

УДК: 574.52(262.5.05)

ВЛИЯНИЕ ИЗМЕНЧИВОСТИ СОДЕРЖАНИЯ БИОГЕННЫХ ВЕЩЕСТВ НА ОБИЛИЕ ФИТОПЛАНКТОНА ТИЛИГУЛЬСКОГО ЛИМАНА В ВЕСЕННЕ-ЛЕТНИЙ ПЕРИОД

Зотов А. Б., Богатова Ю. И.

Влияние изменчивости содержания биогенных веществ на обилие фитопланктона Тилигульского лимана в весенне-летний период. — А. Б. Зотов, Ю. И. Богатова — Анализ межгодовой и межсезонной изменчивости содержания биогенных веществ Тилигульского лимана в весенне-летний период позволил выявить факторы, определявшие вариабельность численности и биомассы сообществ фитопланктона. Межгодовая изменчивость биомассы в 2001-2003 и 2005-2006 гг. регулировалась изменчивостью содержания соединений азота, а численности — соединений фосфора. Статистически значимое снижение биомассы фитопланктона в 2002-2003 гг. было обусловлено достоверным снижением содержания органических соединений азота. Значимое уменьшение численности в 2001-2002 гг., определялось морфологической перестройкой сообщества (повышение среднего объема клеток фитопланктона, снижением их удельной поверхности) и сопровождало возрастание соотношения N : P, вызванное падением концентраций соединений фосфора. Межсезонные изменения биомассы фитопланктона были значимы в 2002, 2003, 2010 и 2011 гг. Весенне-летнее снижение биомассы определялось уменьшением концентрации минерального (в 2002 г.) и органического (в 2003 г.) фосфора.

Ключевые слова: фитопланктон, биогенные вещества, соотношение N : P, Тилигульский лиман.

Адрес: Одесский филиал Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского НАН Украины, ул. Пушкинская 37, 65011 Одесса, Украина, e-mail: zotovab@ukr.net

Influence of the variability of organic matter content on phytoplankton abundance of the Tiligulskiy liman during the spring-summer period. — A. B. Zotov, Yu. I. Bogatova — Analyses of the interannual and seasonal variability of nutrient content of the Tiligulskiy liman in the spring-summer period have helped to reveal the factors that determine the fluctuations of the cell number and biomass of the phytoplankton communities. Interannual fluctuations of the cell number and biomass in 2001-2003 and 2005-2006 were related with those of nitrogen and phosphorus compounds respectively. Statistically significant reduction of the phytoplankton biomass during the period 2002-2003 was determined by the corresponding reduction of the levels of nitrogen organic compounds. Significant reduction of the cell number in 2001-2002 was determined by the morphological reorganisation of the community (increase in the phytoplankton cells average volume and decrease in their specific surface area). These changes were connected with the increase in the N:P ratio as the result of the reduction of the concentrations of the compounds of phosphorus. The spring-summer variability of the phytoplankton biomass was significant in 2002, 2003, 2010 and 2011. Seasonal reduction of the biomass was determined by the reduction of content of the mineral (in 2002) and organic phosphorus (in 2003).

Key words: phytoplankton, nutrient, N : P ratio, Tiligulskiy liman.

Address: Institute of Biology of Southern Seas, Odessa branch, National Academy of Sciences of Ukraine, 37, Pushkinskaya St., Odessa, 270125, Ukraine, e-mail: zotovab@ukr.net

Введение

Тилигульский лиман – самый глубоководный и протяжённый лиман северного Причерноморья (рис. 1). Его глубины достигают 19-21 м, длина – 68 км, средняя ширина – 2,5 км, площадь водной поверхности – около 150 км², площадь водосбора – 5420 км². Северная часть лимана подвержена опресняющему воздействию р. Тилигул (длина – 173 км, площадь бассейна – 3550 км²). Южная часть, отделенная от моря широкой (3,5 км) пересыпью, периодически соединяется с ним через обловно-запускной канал, расход воды в котором варьирует от 1·10⁵ до 1,5·10⁶ м³ в сутки.

Об экологическом и рекреационном значении Тилигульского лимана свидетельствует его внесение в международный список Рамсарской конвенции о защите водно-болотных угодий. На берегах лимана основан региональный ландшафтный парк, площадью 26000 км². В Тилигульском лимане находятся значительные (до 15,8 тыс. тонн) запасы лечебных магниевонариевых грязей.

Экосистема Тилигульского лимана характеризуется относительно высокой, по сравнению с другими лиманами северного Причерноморья, устойчивостью к воздействию антропогенных факторов. Это определяется

морфометрическими характеристиками водоема, тесно связанными со скоростью протекающих в нем процессов. Так, величина V/S (соотношение объема и площади водного зеркала) Тилигульского лимана (12,5) максимальна для лиманов северного Причерноморья [12].

Однако в наиболее критический для экосистемы лимана летний период, фактор «экологической устойчивости» – значительная глубина, становится фактором развития заморных явлений. Это связано со стагнацией в центральной и южной котловинах, возникающей после формирования термоклина на глубинах > 10 м. Распространение водных масс вдоль продольной оси лимана также затруднено. Причины – «ячеистый» характер циркуляции вод, формируемой множеством вихревых образований при отсутствии вдольбереговых течений. Вследствие этого водообмен с морем мало влияет на экологические условия центральной и северной частей лимана [13].

Сезонная изменчивость гидрохимического режима лимана определяется комплексом гидрологических и продукционно-деструкционных процессов, а также количеством поступающих с урбанизированной водосборной площади минеральных и органических веществ [12]. Особенность лимана – низкие концентрации минеральных соединений азота и высокое содержание соединений фосфора [2, 3, 12]. Это определяет низкие значения соотношения N : P. Органическая форма азота составляет более 90 % в балансе этого элемента в лимане. За счет ее деструкции происходит обеспечение экосистемы водоема минеральными соединениями азота, необходимыми для формирования первичной продукции фитопланктоном.

После опубликования работы [9], в которой анализируется состав и сезонная изменчивость фитопланктона в 1980-1983 гг., его исследования в Тилигульском лимане немногочисленны и ограничиваются данными по доминирующим комплексам видов, их обилию, продукционным характеристикам водоема [12]. Однако в предыдущее десятилетие участились случаи нарушения природного баланса экосистемы Тилигульского лимана, что можно связать как с усилением антропогенного воздействия, так и с климатическими факторами. Об усилении эвтрофикации лимана свидетельствуют локальные заморы рыб в летние сезоны 1999, 2000, 2001, 2006, 2007 гг. На серьезную угрозу природным ресурсам лимана указывает массовая гибель рыбы аномально жарким летом 2010 г., вызванная массовым развитием фитопланктона. Это определяет актуальность исследования факторов, регулирующих изменчивость фитопланктона в период активной весенне-летней вегетации.

Целью работы является: а) анализ величины и характера межгодовой и межсезонной (весенне-летней) изменчивости содержания биогенных

веществ и показателей обилия сообществ фитопланктона Тилигульского лимана; б) анализ влияния изменчивости биогенных веществ на обилие фитопланктона Тилигульского лимана в период активной вегетации.

