

УДК 581.526.325:581.143(262.5)

ОПРЕДЕЛЕНИЕ СКОРОСТИ РОСТА И ЭЛИМИНАЦИИ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ И ПОПУЛЯЦИЙ В СООБЩЕСТВЕ ФИТОПЛАНКТОНА БУХТЫ СЕВАСТОПОЛЬСКАЯ (ЧЁРНОЕ МОРЕ)

© 2019 г. В. Д. Чмыр, Р. И. Ли, М. И. Сеничева

Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,
Севастополь, Россия
E-mail: vikchm@mail.ru

Поступила в редакцию 27.12.2018; после доработки 26.06.2019;
принята к публикации 25.09.2019; опубликована онлайн 30.09.2019.

Актуальность исследования определяется ключевой ролью фитопланктона в функционировании морских экосистем: одноклеточные водоросли образуют начальное трофическое звено в пищевой цепи, осуществляя первичную продукцию органического вещества в процессе фотосинтеза. Важными задачами являются определение значения скорости чистого (видимого) роста фитопланктона в целом и составляющих его элементов, включая популяции отдельных видов, и изучение возможности оценивать скорость их действительного роста и выедания на основе регулярных короткопериодных определений численности и биомассы фитопланктона в природных сообществах. Для решения данной задачи использованы как полученные ранее материалы подекадного мониторинга состояния фитопланктона в прибрежной зоне, так и результаты недавно проведённых экспериментов. Выполненные в течение 2007 г. подекадные определения в зоне устья б. Севастопольская включали измерения численности и биомассы фитопланктона, а также концентрации хлорофилла *a* с периодичностью в несколько суток, что позволило рассчитывать скорость чистого удельного роста биомассы (видимый рост, **k**) согласно её изменениям, фиксированным за этот период. Путём сопоставления численности отдельных видов в ближайших по времени определениях рассчитаны 29 значений скорости видимого роста для 9 массовых видов. Видимый рост, являясь разницей между действительным ростом и выеданием, может быть использован для определения этих величин. Закономерности, которые связывают значения скорости видимого и действительного роста клеток водорослей с их размерами, выявлены в экспериментах, проведённых по методу разбавления, изначально предназначенному для исследования суммарного фитопланктона, но адаптированному нами для определения функциональных параметров отдельных видов, что и позволило выявить связующие их закономерности. Используя найденные закономерности, мы получили 22 значения скорости роста **μ** и скорости выедания **m** для 7 массовых видов фитопланктона в зоне устья б. Севастопольская. Показано, что скорость роста отдельных видов фитопланктона, объём клеток которых составляет до 1000 мкм³, может достигать значений свыше 1 сут⁻¹. Для водорослей, объём клеток которых превышает 1500 мкм³, значения **μ** приближаются к значениям **k**, а значения **m** — к нулю. Для этой группы скорость действительного роста **μ** принимается равной скорости видимого роста **k**, а скорость выедания **m** — равной нулю. В действительности в естественной популяции мелкие виды преимущественно выедаются в верхнем освещённом слое; крупные виды оседают на дно или в глубинные горизонты. Полученные нами сравнительно высокие значения **k** свидетельствуют, возможно, о низких значениях элиминации, в том числе о низкой выедаемости. По результатам эксперимента, при увеличении объёма клеток водорослей до 1600 мкм³ значения **k** возрастают до уровня значений **μ**, в то время как значения **m** падают до нуля. Это означает, что выеданию подвержены прежде всего популяции фитопланктона с мелкими клетками; виды с более крупными клетками не выедаются. Между тем с таким заключением не согласуются показатели скоростей видимого роста, измеренных *in situ*, которые включают

как положительные, так и отрицательные значения для всех популяций независимо от размера клеток. Это противоречие объясняется тем, что в эксперименте отмирающие и оседающие на дно сосуда крупные клетки учитывают наравне с живыми, что скрывает эффект элиминации.

Ключевые слова: фитопланктон, сообщество, популяция, удельный рост, элиминация, структура, экспозиция

В процессе изучения феномена сезонного цветения морской воды в Северной Атлантике в первой половине XX в. была выдвинута концепция критической глубины [20], на основании которой в дальнейшем была разработана одноимённая гипотеза [26], объясняющая цветение фитопланктона (phytoplankton bloom) образованием устойчивого верхнего перемешанного слоя (ВПС) в результате весеннего прогревания вод. Согласно гипотезе, цветение наступает при формировании ВПС выше определённой критической глубины, где рост биомассы превышает её потери.

В настоящее время многолетние спутниковые наблюдения за оцениваемой по хлорофиллу биомассой фитопланктона в Северной Атлантике, проводимые с периодичностью в 8 суток, показали несоответствие основным положениям гипотезы критической глубины. Вместо неё предложена гипотеза разбавления и компенсации, которая фокусирует внимание на балансе между ростом и выеданием фитопланктона и на сезонных колебаниях физических процессов, влияющих на этот баланс [18].

