

СТРУКТУРА, ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ И ДИНАМИКА ЭКОСИСТЕМ

УДК 581.526.325(262.5)“321”

DOI: [10.21072/eco.2025.10.4.04](https://doi.org/10.21072/eco.2025.10.4.04)

ОЦЕНКА СТРУКТУРНЫХ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК ФИТОПЛАНКТОНА ЧЁРНОГО МОРЯ В ВЕСЕННИЙ ПЕРИОД 2023 г.*

Фарбер А. А., Стельмах Л. В., Ковалева И. В., Бабич И. И.

ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,

г. Севастополь, Российская Федерация,

e-mail: anastasiafarber@yandex.ru

Аннотация: По данным, полученным в 126-м рейсе НИС «Профессор Водяницкий» в марте — апреле 2023 г., выполнена оценка современного состояния фитопланктона Чёрного моря у берегов Крымского полуострова. Необходимость подобной оценки была продиктована климатическими изменениями, оказывающими влияние на черноморскую экосистему. Получены данные по содержанию биогенных веществ в воде, хлорофиллу *a*, величине первичной продукции, биомассе и видовому составу фитопланктона. Концентрация хлорофилла *a* в поверхностном слое варьировала от 0,6 до 1,5 мг/м³, величина первичной продукции здесь находилась в диапазоне 1–72 мг С·м⁻³·сут⁻¹, а её интегральные значения в фотосинтетической зоне преимущественно составляли 200–300 мг С·м⁻²·сут⁻¹. Биомасса фитопланктона на поверхности изменялась от 5 до 84 мг С·м⁻³, но, как правило, редко превышала 30 мг С·м⁻³. По биомассе доминировала крупноклеточная диатомовая водоросль *Pseudosolenia calcar-avis*, а по численности — представители рода *Pseudo-nitzschia*, однако их развитие не достигало уровня цветения. Было выявлено, что азот и фосфор в исследованный период ограничивали развитие фитопланктона. Сопоставление полученных результатов с литературными данными позволило оценить изменения структурных и функциональных характеристик фитопланктона, наблюдаемые в настоящее время в прибрежных районах Чёрного моря.

Ключевые слова: фитопланктон, хлорофилл *a*, первичная продукция, биомасса, Чёрное море

Введение

Существенным фактором, влияющим на все экосистемы Земли, является глобальное изменение климата. В Мировом океане за последние сто лет наблюдается увеличение температуры вод примерно на 1 °С [Häder, Gao, 2015]. В связи с этими изменениями экосистема Чёрного моря также подверглась существенным преобразованиям. Был выявлен тренд к увеличению температуры поверхностных вод, который наблюдался с начала XXI века. Исследования, проведённые в Севастопольской бухте [Stelmakh, Kovrigina, 2021], показали, что за период с 2000 по 2020 г. температура поверхностного слоя вод повысилась на 1 °С зимой и на 2 °С летом. Ранее температурные тренды были выявлены в поверхностном слое Чёрного моря: для глубоководного района отмечено повышение на 4 % за период с 1998 по 2015 г. [Ковалева, Финенко, Суслин, Тренды изменения ... , 2022], для шельфовых районов — на 3–5,9 % в различных частях моря за этот же период [Ковалева, Финенко, Суслин, Тренды многолетних изменений ... , 2022; Ковалева, Финенко, Суслин, 2021].

*Работа выполнена в рамках государственного задания «Трансформация структуры и функций экосистем морской пелагиали в условиях антропогенного воздействия и изменений климата» (2024–2026 гг., регистрационный номер: 124030400057-4).

С начала 2000-х годов содержание загрязняющих веществ, так же как и биогенных, в прибрежных водах у Севастополя постоянно растёт [Стельмах, 2024; Stelmakh, Kovrigina, Gorbunova, 2020]. Основной причиной этого является усиленное их поступление с речными водами и хозяйственно-бытовыми стоками [Совга и др., 2014; Orekhova, Varenik, 2018]. Совместное влияние повышения температуры вод и увеличения степени загрязнения оказали существенное влияние на видовой состав фитопланктона. Ранее в зимне-весенний период и осенью наблюдалось цветение мелких диатомовых водорослей, таких как *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve 1873, а также видов рода *Chaetoceros* Ehrenberg, 1844 [Stelmakh, Kovrigina, Gorbunova, 2020; Stelmakh, Georgieva, 2014]. В исследованиях 2020 г. показано, что доминирующими видами в фитопланктоне являлись крупноклеточные представители диатомовых водорослей, такие как *Pseudosolenia calcar-avis* (Schultze) B.G. Sundström 1986 и *Proboscia alata* (Brightwell) Sundström 1986 [Stelmakh, Kovrigina, 2021].

Мы полагаем, что подобные изменения в видовой и размерной структуре фитопланктона характерны как для открытого побережья Чёрного моря, так и для его континентального склона. Исследования, проведённые нами, охватывают ранний весенний период. Это один из наиболее важных сезонов для экосистемы Чёрного моря, так как в это время происходит конвективное перемешивание вод. Данный процесс играет большую роль в развитии фитопланктона не только весной, но и в течение всего года, так как в это время происходит активный транспорт питательных веществ из более глубоких слоёв моря на поверхность [Финенко и др., 2021]. В суровые, холодные зимы, как правило, происходит более интенсивный вынос биогенных веществ на поверхность, чем в тёплые [Финенко, Суслин, Чурилова, 2009; Mikaelyan et al., 2017]. Ещё один важный параметр, на который влияют зимние температуры, — формирование сезонного термоклина, что также оказывает воздействие на структурные и функциональные характеристики фитопланктона. Например, в работе [Stelmakh et al., 2024] отмечено слабое цветение *Emiliania huxleyi* (Lohmann) W.W. Hay & H. Mohler 1967 и в качестве одной из основных причин была названа большая толщина верхнего квазиоднородного слоя (ВКС), что являлось следствием высоких зимних температур.

Таким образом, важнейшей задачей современных исследований является оценка текущего состояния и выявление возможных путей развития компонентов морских экосистем при нынешних климатических условиях и уровне антропогенной нагрузки. В настоящей работе для оценки современного состояния морского фитопланктона в прибрежной части Чёрного моря проводится сравнение литературных данных с экспериментальными, полученными в весенний период 2023 г. Цель работы — оценить структурные и функциональные характеристики фитопланктона в прибрежной зоне Чёрного моря в марте — апреле 2023 г.

Материал и методы

Исследования проводились на борту НИС «Профессор Водяницкий» в период с 15 марта по 7 апреля 2023 г. (126-й рейс). Пробы отбирали вблизи южного и юго-восточного побережья Крымского полуострова, на 30 станциях, расположенных как в шельфовой зоне (общая глубина до 200 м), так и на континентальном склоне (общая глубина от 200 до 1500 м) (рис. 1). Отбор проводили в слое 0–80 м с использованием кассеты батометров зондирующего комплекса Idronaut Ocean Seven 320 Plus M, оснащённого флуоресцентным датчиком Cyclops-6K (Turner Designs). Горизонты отбора определялись в процессе гидрологического зондирования, по 4–6 горизонтов на каждой станции.