Материалы и методы

Анализируются результаты исследований фитопланктона и гидрохимических показателей Тилигульского лимана (рис. 1), проводившихся в весенне-летний период.

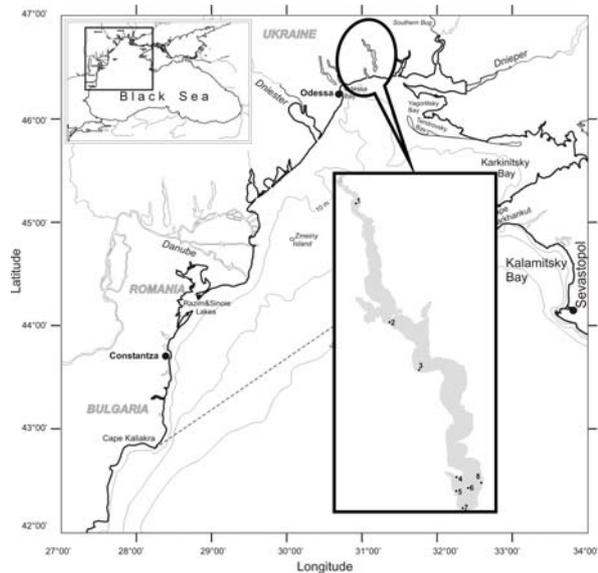


Рис. 1. Схема станций отбора проб в Тилигульском лимане

Fig. 1. Sampling scheme in the Tiligulskiy liman

Синхронный отбор проб фитопланктона и биогенных веществ проводился в 2001-2003, 2005 и 2006 гг. в поверхностном слое воды. Результаты исследований межсезонной изменчивости фитопланктона Тилигульского лимана в 2010 и 2011 гг. используются для анализа реакции структуры фитопланктона на аномальные климатические воздействия. Использованы результаты обработки 99 гидрохимических проб и 81-й пробы фитопланктона.

При анализе гидрохимического режима Тилигульского лимана использовались следующие показатели: растворенное органическое вещество (POB); растворенные минеральные ($N_{\text{МИН}} = \text{NH}_4^+ + \text{NO}_2^- + \text{NO}_3^-$) и органические ($N_{\text{ОРГ}}$) формы азота; минеральные (PO_4^{3-}) и органические ($P_{\text{ОРГ}}$) формы фосфора; кремний (Si). Анализ проб воды проводили стандартными гидрохимическими методами [7, 11, 15] после фильтрации через мембранные фильтры с размером пор 0,45 мкм.

Пробы фитопланктона отбирались в поверхностном слое воды (0,5 м), фиксировались 4 % раствором формалина и сгущались осадочным методом [14]. Определение

таксономического состава и количественных показателей фитопланктона производилось в капле, объемом 0,05 мл, при увеличении 40·10 и 40·7. Подсчет клеток осуществлялся в двух повторностях.

При измерении морфометрических параметров клетки, в зависимости от сложности ее формы, фиксировались от 1 до 7 линейных параметров. На основании измерения линейных параметров клеток, в пробах фитопланктона выделялись группы одноразмерных клеток. Количество клеток фитопланктона в капле (0,05 мл) для различных групп одноразмерных клеток варьировало от 1 до нескольких тысяч (при «цветении» воды). Значения объема ($V_{кл}$) и площади поверхности ($S_{кл}$) клеток фитопланктона рассчитывались методом «объемной полноты» [5]. Значения показателей численности (N_c), биомассы (B_c) и удельной поверхности ($(S/W)_c$) сообществ фитопланктона рассчитывались по стандартной методике [8].

Для определения статистической значимости межгодовой изменчивости биогенных веществ и показателей фитопланктона использовался однофакторный анализ (Fisher's least significant difference procedure). Статистический анализ проводился с использованием программы STATGRAPHICS Plus 5.0.

Результаты

Межгодовая изменчивость гидрохимических параметров и обилия сообществ фитопланктона Тилигульского лимана в весенне-летний период.

Межгодовая изменчивость гидрохимических параметров. Анализ межгодовой изменчивости различных гидрохимических показателей позволил выявить периоды, характеризующиеся статистически достоверными отличиями (рис. 2).

Наиболее стабильным было содержание минеральных форм азота, для которых не выявлено достоверной межгодовой изменчивости (рис. 2, а).

Концентрации органического азота достоверно снижались в 2002-2003 гг., для остальных последовательных пар лет значимая изменчивость не выявлена (рис. 2, б). В 2001-2002 гг. выявлено достоверное уменьшение концентраций как минеральных, так и органических форм фосфора (рис. 2, в, г). В остальные годы содержание этих веществ достоверно не варьировало, за исключением 2002-2003 гг., характеризовавшихся значимым снижением PO_4^{3-} (рис. 2, в). В 2002-2003 гг. наблюдалось также резкое снижение содержания кремния (рис. 2, д). Изменчивость растворенного органического вещества характеризовалась

значимым возрастанием в 2001-2002 гг. (рис. 2, е).

Межгодовая изменчивость фитопланктона. Межгодовая изменчивость численности и биомассы сообществ фитопланктона Тилигульского лимана характеризовалась стабильностью для большинства последовательных пар лет. Исключение составило достоверное снижение биомассы в 2002-2003 гг. (рис. 3 а). В 2001 г. величина численности достоверно превышала значения данного показателя для остальных анализируемых лет (рис. 3 б).

Межсезонная изменчивость гидрохимических параметров и обилия сообществ фитопланктона Тилигульского лимана в весенне-летний период.

Межсезонная изменчивость гидрохимических параметров. Анализ характера весенне-летней изменчивости различных гидрохимических показателей Тилигульского лимана не выявил общей закономерности, связанной с более высоким содержанием веществ в один из сезонов. В различные годы максимальные концентрации приходились как на весенний, так и на летний сезон (рис. 4).

В весенний период 2001 г. в водах Тилигульского лимана было выявлено максимальное за исследуемый период содержание как минеральных, так и органических соединений азота и фосфора. Среднесезонные значения для минеральных форм составили соответственно $62,9 \text{ мкгN} \cdot \text{дм}^{-3}$ и $716,5 \text{ мкгP} \cdot \text{дм}^{-3}$, для органических форм – $4865,0 \text{ мкгN} \cdot \text{дм}^{-3}$ и $2651,9 \text{ мкгP} \cdot \text{дм}^{-3}$ (рис. 4 а, б, в, г). Наиболее значительными были отличия в содержании фосфора, концентрации минеральных форм которого в 1,7 раз, а органических – в 11,9 раз превышали среднесезонные величины этих показателей в водах лимана (рис. 4, в, г). Летом 2001 г. произошло резкое снижение концентраций различных форм азота и фосфора. Содержание минерального азота в этот период было минимальным для периода исследований, а минерального фосфора – превышало только сезонный минимум, зафиксированный летом 2003 г., когда это вещество в водах лимана было почти полностью исчерпано.

В отличие от соединений азота и фосфора, весенне-летняя изменчивость содержания растворенного органического вещества и кремния в Тилигульском лимане не характеризовалась выраженными сезонными пиками и спадами, за исключением лета 2002 г., когда наблюдались максимальные значения этих показателей (рис. 4, д, е).

