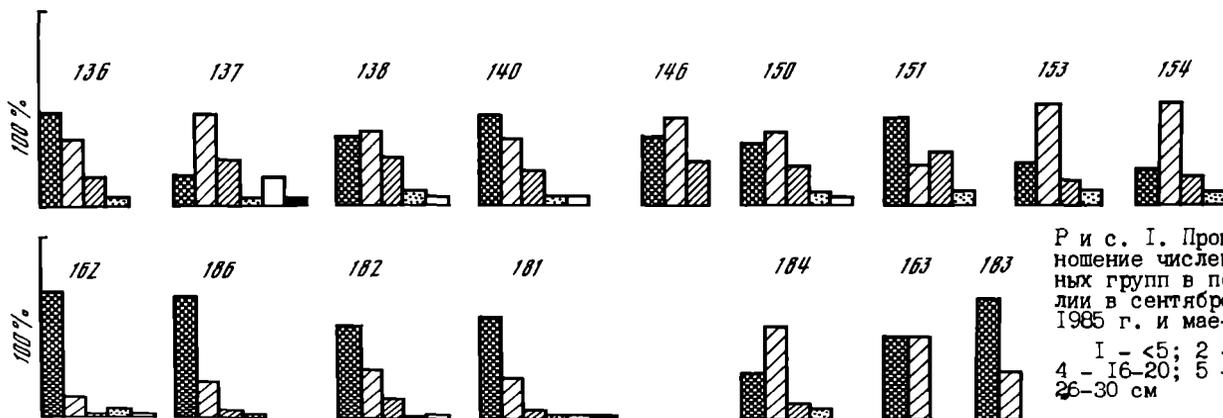
Оценки биомассы, полученные осенью 1985 г., в глубоководной части моря сопоставимы с цифрами, которые дали прямые учеты (ТВ-камеры, ПОА) в осенний сезон 1978 г. (Гомю, Куприянов, 1980) и весной 1984 г. (Шушкина, Арнаутов, 1985, 1987). Величины биомассы, которыми характеризовалась популяция медуз в мае-июне 1986 г., близки к тем, которые приводят Э.А. Шушкина и Э.И. Мусаева (1983) для мая 1978 и 1979 гг. (район г. Геленджика).

Продолжительные съемки на большинстве станций позволили оценить масштабы изменения численности и биомассы медуз, на которые указывали предыдущие исследователи (Гомю, Куприянов, 1980). Численность аурелий в ходе 5-7-часовых наблюдений могла изменяться в 5-10 раз, биомасса - на 1-2 порядка. В табл. 2 приведены данные, иллюстрирующие

Т а б л и ц а 2

Изменения численности и биомассы медуз аурелий при длительных наблюдениях на ст. 136 и 162. Интервалы между соседними счетами - 20-40 мин

Станция 136													
№ счета	I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Численность, экз·м ⁻²	7,8	3,1	9,4	6,2	6,2	1,4	6,8	5,6	3,1	3,1	2,5	13,1	20,3
Биомасса, г·м ⁻²	40,6	11,7	141,3	64,5	1592,2	5,9	189,4	227	52,8	279,2	11,7	21,9	325,6
Станция 162													
Численность, экз·м ⁻²	8,9	17,8	17,8	14,2	5,3	12,5	1,8	3,6	18,0	8,9	7,1		
Биомасса, г·м ⁻²	453,9	452,1	1544,8	28,7	345,3	24,4	1,4	13,0	35,8	95,6	73,3		



эти изменения у свала глубин в районе г. Новороссийска в осеннее (ст. 136) и весенне-летнее (ст. 162) время.

Средний размер (диаметр колокола) медуз в наших осенних наблюдениях практически не различался в открытых и шельфовых водах и составлял 9 см при колебаниях на разных станциях от 8,0 до 11,9 см (см. табл. 1). Эта цифра лежит в промежутке между оценками, полученными прямым наблюдением осенью 1978 г. (7-8 см) и весной 1984 г. (10 см). (Шушкина, Арнаутов, 1987). Средний размер аурелий в мае-июне 1986 г. оказался значительно меньше - 5,9 см при изменениях от района к району в основном в пределах 4,9-6,4 см. Более детально размерный состав популяции *A. aurita* в сентябре-октябре 1985 г. и мае-июне 1986 г. иллюстрирует рис. 1. Совершенно очевидно смещение весной и ранним летом максимума численности в сторону меньших размеров: размерная группа меньше 5 см отчетливо доминирует на пяти станциях из семи, размерные группы больше 11 см во всех исследованных районах представлены чрезвычайно малым числом особей. Осенняя съемка характеризовалась более ровным распределением численности по размерным группам менее 5, 6-10 и 11-15 см, которые и составляли на всех станциях основу популяции. Доля особей крупнее 15 см в осеннем материале была большей, чем в мае-июне, и, хотя их вклад в суммарную численность популяции был относительно невелик, на ряде станций они формировали до 50-70% общей биомассы медуз.

В исследованные периоды популяция *Aurelia aurita* была сосредоточена в верхнем 30 - 50-метровом слое. Нижняя граница вертикального распределения медуз лежала в области верхней границы холодного промежуточного слоя (ХПС), которая определялась по положению 8°C изотермы. Это довольно четко иллюстрирует материал, приведенный в табл. 3 и на рис. 2, где рассмотрены станции 136 и 151, выполненные весной в зоне основного черноморского течения неподалеку от свала глубин. В ХПС и области, прилегающей к сероводородной зоне, были лишь изредка отмечены единичные экземпляры аурелий, большинство из которых выглядели нежизнеспособными. Такое вертикальное распределение аурелий отличается от картины, описанной весной 1984 г. по наблюдениям с ПОА, когда нижняя граница распределения медуз составляла 55-80 м, они проникали в ХПС, и, более того, ХПС был областью сосредоточения крупных (больше 10 см) особей (Шушкина, Арнаутов, 1985, 1987). Станции, выполненные нами на северо-западном мелководье (ст. 153, 154) в осеннее время, также показали, что аурелии отсутствуют в придонном 5-8-метровом слое, где температура воды снижается до менее чем 8°C. На аналогичную деталь вертикального распределения медуз в северо-западном районе указывали и цитированные выше авторы.

Для Черного моря хорошо известна тенденция расширения диапазона вертикального распределения организмов мезо- и макропланктона в зоне згугового течения, а также в районе конвергенции против Крыма, где

Вертикальное распределение *Aurelia aurita* (в процентах от общей численности под 1 м²) и глубины залегания верхних границ ХПС и сероводородной зоны на станциях 7-го и 8-го рейсов нис "Рифт"

7-й рейс

№№ станций	I36		I37		I38		I40		I50		I51		I53		I54	
	д*	н	д	н	д	н	д	н	д	н	д	н	д	н	д	н
0-10	40	56	-	11	14	20	12	29	33	26	7	-	34	-	32	-
10-20	27	30	-	14	23	24	35	25	32	22	33	-	37	-	33	-
20-30	25	8	-	69	40	32	26	22	23	30	13	-	29	-	35	-
30-40	7	6	-	3	23	9	25	15	5	18	27	-				
40-50				3		15	2	9	7	4	20	-				
Верхняя граница ХПС, м	34		45		48		48		48		53					
Верхняя граница H ₂ S слоя (или дно), м	160		140		160		110		140		150 (дно)		37 (дно)		30 (дно)	

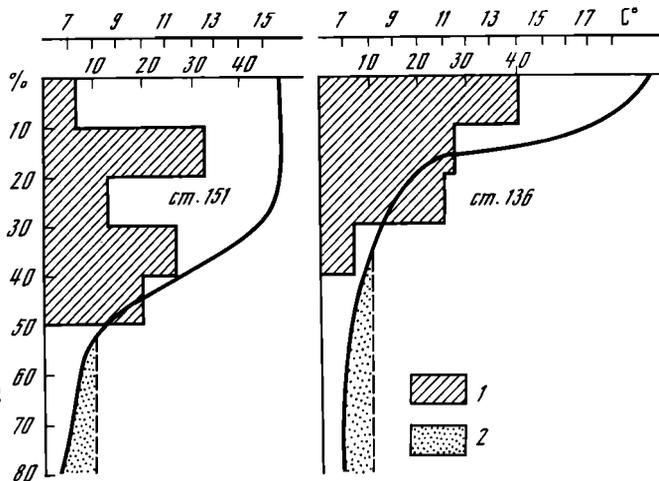
8-й рейс

№№ станций	I62		I86		I82		I81		I84		I63		I83	
	д	н	д	н	д	н	д	н	д	н	д	н	д	н
0-10	20	33	20	-	28	46	21	-	14	-	22	-	0	-
10-20	48	60	68	-	40	38	26	-	45	-	32	-	77	-
20-30	22	7	9	-	21	8	35	-	28	-	33	-	33	-
30-40	6		3	-	11	8	9	-	5	-	13	-		
40-50	3			-			3	-	8	-		-		
50-60							6							
Верхняя граница ХПС, м	43		33		37		Не выражен		45		22		32	
Верхняя граница H ₂ S слоя, м	150-180		110		120		110		140 (дно)		140 (дно)		180 (дно)	

*д - день, н - ночь.

основной пикноклин и верхняя граница зоны сероводородного заражения находятся относительно глубоко по сравнению с центрами циклонических круговоротов (Виноградов и др., 1987а, б; Vinogradov et al., 1985). Такая тенденция описана и для аурелий (Шушкина, Арнаут, 1985). Проведенные нами весенние и осенние наблюдения этой закономерности не подтверждают. На станциях, выполненных в районах кругового течения у свала (ст. I36, I62, I83) и конвергенции (ст. I82), где ХПС был хорошо развит, медузы населяли только верхний 30-40(42)-метровый слой, а вблизи купола западного циклонического круговорота, где ХПС был практически не выражен, нижняя граница их распределения опускалась до 60 м.

Р и с. 2.
Вертикальное распределение *A. aurita* (в % от суммарной численности в столбе воды) и температуры (сплошная линия) в зоне основного черноморского течения в западном (ст. 151) и северном (ст. 136) районах моря
1-распределение медуз,
2-ХПС



Различия в материалах 1984 г. и наших весенних наблюдениях распространяются и на оценки среднего диаметра колокола медуз: 10 и 5–6,5 см соответственно (Шушкина, Арнаутов, 1985, табл. 1). наст. работы). Средний размер – 10 см – близок к тому, что мы получили для осенней популяции – 8,9 см. Учитывая, что наблюдения 1984 г. были выполнены в апреле–мае, т.е. на месяц раньше, чем наша весенняя схема, так же относительно "позднюю" весну 1984 г., можно предположить, что заселение ХПС и концентрация там крупных особей характерны для ранневесенней популяции аурелий в период до начала массового развития молоди. Разница в вертикальном распределении медуз в одних и тех же районах в весенне–летнее и осеннее время, по нашим материалам, была невелика и в основном определялась глубиной положения верхней граница ХПС.

Как показывают материалы, приведенные в табл. 3, в целом вертикальное распределение аурелий в верхнем 30–40–метровом слое осенью и 30–метровом – в весенне–летнее время было довольно равномерным, а ниже их количество резко снижалось. Существенных отличий между двумя исследованными сезонами не наблюдалось, хотя толщина верхнего перемешанного слоя и вертикальные градиенты температуры в слое скачка различались существенно (Поляков, наст. сб.). Мощные скопления медуз в области максимальных вертикальных градиентов температуры, отмеченные осенью 1978 г. (Гомою, Куприянов, 1980), в наших наблюдениях были встречены единично: на ст. 137 и 186 (см. табл. 3), где соответственно 69 и 68% популяции было сосредоточено в верхней части термоклина. Причины образования скоплений *A. aurita* на ст. 137 и 186 в центральной области восточного циклонического круговорота не ясны и определено не связаны ни с особенностями гидрофизической и гидрохимической структур вод (указанные станции являются типичными для соответствующих сезонов и принципиально не выделяются среди своего окружения, Поляков, наст. сб.), ни с размерной (возрастной) структурой популяции медуз (см. рис. 1).

Полученный материал не позволил выявить четкого разделения по вертикали слоев обитания молодежи и крупных экземпляров аурелий, как это было отмечено весной 1984 г. (Шушкина, Арнаутов, 1987). Медузы всех размерных групп встречались во всем диапазоне вертикального распределения вида, однако на ряде станций, особенно выполненных в весенне-летнее время, наблюдалась тенденция увеличения среднего размера особей с глубиной (табл. 4).

Существенным представляется вопрос о суточных вертикальных миграциях медуз, тем более что данные такого рода для Черного моря крайне немногочисленны и противоречивы (Гомою, Куприянов, 1980). Нами были проведены наблюдения за суточными изменениями вертикального распределения аурелий на ряде станций (табл. 5).

Представленный в табл. 5 материал позволяет говорить о вполне определенной тенденции увеличения доли популяции медуз, сконцентрированной

Т а б л и ц а 4

Изменение среднего размера (см) колокола медуз аурелий с глубиной на характерных станциях

Слой, м	Станции			
	I36	I50	I62	I81
0-10	8,6	8,6	4,5	5,4
10-20	8,9	7,7	5,1	4,9
20-30	6,3	8,2	6,1	5,8
30-40	9,3	9,8	11,6	13,4
40-50		6,7	19,7	

Т а б л и ц а 5

Вертикальное распределение медуз аурелий (в процентах от суммарной численности под I м²)

Слой, м	Станции											
	I36		I38		I40		I50		I62		I82	
	д*	н	д	н	д	н	д	н	д	н	д	н
0-10	40	56	14	20	12	29	33	26	20	33	28	46
10-20	26	30	23	24	35	25	32	22	48	64	40	38
20-30	27	8	40	32	26	22	23	30	22	3	21	8
30-40	7	6	23	9	25	15	5	18	6		11	8
40-50				15	2	9	7	4	3			

*д - день, н - ночь.

ной в поверхностном 10-20-метровом слое в ночные часы. Исключение представляет ст. I50, выполненная в центре западного циклонического круговорота, что может быть связано с пространственной неравномерностью и определяется более чем полуторасуточным разрывом между дневными и ночными наблюдениями.

Полученный нами материал позволяет оценить биомассу медуз на всей акватории Черного моря (табл.6). Такая оценка может иметь лишь самый общий характер, однако опыт последних исследований показывает, что именно обобщение материалов, полученных методом прямого наблюдения, позволяет принципиально изменить взгляд на медуз как на компонент черноморской экосистемы (Гомю, Куприянов, 1980; Виноградов, Шушкина, 1982; Шушкина, Мусаева, 1983; Шушкина, Арнаутов, 1985, 1987). Наши исследования имеют тот же недостаток, что и исследования наших предшественников, - недостаточное покрытие акватории моря станциями. Однако расположение станций в типичных, характерных участках бассейна (Виноградов, Флинт, наст. сб.), в какой-то мере этот недостаток покрывает.