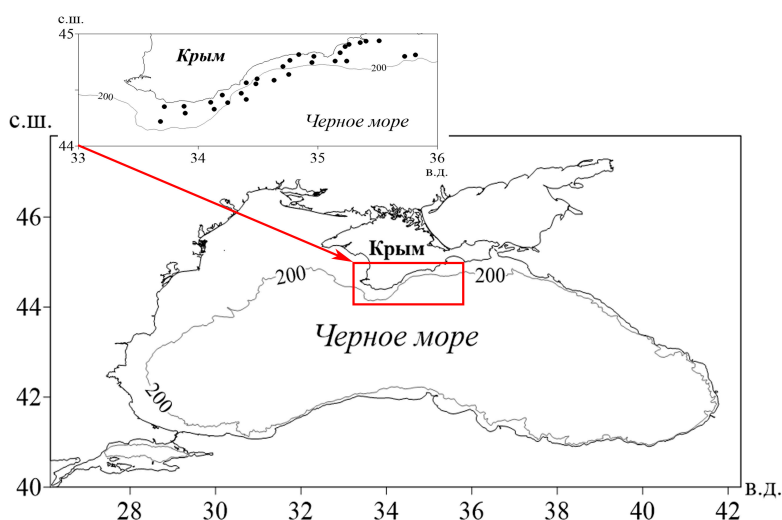


Рис. 1. Район и станции отбора проб в Чёрном море в марте — апреле 2023 г.

Для определения концентрации хлорофилла *a* пробы морской воды фильтровали через стекловолоконные фильтры типа GF/F (Whatman) диаметром 25 мм. Пигменты экстрагировали в 3 мл 90%-ного ацетона в течение 12 ч при температуре 8 °С. Концентрацию пигмента измеряли с использованием лабораторного флуориметра Turner Designs Trilogy (США), откалиброванного по чистому хлорофиллу (Sigma Chemical Co) [Intergovernmental Oceanographic ... , 1994].

Для определения качественного и количественного состава фитопланктона пробы морской воды объёмом 2 л сгущали в воронке обратной фильтрации до объёма 50–70 мл [Stelmakh, Georgieva, 2014] с использованием нуклеопорового фильтра с диаметром пор 1 мкм, затем фиксировали 2%-ным формальдегидом.

Численность, линейные размеры и видовой состав фитопланктона определяли в камере Нажотта (объём 0,1 мл) в 3–5 повторностях под световым микроскопом ZEISS Primo Star при увеличении ×400. Средний объём клеток рассчитывали как отношение общего объёма клеток к их численности. Содержание углерода в клетках оценивали на основе среднего объёма клеток отдельного вида с использованием уравнений, приведённых для диатомовых и динофлагеллят в работе [Menden-Deuer, Lessard, 2000], и уравнений для кокколитофорид [Montagnes et al., 1994]. Идентификацию видов проводили с использованием определителей [Identifying ... , 1996] и интернет-ресурса AlgaeBase [Guiry M., Guiry G.].

Интенсивность света, падающего на поверхность моря, измеряли с помощью квантометра LI-1500. Затем рассчитывали интегральную суточную величину фотосинтетически активной радиации (ФАР) для поверхностного слоя.

На основании данных по прозрачности воды, полученных с помощью диска Секки, рассчитывали протяжённость эвфотической зоны (ЭФЗ) по следующему уравнению [Маньковский, Маньковская, Соловьев, 2009]:

$$Z_{eu} = 3 \cdot Z_s, \quad (1)$$

где Z_{eu} — глубина эвфотической зоны, м; Z_s — глубина видимости диска Секки, м.

Нижняя граница верхнего квазиоднородного слоя (ВКС) определялась по данным глубоководного зондирования как глубина, на которой относительная плотность на 0,07 выше, чем в поверхностном слое [Кубряков и др., 2019].

Первичную продукцию рассчитывали как для поверхностного слоя (0–1 м), так и интегральную для зоны фотосинтеза. Методы расчёта подробно описаны в работах [Finenko, Kovalyova, Suslin, 2019; Kovalyova, Suslin, 2022]. Переменными выступали такие входные параметры: продолжительность дня, глубина эвфотической зоны, концентрация хлорофилла *a* и температура воды на поверхности, количество поступающей на поверхность солнечной энергии, коэффициент диффузного поглощения света.

Концентрацию биогенных веществ измеряли с использованием методов, описанных в [Methods ... , 1999]. Определение нитратного азота проводили колориметрически после его восстановления на кадмиевых колонках до нитритного азота. В качестве восстановителя применяли металлический кадмий, в качестве комплексообразующего агента — динатриевую соль ЭДТА (трилон Б). Содержание аммонийного азота оценивали по методу Сэджи — Солорзано. Фосфаты выявляли колориметрически, по модифицированному методу Морфи — Райли. Силикаты определяли колориметрически, по реакции с образованием голубого кремнево-молибденового комплекса (метод Королёва).

Статистическую обработку данных осуществляли с помощью пакета программного обеспечения Microsoft Excel 2019, построение карт и графиков — в программах Surfer 13 и Grapher 11.

Результаты

Гидрологические параметры вод и концентрация биогенных веществ. В весенний период (март — апрель) 2023 г. толщина верхнего квазиоднородного слоя (ВКС) варьировала в диапазоне от 19 до 186 м. Её средняя величина составила (32 ± 19) м для станций шельфовой зоны и (81 ± 64) м для района континентального склона. Среднее значение по всем исследованным станциям составило (48 ± 43) м. Температура воды в поверхностном слое находилась в диапазоне от 9,4 до 10,0 °С. Значения солёности на всех станциях были равны 18,7. Величина фотосинтетически активной радиации (ФАР) на поверхности варьировала от 7 до 45 моль фотонов·м⁻²·сут⁻¹, в среднем составляя (21 ± 12) моль фотонов·м⁻²·сут⁻¹. Протяжённость эвфотической зоны находилась в пределах от 18 до 32 м при среднем значении (23 ± 4) м для всех станций.

Исходя из данных, представленных в таблице 1, глубина ВКС на большинстве станций превышала глубину ЭФЗ в среднем в 2–4 раза, что обусловило нахождение около трети хлорофилла за пределами освещённой зоны (таблица 1).

Концентрация нитратов в поверхностном слое на большей части исследованного полигона находилась в диапазоне от 0,5 до 2,0 мкМ (рис. 2а). Относительно высокие значения (более 1,0 мкМ) наблюдались в основном в восточной части, а также на некоторых участках возле берега. Содержание аммония не превышало 0,3 мкМ приблизительно на половине полигона, в центральной части концентрация была более высокой и достигала 0,8 мкМ (рис. 2б).