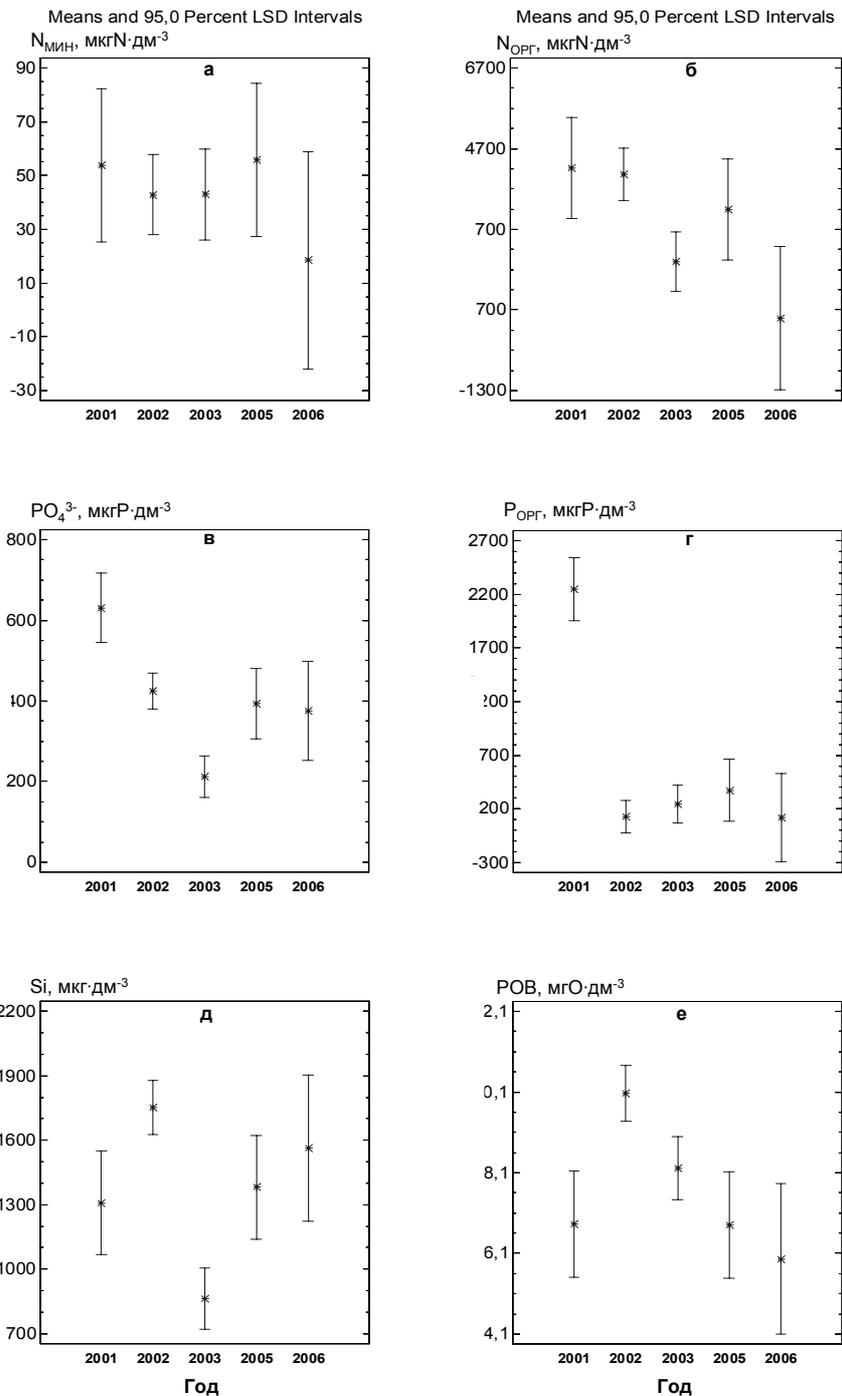


Рис. 2. Межгодовая изменчивость содержания минеральных (а) и органических (б) соединений азота, минеральных (в) и органических (г) соединений фосфора, кремния (д) и растворенного органического вещества (е) в Тилигульском лимане в весенне-летний период

Fig. 2. Interannual variability of mineral (а) and organic (б) compounds of nitrogen, mineral (в) and organic (г) compounds of phosphorus, silicon (д) and dissolved organic matter (е) content in Tiligulskiy liman during the spring-summer period

Анализ уровня весенне-летней изменчивости различных гидрохимических параметров Тилигульского лимана позволил выявить значимые межсезонные отличия их содержания в различные годы (табл. 1). Минеральный фосфор достоверно варьировал от весны к лету в 2001,

2002 и 2003 гг., органический фосфор и минеральный азот – в 2003 г., органический азот – в 2003 и 2005 гг. Межсезонная изменчивость кремния значима в 2002 г., а растворенного органического вещества – в 2002 и 2003 гг. (табл. 1).

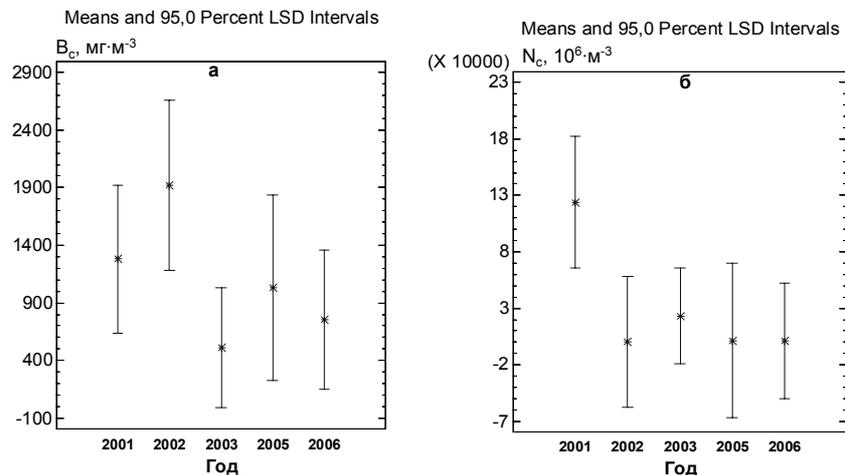


Рис. 3. Межгодовая изменчивость биомассы (а) и численности (б) сообществ фитопланктона Тилигульского лимана в весенне-летний период

Fig. 3. Interannual variability of biomass (a) and quantity (б) of the phytoplankton communities of the Tiligulskiy liman during the spring-summer period