-До настоящего времени не сложилось четких представлений о сезонной динамике популяций черноморских аурелий (Шушкина, Мусаева, 1983). Это не позволяет на основании имеющихся данных (табл. 6) дать строгую количественную оценку долговременных изменений биомассы медуз в бассейне, и можно лишь говорить об их общей тенденции. Коренной пересмотр пред-

Т а б л и ц а 6

Оценки суммарной биомассы медуз на акватории Черного моря (по данным учета с помощью ТВ-камер и ПОА). Площадь глубоководных и шельфовых районов - по Ю.И. Сорокину (1982)

Дата	Сентябрь-октябрь 1978 г.	Апрель-май 1984 г.	Сентябрь-октябрь 1985 г.	Май-июнь 1986 г.
Авторы	Гомю, Куприянов, 1980	Шушкина, Арнаутов, 1985, 1987	Собственные материалы	Собственные материалы
Акватория	Все море	Глубоководная часть-все море	Глубоководная часть-все море	Глубоководная часть
Биомасса (сырой вес), млн.т	300-450	334 394	249 356	64

ставлений о количестве медуз в Черном море и их роли в пелагическом сообществе, совпали с переходом от траловых оценок (Мионов, 1971) к методу прямого счета и определения размерной структуры популяции (Гомю, Куприянов, 1980; Виноградов, Шушкина, 1982; Шушкина, Арнаутов, 1985, 1987). Учеты медуз, проведенные этим методом, показали, что в исследованные сезоны 1978-1985 гг. (см. табл. 6) их обилие сохранялось на необыкновенно высоком, значительно превышающем биомассу остального зоопланктона, и относительно постоянном уровне (Сорокин, 1982; Шушкина, Арнаутов, 1985, 1987). Май-июнь 1986 г. характеризовались четырехкратным снижением биомассы аурелий в глубоководной части бассейна. Однако доминирование относительно мелких особей позволяет предположить, что популяция далека от пика биомассы.

Определить природу наблюдаемых тенденций в изменении биомассы медуз в Черном море и строго оценить эти тенденции количественно чрезвычайно важно. Это требует детальных популяционных исследований *A. aurita* на фоне анализа динамики всего пелагического сообщества в целом.

Часть данных по учету медуз из ПОА, использованных в работе, получена М.Е. Виноградовым. Авторы приносят ему искреннюю благодарность.

Л и т е р а т у р а

- В и н о г р а д о в М.Е. Современные тенденции изменения экосистемы Черного моря//Вестник АН СССР. 1987. № 10. С. 56-67.
- В и н о г р а д о в М.Е., П а р и н Н.В. Визуальная оценка концентрации планктона: обитаемые аппараты, ТВ-камеры, фотоустановки// Современные методы количественной оценки распределения морского планктона. М.: Наука, 1983. С. 237-246.
- В и н о г р а д о в М.Е., Ф л и н т М.В. Исследование экосистемы пелагиали Черного моря в 6-м рейсе нис "Витязь"//Океанология. 1985. Т. 25, вып. 1. С. 168-171.
- В и н о г р а д о в М.Е., Ф л и н т М.В., Н и к о л а е в а Г.Г. Вертикальное распределение мезопланктона в открытых районах Черного моря в весенний период//Современное состояние экосистемы Черного моря. М.: Наука, 1987. С. 144-161.
- В и н о г р а д о в М.Е., Ф л и н т М.В., Ш у ш к и н а Э.А. Исследование вертикального распределения мезопланктона с использованием подводного обитаемого аппарата "Аргус"//Там же. С. 162-171.
- В и н о г р а д о в М.Е., Ш у ш к и н а Э.А. Оценка концентрации черноморских медуз, гребневиков и калянуса по наблюдениям из подводного аппарата "Аргус"//Океанология. 1982. Т. 22, вып. 3. С. 473-479.
- Г о м о ю М.Т., К у п р и я н о в С.С. Оценка численности и распределения медуз *Aurelia aurita* в восточной части Черного моря//Экосистемы пелагиали Черного моря. М.: Наука, 1980. С. 191-198.
- М и р о н о в Г.Н. Биомасса и распределение медуз *Aurelia aurita* (L) по данным траловых ловов в 1949-1962 гг. в Черном море//Биология моря. Киев: Наук. думка, 1971. Вып. 24. С. 49-68.
- С о р о к и н Ю.И. Черное море. М.: Наука, 1982. 217 с.
- Ф л и н т М.В. Биологические и гидрохимические исследования пелагиали Черного моря в седьмом рейсе научно-исследовательского судна "Рифт"//Океанология. 1987. Т. 32, вып. 2. С. 346-348.
- Ш у ш к и н а Э.А., А р н а у т о в Г.Н. Количественное распределение медуз аурелий и их роль в экосистеме Черного моря//Океанология. 1985. Т. 25, вып. 1. С. 133-138.
- Ш у ш к и н а Э.А., А р н а у т о в Г.Н. Медузы аурелии в планктоне Черного моря в мае 1984 г.//Современное состояние экосистемы Черного моря. М.: Наука, 1987. С. 186-196.
- Ш у ш к и н а Э.А., М у с а е в а Э.И. Роль медуз в энергетике планктонных сообществ Черного моря//Океанология. 1983. Т. 23, вып. 1. С. 125-130.
- V i n o g r a d o v M.E., F l i n t M.V., S h u s h k i n a E.A. Vertical distribution of mesoplankton in the open area of the Black Sea//Mar. Biol. 1985. Vol. 89, № 1. P. 95-107.

ВЕРТИКАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПЛАНКТОНА
В НИЖНИХ СЛОЯХ КИСЛОРОДНОЙ ЗОНЫ
И ЕГО СВЯЗЬ С ПРОЦЕССАМИ БАКТЕРИАЛЬНОГО ХЕМОСИНТЕЗА

М.В. Флинт, А.И. Копылов, С.Г. Поярков,
Т.Н. Ратькова, А.Ф. Сажин

Работами последних лет показано, что нижние слои кислородной зоны Черного моря являются местом концентрации разных групп организмов зоопланктона (Моисеев, Мамаева, 1979; Виноградов, Щушкина, 1980, 1982; Виноградов с соавт., 1986, 1987а, б; Флинт, 1987; Vinogradov et al., 1985). Наличие глубинных максимумов обилия некоторых животных связывают с утилизацией продукции бактериального хемосинтеза на восстановленных соединениях серы, интенсивно протекающего в слое сосуществования кислорода и сероводорода - "С-слой" (Моисеев, Мамаева, 1979; Сорский, 1980). Учитывая важность данных вопросов для Черного моря, где, по имеющимся данным, на хемосинтезирующую микрофлору "С-слоя" приходится около 40% бактериальной биомассы (Сорокин, 1980), мы предприняли детальное исследование вертикального распределения основных компонентов планктонного сообщества в "оксиклине" (слое резкого падения содержания растворенного кислорода) и нижних слоях аэробной зоны и его связи с физико-химическими параметрами среды.

Основной материал был собран в 7-м и 8-м рейсах нис "Рифт", дополнительные сведения получены в 15-м рейсе нис "Витязь" (март-апрель 1988 г.). Работы проводились на пяти полигонах в типичных районах глубоководной части моря: у свала шельфа близ г. Новороссийска, в зоне конвергенции поверхностных течений в центральной части моря к югу от Крыма, в западной и восточной халистатических областях, у свала шельфа мористее Бургасского залива (Виноградов, Флинт, наст. сб.). Как уже указывалось в ряде работ настоящего сборника, выбор полигонов определялся глубиной залегания основного пикнноклина, а также положением верхней границы распространения сероводорода в водной толще, которая менялась от 108 до 199 м.

Методики и стратегия работ с использованием ПОА "Аргус", комплекса "Зонд-батометр", 32-литровых пластиковых батометров и планктонных сетей подробно изложены в работах по тем или иным направлениям исследований (Виноградов, Флинт, наст. сб.; Копылов, наст. сб.; Копылов, Сажин, наст. сб.; Поярков, наст. сб.; Ратькова, наст. сб.; Сажин, Копылов, наст. сб.; Флинт, наст. сб.).

Фитопланктон. На всех исследованных станциях и в весенне-летнее, и в осеннее время высокая концентрация водорослей была характерна для верхнего 60-80-метрового слоя. Только на полигоне над свалом глубин

© М.В. Флинт, А.И. Копылов, С.Г. Поярков, Т.Н. Ратькова, А.Ф. Сажин, 1989.

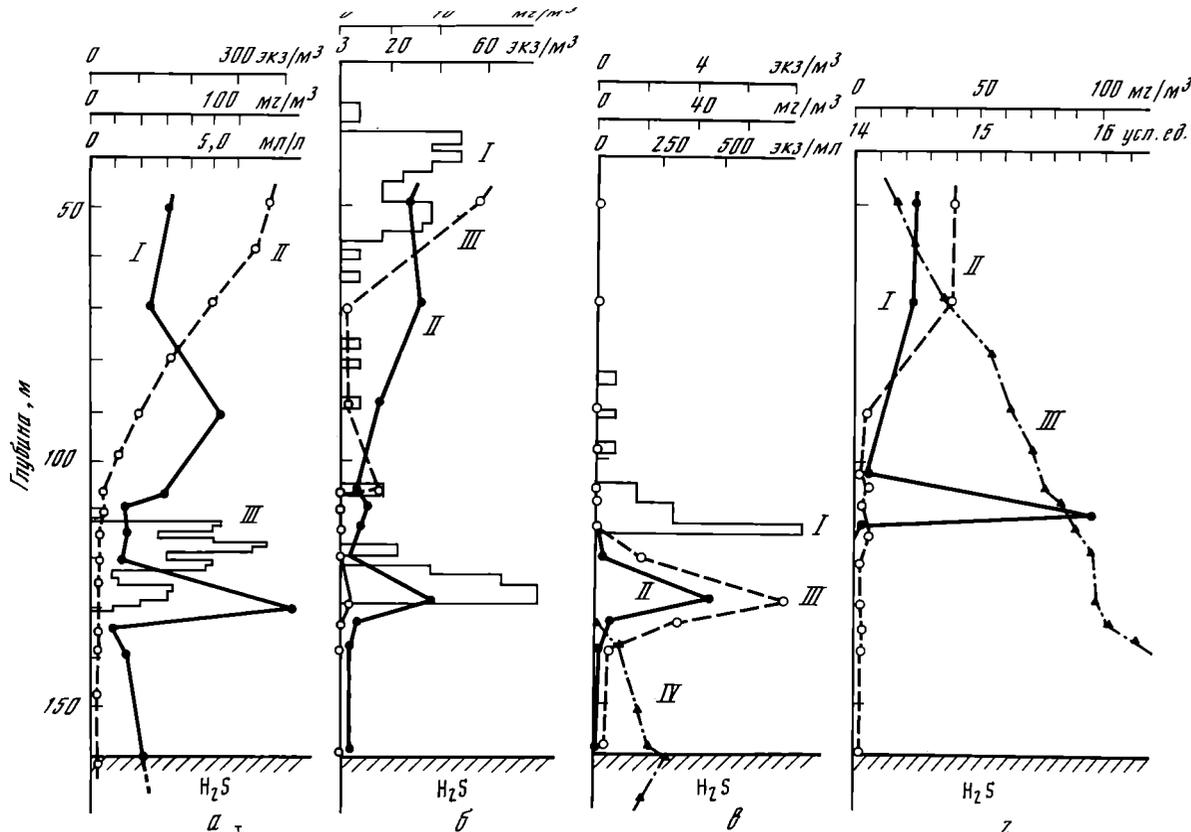
у Новороссийска заметное обеднение вод начиналось уже с 35–45 м, хотя в сентябре 1985 г. (ст. 136) на глубине 60 м из-за преобладания среди нанофитопланктона крупных клеток биомасса водорослей была значительно больше, чем в 30-метровом вышележащем слое (соответственно 80 и $22 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$). В зоне окислина выше верхней границы сероводородной зоны как в мае, так и в сентябре было отмечено некоторое увеличение обилия крупного фитопланктона и клеток размером 2–20 мкм (от нескольких $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$ до $20 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$), при этом суммарная биомасса водорослей возрастала на глубине 120–160 м вдвое по сравнению с вышележащими и в пять раз – по сравнению с подстилающими слоями.

В отличие от первого полигона на втором, расположенном в центре восточной халистазы (ст. 137, 186), под пикноклином была отмечена высокая концентрация крупных водорослей – до $660 \text{ кл} \cdot \text{мл}^{-1}$ (более $3 \text{ г} \cdot \text{м}^{-3}$). Резкое уменьшение суммарного обилия фитопланктона началось только глубже 70–80 м. Максимумы концентрации фитопланктона в нижней части кислородной зоны на этом полигоне (110 и 90 м на ст. 137 и 186 соответственно) были выражены слабее, чем в зоне свала глубин у Новороссийска, и отличались по обилию водорослей от вышележащих и подстилающих горизонтов менее чем вдвое.

На полигоне в центральной части моря в зоне конвергенции против Крыма (ст. 138 и 182) в 30–40 м от верхней границы слоя сосуществования кислорода и сероводорода, на горизонтах 86 и 108 м, как в июне, так и в сентябре были отмечены локальные максимумы концентрации крупного фитопланктона с численностью $4\text{--}12 \text{ кл} \cdot \text{мл}^{-1}$ и биомассой $28\text{--}93 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ (рис. 1). В слое глубинного максимума на ст. 138 и 182 биомасса фитопланктона была соответственно в 30 и в 2 раза выше, чем на соседних, вышележащих горизонтах, и в 50 и в 2 раза выше, чем в подстилающих слоях.

На полигоне, расположенном в центре западной халистазы (ст. 140, 157 и 181), на глубинах 70–90 м были отмечены максимумы концентрации фитопланктона на расстоянии 10–20 м от верхней границы зоны сосуществования кислорода и сероводорода (30, 14 и $28 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ соответственно на ст. 140, 157 и 181). В этих максимумах преобладал крупный фитопланктон; его численность составляла $6\text{--}14 \text{ кл} \cdot \text{мл}^{-1}$. Биомасса фитопланктона в водах, примыкающих к глубинным слоям максимального обилия водорослей, характеризовалась величинами в 2–3 раза (вышележащие слои) и в 4–15 раз (нижележащие слои) меньшими.