Содержание фосфатов в исследуемый период также было низким (рис. 2в). Более чем на половине исследованного полигона их концентрация варьировала в пределах от 0,02 до 0,06 мкМ с повышением до 0,1 мкМ на некоторых участках в центральной и восточной частях (рис. 2г). Концентрация силикатов, напротив, была высокой. На большей части полигона, охватывающей преимущественно район континентального склона, их содержание превышало 3,5 мкМ. В прибрежных районах концентрация силикатов находилась в пределах 2,5–3,0 мкМ.

Таблица 1

Абиотические параметры исследованных вод в марте — апреле 2023 г.

№ ст.	Глубина, м	$t_{\text{пов}}, ^\circ\text{C}$	ВКС, м	ЭФЗ, м	ВКС/ЭФЗ	I_0 , моль фотонов·м ⁻² ·сут ⁻¹	Хл <i>a</i> за пределами ЭФЗ, %
шельфовая зона (< 200 м)							
105	94	9,5	80	18	4,5	39	-
104	137	9,5	19	27	0,7	39	46
117	97	9,4	37	18	2,1	7	40
139.1	155	10,0	20	27	0,7	7	22
151	70	9,9	26	21	1,2	13	40
155	57	9,9	25	18	1,4	18	52
158	52	9,8	21	24	0,9	18	10
160.1	45	10,0	18	18	1,0	13	19
161.1	78	9,8	30	24	1,2	13	46
171	65	9,6	27	30	0,9	8	-
174	82	9,6	54	23	2,4	8	33
Среднее ± CO	85 ± 35	9,8 ± 0,2	32 ± 19	23 ± 4	2,0 ± 1,1	17 ± 12	34 ± 14
зона континентального склона (200–1500 м)							
135.1	1140	9,7	91	21	4,3	22	43
136.1	768	9,8	186	21	8,9	22	45
138.1	968	9,9	66	21	3,1	7	20
149	1527	10,0	24	18	1,3	13	47
149.2	1285	10,0	37	32	1,2	34	3
Среднее ± CO	1138 ± 291	9,9 ± 0,1	81 ± 64	23 ± 5	4,0 ± 3,0	20 ± 10	32 ± 19

Примечание: CO — стандартное отклонение, $t_{\text{пов}}$ — температура на поверхности, ВКС/ЭФЗ — отношение глубины ВКС к глубине ЭФЗ, Хл *a* — хлорофилл *a*, I_0 — значения ФАР на поверхности.

Для устойчивого развития фитопланктона оптимальным сочетанием количества биогенных элементов является пропорция Редфилда, согласно которой концентрации растворённых в воде кремния, фосфора и азота (N : P : Si) соотносятся как 16 : 1 : 16 [Turner et al., 2003]. В рассматриваемый период на исследованном полигоне отношение азота к фосфору (N : P), как правило, было выше 20, а в отдельных прибрежных районах превышало 40 (рис. 2д) и составляло в среднем 33. Лишь на небольшой части полигона оно было близко к оптимальному (15–20). Отношение Si : N также в основном было выше оптимального значения для всей исследованной акватории и составляло более 3 (рис. 2е).

Таким образом, в исследуемый период (март — апрель 2023 г.) в поверхностном слое наблюдались самые низкие концентрации фосфора и высокие концентрации кремния при промежуточных значениях азота. Это свидетельствует о том, что в процессе развития фитопланктона лимитирующим фактором являлся, как правило, фосфор.

Суммарная концентрация нитратов в ЭФЗ на большей части полигона не превышала 30 мкМ (рис. 3а). Отдельные максимумы (выше 35–40 мкМ) отмечены в основном в прибрежной зоне. Содержание аммония повышалось по мере удаления от берега (рис. 3б). Наиболее высокие его концентрации (более 12 мкМ) наблюдались в центральной части полигона. Интегральное содержание фосфора в ЭФЗ было низким, аналогично таковому на поверхности (рис. 3в). Низкие концентрации (0–1,5 мкМ) наблюдались более чем на половине исследуемой акватории. Распределение содержания силикатов в ЭФЗ характеризовалось высокими значениями (200 мкМ и более) в центре полигона, тогда как в западной и восточной частях их концентрации были ниже (60–120 мкМ) (рис. 3г).

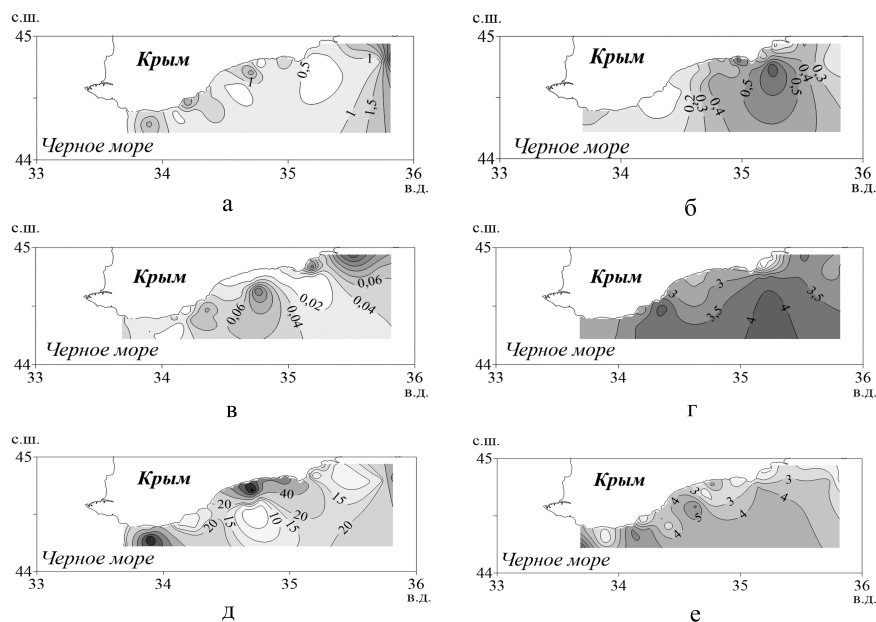


Рис. 2. Распределение концентрации питательных веществ в слое 0–1 м: нитраты (а), аммоний (б), фосфаты (в), силикаты (г). Отношения азота к фосфору (д) и кремния к азоту (е) в поверхностном слое Чёрного моря в марте — апреле 2023 г.

Средние значения соотношения $N : P$ во всём слое ЭФЗ были выше, чем на поверхности, а область оптимальных значений занимала меньшую часть акватории. Как правило, они превышали 20, а вблизи берега — 30 (рис. 3д). Отношение $Si : N$ также было высоким — более 4 на всём исследованном полигоне (рис. 3е).