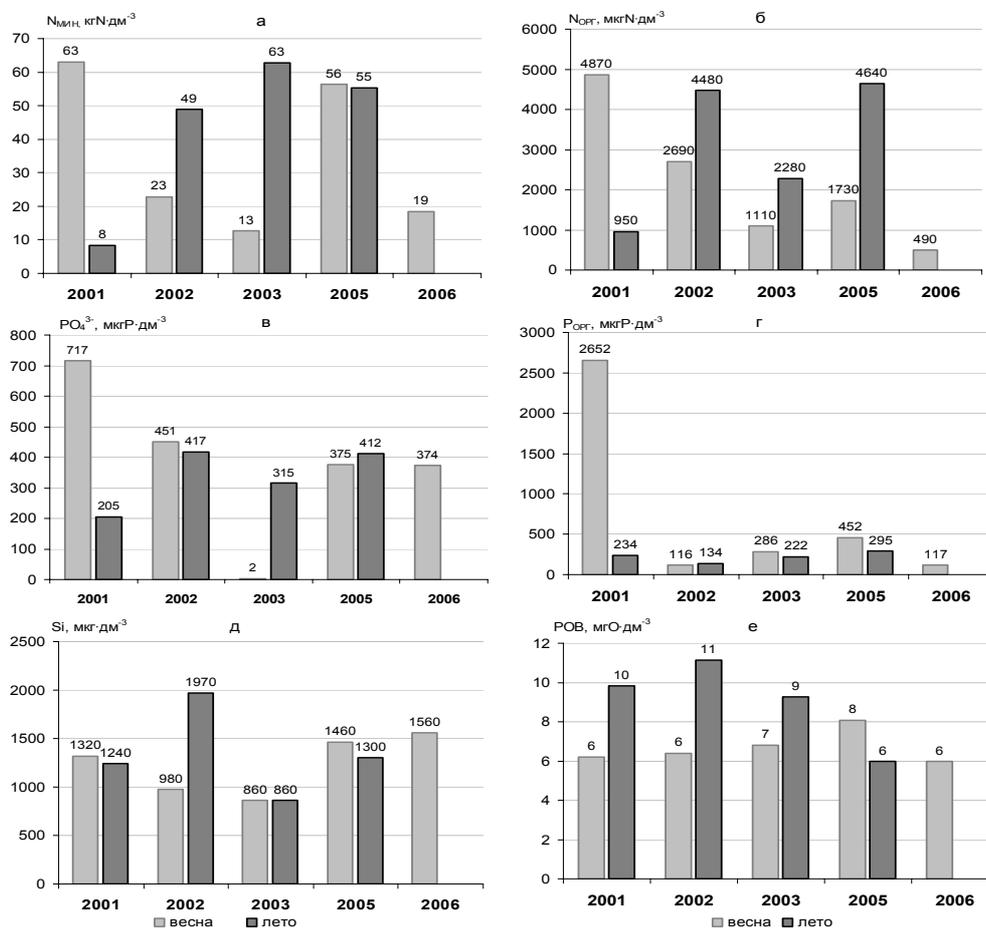


Рис. 4. Межсезонная изменчивость содержания минеральных (а) и органических (б) соединений азота, минеральных (в) и органических (г) соединений фосфора, кремния (д) и растворенного органического веществ (е) в Тилигульском лимане в весенне-летний период

Fig. 4. Seasonal variability of mineral (a) and organic (б) compounds of nitrogen, mineral (в) and organic (г) compounds of phosphorus, silicon (д) and dissolved organic matter (е) content in the Tiligulskiy liman during the spring-summer period

Таблица 1. Показатели величины (F-Ratio) и достоверности (P-Value) весенне-летней изменчивости содержания минеральных (PO_4^{3-}) и органических (P_{ORG}) соединений фосфора, минеральных (N_{MIN}) и органических (N_{ORG}) соединений азота, кремния (Si) и растворенного органического вещества (POB) в Тилигульском лимане

Table 1. F-Ratios and statistical significance (P-Value) of the spring-summer variability of the mineral (PO_4^{3-}) and organic (P_{ORG}) compounds of phosphorus, mineral (N_{MIN}) and organic (N_{ORG}) compounds of nitrogen, silicon (Si) and dissolved organic matter (DOM) content in the Tiligulskiy liman

		2001	2002	2003	2005
PO_4^{3-}	F-Ratio	23,59	4,88	14,72	0,69
	P-Value	0,008	0,040	0,002	0,454
P_{ORG}	F-Ratio	2,73	0,49	15,52	1,74
	P-Value	0,174	0,494	0,002	0,257
N_{MIN}	F-Ratio	1,07	3,93	17,76	0,14
	P-Value	0,360	0,062	0,001	0,729
N_{ORG}	F-Ratio	4,71	1,09	18,32	64,45
	P-Value	0,096	0,310	0,001	0,001
Si	F-Ratio	0,12	25,18	0,6	0,4
	P-Value	0,751	0,000	0,452	0,560
POB	F-Ratio	3,95	24,76	12,9	2,48
	P-Value	0,118	0,000	0,003	0,190

Межсезонная изменчивость фитопланктона. Пик биомассы, зафиксированный летом 2010 г. ($68155 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$), в 58 раз превысил среднюю весенне-летнюю биомассу остальных лет, для которых среднесезонные значения биомассы варьировали от 370 до $2215 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$ (исключение – $46 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$ весной 2011 г.) (рис. 5, б). Эти величины являются умеренными для поверхностных вод в период активной вегетации, соответствуя 3 категории II класса качества воды (хорошая) [10].

Сезонные пики численности отмечены в 2001, 2003 и 2010 гг. (рис. 5, а). Максимальный пик численности ($173049 \cdot 10^6 \cdot \text{м}^{-3}$) выявлен летом 2001 г. на фоне относительно невысокой биомассы ($1776 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$). Невысокими значениями биомассы

($1085 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$) характеризуется также весенний пик численности 2003 г. ($59825 \cdot 10^6 \cdot \text{м}^{-3}$). Численность, зафиксированная во время летнего цветения 2010 г., была на порядок меньше, чем в 2001 г. ($13171 \cdot 10^6 \cdot \text{м}^{-3}$). В различные сезоны остальных лет численность варьировала от $35 \cdot 10^6 \cdot \text{м}^{-3}$ (весной 2011 г.) до $2585 \cdot 10^6 \cdot \text{м}^{-3}$ (летом 2005 г.) (рис. 5).

В целом для периода исследований средневесеннее значение численности было ниже, чем среднелетнее в 2,4 раза, биомассы – в 10,6 раз. Однако если не учитывать аномальный 2010 год, разница для летней и весенней численности не изменяется (2,5 раза), а для биомассы значительно снижается (до 1,2 раз).

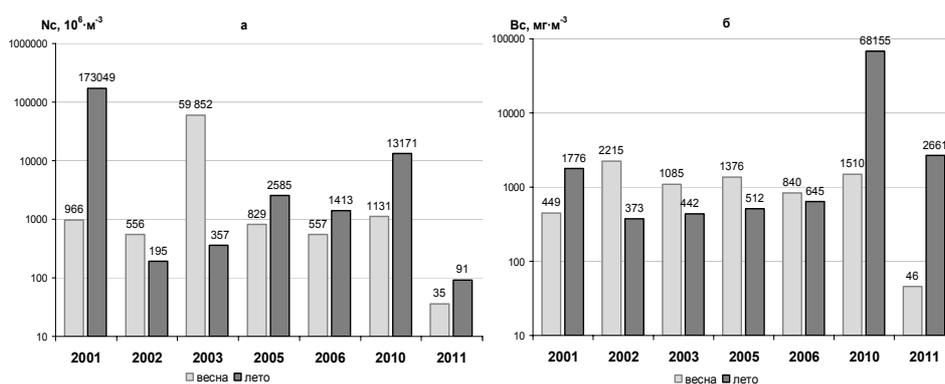


Рис. 5. Изменчивость численности (а) и биомассы (б) сообществ фитопланктона Тилигульского лимана в весенний и летний период

Fig. 5. Variability of cell number (a) and biomass (б) of phytoplankton communities of the Tiligulskiy liman during the spring-summer period

Отсутствие выраженного весеннего или летнего пика численности и биомассы связано с различным характером их динамики в разные годы. Биомасса возрастала от весны к лету в 2001, 2010 и 2011 гг., снижалась – в 2002, 2003,

2005, 2006 гг. (рис. 5, б). Численность от весны к лету возрастала во все годы, кроме 2002 и 2003 (рис. 5, а).