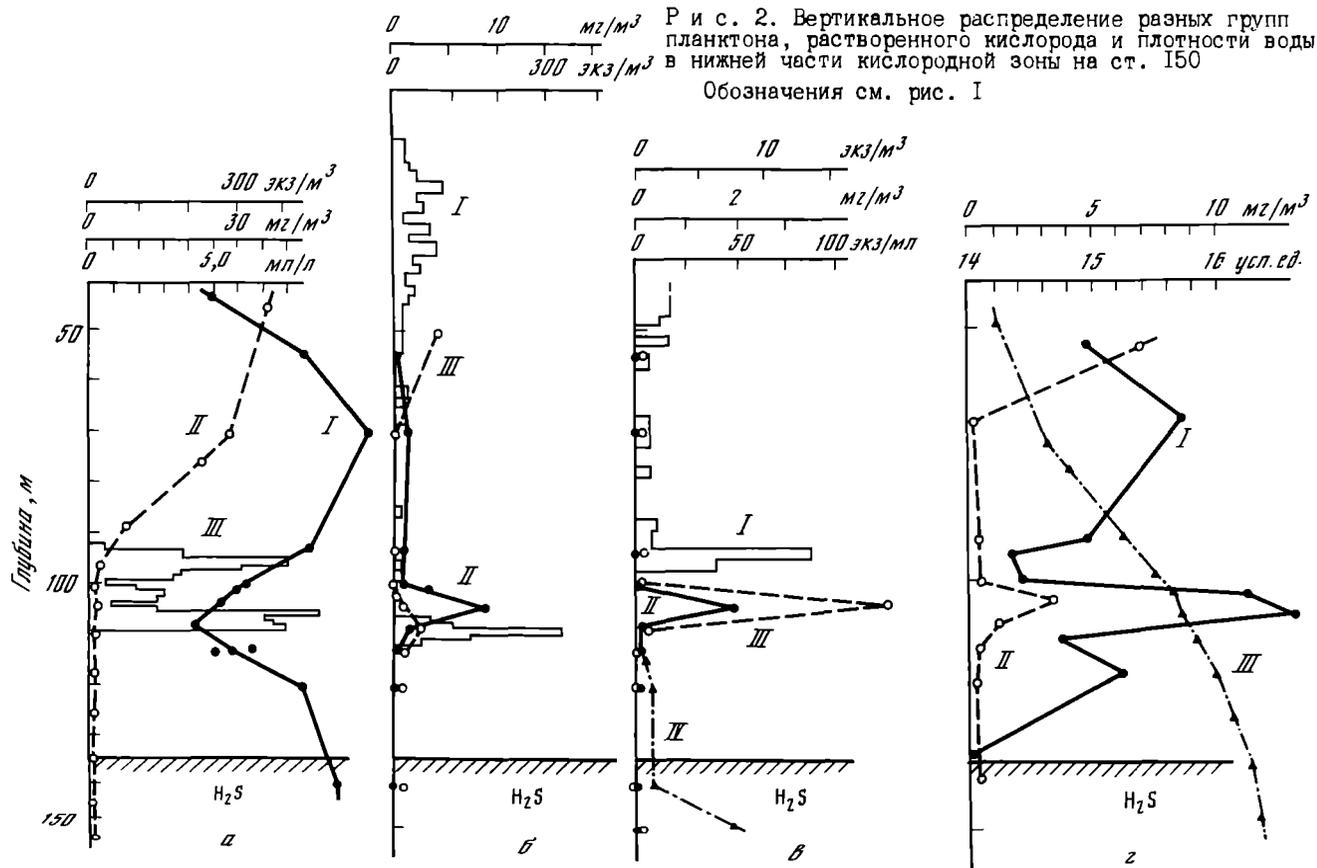
На полигоне, выполненном над свалом глубин у г. Бургас (ст. 150 и 184), глубинные максимумы концентрации фитопланктона отмечены соответственно на горизонтах 105 и 84 м, и создавались преимущественно крупными формами. Суммарная биомасса фитопланктона в этих максимумах составляла $14\text{--}55 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$. Выше и ниже глубинного слоя максимального обилия водорослей их биомасса снижалась в несколько раз (рис. 2).



Р и с. 1. Вертикальное распределение разных групп планктона, растворенного кислорода и плотности воды в нижней части кислородной зоны на ст. 138

а - биомасса одиночных бактерий, $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$ (I); концентрация растворенного кислорода, $\text{мл} \cdot \text{л}^{-1}$ (II); численность *C. helgolandicus* днем, $\text{экз} \cdot \text{м}^{-3}$ (III); б - численность *C. helgolandicus* ночью, $\text{экз} \cdot \text{м}^{-3}$ (I); биомасса гетеротрофного нанопланктона, $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$ (II); биомасса инфузорий, $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$ (III); в - численность *P. pileus* днем, $\text{экз} \cdot \text{м}^{-1}$ (I); биомасса ассоциированных бактерий, $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$ (II); численность бактериальных агрегатов

и детрита, $\text{экз} \cdot \text{м}^{-1}$ (III); биомасса нитевидных форм бактерий, связанных с сероводородной зоной, $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$ (IV); г - биомасса фитопланктона размером более 20 мкм, $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$ (I); биомасса фитопланктона размером 2-20 мкм, $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$ (II); плотность воды, условные ед. (III)



Бактериопланктон. В сентябре-октябре и мае-июне на полигонах с глубиной залегания верхней границы зоны сосуществования кислорода и сероводорода на 120-160 м были отмечены узкие максимумы концентрации одиночных бактерий, совпадающие по глубине с нижней частью скоплений мезопланктона (см. рис. 1). Численность микроорганизмов в таких максимумах составляла порядка $500-900$ тыс. кл.мл⁻¹ ($54-160$ мг.м⁻³ сырого веса) при фоновых количествах в 1,2-5 раз меньших. Объем бактериальных клеток в нижней части скоплений мезопланктона составлял порядка $0,1$ мкм³. Различий в размерах бактерий из вод над скоплениями животных, непосредственно в них или под ними, как правило, не наблюдалось, хотя иногда наибольший размер клеток ($0,11-0,13$ мкм³) был характерен для узких слоев с максимальным обилием мезопланктона или для вод, лежащих непосредственно под скоплениями животных. В нижних слоях кислородной зоны глубины максимального сосредоточения мезопланктонных форм характеризовались величинами суточной продукции бактерий порядка 20 мг.м⁻³ сырого веса при удельной суточной продукции около $0,4$. Со слоями скоплений представителей мезопланктона практически постоянно были связаны и максимумы концентрации бактериальных агрегатов, а также бактерий на детрите (см. рис. 1, 2). Суммарная численность ассоциированных бактерий колебалась от 1 до 260 тыс. кл.мл⁻¹ при биомассе $0,1-47$ мг.м⁻³. Количество частиц размером 2-200 мкм, с которыми были связаны бактерии, доходило до 750 экз.мл⁻¹. Вертикальная протяженность слоев максимальной концентрации ассоциированных бактерий была менее 10 м, причем эти слои существовали на фоне очень низких (или близких к нулю) значений обилия агрегированных бактерий и бактерий на детрите, характерных для всей аэробной зоны в поздневесенний и осенний периоды. Численность и биомасса преобладающих в сероводородной зоне нитевидных бактерий, ответственных за хемосинтез на восстановленных соединениях серы (Сорокин, 1982; Нестеров с соавт., 1990) и связанных с "С-слоем" на самых нижних горизонтах аэробной зоны, т.е. непосредственно над верхней границей "С-слоя", составляла от нескольких сотен кл.мл⁻¹ (десятые доли мг.м⁻³) до 100 тыс. кл.мл⁻¹ (20 мг.м⁻³). С удалением от верхней границы зоны сосуществования кислорода и сероводорода их количество быстро снижалось, и в 15-25 м выше нее эти бактерии практически не встречались (см. рис. 1, 2).

Гетеротрофный нанопланктон в периоды исследований концентрировался в узком (не более 15 м по вертикали) слое, приуроченном к нижней части скоплений мезопланктона, на горизонтах с содержанием кислорода $0,25-0,30$ мл.л⁻¹ (см. рис. 1, 2). Биомасса наногетеротрофов в максимуме составляла около 10 мг.м⁻³ ($5-30$ экз.мл⁻¹), непосредственно выше него - несколько мг.м⁻³, а ниже - была близка к нулю. В составе нанопланктонных форм преобладали зоофлагелляты, гетеротрофные водоросли, амёбы (Копылов, Сажин, наст. сб.).

Инфузории образовывали скопления либо на тех же горизонтах, что и наногетеротрофы, либо в нескольких метрах выше или ниже при близком

содержании растворенного кислорода в среде (см. рис. 1, 2). Скопления были составлены видами, населяющими воды выше оксиклина. Численность инфузорий в скоплениях повсеместно составляла 13–80 экз. \cdot л⁻¹, биомасса – не более 2 мг. \cdot м⁻³. Поздней весной она может достигать 25–50 мг. \cdot м⁻³ (Виноградов с соавт., 1986). В 30–40-метровом слое выше максимумов концентрации, а также ниже их, инфузории не отмечены, хотя ранней весной (март–апрель) картина может быть другой. Комплекс видов инфузорий, обитающих ниже скоплений копепод и населяющих субанаэробную зону, лежащую над верхней границей "С-слоя", по имеющимся данным, составляют формы, не встречающиеся в вышележащих водах. Каждый из этих видов формирует узкие консолидированные по вертикали скопления на определенном расстоянии от верхней границы зоны существования кислорода и сероводорода или непосредственно над ней таким образом, что максимумы концентрации отдельных видов практически не перекрываются (Зубков, наст. сб.; Сажин с соавт., 1990).

Мезозoopланктон. Доминирующий вид крупного мезопланктона – фильтратор *Calanus helgolandicus* – днем образует плотные скопления в нижней части оксиклина с концентрацией до 500–1000 экз. \cdot м⁻³ (0,45–1,20 г. \cdot м⁻³), в отдельных случаях – до 3500 экз. \cdot м⁻³ (4 г. \cdot м⁻³) (Виноградов, Шушкина, 1982) (см. рис. 1, 2). Вертикальная протяженность скоплений, по нашим данным, как правило, составляет 10–20 м (Виноградов с соавт., 1987а, б), хотя в отдельных случаях не превышает 4–5 м (Виноградов, Шушкина, 1982). Нижняя граница скоплений рачков в большинстве случаев очень резкая и приурочена к горизонтам, где содержание растворенного в воде кислорода снижается до 0,22–0,55 мл. \cdot л⁻¹. Большую часть года скопления *C. helgolandicus* имеют двумодальную вертикальную структуру (см. рис. 1, 2). Верхний максимум обилия животных, приуроченный к слоям с концентрацией кислорода 0,35–0,80 мл. \cdot л⁻¹, образован особями, совершающими вертикальные суточные миграции (см. рис. 1, 2) и активно питающимися в поверхностных слоях воды. Нижняя часть скоплений составлена рачками в "покоящейся" фазе онтогенетического цикла (Флинт, наст. сб.), т.е. прекратившими миграции и более или менее длительное время обитающими в водах с концентрацией кислорода 0,22–0,35 мл. \cdot л⁻¹. Рачки, формирующие эту часть популяции, однако, не переходят в состояние диапаузы, как это характерно для интерзональных копепод на аналогичной стадии сезонного цикла в высоких широтах (Арашкевич, Кособокова, 1988). Они сохраняют значительную подвижность (прямые наблюдения из ПОО), имеют активность ферментов электронно-транспортной системы не меньше, чем у мигрирующих особей (определения А.И. Агатовой), и, как показали вскрытия кишечника рачков, довольно активно питаются. Содержимое кишечника представляло собой неоформленную темную массу, – вероятнее всего, остатки гетеротрофного нано- и микропланктона, а также детрита с включениями отдельных клеток фитопланктона.

В периоды с высоким уровнем продуцирования водорослей в поверхностных слоях моря (вторая половина зимнего и первая половина весеннего сезонов) (Ведерников, 1990; Суханова с соавт., 1989), когда происходит интенсивное размножение и рост рачков, гемипопуляции V-VI копеподитов *C. helgolandicus* представлены, в основном активно мигрирующими особями. Явное вертикальное расслоение дневных скоплений *C. helgolandicus* в нижней части оксиклина отсутствует, а их нижняя граница, по нашим наблюдениям, располагается на горизонтах с относительно более высоким содержанием кислорода ($0,37-0,55 \text{ мл}\cdot\text{л}^{-1}$) (Виноградов с соавт., 1987б). Расстояние от нижней границы глубинных скоплений рачков до горизонтов, где появляется аналитически определяемый сероводород ($0,005 \text{ мл}\cdot\text{л}^{-1}$), может меняться в зависимости от районов и сезонов наблюдений, но в огромном большинстве случаев составляет 20-50 м. Лишь в единичных наблюдениях были отмечены величины менее 10-15 м (Виноградов с соавт., 1987б; Флинт, 1987; Флинт, наст. сб.). Если иметь в виду слои максимальной концентрации рачков, то приведенные выше оценки возрастут на 4-10 м.

Другой массовый вид копепод-фильтраторов, образующий скопления в нижних слоях кислородной зоны Черного моря, - *Pseudocalanus elongatus*. Скопления этого рачка формируются эпизодически, образованы половозрелыми самками и, предположительно, связаны с периодом размножения (Виноградов с соавт., 1987а). Область высоких концентраций *P. elongatus* (до 22,5 тыс. экз. $\cdot\text{м}^{-3}$ или $1,6 \text{ г}\cdot\text{м}^{-3}$ по Виноградову с соавт., 1987а) лежит непосредственно под скоплениями мигрирующих взрослых *C. helgolandicus*, в большинстве случаев частично перекрываясь с ними, и ограничена снизу изооксигенами $0,32-0,35 \text{ мл}\cdot\text{л}^{-1}$. Максимальная численность рачков приурочена к слоям воды с содержанием кислорода $0,40-0,50 \text{ мл}\cdot\text{л}^{-1}$. Оценки расстояния от глубинных скоплений рачков до верхней границы распространения сероводорода в воде, сделанные для *C. helgolandicus* (Флинт, наст. сб.), в целом справедливы и для *P. elongatus*.

Близкий характер вертикального распределения в нижних слоях кислородной зоны имеет и гребневик *Pleurobrachia pileus*, роль которого в планктоне Черного моря достаточно велика (см. рис. 1, 2). Гребневик образовывал скопления вертикальной протяженностью 6-18 м в нижней части оксиклина во все исследованные нами сезоны (Виноградов с соавт., 1987а, б; Флинт, наст. сб.). Нижняя граница вертикального распределения этого вида лежала на горизонтах с концентрацией растворенного кислорода $0,40-0,80 \text{ мл}\cdot\text{л}^{-1}$. В дневное время скопления *P. pileus* часто перекрывались верхней частью скоплений *C. helgolandicus*. Основной глубинный максимум концентрации гребневиков (до $15-25 \text{ экз}\cdot\text{м}^{-3}$) имел протяженность, как правило, 2-4 м по вертикали и был приурочен к самой нижней части скоплений животных. Ночью, когда особи, составляющие верхнюю часть скоплений *P. pileus*, мигриро-

вали в поверхностные слои, максимум концентрации гребневиков терял четкость, характер распределения гребневиков по вертикали становился более растянутым и равномерным.