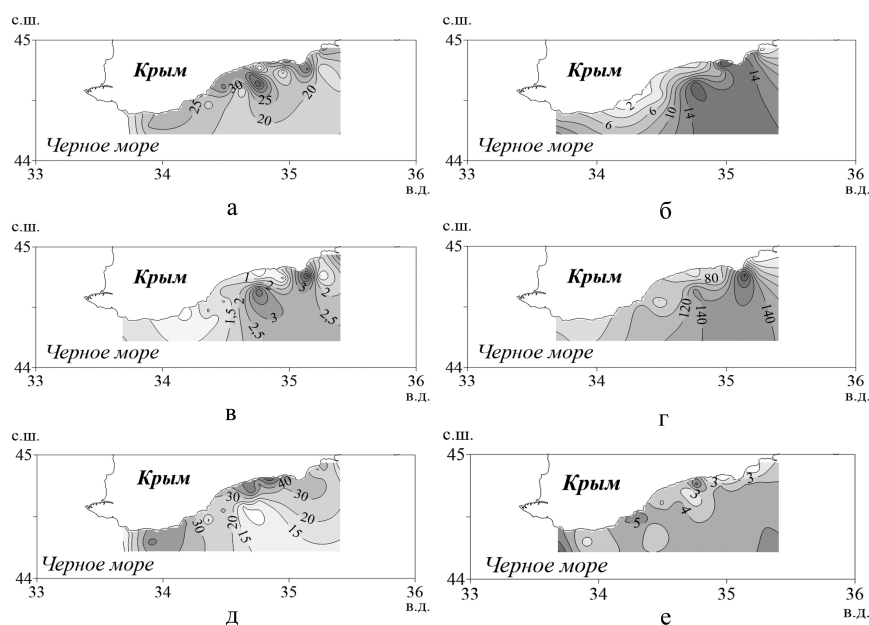


Рис. 3. Распределение суммарных концентраций питательных веществ в эвфотической зоне (ЭФЗ): нитраты (а), аммоний (б), фосфаты (в), силикаты (г). Средние отношения азота к фосфору (д) и кремния к азоту (е) в ЭФЗ Чёрного моря в марте — апреле 2023 г.

Содержание хлорофилла *a* и первичная продукция в поверхностном слое и в ЭФЗ.

В весенний период 2023 г. концентрация хлорофилла *a* в поверхностном слое была низкой (рис. 4а). Наименьшими значениями характеризуется центр исследованного полигона, где концентрация пигмента составила до $0,6 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$. В западной части наблюдались высокие концентрации хлорофилла с максимумом $1,5 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ в районе Ласпинской бухты. Первичная продукция на поверхности варьировала в диапазоне от 1 до $72 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$. Наиболее высокие значения выявлены в западной части полигона (рис. 4б). Низкие показатели (менее $20 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$) наблюдались в центре, тогда как на большей части полигона они варьировали в диапазоне от 20 до $30 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$.

Распределение концентрации хлорофилла *a* в ЭФЗ, так же как и на поверхности, было ниже в центральной части полигона и выше в западной и восточной его частях (рис. 4в). Более чем на половине исследованной акватории значения концентрации пигмента находились в пределах $20\text{--}25 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-2}$. Минимальные значения ($10\text{--}20 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-2}$) зафиксированы на участке полигона вблизи поселка Новый Свет, наиболее высокие — в западной части, где концентрация пигмента достигала $46 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-2}$. Значения интегральной первичной продукции в ЭФЗ варьировали в диапазоне $200\text{--}300 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ более чем на половине полигона, превышали $300 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ в западной части и опускались ниже $200 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ на отдельных участках в центре (рис. 4г).

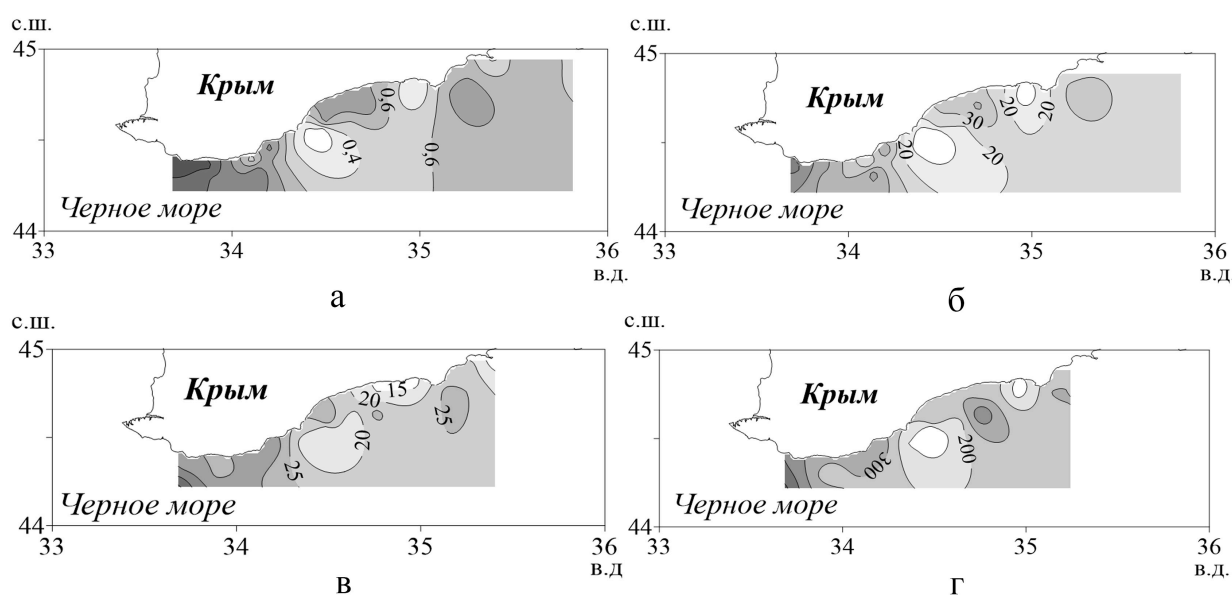


Рис. 4. Концентрация хлорофилла *a* (а) и первичная продукция (б) в поверхностном слое, интегральная концентрация хлорофилла (в) и первичная продукция (г) в эвфотической зоне Чёрного моря в марте — апреле 2023 г.

Вертикальные профили распределения хлорофилла *a* в слое 0–80 м представлены пятью основными типами (рис. 5). Наиболее распространённым был одномодальный профиль, выявленный на 26 % исследованных станций (рис. 5а). Бимодальный тип отмечен на 18 % станций (рис. 5б). Третий тип — профиль с относительно равномерным распределением пигмента до нижней границы ЭФЗ и резким снижением на глубине (рис. 5в) зафиксирован на 15 % станций. Четвёртый тип, характеризующийся относительно равномерным распределением хлорофилла по всему рассматриваемому слою, также выявлен на 15 % станций (рис. 5г). Наименее распространённый тип вертикального распределения хлорофилла *a* — профиль с постепенным снижением концентрации пигмента с глубиной (рис. 5д) выявлен на 11 % станций. На 15 % станций наблюдались профили распределения, не относящиеся ни к одному из указанных типов (рис. 5е).