Статистически значимая весенне-летняя изменчивость биомассы выявлена для 2002,

2003, 2010 и 2011 гг., численности – лишь для изменчивость исследуемых показателей 2003 г. В остальные годы весенне-летняя статистически недостоверна (табл. 2).

Таблица 2. Показатели величины (F-Ratio) и достоверности (P-Value) изменчивости биомассы (B_c) и численности (N_c) сообществ фитопланктона Тилигульского лимана в весенне-летний период

Table 2. F-Ratios and statistical significance (P-Value) of biomass variability (B_c) and quantity (N_c) of the phytoplankton communities of the Tiligulskiy liman during the spring-summer period

		2001	2002	2003	2005	2006	2010	2011
B_c	F-Ratio	0,00	14,75	6,06	0,03	0,09	35,41	24,95
	P-Value	0,996	0,019	0,034	0,880	0,775	0,004	0,001
N_c	F-Ratio	0,51	3,23	25,50	0,32	0,70	3,12	1,60
	P-Value	0,503	0,132	0,000	0,610	0,431	0,152	0,238

Обсуждение

Анализ гидрохимических параметров, способных влиять на обилие фитопланктона.

Данные, приведенные в результатах, позволяют рассматривать общие тенденции межгодовой и межсезонной изменчивости обилия фитопланктона в зависимости от колебаний содержания биогенных веществ. Поскольку в природной экосистеме не все потенциальные ресурсы оказывают влияние на обилие фитопланктона, необходимо определение комплекса биогенных веществ, оказывавших влияние на изменчивость фитопланктона конкретного района исследований. Из шести анализируемых гидрохимических параметров, в качестве веществ, оказывающих непосредственное влияние на обилие автотрофного фитопланктона, могут рассматриваться минеральные формы азота и фосфора, необходимые для осуществления фотосинтеза. Несмотря на способность многих водорослей к миксотрофному типу питания, влияние органического азота на их развитие нивелируется в силу преимущественного потребления фитопланктоном минеральных

форм азота [18, 21]. Для морских экосистем с высоким содержанием $N_{мин}$ это проявляется в доминировании преимущественно автотрофных диатомовых водорослей, как по численности, так и по биомассе [4]. Однако, характерное для Тилигульского лимана, низкое содержание минерального азота и высокое содержание соединений фосфора, позволяют сделать обоснованное предположение об ограничивающем влиянии $N_{мин}$ на развитие преимущественно автотрофных форм фитопланктона. В таких условиях роль $N_{орг}$ должна возрастать, вследствие возможности его потребления водорослями с выраженной способностью к миксотрофному типу питания. Это предположение подтверждается результатами анализа таксономической структуры фитопланктона Тилигульского лимана. Несмотря на высокое видовое богатство диатомовых Тилигульского лимана (рис. 6, а), 87,8 % общей численности фитопланктона лимана в период исследований формировали синезеленые (рис. 6, б), а 85,9 % биомассы – динофитовые водоросли (рис. 6, в), легко переходящие к гетеротрофному питанию.

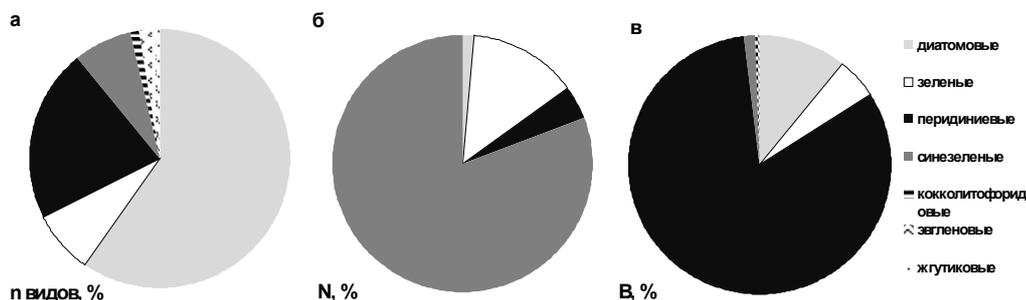


Рис 6. Вклад различных таксономических групп (%) в общее количество видов (а), численность (б) и биомассу (в) сообществ фитопланктона Тилигульского лимана в весенне-летний период (2001-2003, 2005, 2006, 2010 и 2011 гг.)

Fig. 6. Contribution of various taxonomic groups (%) to the total amount of species (a), cell number (б) and biomass (в) of phytoplankton communities of the Tiligulskiy liman during various spring-summer periods (2001-2003, 2005, 2006, 2010 and 2011 years)

Органический фосфор активно влияет на развитие фитопланктона вследствие его высокой оборачиваемости в теплый период года. В отличие от органического азота, различные

формы органического фосфора являются нестойкими соединениями и быстро распадаясь, служат постоянным источником фосфатов. Таким образом, регулирующее воздействие $P_{\text{ОРГ}}$ на структуру автотрофного фитопланктона опосредовано продуктами его распада, влияние которых может не всегда фиксироваться из-за быстрой утилизации водорослями. В высокотрофных водоемах высокая скорость оборачиваемости органического фосфора может обеспечивать развитие автотрофного фитопланктона даже на фоне снижения содержания минерального фосфора [20, 17; 19]. Кроме того $P_{\text{ОРГ}}$ может активно потребляться облигатными миксотрофами, широко представленными в экосистеме Тилигульского лимана. Кремний является ресурсом, влияющим на развитие лишь одной из групп фитопланктона – диатомовых водорослей, а изменчивость $P_{\text{ОВ}}$ характеризует интенсивность продукционно-деструкционных процессов в экосистеме в целом. Поэтому в качестве факторов, определявших изменчивость обилия фитопланктона Тилигульского лимана, могут рассматриваться $N_{\text{МИН}}$, $N_{\text{ОРГ}}$, $P_{\text{МИН}}$ и $P_{\text{ОРГ}}$.

Анализ влияния межгодовой изменчивости биогенных веществ на обилие фитопланктона Тилигульского лимана.