Еще один вид, вносящий существенный вклад в формирование глубинных скоплений мезопланктона в Черном море, — хетогната *Sagitta setosa*. Область дневного обитания этого вида, как правило, имеет вертикальную протяженность 4–10 м и "лежит" на изооксигене 0,33–0,40 мл·л⁻¹ (Виноградов с соавт., 1987б; Флинт, наст. сб.). Максимальная численность *S. setosa* (до 100–200 экз·м⁻³), как правило, встречается при значениях растворенного кислорода 0,35–0,50 мл·л⁻¹. По вертикали скопления хетогнат перекрываются с нижней частью глубинного максимума *S. helgolandicus*, сформированного мигрирующей группой особей (Флинт, наст. сб.), и в значительной степени со скоплениями *P. elongatus*.

Заключение

Рассматривая детали вертикального распределения планктона в нижних слоях кислородной зоны Черного моря, формирующие их факторы и возможные формы взаимодействия между разными группами планктонных организмов, следует иметь в виду существенную особенность вертикальной структуры поля кислорода — наличие достаточно мощного субанаэробного слоя, разделяющего нижние горизонты оксиклина и воды, лежащие глубже верхней границы сероводорода (Скопинцев, 1973; Лукашев с соавт., 1987; Поярков, наст. сб.; Murray, 1988). Толщина этого слоя, как правило, составляет 20–50 м и лишь в крайне редких и недолговременных ситуациях может увеличиваться до 60–70 м или уменьшаться до 15–10 м и несколько менее. Количество растворенного кислорода в водах субанаэробного слоя колеблется в основном от 0,20 до 0,45 мл·л⁻¹, его концентрация с глубиной не убывает монотонно: постоянно отмечаются характерные инверсии, а вертикальные градиенты крайне малы (Поярков, наст. сб.). Специальные исследования планктонного комплекса субанаэробных вод (Моисеев, Мамаева, 1979; Зубков, наст. сб.; Сажин с соавт., 1990) позволяют говорить об этом слое, как о самостоятельном специфическом биотопе. Описанные выше скопления планктонных форм, широко распространенных в аэробной зоне у нижней границы оксиклина, приурочены к горизонтам с определенным содержанием растворенного в воде кислорода. Положение глубинных максимумов концентрации организмов в разных районах моря значительно отличается и в большинстве случаев составляет 100–175 м в зоне кругового черноморского течения у свала шельфа, в центрах антициклонических круговоротов и в зоне конвергенции против Крыма и 70–100 м — в центрах основных циклонических круговоротов. Для активных форм планктона, и прежде всего мезопланктонных животных, имеет место их скопление на своего рода "ложном дне", которое создается водами с низким уровнем содержания кислорода.

определенным для конкретных групп организмов. Подобное явление описано и для других районов Мирового океана, где существует глубокий дефицит кислорода в подповерхностных слоях воды: для прибрежных вод Британской Колумбии – А. Алдридж с соавт. (1984) и нами – для восточной части центральной и юго-восточной Пацифики. Наряду с этим в формировании тонкой структуры глубинных скоплений планктона определенную роль может играть вертикальное распределение плотности, значения которой у нижней границы оксиклина в Черном море приближаются к максимальным величинам для поверхностной 200-метровой толщи вод. В ходе отдельных наблюдений во время погружения ПОА происходило "зависание" аппарата в слоях максимумов концентрации организмов или у резких границ их скоплений. Для продолжения погружения требовалось придать ПОА дополнительную отрицательную плавучесть. Такое поведение ПОА маркирует слои относительно резкого возрастания плотности воды, которая в пределах указанных выше лимитирующих значений концентрации кислорода может влиять на вертикальную структуру глубинных скоплений некоторых групп планктона. Вертикальная структура поля плотности, вероятно, в большей степени влияет на формирование скоплений мелких пассивных планктонных организмов в нижней части оксиклина. Например, максимум обилия фитопланктона, связанный с этой зоной независимо от глубины его залегания, во всех исследованных районах моря был приурочен к узкому диапазону значений плотности воды со средней величиной порядка 15,7 усл. ед. (см. рис. 1, 2). Вероятно, определяющее влияние плотности воды на формирование глубинного максимума в распределении водорослей и приводит в некоторых случаях к его разобщению по вертикали со скоплениями зоопланктона.

Образование в зоне скопления мезопланктонных животных максимума концентрации заселенных бактериями детритных частиц и бактериальных агрегатов (которые встречались в исследованные периоды в вышележащей толще аэробной зоны и ниже – в субанаэробном слое – лишь единично), вероятнее всего, связано с экскреторной деятельностью мигрирующих копепод. Существование максимумов детрита, в частности фекалий, на больших глубинах в других районах Мирового океана многократно подтверждалось данными анализов содержимого седиментационных лотушек. Повышенная концентрация ассоциированных бактерий и детрита на глубинах скоплений зоопланктона может быть существенным источником пищи для гетеротрофного нано- и микропланктона и других организмов.

Воды субанаэробного слоя, лежащие между описанными скоплениями организмов и верхней границей зоны сосуществования кислорода и сероводорода, крайне обеднены планктоном по сравнению с водами в нижней части оксиклина. Этот слой населен специфической фауной: несколькими видами инфузорий, а также гетеротрофными жгутиконосцами, – адаптированной к низкому содержанию кислорода и частично к следовым

количеством сероводорода в воде (Моисеев, Мамаева, 1979; Зубков, 1989, наст. сб.). Лишь одна из этих форм - инфузория сем. *Mesodiniidae* - образует четкий максимум непосредственно у верхней границы "С-слоя", остальные - в 10-15 м выше нее.

Полученная картина вертикального распределения практически всех форм планктонной жизни в нижних слоях аэробной зоны позволяет оценить принципиальную возможность потребления продукции бактериального хемосинтеза на восстановленных соединениях серы (тионового хемосинтеза) и включения ее в трофическую сеть сообществ аэробных вод Черного моря. Область вертикального распространения нитевидных форм бактерий, предположительно ответственных за тионовый хемосинтез (Сорокин, 1982), практически не перекрывалась скоплениями зоопланктона в нижней части оксиклина ни в периоды устойчивой летней стратификации, ни во время интенсивной зимне-весенней конвекции (см. рис. 1, 2). Прямые измерения бактериальной продукции также показали, что вертикальная протяженность области тионового хемосинтеза над верхней границей "С-слоя" составляет не более 20 м (Нестеров с соавт., 1990). И количество тионовых бактерий, и интенсивность хемосинтеза с удалением от верхней границы "С-слоя" резко снижались. В некоторых случаях бактериальный хемосинтез на восстановленных соединениях серы выше верхней границы сероводорода вообще не был отмечен. Все это позволяет говорить об отсутствии сколько-нибудь значительного прямого потребления тионовых бактерий планктонными формами, населяющими нижнюю часть оксиклина и вышележащие воды. Продукция тионового хемосинтеза может потребляться в субанаэробном слое, лежащем непосредственно над верхней границей сероводорода, населяющими его специфическими формами нано- и микропланктона. Такая ситуация подробно описана Т. Фенчелем и Р. Ридлем (1970) для сообществ грунтов, где треть видов инфузорий, населяющих зону непосредственно над границей сероводорода, специализируется на питании бактериями. Исследования фауны субанаэробного слоя Черного моря не показали бактериального питания у доминирующих здесь жгутиконосцев, а эта форма, в свою очередь, была основным пищевым объектом двух из четырех обитающих здесь видов инфузорий (Зубков, 1989; Сажин с соавт., 1990). Все это не позволяет говорить о преимущественной ориентации фауны субанаэробной зоны на бактериальное питание. Кроме того, доля тионовой микрофлоры в сравнительно бедном бактериопланктоне субанаэробном слое составляет, как правило, не более 20% по численности и 50% по биомассе от общего количества микроорганизмов, что свидетельствует о невысоком значении тионовых бактерий в качестве пищевого объекта для населения этого слоя.

Как показали предыдущие и наши работы, количество планктона в субанаэробной зоне часто бывает крайне невелико, а распределение отдельных форм характеризуется жесткой структурированностью с узкими рас-

ходящимися по вертикали максимумами их концентрации (Моисеев, Мамаева, 1979; Виноградов с соавт., 1986; Зубков, 1989, наст. сб.). Область заселения специфическим нано- и микропланктоном субанаэробного слоя практически не перекрывается скоплениями зоопланктона в нижней части оксиклина. Все сказанное выше позволяет предполагать отсутствие сколько-нибудь эффективного биологического "лифта", обеспечивающего перенос продукции тионового хемосинтеза через субанаэробную зону к скоплениям зоопланктона в нижней части оксиклина и, прежде всего, к мигрирующим копеподам-фильтраторам. Именно с этим компонентом планктона может быть связана передача энергии тионового хемосинтеза к конечным звеньям пелагического сообщества аэробной зоны.

Гидрофизические возмущения, приводящие к вертикальному водообмену, не могут обеспечить существенный транспорт тионовых бактерий из "С-слоя" через вышележащие субанаэробные воды вплоть до нижних горизонтов оксиклина. Этот участок водной толщи характеризуется относительно высокой вертикальной устойчивостью (Назаретский, Поярков, 1980; Овчинников, устное сообщение). Равномерное распределение кислорода в субанаэробном слое не может служить однозначным доказательством интенсивного водообмена. Такое явление известно и для других, аналогичных по гидрохимической структуре, районов океана; в основе его формирования, вероятнее всего, лежат химические и биологические механизмы, но приемлемое их объяснение пока отсутствует (Okuda et al., 1974; Murray, 1988). Наличие жесткой структурированности в распределении по вертикали большинства планктонных форм, населяющих субанаэробный слой, существования резких экстремумов в структуре гидрохимических полей (в частности нитритов) в этой области пелагиали (Murray, 1988), подтверждает представление о вертикальной устойчивости вод в нижней части кислородной зоны.

Прямое потребление продукции тионового хемосинтеза зоопланктоном в нижней части оксиклина, в принципе, может происходить только при ситуациях, когда его скопления располагаются в непосредственной близости от верхней границы зоны сосуществования кислорода и сероводорода в области высокой концентрации тионовых бактерий или в случае, когда происходит вынос тионовой микрофлоры в аэробную зону в периоды аномальных перестроек циркуляции.

Приведенные выше материалы показывают, что продукция тионового хемосинтеза, уровень которой в Черном море может быть сопоставим с уровнем продукции автотрофного фитопланктона (Сорокин, 1982; Нестеров с соавт., 1990), не является сколько-нибудь существенным источником пищи для населения аэробной зоны. Это определяется, главным образом, особенностями структуры поля кислорода, а именно, наличием субанаэробного слоя, разделяющего область, где протекает хемосинтез на восстановленных соединениях серы, и скопления наиболее массовых потенциальных потребителей тионовой микрофлоры. Специфические адап-

тации у массовых форм планктонного населения, а также особенности пространственной и трофической структур сообществ, которые определяли бы интенсивное вовлечение продукции тионовых бактерий в трофические циклы, в Черном море не обнаружены. Это может быть связано как с относительной геологической молодостью современного биотопического облика бассейна, существование которого в его современном виде оценивается приблизительно в 8 тыс. лет (Сорокин, 1982), так и с тем, что эпипелагическая фауна, формирующая основу черноморского планктона, эволюционно устойчиво ориентирована на использование продукции фотосинтеза. Относительно непродолжительный с эволюционной точки зрения срок существования современной гидролого-гидрохимической структуры бассейна, очевидно, определяет и крайне малое разнообразие специфической пелагической фауны субанаэробной зоны и слоя сосуществования кислорода и сероводорода по сравнению с фауной аналогичных бистопов (серых и черных грунтов, соответственно) на литорали (Fenchel, Riedl, 1970). В Черном море она представлена лишь несколькими видами простейших – жгутиковыми и инфузориями (Зубков, 1989, наст. сб.).

Говоря об источниках энергии и новосинтезированного органического вещества, питающих пелагическое сообщество Черного моря, следует упомянуть о хемосинтезе на восстановленных соединениях азота. По существующим оценкам, суммарная продукция нитрифицирующих бактерий может превышать продукцию тионовых, область распространения нитрификаторов в пелагиали гораздо шире и часто охватывает значительную часть аэробной зоны (Нестеров с соавт., 1990). Пути использования этого источника и количественная оценка его роли в продукционных циклах – существенные вопросы, заслуживающие специального внимания.

Л и т е р а т у р а

- А р а ш к е в и ч Е.Г., К о с о б о к о в а К.Н. К вопросу о жизненной стратегии растительноядных копепод: физиология и биохимия //Океанология. 1988. Т. 28, вып. 4. С. 657–662.
- В е д е р н и к о в В.И. Первичная продукция и хлорофилл в Черном море весной 1988 г. //Изменчивость экосистемы Черного моря (Естественные и антропогенные факторы). М.: Наука, 1990 (в печати).
- В и н о г р а д о в М.Е., Ш у ш к и н а Э.А. Особенности вертикального распределения черноморского мезопланктона //Экосистемы пелагиали Черного моря. М.: Наука, 1980. С. 179–191.
- В и н о г р а д о в М.Е., Ш у ш к и н а Э.А. Оценка концентрации черноморских медуз, гребневиков, калянуса по наблюдениям из подводного аппарата "Аргус" //Океанология. 1982. Т. 22, № 3. С. 473–479.
- В и н о г р а д о в М.Е., Ф л и н т М.В., Н и к о л а е в а Г.Г. Вертикальное распределение мезопланктона в открытых районах Чер-

- ного моря в весенний сезон//Современное состояние экосистемы Черного моря. М.: Наука, 1987а. С. 144-161.
- Виноградов М.Е., Флинт М.В., Шушкина Э.А. Исследование вертикального распределения мезопланктона с использованием подводного обитаемого аппарата "Аргус"//Там же. С. 172-185.
- Виноградов М.Е., Шушкина Э.А., Флинт М.В. и др. Планктон нижних слоев кислородной зоны Черного моря//Океанология. 1986. Т. 26, вып. 2. С. 300-309.
- Зубков М.В. Микробиоценоз Черного моря в весенний период: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИО АН СССР. 1989. 25 с.
- Лукашев Ю.Ф., Гусарова А.Н., Налбандов Ю.Р. и др. Гидрохимическая структура вод 200-метрового слоя Черного моря //Современное состояние экосистемы Черного моря. М.: Наука, 1987. С. 13-28.
- Моисеев Е.В., Мамаева Н.В. Простейшие у верхней границы сероводородной зоны//Докл. АН СССР. 1979. Т. 248, № 2. С. 506-508.
- Назаретский Л.Н., Поярков С.Г. Гидрологические условия и особенности стратификации вод фотического слоя Черного моря//Экосистемы пелагиали Черного моря. М.: Наука, 1980. С. 7-20.
- Нестеров А.И., Намсараев Б.Б., Борзенков И.А. Процессы бактериального хемосинтеза в западном циклоническом круговороте Черного моря//Изменчивость экосистемы Черного моря (Естественные и антропогенные факторы). М.: Наука, 1990 (в печати).
- Сажин А.Ф., Зубков М.В., Драбкова В.Г. Бактериопланктон, гетеротрофный нано- и микробиоценоз нижних слоев кислородной зоны Черного моря//Изменчивость экосистемы Черного моря (Естественные и антропогенные факторы). М.: Наука, 1990 (в печати).
- Скопинец Б.А. Формирование современного химического состава вод Черного моря//Л.: Гидрометеоиздат, 1973. 336 с.
- Сорокин Ю.И. Черное море. М.: Наука, 1982. 217 с.
- Суханова И.Н., Георгиева Л.В., Микаэлян А.С. Пространственное распределение и временные изменения черноморского фитопланктона в период весеннего "цветения"//Исследование фитопланктона в системе мониторинга Балтики и других морей. М.: ГОИН, 1989 (в печати).
- Флинт М.В. Биологические и гидрохимические исследования пелагиали Черного моря в седьмом рейсе научно-исследовательского судна "Рифт" (21 сентября-10 ноября 1985 г.)//Океанология. 1987. Т. 22, вып. 2. С. 346-348.
- Allredge A.L., Robinson B.N., Fleminger A. et al. Direct sampling and in situ observation of a persistent copepod aggregation in the mesopelagic zone in the Santa Barbara Basin//Mar. Biol. 1984. Vol. 80, N 1. P. 75-82.