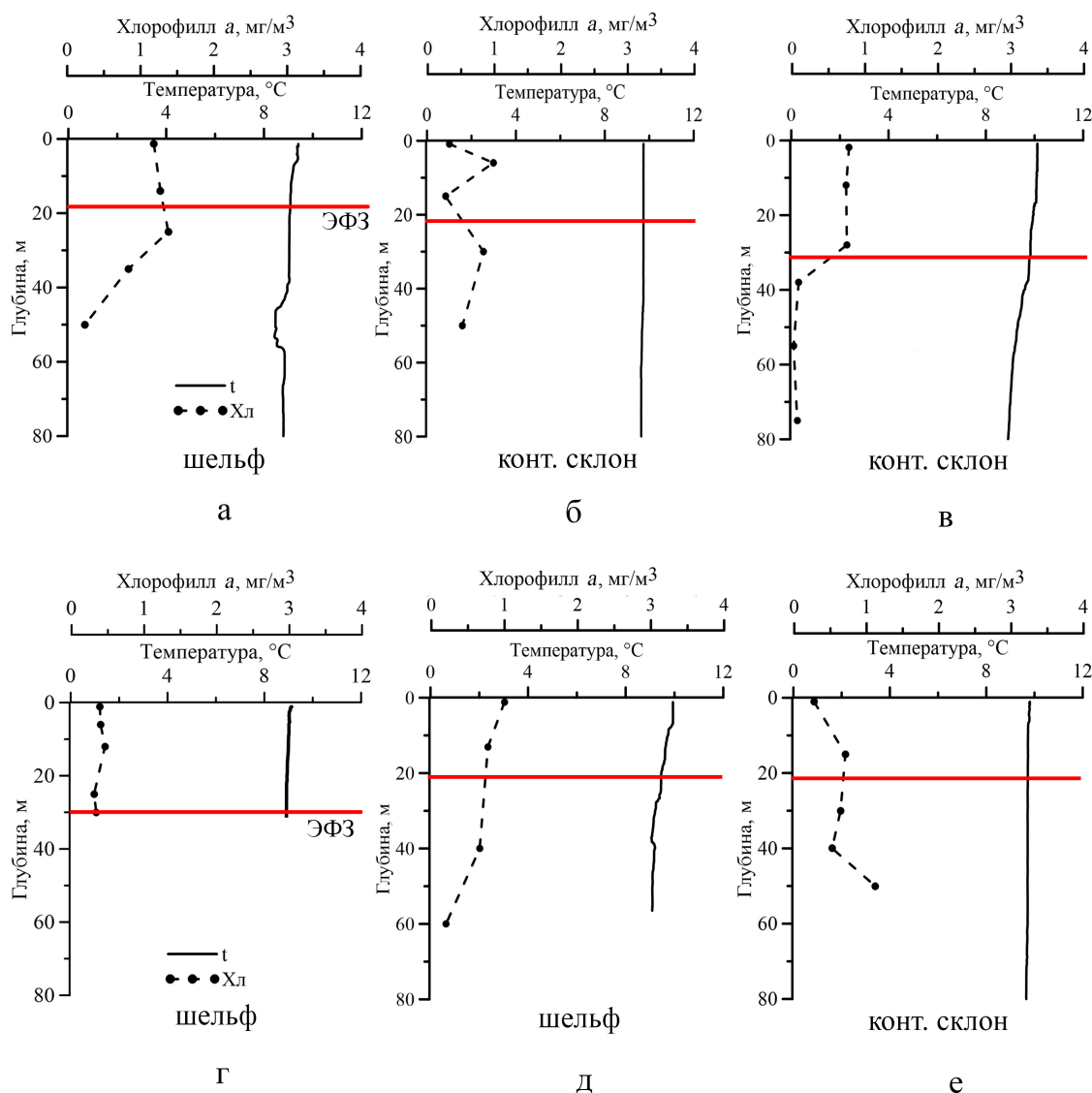


Рис. 5. Вертикальное распределение концентрации хлорофилла *a* в слое 0–80 м: одномодальный профиль (а), бимодальный (б), равномерное распределение в ЭФЗ (в), равномерное распределение во всем исследованном слое (г), постепенное снижение концентрации по глубине (д), профиль с максимумом у основания исследованного слоя (е)

Качественный и количественный состав фитопланктона и его биомасса. В начале весны 2023 г. биомасса фитопланктона в поверхностном слое на большей части исследованного участка акватории не превышала $20 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-3}$ (рис. 6а). Наиболее низкие значения (до $6 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-3}$) были отмечены в районе континентального склона, относительно высокие (более $30 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-3}$) наблюдались в западной части полигона, что может быть связано с более высокими показателями первичной продукции и повышенной концентрацией хлорофилла *a* в этом районе.

В марте — апреле 2023 г. вблизи крымского побережья Чёрного моря преобладали диатомовые водоросли. Их относительная биомасса составляла более 50 % почти на половине исследованной акватории и менее 30 % в центре полигона, где преобладали динофлагелляты (рис. 6б). Среди диатомовых водорослей доминировала крупноклеточная *Pseudosolenia calcar-avis* (Schultze) B.G. Sundström 1986. Её относительная биомасса в восточной и западной частях полигона составляла 25–50 % от общей (рис. 6в) и приблизительно половину от биомассы диатомовых. Несмотря

на высокую численность, вклад *Pseudo-nitzschia seriata* (Cleve) H. Peragallo 1899 и *Pseudo-nitzschia delicatissima* (Cleve) Heiden 1928 в относительную биомассу оставался низким. Почти на всём полигоне он не превышал 10 %, а в наиболее удалённом от берега районе составлял менее 2 %. Исключением явились локальные пики в западной части, где относительная биомасса рода *Pseudo-nitzschia* составляла 20 % (рис. 6г). Численность этих двух видов не достигала уровня цветения и варьировала от 3,6 до 244 тыс. кл.·л⁻¹, а в среднем была равна (65 ± 69) тыс. кл.·л⁻¹.

Таким образом, по биомассе в марте — апреле 2023 г. на исследованном участке акватории преобладал вид *P. calcar-avis*, а виды *P. seriata* и *P. delicatissima* доминировали лишь по численности. Прочие виды диатомовых водорослей с высокими значениями численности и биомассы: *Thalassiosira parva* Proshkina-Lavrenko 1955, *Cerataulina pelagica* (Cleve) Hendey 1937, *Proboscia alata* (Brightwell) Sundström 1986, *Thalassiosira subsalina* Proshkina-Lavrenko 1955, *Chaetoceros curvisetus* Cleve 1889, *Cyclotella caspia* Grunow 1878, *Nitzschia tenuirostris* Manguin 1952. Среди динофлагеллят наиболее весомый вклад в численность и биомассу был у *Triplos fusus* (Ehrenberg) F. Gómez 2013, *Protoceratium reticulatum* (Claparède & Lachmann) Bütschli 1885, *Diplopsalis lenticula* Bergh 1882, различных видов родов *Prorocentrum* и *Gymnodinium*.