Используемый в работе подход к анализу характера изменчивости численности и биомассы фитопланктона основан на положении, что именно ресурсные субстратные факторы

(биогенные вещества) определяют результирующие величины обилия сообщества [6, 16]. Это позволяет не рассматривать ресурсные энергетические (солнечная радиация) и физиологические (температура, соленость) факторы в качестве показателей, влияющих на данный аспект структурной организации фитопланктона. Исходя из этого, стабильность обилия фитопланктона определяется стабильностью содержания ресурсов в лимане, в то время как случаи достоверной изменчивости биогенных веществ позволяют объяснить изменения обилия фитопланктона [6]. Поскольку природная экосистема характеризуется причинно-следственным характером протекающих процессов, при анализе рассматриваются последовательные пары лет.

Достоверное снижение как азот-, так и фосфорсодержащих соединений в лимане (органического азота и минерального фосфора) в 2002-2003 гг. (рис. 2, б, в) сопровождалось значимым снижением биомассы (рис. 3, а). Анализ межгодовой изменчивости валовых форм азота и фосфора показал, что в отличие от соединений азота (рис. 7, а), валовой фосфор в 2002-2003 гг. был стабилен (рис. 7, б) в связи с низкой изменчивостью органического фосфора в этот период (рис. 2, г). Это позволяет утверждать, что значимая изменчивость биомассы в этот период была обусловлена изменчивостью концентраций органического азота.

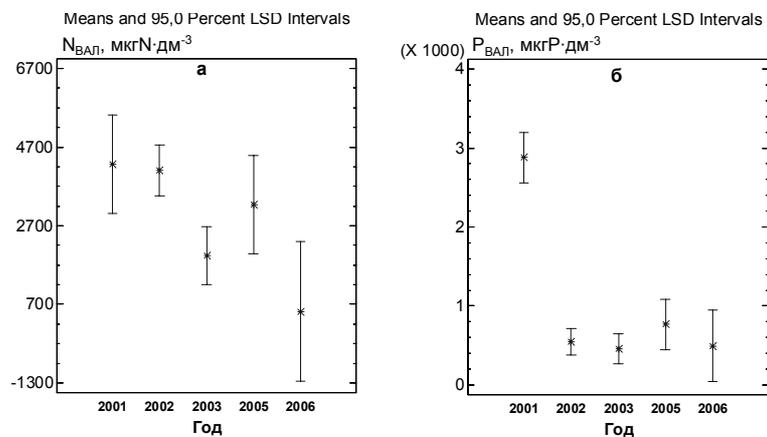


Рис. 7. Межгодовая изменчивость валового содержания соединений азота (а) и фосфора (б) в Тилигульском лимане в весенне-летний период

Fig. 7. Interannual variability of the total content of nitrogen (а) and phosphorus (б) compounds in the Tiligulskiy liman during the spring-summer period

Возрастание биомассы в 2010 г., обусловленное летней вспышкой фитопланктона (рис. 5, б), также являлось статистически значимым. В 2011 г. биомасса стабилизировалась (рис. 5, б), незначимо отличаясь от среднего уровня данного показателя в лимане. Несмотря на отсутствие данных о содержании биогенных веществ в этот период можно заключить, что сочетание аномально жаркого лета с большим количеством ливневых осадков на водосборной площади, вызвало резкую эвтрофикацию водоема [1]. В

2010 г. высокая биомасса при относительно невысокой численности определялась доминированием крупных динофитовых водорослей рода *Prorocentrum* с низкой удельной поверхностью ($270 \text{ м}^2 \cdot \text{кг}^{-1}$).

Значимое снижение содержания органических (рис. 2, г), минеральных (рис. 2, в) и валовых (рис. 7, б) форм фосфора в 2001-2002 гг. сопровождалось значимым снижением численности фитопланктона (рис. 3, б). Реакция численности на снижение содержания

соединений фосфора может быть объяснена как следствие изменения соотношения между концентрациями ресурсов. В соответствии с [6] изменение соотношения N : P является основным фактором, регулирующим вклады различных групп водорослей в суммарную биомассу. Изменение вкладов разноразмерных таксонов является одним из механизмов, обеспечивающих морфо-функциональную реакцию сообщества фитопланктона на изменчивость условий среды. Так, увеличение вклада мелких клеток с высокой удельной поверхностью (например, синезеленых водорослей) определяет увеличение скорости продукционных процессов. В соответствии с этими положениями выявленное в 2001-2002 гг. снижение содержания соединений фосфора на фоне стабильного азота (рис. 2, а, б) должно привести к резкому возрастанию соотношения N : P. Изменение величины N : P должно вызывать морфологическую перестройку сообщества. В условиях стабильной в 2001-2002 гг. биомассы (рис. 3, а), морфологическая перестройка должна выразиться в значимой изменчивости численности, которая является показателем дискретности биомассы. Приведенные рассуждения подтверждаются анализом межгодовой изменчивости соотношения N : P и

морфометрических параметров сообществ: среднего объема клеток и удельной поверхности. На протяжении периода исследований изменчивость соотношения N : P была синхронна с изменчивостью среднего объема клеток в сообществе и асинхронна с изменчивостью их удельной поверхности (рис. 8). Это указывает на общее возрастание объема и снижение функциональной активности водорослей при возрастании отношения N : P.

Снижение содержания соединений фосфора на фоне стабильного азота в 2001-2002 гг. определило возрастание соотношения (N : P)_{ВАЛ} с 1,5 до 7,5 (рис. 8). Это сопровождалось снижением средней удельной поверхности сообществ до минимального значения (с 1 620 до 653 м²·кг⁻¹) и возрастанием среднего объема клеток до максимального значения (63 285 до 425 254 мкм³) для периода исследований (рис. 8). Таким образом, причина значимого снижения численности в 2001-2002 гг. – резкое возрастание объема клеток в сообществе на фоне стабильной биомассы. Таксономическая перестройка в этот период обеспечивалась за счет снижения вкладов динофитовых и диатомовых водорослей.

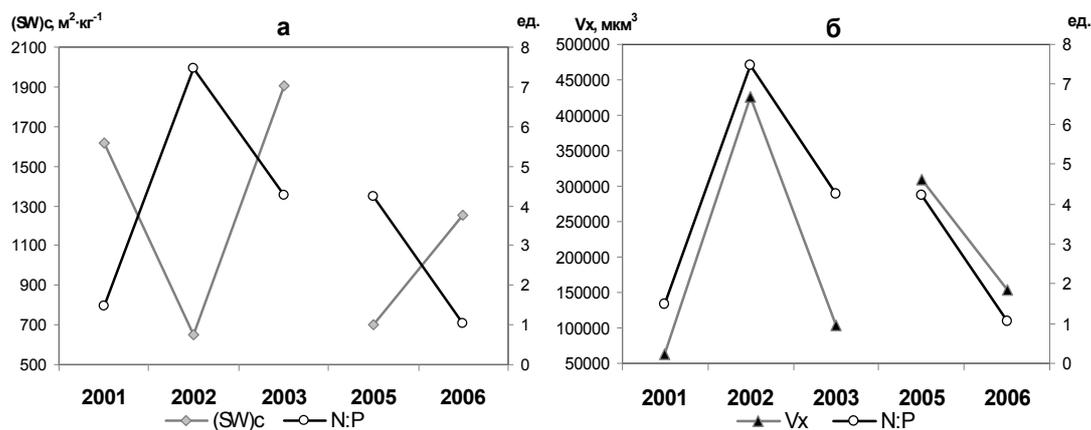


Рис. 8. Межгодовая изменчивость соотношения (N : P)_{ВАЛ}, среднего объема клеток (V_x, а) и удельной поверхности ((SW)_c, б) фитопланктона Тилигульского лимана в весенне-летний период