- F e n c h e l T.M., R i e d l R.J. The surfide system: a new biotic community anderneath the oxidized layer of marine sand bottoms// Ibid. 1970. Vol. 7, N 3. P. 255-268.
- M u r r a y J.W. Black Sea oceanographic expedition. Part 3. Cruise Summary report R/V "Knorr", Cruise N 134, Leg 10, 3-16 June, 1988. College of Ocean and Fish. Sci. Univ. of Washington, Seattle. Special Report N 108. 1988. 73 p.
- O k u d a T., B o n i l l a R.J., G a r c i a A.J. Algunas características bioquímicas en el agua de la fosa de Cariaco//Bol. Inst. oceanogr. Univ. Oriente. 1974. Vol. 13, N 1-2. P. 3-12.
- V i n o g r a d o v M.E., F l i n t M.V., S h u s h k i n a E.A. Vertical distribution of mesoplankton in thr open area of the Black Sea//Mar. Biol. 1985. Vol. 89, N 1. P. 95-107.

УДК 551.464(262.5)

ОСОБЕННОСТИ ВЕРТИКАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ
ВЗВЕШЕННОГО ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА
В ЭПИПЕЛАГИАЛИ ЧЕРНОГО МОРЯ
(май-июнь 1986 г.)

С.В. Востоков, Л.И. Коржикова

Структура вертикального распределения взвешенного органического вещества (C_{org}) в кислородной зоне Черного моря определяется рядом факторов, каждый из которых имеет свою сезонную цикличность. Среди них главную роль играют: биосинтез взвеси и ее перераспределение в результате деятельности планктонных организмов, накопление в зонах высоких градиентов плотности, вынос взвеси реками, перенос взвешенного вещества течениями и другие.

Специфика изучения органической взвеси в 8-м рейсе нис "Рифт" состояла в прицельном отборе проб с горизонтов, намеченных по результатам предварительного зондирования гидрофизических параметров и визуального наблюдения скоплений планктона и агрегатов взвеси с ПОА "Аргус". Последнее давало возможность достаточно точно очертить слои с экстремальным содержанием взвешенного вещества и планктона, обеспечивая оптимальный выбор горизонтов для взятия проб. Благодаря этому основной акцент в настоящем исследовании был поставлен на изучении структуры вертикального распределения органической взвеси, выяснении ее связи с градиентами гидрофизических параметров и особенностями распределения планктона.

© С.В. Востоков, Л.И. Коржикова, 1989.

Использованный материал был получен на шести станциях, расположенных в пределах основных гидрологических структур пелагиали Черного моря в мае-июне 1986 г. (координаты станций см. Ведерников, наст.сб.). Ст. 162 и 184 выполнены над континентальным склоном в зоне "свала глубин" напротив м. Мысхако (глуб. 640 м) и г. Бургас (глуб. 164 м) соответственно. Ст. 168 находится в средней части болгарского шельфа (глуб. 83 м). Точки наблюдений в открытом море намечены в соответствии со среднемноголетней картиной циркуляции для данного сезона следующим образом: ст. 181 - западный циклонический круговорот, ст.182 - зона конвергенции течений между западным и восточным циклоническими круговоротами, ст. 186 - восточный циклонический круговорот. Гидрологическая структура и положение верхней границы сероводородного слоя (90-105 м) (Полярков, наст. сб.) свидетельствуют о том, что ст. 181 и 186 действительно находятся в центральных областях циклонических круговоротов. Ст. 182, по-видимому, смещена относительно положения зоны конвергенции на момент наших исследований, однако, повторяет точки наблюдений предшествующих лет в конвергенции между восточным и западным круговоротами.

Пробы воды для определения количества органической взвеси и планктона в кислородном слое отбирали 32-литровым батометром с 12-18 горизонтов, разливали в полиэтиленовые канистры и фильтровали на стекловолоконистые фильтры фирмы Whatman GF/C при разрежении 0,2-0,3 атм. Вода, поступающая на фильтрацию, проходила через нейлоновое сито с размером пор 200 мкм, установленное в начале полиэтиленового шланга, соединяющего пробу и фильтродержатель. Таким образом обеспечивалась мягкая префильтрация, препятствующая попаданию на фильтр крупных частиц и минимально разрушающая организмы живого планктона. Предварительная проверка способности стекловолоконистых фильтров задерживать организмы микропланктона показала, что дисперсные бактерии проходят через фильтр практически полностью, а автотрофный пикопланктон размером 0,8-1,0 мкм задерживался на 70-80%. На основании полученных результатов при учете компонентного состава $C_{орг}$ в измеренную величину были введены соответствующие поправки. При этом мы считали, что бактерии, находящиеся в органических агрегатах, населяющие частицы взвеси, а также бактериальные нити, полностью задерживаются при фильтрации.

Объем воды, прошедшей через фильтр с диаметром фильтрующей поверхности 45 мм, составлял 5-20 л в зависимости от концентрации взвешенного вещества в пробе. Для удаления растворимых хлоридов морской воды через фильтр с осажденной взвесью пропускали 10 мл раствора сульфата натрия (приготовленного из расчета 20 г Na_2SO_4 на 1000 мл дистиллированной воды). Далее фильтры высушивали при температуре 40-50°C в течение 30 мин и хранили до анализа в эксикаторе с силикагелем при

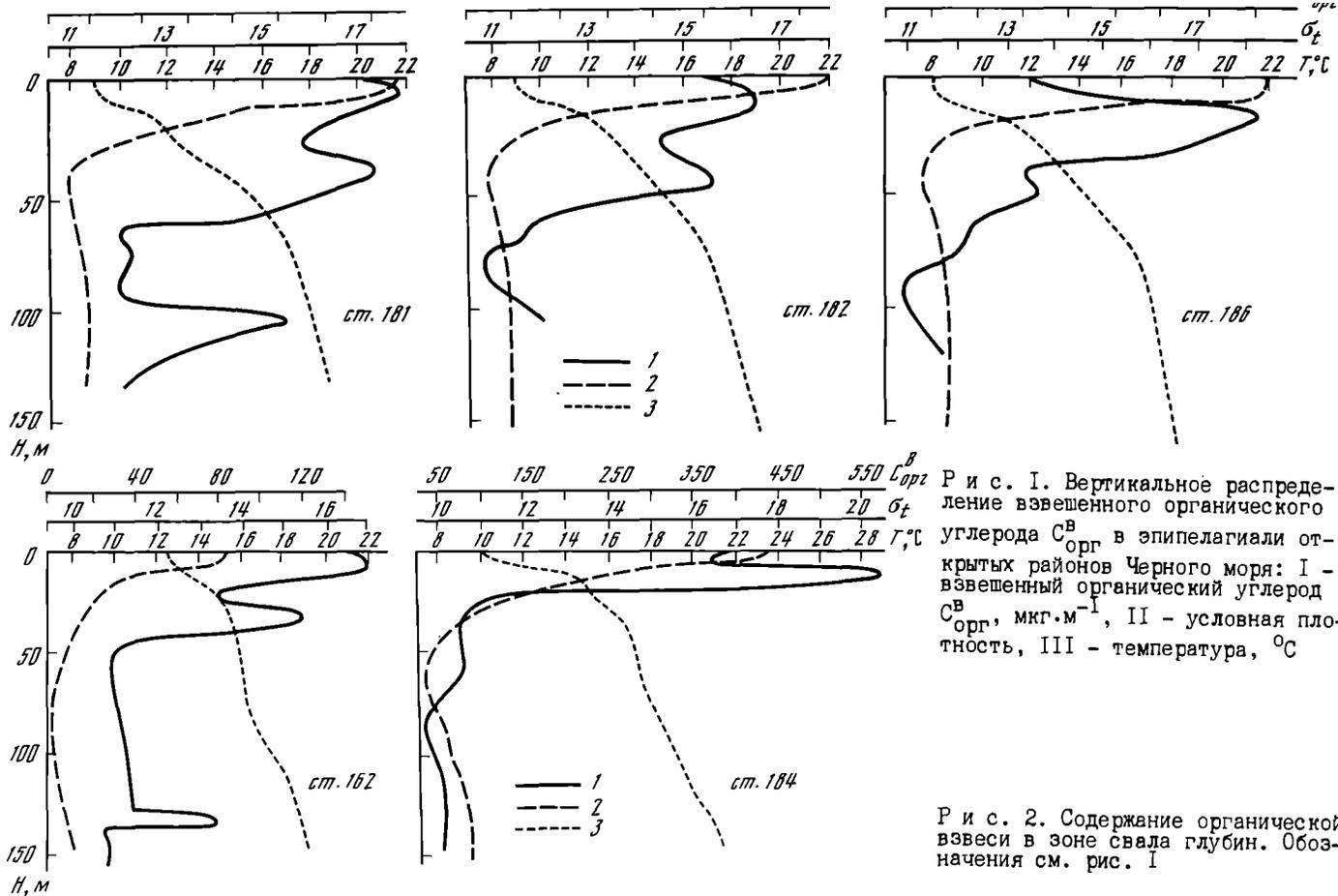
температуре $0 \pm 2^\circ\text{C}$. Определение количества взвешенного органического углерода на фильтрах выполнено в условиях береговой лаборатории с применением CHN - автоанализатора чешского производства. Для этого 1/8 или 1/16 часть фильтра помещали в лодочки из алюминиевой фольги предварительно очищенные посредством 6-часовой экстракции ацетоном марки ч.д.а. Сжигание происходило при температуре 900°C в токе инертного газа - гелия в присутствии катализатора, приготовленного на основе Ag_2MnO_4 . Время одного анализа составляло 10-12 мин. Калибровку прибора выполняли по набору веществ с известным содержанием органического углерода. Для контроля сжигали 1/8 или 1/16 часть чистого прокаленного фильтра. Природная взвесь всегда содержит некоторое количество карбонатов, окисление которых при температуре 900°C до CO_2 может приводить к завышению определяемой величины $\text{C}_{\text{орг}}^{\text{B}}$. Существующий метод освобождения взвеси от карбонатов промыванием фильтров слабым раствором HCl и дистиллированной водой (Филиппов, 1980) приводит к потере части органического вещества взвеси. Это заметно по убыли органического азота в обработанных пробах. Суммарный эффект данной процедуры выражался в 10-20%-ном снижении измеряемой величины, что в среднем незначительно превышает естественный разброс величин. Поэтому в дальнейшем нами использованы величины углерода, полученные без обработки материала раствором соляной кислоты.

При сравнении суммарного содержания $\text{C}_{\text{орг}}^{\text{B}}$ и углерода отдельных компонентов планктона их сырые биомассы переведены в органический углерод согласно (Востоков, Ведерников, 1987).

Результаты

Профили вертикального распределения взвешенного органического углерода $\text{C}_{\text{орг}}^{\text{B}}$ в кислородном слое открытых и прибрежных вод Черного моря показаны на рис. 1, 2, на которые нанесены также данные С.Г. Полякова по температуре и плотности вод. Для открытых районов характерны структуры с тремя четко выраженными максимумами: приповерхностным (5-15 м), промежуточным (40-50 м) и глубинным (105-110 м). Для всех станций в период исследований приповерхностный максимум является главным. Его положение на шкале глубин изменяется при переходе от западной халистазы к восточной с 5 до 15 м. Концентрация $\text{C}_{\text{орг}}^{\text{B}}$ в приповерхностном максимуме при этом возрастает от 150 до 175 $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-3}$. На ст. 182 содержание $\text{C}_{\text{орг}}^{\text{B}}$ в поверхностном слое не превышает 120 $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-3}$.

Промежуточный максимум органической взвеси с концентрациями 140, 100 и 90 $\text{mgC}\cdot\text{m}^{-3}$ отмечается на горизонтах 40-50 м вслед за падением содержания $\text{C}_{\text{орг}}^{\text{B}}$ в слое 20-40 м. Глубина залегания промежуточного максимума $\text{C}_{\text{орг}}^{\text{B}}$ незначительно изменяется в различных районах открытого моря, что может указывать на единство условий его образования. На глубинах более 50 м происходит резкое падение концентрации $\text{C}_{\text{орг}}^{\text{B}}$ до



20–30 мгС·м⁻³ и менее. Наиболее обедненными взвешенным органическим веществом оказались слои 60–90 м (ст. 181), 60–100 м (ст. 182) и 90–110 м (ст. 186).

Увеличение содержания органической взвеси на глубинах 100–125 м, отмеченное на всех станциях открытого моря, образует глубинный максимум $C_{\text{орг}}^B$. Для него характерно 3–4-кратное возрастание концентраций взвешенного органического углерода по сравнению с вышележащим слоем минимума $C_{\text{орг}}^B$. В подстилающих водах сероводородной зоны, судя по ст. 181, происходит снижение концентрации $C_{\text{орг}}^B$ до значений, соответствующих минимуму органической взвеси. Описанная картина вертикального распределения $C_{\text{орг}}^B$ отличается устойчивостью при переходе от восточного к западному циклоническому круговороту. Она повторяется и на ст. 182, расположенной, по-видимому, на периферии одного из круговоротов.