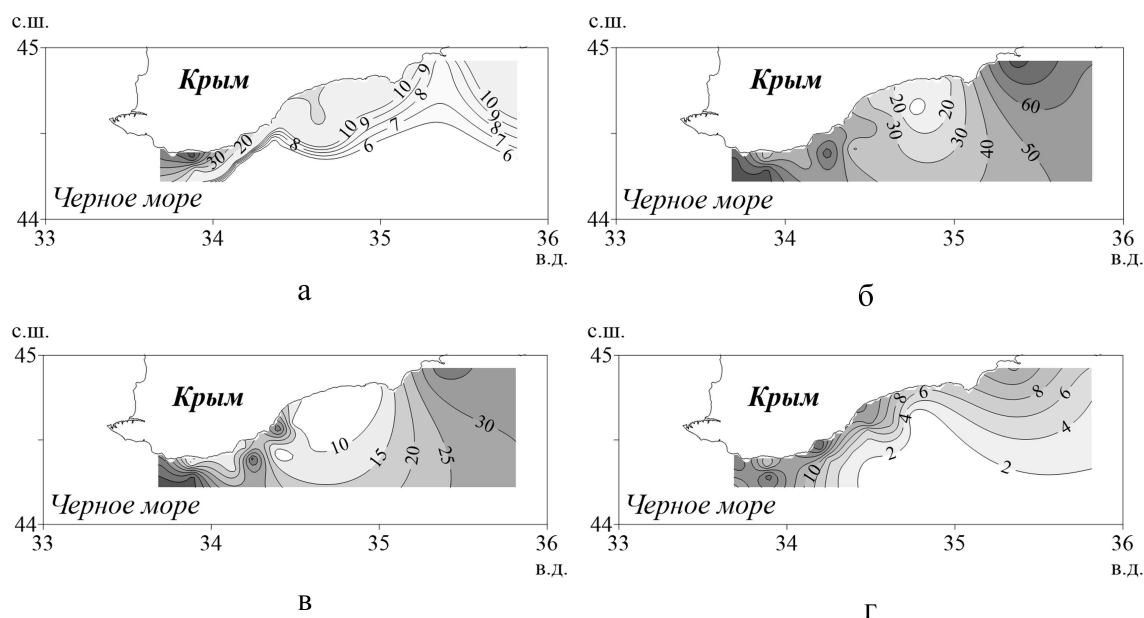


Рис. 6. Суммарная биомасса фитопланктона, мгС/м³ (а), относительная доля диатомовых водорослей, % (б), относительная доля *P. calcar-avis*, % (в) и рода *Pseudo-nitzschia*, % (г) в поверхностном слое Чёрного моря в марте — апреле 2023 г.

Таким образом, на большей части исследованной акватории, особенно в районе континентального склона, в марте — апреле 2023 г. наблюдалось слабое развитие планктонных водорослей, о чём свидетельствует их невысокая биомасса. Одной из причин этого могло быть лимитирование по нитратам и фосфатам. Другой причиной могло послужить пребывание в этот период значительной части фитопланктона за пределами освещённой зоны, судя по концентрации хлорофилла *a*.

Обсуждение

В связи с повышением температуры происходит ослабление динамики водных масс, что снижает поступление питательных веществ в зону фотосинтеза [Mikaelyan et al., 2018]. Механизмы данного процесса в глубоководных и прибрежных районах различны. В глубоководной части биогенные вещества поступают в основном за счёт подъёма вод с нижних горизонтов, в то время как в прибрежных районах основное влияние оказывает береговой сток [Финенко и др., 2021]. В исследованной нами прибрежной акватории отмечалось относительно низкое содержание нитратов и фосфатов, о чём свидетельствуют высокие отношения $N : P$ и $Si : N$ на данном участке. В поверхностном слое эти значения в среднем составляли 33 и 3 соответственно, а в зоне фотосинтеза — 31 и 4. Данные значения в 2–4 раза превышали соотношения Редфилда [Turner et al., 2003], а значит, концентрации азота и фосфора в морской воде в исследуемый период лимитировали развитие фитопланктона.

Результатом этого лимитирования в марте — апреле 2023 г. стали низкие значения концентрации хлорофилла *a* и величины первичной продукции в изученных нами водах. Исследования, проведённые в весенний период 1989 г., продемонстрировали сходные значения в прибрежных районах Чёрного моря [Финенко, Крупаткина, 1993].

Вертикальное распределение хлорофилла *a* в исследуемый период отличалось разнообразием типов профилей, среди которых наиболее часто встречался одномодальный. В рассматриваемый период в среднем более 30 % общего содержания хлорофилла находилось за пределами зоны фотосинтеза. Это связано с тем, что исследования проводились в период отсутствия стратификации вод, то есть фитопланктон мог свободно распределяться по глубине, что было особенно характерно для района континентального склона. В то же время средняя глубина зоны фотосинтеза в это время года составляла 23 м, что обусловило факт пребывания около трети фитопланктона в неосвещённой зоне. Высокие показатели средней температуры поверхностных вод (около 10 °C) свидетельствует о тёплой зиме 2022–2023 гг., что могло быть одной из причин широкого ВКС в этот период.

В прибрежных водах Чёрного моря с 1960-х по начало 2000-х годов в годовом развитии биомассы фитопланктона наблюдалось три пика: первый приходился на конец зимы — начало весны, второй — на конец мая или начало июня и третий — на сентябрь — октябрь. Первый пик преимущественно формировался мелкой диатомовой водорослью *S. costatum* [Стельмах, 2024]. В исследованиях конца 1980-х — начала 1990-х годов [Микаэлян, Нестерова, Георгиева, 1992; Финенко, Крупаткина, 1993], когда наблюдалась усиленная эвтрофикация вод Чёрного моря, отмечено цветение видов рода *Pseudo-nitzschia*, таких как *Pseudo-nitzschia pseudodelicatissima* (Hasle) Hasle 1993, *Pseudo-nitzschia seriata* (Cleve) H.Peragallo 1899 и *Pseudo-nitzschia delicatissima* (Cleve) Heiden 1928. В марте — апреле 2023 г. даже в районе континентального склона цветение видов *P. seriata* и *P. delicatissima* нами не обнаружено, однако отмечена их высокая численность относительно других видов. В исследованный период по биомассе доминировали диатомовые водоросли — более 40–50 % в восточной и западной частях акватории. Примерно половину их биомассы составлял вид *P. calcar-avis*, который, по-видимому, и определял доминирующее положение диатомей. В работах 2016–2019 гг. отмечалось преобладание как крупных видов диатомовых и динофитовых водорослей, так и мелкой кокколитофориды *Emiliania huxleyi* (Lohmann) W.W. Hay & H.P. Mohler в весенний период после тёплых зим [Финенко и др., 2021]. Среди доминирующих видов также упоминалась *P. calcar-avis*, но её вклад был почти в два раза ниже, чем у динофлагеллят. Таким образом, можно предположить, что в Чёрном море происходит постепенная перестройка структуры фитопланктона, прослеживаемая в ходе наблюдений за период чуть менее 10 лет.

Преобладание крупноклеточных видов планктонных водорослей, в частности *P. calcar-avis*, может объясняться, во-первых, их низкой пригодностью в качестве пищи для большинства видов микрозоопланктона [Wirtz, 2012] не только из-за размеров, но и из-за сниженного соотношения углерода к объёму клетки, что делает их низкокачественным кормом [McBeain, Halsey, 2018]. Во-вторых, возможное доминирование крупноклеточного вида *P. calcar-avis* в составе фитопланктона может быть обусловлено механизмом, позволяющим данному виду длительно функционировать в условиях дефицита биогенных веществ, — способностью накапливать их в крупной внутриклеточной вакуоли [Silkin et al., 2021].