Fig. 8. Interannual variability of the ratio (N : P)_{TOTAL}, cells average volume (V_x, а) and specific surface ((SW)_c, б) of the phytoplankton of the Tiligulskiy liman during the spring-summer period

В 2002-2003 гг. наблюдался обратный процесс – снижение соотношения N : P (рис. 8), обусловленное значимым снижением содержания органического азота (рис. 2, б). Значимое снижение концентраций минерального фосфора в 2002-2003 гг. (рис. 2, в) послужило фактором, стабилизировавшим снижение N : P на значении 4,3. Следствием стало резкое измельчение клеток. Удельная поверхность в 2003 г. была максимальной в период исследований (1900 м²·кг⁻¹), что свидетельствует о высокой интенсивности продукционного процесса. Значительный вклад в биомассу в этот период вносили мелкие жгутиковые и сине-зеленые

водоросли. При стабильной или возрастающей биомассе это привело бы к резкому возрастанию численности. Однако вследствие снижения биомассы 2002-2003 гг. изменчивость численности в этот период характеризовалась лишь незначимым возрастанием (рис. 3, б).

В отличие от Тилигульского лимана, для прибрежной акватории г. Одессы была выявлена синхронная изменчивость удельной поверхности фитопланктона и отношения N : P [4]. Основным отличием этих районов являются полученные в период исследования величины N : P. В прибрежной акватории г. Одессы они варьировали от 39 до 135 для (N : P)_{МИН} и от 37

до 64 для $(N : P)_{\text{ВАЛ}}$, что на порядки величин (от 1 до 5) превышало аналогичные значения, полученные для Тилигульского лимана: $(N : P)_{\text{МИН}}$ – от 0,05 до 0,30, $(N : P)_{\text{ВАЛ}}$ – от 1,04 до 8,20. Несмотря на многочисленные исследования природных сообществ и лабораторных культур, подтверждающие влияние отношений ресурсов на формирование фитопланктона, механизмы реакции одноклеточных водорослей на данный фактор мало изучены в связи с видоспецифичностью потребностей популяций в ресурсах и сложным характером их индивидуального развития. Практически отсутствуют данные, позволяющие говорить о нелинейности морфологической реакции на изменение различных диапазонов соотношения $N : P$. Несколько лучше изучены таксономические перестройки фитопланктона в ответ на значительные изменения $N : P$. Результаты, приведенные в работе, согласуются с этими данными. Так, при значениях $N : P$ от 20 до 50 доминируют представители Bacillariophyta или, при отсутствии кремния, Chlorophyta. При снижении $N : P$ до 2-5, преимущество получают представители Cyanophyta [16].

Анализ влияния межсезонной изменчивости содержания биогенных веществ на обилие фитопланктона Тилигульского лимана.

При анализе влияния весенне-летней изменчивости содержания биогенных веществ на

численность и биомассу фитопланктона рассматриваются только периоды, характеризующиеся достоверным уровнем изменчивости этих показателей. Так, достоверная межсезонная изменчивость биомассы была зафиксирована в 2002, 2003, 2010 и 2011 гг. К 2003 г. относится также достоверная изменчивость численности (табл. 2). Биогенные вещества характеризуются достоверной межсезонной изменчивостью в 2002 и 2003 гг., что ограничивает анализ этими годами. Единственным биогенным веществом, достоверно варьировавшим в весенне-летний период 2002 г. являлся минеральный фосфор. В 2003 г. достоверно изменялись все основные биогенные вещества – $N_{\text{МИН}}$, $N_{\text{ОРГ}}$, $P_{\text{МИН}}$ и $P_{\text{ОРГ}}$ (табл. 1). Достоверное возрастание или снижение как показателя обилия фитопланктона, так и концентрации ресурса, позволяет рассматривать данный ресурс, как фактор, определявший изменчивость обилия фитопланктона [6]. Анализ трендов изменчивости биогенных веществ и обилия фитопланктона выявил, что единственным биогенным веществом, характеризовавшимся, как и биомасса фитопланктона, достоверным весенне-летним снижением в 2002 г. является минеральный фосфор, а в 2003 г. – органический фосфор (рис. 9). Эти вещества можно рассматривать в качестве факторов, определявших тренды межсезонной изменчивости обилий фитопланктона в обсуждаемые периоды.

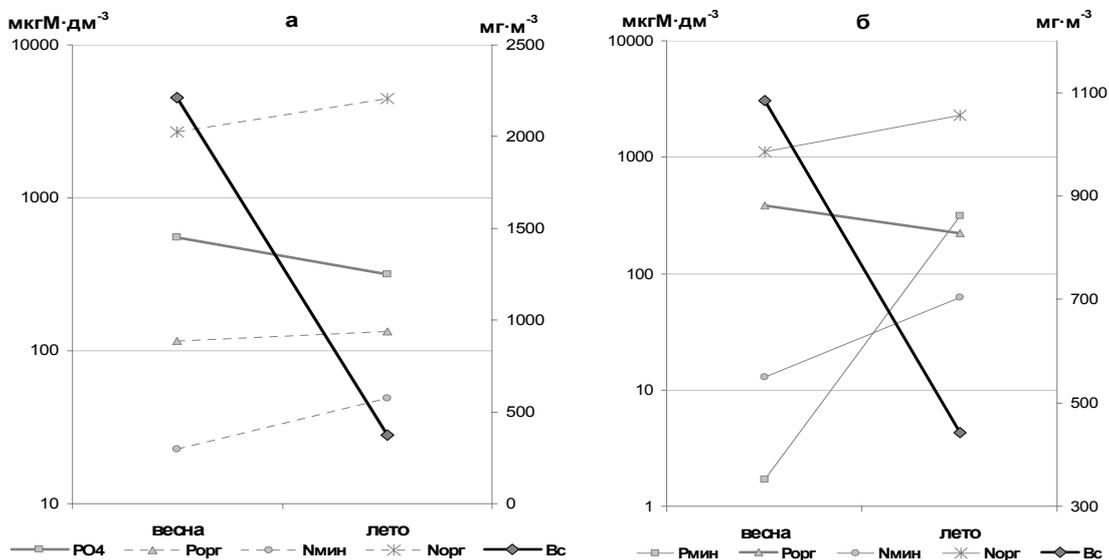


Рис. 9. Весенне-летняя изменчивость биомассы сообществ фитопланктона (B_c , $\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}$) и содержания минеральных ($N_{\text{МИН}}$, PO_4^{3-}) и органических ($N_{\text{ОРГ}}$, $\text{P}_{\text{ОРГ}}$) соединений азота и фосфора ($\mu\text{M}\cdot\text{дм}^{-3}$) в Тилигульском лимане в 2002 г. (а) и 2003 г. (б) *(размерность $\mu\text{M}\cdot\text{дм}^{-3}$ приведена для совмещения всех форм биогенных веществ в одном графике)

Fig. 9. Spring-summer variability of the biomass of phytoplankton communities (B_c , $\text{mg}\cdot\text{m}^{-3}$) and content of the mineral (N_{ORG} , PO_4^{3-}) and organic (N_{ORG} , P_{ORG}) compounds of nitrogen and phosphorus ($\mu\text{M}\cdot\text{dm}^{-3}$) in the Tiligulskiy liman in 2002 (a) and 2003 (b) *(units $\mu\text{M}\cdot\text{dm}^{-3}$ is used for reconciliation of the all forms of the organic matter into the one diagram)

Выводы

Несмотря на высокое видовое богатство диатомовых водорослей Тилигульского лимана, 87,78 % общей численности фитопланктона в период исследований формировали синезеленые, а 85,97 % его биомассы – динофитовые водоросли.