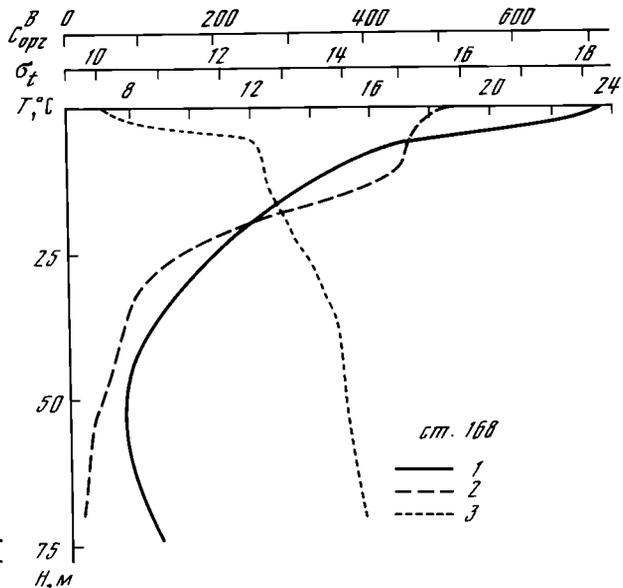
В районе свала глубин (глуб. 640 м) у м. Мыскако (вблизи Новороссийска) отмечены те же черты вертикального распределения органической взвеси, что и в открытом море. Однако промежуточный максимум $C_{\text{орг}}^B$ находится здесь ближе к поверхности (30 м), а глубинный – ниже (130 м), чем в халистазах (см. рис. 2).

У внешней кромки болгарского шельфа наблюдается иная картина. Максимум органической взвеси располагается у поверхности, а промежуточный и глубинный максимумы отсутствуют. Содержание $C_{\text{орг}}^B$ в поверхностном слое примерно в 3 раза превышает таковое в открытом море. В узком слое 0–25 м происходит резкое падение концентрации взвешенного органического вещества от 600 до 100 мгС·м⁻³. Далее, до сероводородной зоны наблюдались колебания величин $C_{\text{орг}}^B$ с глубиной в пределах 25–75 мгС·м⁻³. Аналогичная структура распределения отмечена на ст. 168 в средней части болгарского шельфа. Единственное отличие заключалось в более высоком уровне концентраций $C_{\text{орг}}^B$ во всей водной толще (рис. 3).

Обсуждение

Формирование вертикального распределения взвешенного органического вещества на акватории моря происходит под влиянием ряда биотических и абиотических факторов. Среди них главную роль играют сезонные изменения гидрологической структуры, определяющие стратификацию вод и пространственную динамику продукционных процессов.

Наши исследования происходили в условиях формирующегося сезонного пикноклина, верхняя граница которого изменялась в пределах 2–7 м, нижняя – от 35 до 50 м (Полярков, наст. сб.). Именно к этому интервалу глубин приурочены приповерхностный и промежуточный максимумы органического вещества (см. рис. 1, 2). Отметим, что ни на одной станции в открытом море абсолютный максимум $C_{\text{орг}}^B$ не наблюдался на поверхности, а всегда был связан с верхней границей сезонного пикноклина. Ана-



Р и с. 3. Распределение органического углерода взвеси в толще вод болгарского шельфа. Обозначения см. рис. 1

лиз компонентного состава $C_{\text{орг}}^B$ показал, что в зоне приповерхностного максимума органическая взвесь состояла в основном из детрита. В живом веществе здесь заключалась 18–25% органической взвеси. Это ниже средних значений для поверхностного 30-метрового слоя открытых вод (таблица). В целом для открытых районов роль живого планктона в $C_{\text{орг}}^B$ изменялась от 17 до 35%, что примерно соответствует величинам, наблюдавшимся в этот период ранее (Востоков, 1987а). Вклад фитопланктона в органическую взвесь составлял при этом 10–20% $C_{\text{орг}}^B$.

Значительное преобладание мертвого вещества взвеси в верхней части слоя скачка плотности свидетельствует о "пассивной" природе приповерхностного максимума $C_{\text{орг}}^B$, образовавшегося в результате накопления планктонного детрита в сезонном пикноклине.

Промежуточный максимум $C_{\text{орг}}^B$ находился в нижней части сезонного пикноклина. На всех станциях открытого моря его положение приурочено к холодному промежуточному слою. Анализ вертикального распределения планктонных водорослей (Ратькова, наст. сб.) показал, что на этих горизонтах существуют мощные скопления крупных диатомей *Nitzschia delicatissima*, доминирующих в биомассе фитопланктона. Из сравнения профилей вертикального распределения $C_{\text{орг}}^B$ и биомассы фитопланктона следует, что в открытых водах промежуточный максимум органической взвеси формировался всецело за счет развития диатомового комплекса водорослей в зоне температурного минимума. В данном случае развитие фитопланктона происходило в обедненной взвесью зимней воде, а накопление детрита за счет отмирания организмов планктона было выражено слабее,

Т а б л и ц а

Вертикальное изменение роли основных компонентов живого планктона и детрита в органической взвеси в кислородной зоне моря (средневзвешенные данные)

Район	Слой	Фитопланктон, %	Зоопланктон и простейшие, %	Бактерии, %	Детрит, %
Открытые воды	0-30	13,0	7,0	10,0	70,0
	30-60	25,0	9,0	8,0	58,0
	60-90	6,0	7,0	14,0	73,0
	90-120	2,5	6,0	13,5	78,0
Свал глубин, Болгария	0-30	28,0	6,5	7,5	58,0
	30-60	6,0	7,0	9,0	78,0
	60-90	2,5	6,5	7,0	84,0
	90-120	1,5	7,5	7,0	84,0
Свал глубин, м. Мысхако	0-30	15,0	12,0	8,0	65,0
	30-60	25,0	7,5	11,5	56,0
	60-90	8,0	7,5	15,5	69,0
	90-120	4,5	6,5	13,0	76,0
Воды болгарского шельфа	0-10	30,0	9,0	13,0	48,0
	10-30	12,0	14,0	12,0	62,0
	30-70	3,0	8,0	11,0	78,0

чем у поверхности. Поэтому углерод живого фитопланктона составлял здесь значительную часть (20-35%) суммарного углерода взвеси, повышая роль живого вещества на некоторых горизонтах до 40-45% $C_{орг}^B$. Наибольшим образом эта закономерность выражена на ст. 181, 182. Высокая роль живой фракции в органической взвеси характерна для начального этапа сезонного накопления $C_{орг}^B$ в кислородном слое моря и обычно наблюдается в период весенних цветений вод фитопланктоном. В этом смысле незначительное накопление детрита в слое промежуточного максимума $C_{орг}^B$ и высокая роль фитопланктона свидетельствуют о его недавнем происхождении. Аналогичный вывод можно сделать и в отношении самого скопления диатомовых водорослей, формирующих максимум $C_{орг}^B$ в нижней части пикноклина. В восточном круговороте (ст. 186) промежуточный максимум взвешенного углерода выражен слабее, а слой скопления диатомей, обнаруженный во время погружения ПОА "Аргус", при отборе батометрических проб, по-видимому, был пропущен. В среднем для слоя 30-60 м роль фитопланктона составила в открытых водах 25% $C_{орг}^B$ (см. таблицу), что почти вдвое превышало соответствующее значение для поверхностных горизонтов и средние величины для слоя фотосинтеза, наблюдаемые ранее (Востоков, 19876).

Как уже отмечалось, глубинный максимум органической взвеси проявляется на всех морских станциях, а также в зоне свала глубин у мыса Мысхако (ст. 162). На этих станциях исследования охватили всю кислородную толщу и верхний (5–20 м) слой сероводородной зоны. Положение глубинного максимума $C_{\text{орг}}^B$ в эпипелагиали различается по районам, однако, оно везде связано со слесом сосуществования кислорода и сероводорода. Наиболее глубокое залегание слоя повышенной концентрации органической взвеси на ст. 162 (130 м) соответствует наибольшей толщине кислородной зоны в опускающихся водах основного черноморского антициклонического течения. Значительного увеличения биомасс и роли живых компонент, входящих в состав $C_{\text{орг}}^B$, в слое глубинного максимума не наблюдалось (см. таблицу). Над зоной сосуществования были отмечены необычайно мощные скопления крупного зоопланктона (Флинт, наст. сб.). Глубинный максимум $C_{\text{орг}}^B$, как правило, подстилал эти скопления и, вероятно, формировался частично из мертвого вещества (фекальные пеллеты, остатки мертвых ракообразных и др.), продуцируемого зоопланктоном. Образованию глубинного слоя повышенного содержания взвеси, возможно, способствовали и градиенты в поле плотности, которые отмечались в этих горизонтах при погружении и подъеме ПОА "Аргус", но не фиксировались зондирующей аппаратурой.

Плотностная структура вод в нижней части кислородной зоны неоднократно рассматривалась в литературе в качестве основного фактора, влияющего на образование глубинного слоя взвеси (Неуймин, 1970). Прицельные отборы проб батометром, прикрепленным к погружаемому прозрачному (Сорокин, 1982), показали преобладание детритной фракции (в основном фекальных пеллетов и мертвых водорослей) во взвеси из глубинного максимума. Однако авторы не связывали глубинный слой аккумуляции органической взвеси со скоплениями зоопланктона над зоной сосуществования кислорода и сероводорода.

В прибрежных водах наблюдались иные особенности вертикального распределения $C_{\text{орг}}^B$, нежели в открытых водах. Ст. 162 оказалась наиболее приближенной по форме распределения $C_{\text{орг}}^B$ к открытым водам, с той лишь разницей, что промежуточный максимум органической взвеси не был здесь связан с развитием диатомовых в пределах ХПС, а формировался за счет развития нано- и пикофитопланктона в нижней части ликноклина. На прибрежных станциях болгарского сектора – ст. 184 (глуб. 164 м) и 168 (глуб. 83 м) – глубинные и промежуточные максимумы отсутствовали. Заметно, что у внешней кромки шельфа при переходе от открытых к шельфовым водам (ст. 184) намечился поверхностный максимум $C_{\text{орг}}^B$, имевший однако второстепенное значение. В середине шельфа он играл уже главную роль, определяя вертикальное распределение $C_{\text{орг}}^B$. Наблюдаемая перестройка вертикального распределения, ведущая к образованию структуры с резким поверхностным максимумом, отмечалась ранее при переходе от открытых районов моря к прибрежным (Востоков, 1987б). Она соответствовала изменению вертикальной стра-

тификации фотосинтеза от мезотрофных к более богатым – эвтрофным водам, которая выражалась в смещении максимума первичной продукции к поверхности. По-видимому, в наших исследованиях наблюдалась аналогичная ситуация. Нельзя не отметить, что пассивному накоплению взвеси в поверхностном слое шельфовых вод способствовал резкий пикноклин, препятствующий выносу образовавшегося детрита за пределы поверхностного слоя. Накопление мертвого вещества взвеси в слое скачка плотности обычно приводит к снижению доли живой компоненты (Востоков, 1987а, б). Тем не менее роль живого вещества в поверхностном максимуме органической взвеси шельфовых вод велика и достигает 55%, в среднем для слоя 0–10 м – 52%. Роль живого планктона в общей массе $C_{\text{орг}}^{\text{B}}$ неодинаково изменяется по вертикали на исследованной акватории. В открытых районах моря и в зоне свала глубин (м. Мысхако) наибольший вклад живой биомассы был отмечен в слое промежуточного максимума $C_{\text{орг}}^{\text{B}}$ и соответствовал скоплениям диатомовых (открытое море) и нанофитопланктона (ст. 162). У берегов Болгарии, как и в зоне свала, так и на шельфе роль живой фракции была максимальна у поверхности, снижаясь с глубиной примерно в 2,5 раза. Причем изменение биомассы фитопланктона по вертикали определяло практически все экстремумы в соотношении живой и неживой компонент органической взвеси. Роль бактерий в $C_{\text{орг}}^{\text{B}}$ незначительно возрастала с глубиной в открытых водах и, наоборот, снижалась в прибрежных. Различие также заключалось и в том, что в центральных районах моря высокая роль микрофлоры наблюдалась в глубинных слоях эпипелагиали с низким содержанием $C_{\text{орг}}^{\text{B}}$, а в шельфовых водах – у поверхности, где концентрации $C_{\text{орг}}^{\text{B}}$ были максимальными. Осредненный по слоям состав органического вещества взвеси приведен в таблице.

Таким образом, рассмотрены основные закономерности вертикального распределения взвешенного органического вещества в эпипелагиали моря в поздневесенний период. Прицельный отбор проб по результатам предварительного зондирования гидрофизических параметров, определение границ кислородной зоны и визуальных наблюдений из ПОА "Аргус" обеспечивал точную привязку экстремумов органической взвеси к градиентам физических и химических характеристик среды, скоплениям фито- и зоопланктона. Благодаря этому показано, что приповерхностный $C_{\text{орг}}^{\text{B}}$ в открытых водах повсеместно связан с верхней частью слоя скачка плотности и формируется, главным образом, в результате накопления планктонного детрита. Промежуточный максимум определяется развитием диатомового фитопланктона в пределах холодного промежуточного слоя. Само его существование, высокая роль вещества водорослей в $C_{\text{орг}}^{\text{B}}$ и стабильность связи с ХПС являются одной из примечательных особенностей вертикального распределения органической взвеси в весенне-летний период. Исследования также показали, что соотношение углерода фитопланктона и взвеси содержит информацию о природе и времени образования экстремумов $C_{\text{орг}}^{\text{B}}$.

Глубинный максимум $C_{\text{орг}}^B$ подстилает мощные скопления зоопланктона над слоем сосуществования кислорода и сероводорода. Он образуется в результате накопления детрита, опустившегося из верхних горизонтов, и взвеси, продуцируемой в скоплениях зоопланктона.

В прибрежных водах болгарского сектора промежуточные глубинные максимумы отсутствуют. Главную роль здесь играет поверхностный слой высоких концентраций, образующийся в зоне наибольших градиентов плотности за счет интенсивного биосинтеза органической взвеси автотрофным планктоном.

Авторы выражают признательность С.Г. Пояркову, Т.Н. Ратьковой, А.Ф. Сажину, А.И. Копылову и М.В. Флинту за предоставленную возможность использовать первичные данные по гидрологии, распределению биомасс отдельных групп планктона, материалы визуальных наблюдений с ПОА "Аргус" и благодарят В.И. Ведерникова за полезное обсуждение результатов.