Таким образом, в начале весеннего периода 2023 г. в Чёрном море у берегов Крыма ни один вид планктонных микроводорослей не достигал уровня цветения. Причинами этого, по-видимому, являлось лимитирование развития нитратами и фосфатами, а также нахождение значительной части фитопланктона за пределами зоны фотосинтеза. В общей биомассе, как правило, доминировали крупные диатомовые водоросли и изредка крупные динофлагелляты, а концентрация хлорофилла *a* и первичная продукция были сравнительно невысокими.

Заключение

Исследования, проведённые в районе шельфа и континентального склона Чёрного моря за последние несколько лет, в том числе и настоящая работа, выявили изменения структурных и функциональных характеристик фитопланктона. Отмечается снижение концентрации хлорофилла *a*, первичной продукции и биомассы фитопланктона, а также уменьшение вклада в общую биомассу мелкоклеточных видов водорослей, прежде всего диатомовых. Вместо них всё чаще преобладают крупные виды диатомовых водорослей. Это обусловлено, вероятно, их способностью создавать значительный внутриклеточный запас биогенных веществ, а также слабым выеданием микрозоопланктоном.

Благодарность. Проведённые исследования были осуществлены на базе Центра коллективного пользования «Научно-исследовательское судно «Профессор Водяницкий»» Федерального государственного бюджетного учреждения науки Федерального исследовательского центра «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН». Авторы выражают благодарность Д. С. Борисовой за помощь при определении концентрации биогенных веществ.

Список литературы

1. Ковалева И. В., Финенко З. З., Суслин В. В. Тренды изменения первичной продукции фитопланктона по данным дистанционного зондирования в глубоководной области Чёрного моря в 1998–2015 годы // Фундаментальная и прикладная гидрофизика. – 2022. – Т. 15, № 4. – С. 42–53. – <https://doi.org/10.48612/fpg/dfbm-t6da-5rvb>
2. Ковалева И. В., Финенко З. З., Суслин В. В. Тренды многолетних изменений концентрации хлорофилла, первичной продукции фитопланктона и температуры воды на шельфе в южном и восточном районах Чёрного моря // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. – 2021. – Т. 18, № 4. – С. 228–235. – <https://doi.org/10.21046/2070-7401-2021-18-4-228-235>
3. Ковалева И. В., Финенко З. З., Суслин В. В. Тренды многолетних изменений первичной продукции фитопланктона совместно с концентрацией хлорофилла и температурой воды в шельфовых районах северо-западной части Чёрного моря // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. – 2022. – Т. 19, № 4. – С. 239–248. – <https://doi.org/10.21046/2070-7401-2022-19-4-239-248>

4. Кубряков А. А., Белокопытов В. Н., Зацепин А. Г., Станичный С. В., Пиотух В. Б. Изменчивость толщины перемешанного слоя в Чёрном море и ее связь с динамикой вод и атмосферным воздействием // Морской гидрофизический журнал. – 2019. – Т. 35, № 5. – С. 449–468. – <https://doi.org/10.22449/0233-7584-2019-5-449-468>
5. Маньковский В. И., Маньковская Е. В., Соловьев М. В. Гидрооптические характеристики Чёрного моря : справочник. – Севастополь : ЭКОСИ – Гидрофизика, 2009. – 92 с.
6. Микаэлян А. С., Нестерова Д. А., Георгиева Л. В. Зимнее «цветение» *Nitzschia delicatula* в открытых водах Чёрного моря // Зимнее состояние экосистемы открытой части Чёрного моря: (по материалам 21-го рейса НИС «Витязь», 9 февр. – 8 апр. 1991 г.) / Рос. акад. наук, Ин-т океанологии им. П. П. Ширшова ; отв. ред. М. Е. Виноградов. – Москва : ИО РАН, 1992. – С. 58–72.
7. Совга Е. Е., Мезенцева И. В., Хмара Т. В., Слепчук К. А. О перспективах и возможностях оценки самоочистительной способности акватории Севастопольской бухты // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа. – 2014. – Вып. 28. – С. 153–164. – <https://elibrary.ru/vbfstf>
8. Стельмах Л. В. Закономерности роста фитопланктона и его потребления микрозоопланктоном в Чёрном море. – Симферополь : АРИАЛ, 2024. – 194 с.
9. Финенко З. З., Криваткина Д. К. Первичная продукция и размерная структура фитопланктона в зимне-весенний период // Планктон Чёрного моря / АН УССР, Ин-т биологии юж. морей им. А. О. Ковалевского. – Киев : Наук. думка, 1993. – С. 74–92.
10. Финенко З. З., Мансурова И. М., Ковалёва И. В., Георгиева Е. Ю. Развитие фитопланктона в зимне-весенний период в прибрежных водах Крыма // Морской биологический журнал. – 2021. – Т. 6, № 1. – С. 102–114. – <https://doi.org/10.21072/mbj.2021.06.1.08>
11. Финенко З. З., Суслин В. В., Чурилова Т. Я. Региональная модель для расчёта первичной продукции Чёрного моря с использованием данных спутникового сканера цвета SeaWiFS // Морской экологический журнал. – 2009. – Т. 8, № 1. – С. 81–106. – <https://repository.marine-research.ru/handle/299011/1002>
12. Finenko Z. Z., Kovalyova I. V., Suslin V. V. Use of satellite data for the estimation of the specific growth rate of phytoplankton in the surface layer of the Black Sea // Russian Journal of Marine Biology. – 2019. – Vol. 45, no. 4. – P. 313–319. – <https://doi.org/10.1134/S1063074019040059>
13. Guiry M. D., Guiry G. M. AlgaeBase. World-wide electronic publication / Nat. Univ. of Ireland. – Galway. – URL: <http://www.algaebase.org> (accessed: 10.06.2025).
14. Häder D.-P., Gao K. Interactions of anthropogenic stress factors on marine phytoplankton // Frontiers in Environmental Science. – 2015. – Vol. 3. – Art. 14. – <https://doi.org/10.3389/fenvs.2015.00014>
15. Identifying marine diatoms and dinoflagellate / ed. by C. R. Tomas. – San-Diego : Academic Press, 1996. – 598 p. – <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-693015-3.X5000-1>
16. Intergovernmental Oceanographic Commission. Protocols for the joint global ocean flux study (JGOFS) core measurements. – Paris : UNESCO-IOC, 1994. – 170 pp. – (Intergovernmental Oceanographic Commission manuals and guides ; 29) (JGOFS report ; 19). – <https://doi.org/10.25607/OBP-1409>
17. Kovalyova I. V., Suslin V. V. Integrated primary production in the deep-sea regions of the Black Sea in 1998–2015 // Physical Oceanography. – 2022. – Vol. 29, iss. 4. – P. 404–416. – <https://doi.org/10.22449/1573-160X-2022-4-404-416>
18. McBeain K. A., Halsey K. H. Altering phytoplankton growth rates changes their value as food for microzooplankton grazers // Aquatic Microbial Ecology. – 2018. – Vol. 82, iss. 1. – P. 19–29. – <https://doi.org/10.3354.ame01880>