Доминирование синезеленых и динофитовых водорослей с выраженной способностью к миксотрофному типу питания в сочетании с низким содержанием минеральных соединений азота, свидетельствует о значительной роли органических соединений азота в функционировании фитопланктона Тилигульского лимана.

Значения соотношения N : P в Тилигульском лимане в период исследования варьировали от 0,05 до 0,30 для минеральных, и от 1,04 до 8,20 для валовых форм азота и фосфора. В соответствии с литературными данными, выявленные значения соотношения N : P являются фактором, препятствующим количественному развитию диатомовых и способствующим развитию сине-зеленых водорослей.

Межгодовая изменчивость биомассы фитопланктона Тилигульского лимана в период исследований характеризовалась стабильностью, за исключением 2002-2003 гг. Фактором, определившим статистически значимое снижение биомассы в этот период, являлось снижение содержания органических форм азота.

Межгодовая изменчивость численности фитопланктона Тилигульского лимана характеризовалась стабильностью, за исключением 2001-2002 гг. Статистически значимое изменение численности в этот период определялось следующими процессами: снижение концентраций соединений фосфора на фоне стабильного азота привело к возрастанию соотношения N : P; это вызвало увеличение объема клеток в сообществе; на фоне стабильной биомассы данная морфологическая перестройка определила резкое снижение численности.

Достоверное весенне-летнее снижение минерального фосфора в 2002 г. и органического фосфора в 2003 г., сопровождавшееся значимым снижением биомассы, позволяет рассматривать эти вещества в качестве факторов определявших тренды межсезонной изменчивости обилий фитопланктона.

1. Адобовский В.В., Александров Б.Г., Богатова Ю.И., Большаков В.Н., Доценко С.А., Говорин И.А., Зотов А.Б., Миничева Г.Г., Теренько Л.М., Хомова Е.С. Экологические последствия гидро-метеорологических аномалий в прибрежной зоне Одесского региона (2009-2011 гг.) // Причерномор. эколог. биол. – 2012. – №1 (43). – С. 112-126.
2. Журавлева Л.А. Режим минерального фосфора в воде водоемов Северного Причерноморья // Гидробиология Дуная и лиманов Северо-Западного Причерноморья. – К.: Наукова думка, 1986. – С. 19-35.
3. Журавлева Л.А., Александрова Н.Г. Гидрохимический режим // Лиманы Северного Причерноморья. – К.: Наукова думка, 1990. – С. 29-69.
4. Зотов А.Б. Вплив співвідношення азоту до фосфору в прибережній зоні м. Одеси на міжрічну мінливість структурної організації угруповань фітопланктону. // Наук. запис. Тернопільського держ. педуніверситету. – 2010. – № 3 (44) – С. 100–104.
5. Киселев И.А. Методы исследования фитопланктона // Жизнь пресных вод СССР. – 1956. – Т.4, №1. – С. 234.
6. Левич А.П. Управление структурой фитопланктонных сообществ (эксперимент и моделирование) // Автореф. дис.... доктора биол. наук. / МГУ. – М. 2000. – 35с.
7. Методы гидрохимических исследований океана. – М.: Наука, 1978. – 261с.
8. Миничева Г.Г., Зотов А.Б., Косенко М.Н. Методические рекомендации по определению комплекса морфофункциональных показателей одноклеточных и многоклеточных форм водной растительности. – Одесса: Одесский филиал Ин-та биологии южных морей, 2003. – 37 с. (Препр. / АН Украины. Одесский филиал Ин-та биологии южных морей, 2003).
9. Полищук В.С., Замбриборщ Ф.С., Тимченко В.М. и др. // Лиманы Северного Причерноморья – К.: Наукова думка, 1990.– 204с.
10. Романенко В.Д., Жукинський В.М., Оксіюк О. П. та інш. Методика екологічної оцінки якості поверхневих вод за відповідними категоріями. – К.: Символ, 1998. – 28 с.
11. Руководство по химическому анализу морских вод РД 52.10.243-92. – Санкт-Петербург: Гидрометеоздат, 1993. – 263с.
12. Северо-западная часть Черного моря: Биология и экология / Ю.П. Зайцев, Б.Г. Александров, Г.Г. Миничева и др. – К.: Наукова думка, 2006. – 700 с.
13. Тучковенко Ю.С., Адобовский В.В., Тучковенко О.А., Гриб О.Н. Современный гидрологический режим и динамика вод Тилигульского лимана // Укр. гідрометеорол. журн. – 2011. — N 9. — С. 192-209.
14. Федоров В.Д. О методах изучения фитопланктона и его активности. – Издательство Московского университета, 1979. – 167 с.
15. Шишкіна Л.А. Гидрохимия – Л.: Гидрометеоздат, 1974 – 285с.
16. Bulgakov N.G., Levich A.P. The nitrogen: phosphorus ratio as a factor regulating phytoplankton community structure // Archiv fur Hydrobiologie. – 1999. – Vol. 146, №1. – P. 3-22.
17. Friedrich J., Dinkel C., Friedl G., Pimenov N., Wijsman J. et al. Benthic Nutrients Cycling and Diagenetic Pathways in Northwestern Black Sea // Estuarine, Coast. Shelf Sci. – 2002. – Vol. 54. – P. 369-83.
18. Harrison W.G., Harris L.R., Irwin B.D. The kinetics of nitrogen utilization in the oceanic mixed layer: Nitrate and ammonium interactions at nanomolar concentrations. // Limnol. Oceanogr. – 1996. – Vol. 41. – P. 16-32.
19. Morris A.W., Bale A.J., Howland R.J.M. Nutrients distributions in an estuary: evidence of chemical precipitation of dissolved silicate and phosphate // Estuarine Coast. Shelf Sci. – 1981. – Vol. 12(2). – P. 205-216.
20. Redfield A.C. On the proportion of organic derivatives in seawater and their relation to the composition of plankton // James Johnston Memorial Volume. – 1934. – Liverpool: University Press. – P. 176-92.
21. Varela D.E., Harrison P. J. Effect of ammonium on nitrate utilization by *Emiliana huxleyi*, a coccolithophore from the oceanic northeastern Pacific // Mar. Ecol. – 1999. – Vol. 186. – P. 67-74.

Отримано: 11 березня 2012 р.

Прийнято до друку: 12 листопада 2012 р.