Л и т е р а т у р а

- В о с т о к о в С.В. Взвешенное органическое вещество в открытых водах Черного моря весной 1984 г. // Современное состояние экосистемы Черного моря. М.: Наука, 1987а. С. 59–67.
- В о с т о к о в С.В. Живое и неживое вещество органической взвеси прибрежных вод Болгарии и прилежащих районов моря // Там же. 1987б. С. 68–77.
- В о с т о к о в С.В., В е д е р н и к о в В.И. Живое и неживое вещество органической взвеси в эвфотическом слое эпипелагиали океана // Океанология. 1988. Т. 28. № 1. С. 133–138.
- Н е у й м и н Г.Г. Стабильный глубоководный слой взвеси в Черном море // Морские гидрофизические исследования. Севастополь: МГИ АН УССР, 1970. № 1(47). С. 178–191.
- С о р о к и н Ю.И. Черное море. М.: Наука, 1982. 216 с.
- Ф и л и п п о в В.С. Взвешенный органический углерод в водах аэробной зоны Черного моря // Экосистемы пелагиали Черного моря. М.: Наука, 1980. С. 62–64.

УДК 551.464(262.5)

СОДЕРЖАНИЕ БЕЛКОВ И ЛИПИДОВ ВО ВЗВЕШЕННОМ ВЕЩЕСТВЕ ЧЕРНОГО МОРЯ (май–июнь 1986 года)

С.В. Востоков

Количество и состав органического вещества в море определяются интенсивностью процессов синтеза и деструкции, протекающих в морских экосистемах. Взвешенное органическое вещество (ВОВ), представленное

живым планктоном и мертвой фракцией (детритом) – наиболее лабильная часть органического вещества морей и океанов. Состав живой и детритной компонент ВОВ и соотношения между ними могут существенно изменяться в пространстве и времени (Востоков, Ведерников, 1988). Эти изменения отражаются как в динамике соотношений основных биогенных элементов органической взвеси, так, вероятно, и в ее биохимическом составе.

Настоящая работа имеет поисковый характер и направлена на изучение пространственной динамики концентраций белков, липидов и углеводов взвеси, выяснение ее связи с изменением количества и состава взвешенного органического вещества и планктона в районах с различными продукционными условиями.

Материал и методы

Материал был получен в 8-м рейсе нис "Рифт" в мае-июне 1986 г. на шести станциях. Ст. 181, 182 расположены в открытой части Черного моря, ст. 162, 184 – в зоне свала глубин у м. Мысхако и побережья Болгарии, ст. 164, 168 – в средней и мелководной областях болгарского шельфа (координаты станций см. Ведерников, наст. сб.). Пробы воды отбирали 32-литровым полихлорвиниловым батометром с 10-12 горизонтов, намеченных по результатам предварительного зондирования вертикальных профилей температуры и солености и визуальных наблюдений за распределением планктона и взвеси с ПОА "Аргус". Воду разливали в 10-литровые полиэтиленовые канистры и фильтровали на стекловолоконистые фильтры марки Whatman GF/C при разрежении 0,2-0,3 атм. Фильтры перед употреблением прокаливали при температуре 420-450°C в течение 4 ч.

Вода перед фильтрацией проходила через нейлоновое сито (диаметр пор 200 мкм), установленное в начале полиэтиленового шланга, по которому проба поступала из канистры в фильтровальную воронку. Скорость прохождения воды через сито при этом была равна скорости фильтрации. Таким образом обеспечивалась мягкая префильтрация, минимально разрушающая живые организмы планктона.

Объем воды, прошедшей через фильтр диаметром 45 мм, составлял от 5 до 20 л. Половина фильтра со взвесью сразу после снятия с воронки использовалась для приготовления гомогенатов взвеси, которые довели до объема 5 мл дистиллированной водой, тщательно перемешивали и разливали по 2 мл в 10-миллилитровые пенициллиновые склянки, предварительно обработанные горячей хромовой смесью.

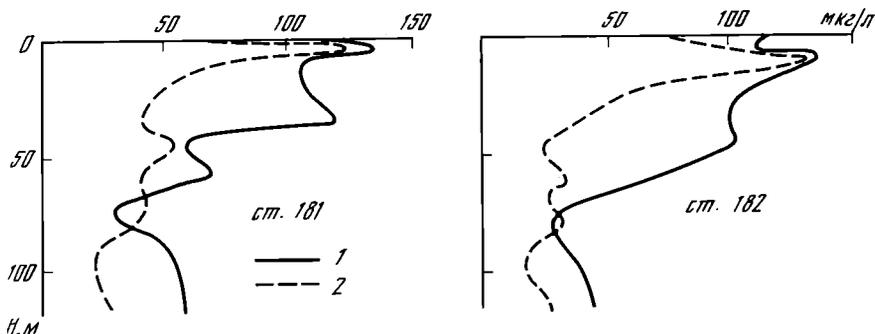
К аликвоте, предназначенной для определения белка, добавляли 0,6 мл 0,1N щелочи (KOH), склянку герметично закрывали полиэтиленовой пробкой и после тщательного перемешивания в течение 10 мин хранили в холодильнике. Во второй аликвоте проводили экстракцию липид-

ной фракции органического вещества, для чего в склянку с гомогенатом добавляли 3 мл реактива Фолча (хлороформ:метанол = 2:1) и интенсивно встряхивали в течение 15 мин. Экстракты хранили до анализа в холодильнике. Для контроля аналогичные операции были проделаны с гомогенатом из чистого фильтра. Оставшаяся часть пробы на отдельных станциях была использована для определения углеводов.

В экспедиционных условиях определения проводили сразу после отбора проб и приготовления гомогенатов с применением L-триптофанового реактива (Агатова, 1983). Определение количества белков и липидов выполнено в лаборатории на берегу. Для анализа белковой фракции использован метод Лоури в модификации Агатовой (Агатова, 1983). Определение липидов в экстрактах выполнено с фосфованилиновым реактивом. Фотометрирование окрашенных растворов проводили на спектрофотометре СФ-26. Подробно методические процедуры описаны в руководстве (Агатова, 1983).

Результаты и обсуждение

Вертикальное распределение белковой и липидной фракции ВОВ в открытых районах моря показано на рис. 1. В целом распределение белков



Р и с. 1. Вертикальное распределение белковой и липидной фракций органической взвеси в открытых водах моря

1 - содержание белка во взвеси, $\text{мкг} \cdot \text{л}^{-1}$; 2 - содержание липидов, $\text{мкг} \cdot \text{л}^{-1}$

и липидов в кислородной зоне имеет те же тенденции, что и распределение органической взвеси, выраженной в единицах углерода $\text{C}_{\text{орг}}^{\text{в}}$. В большей степени это относится к белковым соединениям, вертикальные профили которых в большинстве случаев имеют те же экстремумы, что и $\text{C}_{\text{орг}}^{\text{в}}$. Наиболее характерные из них - это максимумы в поверхностном 55-метровом слое и в зоне сосуществования кислорода и сероводорода (см. рис. 1). Концентрация белков взвеси в открытых районах моря из-

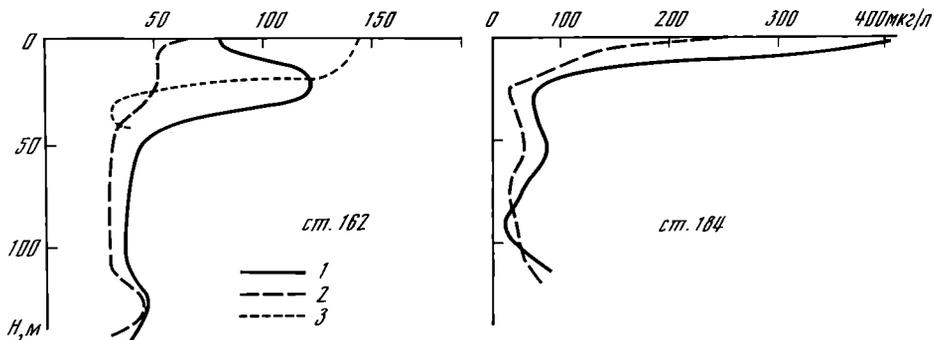
менялась от $160-180 \text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$ в приповерхностном максимуме, до $40-60 \text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$ - под слоем скачка плотности. В более глубоких слоях кислородной зоны содержание белка колебалось от 30 до $80 \text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$.

Вертикальные профили липидной фракции органической взвеси несколько отличались от распределения белковых соединений. Так, в западной халистазе и на ст. 182 приповерхностные максимумы липидов совпадали с таковыми для белка. Затем в слое 10-50 м происходило сильное расхождение профилей данных компонентов за счет снижения концентрации липидов до $25-40 \text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$. В более глубоких горизонтах концентрации белков и липидов сближались, совершая несвязанные колебания в пределах значений от 20 до $80 \text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$.

Таким образом, для поверхностного слоя 50 м на ст. 181 и 182 характерно значительное преобладание белковых соединений во взвеси. Исключение составляет узкий максимум липидов у верхней границы слоя скачка плотности, где содержание липидной фракции приближалось к концентрации белка и составляло $125-135 \text{ мкг}\cdot\text{л}^{-1}$. Он соответствует абсолютному максимуму взвешенного органического вещества, образованному за счет накопления детрита в верхней части сезонного пикноклина (Востоков, Коржикова, наст. сб.). В нижней части пикноклина в пределах холодного промежуточного слоя (40-55 м), где формируется промежуточный максимум органической взвеси, отмечено значительное преобладание белковой фракции. Органическая взвесь состоит здесь, главным образом, из вещества диатомовых водорослей и характеризуется необычайно высокой долей живого планктона (до $45\% C_{\text{орг}}^{\text{B}}$).

Однако резкое падение концентраций липидов и таким образом увеличение роли белковых соединений заметно уже в средней части пикноклина - на глубинах 15-20 м, где доля живого планктона не так высока, как в промежуточном максимуме органической взвеси. На глубинах 60-100 м, для которых характерны минимальные величины $C_{\text{орг}}^{\text{B}}$, преобладание белковой фракции над липидной незначительно (рис. 1). На горизонтах 75 м (ст. 181) и 80 м (ст. 182) содержание липидов превышает количество белковых соединений. Повсеместно в данных слоях наблюдали мощные скопления крупного рачкового зоопланктона (Флинт, наст. сб.). Однако ввиду несинхронного отбора зоопланктонных и биохимических проб установить связь высокой роли липидов в слое минимума органической взвеси со скоплениями определенных видов зоопланктона крайне затруднительно.

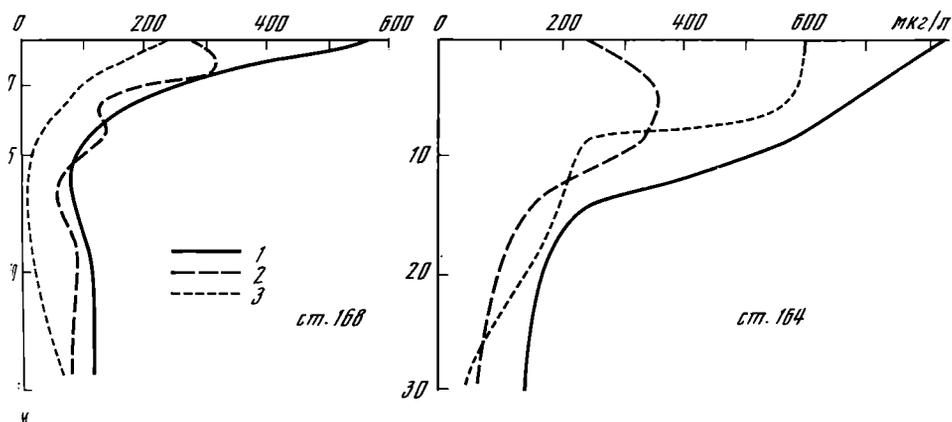
В зоне свала глубин у внешней кромки болгарского шельфа абсолютные (ст. 184) концентрации белков и липидов примерно вдвое выше, чем в открытых водах. В вертикальном распределении наблюдаются те же закономерности, что и в открытом море. Преобладание белковой фракции над липидной отмечено по всему кислородному слою, за исключением узкого слоя с центром на горизонте 90 м (рис. 2), где содержание органического вещества взвеси было минимальным.



Р и с. 2. Содержание белков, липидов и углеводов во взвешенном органическом веществе в зоне свала глубин

1 - содержание белка во взвеси, $\text{мкг}\cdot\text{л}^{-1}$; 2 - содержание липидов, $\text{мкг}\cdot\text{л}^{-1}$; 3 - содержание углеводов, $\text{мкг}\cdot\text{л}^{-1}$

Воды болгарского шельфа отличались еще более высоким содержанием белков и липидов во взвешенном веществе (рис. 3). Концентрация бел-



Р и с. 3. Распределение основных химических компонентов органической взвеси в водах болгарского шельфа

Обозначения см. рис. 2

ковых соединений в поверхностных горизонтах составляла 600–840, а липидов – 300–350 $\text{мкг}\cdot\text{л}^{-1}$. Аналогично открытым водам практически во всей толще здесь наблюдалось преобладание белковой фракции органического вещества. Наиболее ярко оно прослеживалось на самой мелководной станции 164 (см. рис. 3). При различном соотношении белков и липидов на обеих станциях наблюдалась общая закономерность: наибольшее расхождение профилей вертикального распределения белков и липидов

приурочено к поверхности, т.е. к зоне максимального содержания взвешенной органики. Так, на ст. 168 можно отметить 2-кратное преобладание соединений белковой природы, а на ст. 164 – почти 4-кратное. Отметим, что в прибрежных водах наибольшая роль живого вещества (главным образом фитопланктона, наногетеротрофов и бактерий) приурочена именно к поверхности и совпадает с максимальными значениями $C_{\text{орг}}^B$.

Содержание углеводоподобных соединений определено на трех станциях: 162, 168 и 164 (см. рис. 2, 3). В зоне свала глубин (ст. 162) углеводы преобладали во взвешенном органическом веществе поверхностного слоя 10 м, играя определяющую роль в формировании приповерхностного максимума $C_{\text{орг}}^B$. Их содержание резко убывало с глубиной от 130 на поверхности до 30 мкг·л⁻¹ на горизонте 30 м. Количество и роль углеводов в органическом веществе взвеси шельфовых вод существенно изменялись на исследованной акватории. На рис. 3 видно, что в глубоководной части шельфа (ст. 168) углеводы имеют подчиненное значение в составе взвешенного органического вещества. На мелководной станции, особенно в слое максимума взвеси и фитопланктона, роль углеводов возрастает. Причем увеличению концентрации белков в поверхностном слое в 1,3 раза соответствует 3-кратное возрастание концентрации углеводов. Таким образом, при переходе к мелководной части шельфа наряду с возрастанием абсолютных концентраций органической взвеси происходит перераспределение между ее биохимическими компонентами, направленное на возрастание роли углеводоподобных и белковых соединений. По-видимому, это связано с изменениями в составе органической взвеси и структуре популяций планктона. Заметным явлением, отличающим структуру планктона на ст. 168 и 164, служит более чем 2-кратное возрастание биомасс мелких перидиней *Euxyiaella cordata* (Ратькова, наст. сб.) и одноклеточного гетеротрофного нанопланктона (Копылов, наст. сб.).