19. Menden-Deuer S., Lessard E. J. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms and other protist plankton // *Limnology and Oceanography*. – 2000. – Vol. 45, iss. 3. – P. 569–579. – <https://doi.org/10.4319/lo.2000.45.3.0569>
20. Methods of seawater analysis / eds: K. Grasshoff [et al.]. – 3d compl. rev. and extended ed. – Weinheim [et al.] : Wiley-VCH, 1999. – 632 p.
21. Mikaelyan A. S., Chasovnikov V. K., Kubryakov A. A., Stanichny S. V. Phenology and drivers of the winter–spring phytoplankton bloom in the open Black Sea: The application of Sverdrup’s hypothesis and its refinements // *Progress in Oceanography*. – 2017. – Vol. 151. – P. 163–176. – <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2016.12.006>
22. Mikaelyan A. S., Kubryakov A. A., Silkin V. A., Pautova L. A., Chasovnikov V. K. Regional climate and patterns of phytoplankton annual succession in the open waters of the Black Sea // *Deep Sea Research. Pt. I: Oceanographic Research Papers*. – 2018. – Vol. 142. – P. 44–57. – <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2018.08.001>
23. Montagnes D. J., Berges J. A., Harrison P. J., Taylor F. J. R. Estimating carbon, nitrogen, protein and chlorophyll *a* from volume in marine phytoplankton // *Limnology and Oceanography*. – 1994. – Vol. 39, iss. 5. – P. 1044–1060. – <https://doi.org/10.4319/lo.1994.39.5.1044>
24. Orekhova N. A., Varenik A. V. Current hydrochemical regime of the Sevastopol Bay // *Physical Oceanography*. – 2018. – Vol. 25, iss. 2. – P. 124–135. – <https://doi.org/10.22449/1573-160X-2018-2-124-135>
25. Silkin V., Fedorov A., Flynn K. J., Paramonov L., Pautova L. Protoplasmic streaming of chloroplasts enables rapid photoacclimation in large diatoms // *Journal of Plankton Research*. – 2021. – Vol. 43, iss. 6. – P. 831–845. – <https://doi.org/10.1093/plankt/fbab071>
26. Stelmakh L. V., Georgieva E. Yu. Microzooplankton: the trophic role and involvement in the phytoplankton loss and bloom-formation in the Black Sea // *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. – 2014. – Vol. 14, iss. 5. – P. 955–964. – https://doi.org/10.4194/1303-2712-v14_4_15
27. Stelmakh L., Kovrigina N. Phytoplankton growth rate and microzooplankton grazing under conditions of climatic changes and anthropogenic pollution in the coastal waters of the Black Sea (Sevastopol Region) // *Water*. – 2021. – Vol. 13, iss. 22. – Art. 3230. – <https://doi.org/10.3390/w13223230>
28. Stelmakh L., Kovrigina N., Gorbunova T. Phytoplankton adaptation strategies under the influence of climatic changes and anthropogenic pressure on the Black Sea coastal ecosystems on the example Sevastopol Bay // *Ecologica Montenegrina*. – 2020. – Vol. 37. – P. 34–42. – <https://doi.org/10.37828/em.2020.37.5>
29. Stelmakh L. V., Mansurova I. M., Farber A. A., Kovaleva I. V., Borisova D. S. Structural and functional parameters of the Black Sea phytoplankton during the summer bloom of the coccolithophore *Emiliania huxleyi* // *Regional Studies in Marine Science*. – 2024. – Vol. 76. – Art. 103594. – <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2024.103594>
30. Turner R. E., Rabalais N. N., Justic’ D., Dortch Q. Global patterns of dissolved N, P and Si in large rivers // *Biogeochemistry*. – 2003. – Vol. 64, nr 3. – P. 297–317. – <http://www.jstor.org/stable/1469745>
31. Wirtz K. W. Who is eating whom? Morphology and feeding type determine the size relation between planktonic predators and their ideal prey // *Marine Ecology Progress Series*. – 2012. – Vol. 445. – P. 1–12. – <https://doi.org/10.3354/meps09502>

THE ASSESSMENT OF STRUCTURAL AND FUNCTIONAL CHARACTERISTICS OF PHYTOPLANKTON OF THE BLACK SEA IN SPRING OF 2023

Farber A. A., Stelmakh L. V., Kovaleva I. V., Babich I. I.

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation,
e-mail: anastasiafarber@yandex.ru

Abstract: The current state of marine phytoplankton near the Crimean Peninsula (the Black Sea) was assessed using data obtained during the 126th cruise of the R/V «Professor Vodyanitsky» in March — April 2023. This research was motivated by the impacts of climate change on marine ecosystems, a problem that has evoked a strong interest within the scientific community. The data on chlorophyll *a* concentration, primary production, biomass, and phytoplankton species composition in surface seawater were used. The concentration of chlorophyll *a* ranged from 0.6 to 1.5 mg/m³. Surface primary production varied between 1 and 72 mg C·m⁻³·d⁻¹, whereas the integrated primary production in the photosynthetic zone ranged from 200 to 300 mg C·m⁻²·d⁻¹. Surface biomass values were between 5 and 84 mg C/m³, rarely exceeding 30 mg C/m³. By biomass the dominant species was *Pseudosolenia calcar-avis*, whereas *Pseudo-nitzschia* spp. prevailed in abundance. None of the identified species reached bloom levels. Nitrogen and phosphorus were determined to limit the growth of phytoplankton during the observation period. A comparison with literature data allowed us to evaluate changes in the structural and functional characteristics of phytoplankton in the coastal waters of the Black Sea over recent years.

Keywords: phytoplankton, chlorophyll *a*, primary production, biomass, the Black Sea

Сведения об авторах

Фарбер Анастасия Антоновна	аспирант, младший научный сотрудник ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН», просп. Нахимова 2, г. Севастополь, 299011, Российская Федерация, e-mail: anastasiafarber@yandex.ru
Стельмах Людмила Васильевна	доктор биологических наук, главный научный сотрудник ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН», просп. Нахимова 2, г. Севастополь, 299011, Российская Федерация, e-mail: lustelm@mail.ru
Ковалева Илона Васильевна	кандидат биологических наук, старший научный сотрудник ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН», просп. Нахимова 2, г. Севастополь, 299011, Российская Федерация, e-mail: ila.82@mail.ru
Бабич Ирина Ивановна	ведущий инженер ФГБУН ФИЦ «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН», просп. Нахимова 2, г. Севастополь, 299011, Российская Федерация, e-mail: irina.babich1955@mail.ru

Поступила в редакцию 27.06.2025
Принята к публикации 11.11.2025