Содержание основных химических компонент органической взвеси и соотношения между ними, осредненные по характерным слоям эпипелагиали, приведены в таблице. Данные свидетельствуют о ведущей роли белковых фракций по сравнению с другими компонентами взвешенного органического вещества. Исключение составляет лишь ст. 162, где поверхностный максимум органической взвеси образован большей частью за счет углеводов. Преобладание белковой фракции неодинаково выражено по вертикали (см. таблицу). В наибольшей степени оно выражено в слоях с высокой долей живого вещества и не всегда совпадает с максимумом взвешенной органики. Так, в открытых водах в слое максимальных концентраций $C_{\text{орг}}^B$, образованном за счет накопления детрита в верхней части пикноклина (Востоков, Коржикова, наст. сб.), преобладание белков минимально (см. рис. 1, таблицу). Это проявляется и в соотношении белков (Б) и липидов (Л) взвеси. Из таблицы видно, что Б:Л в открытых водах максимально в слое промежуточного минимума $C_{\text{орг}}^B$ и минимально

Т а б л и ц а

Содержание белков (Б), липидов (Л) и углеводов (У)
во взвешенном веществе Черного моря

Район, станция	Слой	ВОВ, мкг·л ⁻¹ =2хС ^В орг	Б, мкг·л ⁻¹ (%)	Л, мкг·л ⁻¹ (%)	У, мкг·л ⁻¹ (%)	Б,Л,У	Б:Л
Открытые воды, т. 181, 182	0-20	250	115	93	-	-	1,22
	20-60	190	95	42	-	-	2,25
	60-100	75	40	28	-	-	1,40
Зона свала глубин, т. 162 м. Мысхако	0-20	235	95(35)	50(18)	105(39)	275	1,86
	20-60	200	100(55)	40(22)	40(22)	180	2,25
	60-100	75	30	30	-	-	1,00
Болгарские воды, зона свала глубин, т. 184	0-20	800	330	150	-	-	2,20
	20-60	170	85	65	-	-	1,32
	60-100	130	70	60	-	-	1,16
Глубоководная часть болгарского шельфа, ст. 168	0-15	900	350(45)	250(32)	180(23)	780	1,32
	15-30	320	130(46)	100(36)	50(18)	280	1,15
	30-60	240	95(45)	80(38)	35(17)	210	1,12
Мелководная часть болгарского шельфа, ст. 164	0-10	1300	650(46)	320(22)	450(22)	1420	2,03
	10-30	500	220(44)	135(27)	150(30)	505	1,62

у верхней границы пикноклина. В эвтрофицированных водах Болгарии соотношение Б:Л было наибольшим у поверхности и снижалось от слоя к слою с увеличением глубин (см. таблицу), следуя за изменением роли живого планктона в С^Ворг.

Концентрация и роль углеводов во взвеси болгарского шельфа также снижались с глубиной и значительно различались в глубоководной (ст. 168) и мелководной (ст. 164) частях шельфа. На мелководье содержание и вклад углеводов в органическую взвесь резко возрастали по сравнению с мористой частью шельфа. Особенно это сказывалось в поверхностном слое, где были отмечены наибольшие изменения абсолютных концентраций органической взвеси и фитопланктона.

Литературные данные по биохимическому составу органической взвеси Черного моря крайне немногочисленны и различаются по применяемым методам сбора и анализа взвеси. Среди них заслуживают особого внимания работы по углеводам планктона (Виноградова, 1964) и суммарной взвеси (Стариков, Яблокова, 1972), исследования связанных аминокислот взвешенного органического вещества (Старикова, Коржикова, 1969, 1972). Эти работы показали, что роль углеводов снижается от 23-25,3% в сухом веществе тотального планктона до 20% - в органическом веществе взвеси. Анализ обширных литературных данных (Витюк, 1983) свидетельствует, что доля углеводов в составе органического вещества морей и океанов падает от планктонных водорослей (27,8-60,6%) через тоталь-

ный планктон (32-41,8%) к суммарному взвешенному веществу (14-34,9%). Даже при различии в методах определения нами получены близкие величины доли углеводов (15-39%), а пределы колебаний абсолютных концентраций в зоне свала глубин (30-140 $\text{мкг}\cdot\text{л}^{-1}$) примерно соответствуют данным Стариковой и Яблоковой (15,6-121 $\text{мкг}\cdot\text{л}^{-1}$) для открытого моря. Согласно опубликованным материалам Стариковой и Коржиковой (1969), общая сумма аминокислот, продуктов кислотного гидролиза белковых соединений и взвеси в районе Геленджика составила 19,8-108,2 $\text{мкг}\cdot\text{л}^{-1}$, в то время как измеренное нами содержание белков взвеси в этом районе составило 38-120 $\text{мкг}\cdot\text{л}^{-1}$.

Для сравнения биохимического состава органического вещества взвеси можно привести результаты измерений А.И. Агатовой с соавт. (Agatova et al., 1986), выполненные в прибрежных водах Японского моря теми же методами, что и наши наблюдения при том же уровне концентраций $C_{\text{орг}}^{\text{B}}$. Соотношение белков, углеводов и липидов составило в процентах от их суммы 47:31:22 и незначительно отличалось от величин, полученных нами в Черном море - 45:28:27. Наряду с преобладанием белковой фракции во взвешенном органическом веществе Черного моря и определяющей ролью белков в формировании пространственных экстремумов $C_{\text{орг}}^{\text{B}}$ в поздневесенний период отмечались существенные изменения биохимического состава взвеси как по вертикали, так и в зависимости от положения станции на акватории. Так, в открытых водах отмечено, что снижение доли живого планктона в органической взвеси в целом приводит к снижению роли белка и повышению роли липидов и наоборот. Эта закономерность может проявляться как в слое максимума $C_{\text{орг}}^{\text{B}}$ у поверхности, так и в зоне минимальных концентраций на глубинах 60-90 м. Рост биомасс водорослей и наногетеротрофов при переходе от глубоководной к мелководной части болгарского шельфа отражается в увеличении количества и роли углеводов в составе органического вещества взвеси.

Таким образом, попытка установить связь пространственной динамики биохимических компонент взвешенного органического вещества с изменениями структуры планктона и состава взвеси показала, что в целом эта связь существует, однако она неоднозначно определена в разных районах эпипелагиали моря и, по-видимому, опосредована специфическими условиями формирования органического вещества в каждом конкретном регионе.

Дальнейшее изучение зависимости биохимического состава взвешенного органического вещества от структуры планктона, интенсивности продукционных процессов, особенностей накопления и деструкции органического вещества взвеси в экосистемах на различной стадии зрелости представляет несомненный интерес и может служить основой для создания биохимических методов оценки состояния морских экосистем.

Автор выражает признательность А.И. Агатовой за полезное обсуждение результатов.

Л и т е р а т у р а

- А г а т о в а А.И. Рекомендации по определению биохимического состава различных форм органического вещества в морских водах//М.: ВНИРО, 1983. 34 с.
- В и н о г р а д о в а З.А. Некоторые биохимические аспекты сравнительного изучения планктона Черного, Азовского и Каспийского морей//Океанология. 1964. Т. 14, вып. 2. С. 232-242.
- В и т ю к Д.Н. Взвешенное вещество и его биогенные компоненты//Киев: Наук. думка, 1983. 210 с.
- В о с т о к о в С.В., В е д е р н и к о в В.И. Живое и неживое вещество органической взвеси в эвфотическом слое эпипелагиали океана//Океанология. 1988. Т. 28. № 1. С. 133-138.
- С т а р и к о в а Н.Д., К о р ж и к о в а Л.И. Аминокислоты в Черном море//Океанология. 1969. Т. 9, вып. 4. С. 124-132.
- С т а р и к о в а Н.Д., К о р ж и к о в а Л.И. Содержание и состав аминокислот в воде, взвеси, осадках и грунтовых растворах Черного моря//Геохимия. 1972. № 2. С. 230-239.
- С т а р и к о в а Н.Д., Я б л о к о в а О.Г. Углеводы в Черном море//Океанология. 1972. Т. 12, вып. 3. С. 431-436.
- А г а т о в а А.И., А н д р е е в а Н.М., К у ч е р у а в е н - к о А.В. et al. Transformation of organic matter in areas inhabited by natural and artificially cultured populations of marine invertebrates in the Bay of Pos'et (Sea of Japan)//Aquaculture. 1986. Vol. 53. P. 49-66.

ABSTRACT

The results of the Black Sea ecosystem investigations conducted during fall 1985 and spring 1986 in 7-th and 8-th cruise of R/V "Rift" are stated. "Argus" submersible and a wide set of particular modern methods were used for analys of quantitative distribution of hydrochemical parameters and major components of planktonic communities: phytoplankton, bacterioplankton, heterotrophic nanoplankton, microplankton (particularily ciliates), mezoplankton and jelly-fishes. Special attention was fixed on the investigations of hydrochemical fields and plankton communities structure in the lower layers of oxygen zone adjoining sulfide zone. Possibility of bacterial hemosynthesis production consumption in the plankton communities of aerobic waters is discussed.

СО Д Е Р Ж А Н И Е

М.Е. Виноградов, М.В. Флинт. Основные направления исследований экосистемы открытых районов Черного моря в 7-м и 8-м рейсах нис "Рифт"	3
С.Г. Поярков. Особенности гидрохимической структуры вод в связи с их стратификацией	10
С.Г. Поярков. Изучение зоны сосуществования кислорода и сероводорода: гидрохимические аспекты	23
Т.Н. Ратькова. Фитопланктон открытой части Черного моря	38
А.С. Микаэлян, В.И. Ведерников. Фракционирование фитопланктона: проблемы и возможности	53
В.И. Ведерников. Первичная продукция и хлорофилл в Черном море в летне-осенний период	65
В.И. Ведерников, А.С. Микаэлян. Структурно-функциональные характеристики разных размерных групп фитопланктона Черного моря	84
Т.Н. Ратькова, А.И. Копылов, А.Ф. Сажин, М.В. Флинт. Скопление диатомовых водорослей <i>Nitzschia</i> spp. в холодном промежуточном слое Черного моря	105
И.Н. Мицкевич, А.Ф. Сажин. Сравнительные определения численности морского бактериопланктона методом Разумова и с помощью эпифлуоресцентной микроскопии	117
А.Ф. Сажин, А.И. Копылов. Бактериопланктон кислородной зоны открытой части Черного моря	122
А.И. Копылов, А.Ф. Сажин, Гетеротрофный нанопланктон аэробной зоны Черного моря	139
А.И. Копылов. Инфузории кислородной зоны Черного моря	156
М.В. Зубков. Инфузории зоны сосуществования кислорода и сероводорода	172
А.И. Копылов, А.Ф. Сажин. Скорость размножения и продукция гетеротрофного нанопланктона в открытых районах Черного моря	180
М.В. Флинт. Вертикальное распределение массовых видов мезопланктона в связи со структурой поля кислорода	187
М.В. Флинт, С.Г. Поярков. Структура придонных скоплений мезо- и макропланктона над внешней частью шельфа	213
М.В. Флинт, Г.Н. Арнаутов, Э.А. Щукина. Количественное распределение медуз аурелий	222
М.В. Флинт, А.И. Копылов, С.Г. Поярков, Т.Н. Ратькова, А.Ф. Сажин. Вертикальное распределение планктона в нижних слоях кислородной зоны Черного моря и его связь с процессами бактериального хемосинтеза	233
С.В. Востоков, Л.И. Коржикова. Особенности вертикального распределения взвешенного органического вещества в эпипелагиали Черного моря (май-июнь 1986 года).....	246
С.В. Востоков. Содержание белков и липидов во взвешенном веществе Черного моря (май-июнь 1986 года)	255

C O N T E N T S

M.E.Vinogradov, M.V.Flint. The main aspects of the Black Sea open areas ecosystem investigations in the 7-th and 8-th cruises of R/V "Rift"	3
S.G.Poyarkov. The features of the hydrochemical structure of-water mass in connection with its stratification	10
S.G.Poyarkov. Investigation of oxygen and sulfid coexistense zone: hydrochemical aspects	23
T.N.Rat'kova. The phytoplankton of the open areas of the Black Sea	38
A.S.Mikaelyan, V I.Vedernikov. Fractionating of phytoplankton: problems and possibilities	53
V.I.Vedernikov. Primary production and chlorophyll in the Black Sea in summer and fall	65
V.I.Vedernikov, A.S.Mikaelyan. Structural and functional characters of the different size groups of the Black Sea phytoplankton	84
T.N.Rat'kova, A.I.Kopylov, A.F.Sazhin, M.V.Flint. Accumulation of diatoms <i>Nitzschia</i> spp. in the cold intermediate layer of the Black Sea	105
I.N.Mitzkevich, A.F.Sazhin. Comparative identifications of marine bacterioplankton quantity by Rasumov method and with the help of epifluorescence microscopy	117
A.F.Sazhin, A.I.Kopylov. Bacterioplankton in the oxygen zone of the Black Sea open area	122
A.I.Kopylov, A.F.Sazhin. Heterotrophic nanoplankton in the oxygen zone of the Black Sea	139
A I.Kopylov. Ciliates of the oxygen zone of the Black Sea ...	156
M.V.Zubkov. Ciliates of the oxygen-sulfide coexistense zone ..	172
A.I.Kopylov, A.F.Sazhin. Reproduction rate and production of heterotrophic nanoplankton in the open areas of the Black Sea	180
M.V.Flint. Vertical distribution of the mass mesoplankton species in connection with the oxygen field structure	187
M.V.Flint, S.G.Poyarkov. The structure of nearbottom meso- and macroplankton accumulations upon the external part of the shelf	213
M.V.Flint, G.N.Arnautov, E.A.Shushkina. Quantitative distribution of jelly-fish <i>Aurelia</i>	222
M.V.Flint, A I.Kopylov, S.G.Poyarkov, T.N.Rat'kova, A.F.Sazhin. Vertical distribution of plankton in the lower layers of the Black Sea oxygen zone and its connection with the bacterial chemosynthesis	233
S.V.Vostokov, L.I.Korzhikova. Distribution of particulated organic matter in epipelagic zone of the Black Sea (May-June 1986)	246
S.V.Vostokov. Protein and lipid content in the particulated organic matter in the Black Sea (May-June 1986)	255