Следовательно, благодаря спутниковым наблюдениям изменения цветности моря, проводимым с периодичностью в 8 суток, можно сделать ценные, хотя и предельно обобщённые выводы о функционировании сообщества фитопланктона. Очевидно, что выполнение более подробных его исследований, как минимум на реперных станциях, с периодичностью в несколько суток позволяет создать развёрнутую картину функционирования сообщества не только в простейших приполярных экосистемах, где видовое богатство ограничивается несколькими массовыми видами [20], но и в более сложных водных экосистемах, включающих сотни видов [4].

С целью детального исследования как сезонных, так и короткопериодных изменений в развитии фитоценоза, в том числе его видовой структуры [10, 16, 17], в Институте биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН (ранее — ИнБЮМ НАН Украины, ИМБИ РАН) в течение ряда лет проводили подекадные определения численности и биомассы фитопланктона, а также концентрации хлорофилла *a* на трёх станциях в приустьевой зоне б. Севастопольская. В настоящей работе поставлены задачи определить значения скорости видимого роста фитопланктона в целом и составляющих его элементов, включая популяции отдельных видов, а также изучить возможность оценки скорости их действительного роста и элиминации на основе регулярных короткопериодных определений численности и биомассы фитопланктона в природных сообществах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для решения поставленной задачи использованы как полученные ранее материалы регулярных определений фитопланктона [10] в прибрежной зоне, так и результаты недавно проведённых нами экспериментов.

Выполненные в течение 2007 г. подекадные определения вблизи устья б. Севастопольская на станциях 1 (Вежа), 2 (Плантация) и 3 (Равелин) (рис. 1) включали измерения биомассы и численности фитопланктона, а также концентрации хлорофилла *a* с периодичностью в несколько суток, что позволяло рассчитывать скорость чистого удельного роста биомассы (видимый рост, *k*) согласно её изменениям, фиксированным за этот период, по уравнению, аналогичному использованному в исследованиях по Северной Атлантике [18]:

$$k = \ln(B_t/B_0)/\Delta t. \quad (1)$$

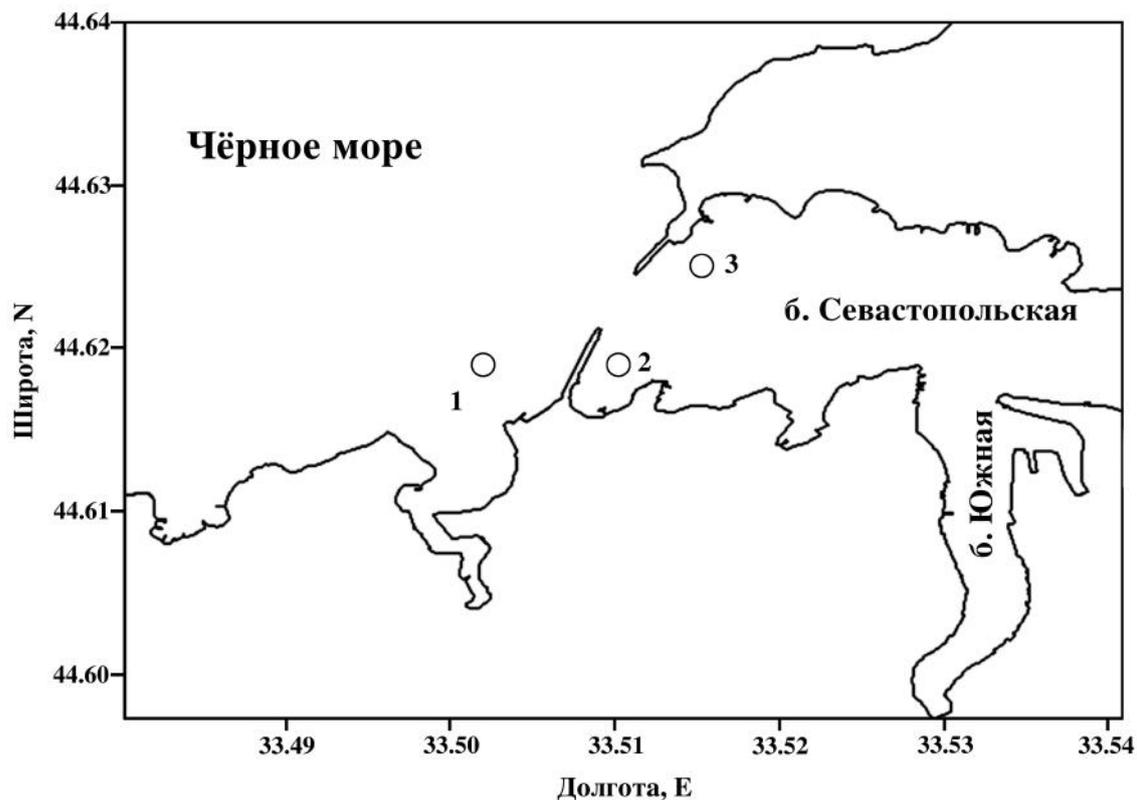


Рис. 1. Схема расположения станций отбора проб в прибрежье Севастополя (2007–2015): 1 — Веха; 2 — Плантация; 3 — Равелин

Fig. 1. Scheme of sampling stations location in the Sevastopol coastal zone (2007–2015): 1 – Vekha; 2 – Plantatsiya; 3 – Ravelin

На ст. 2 определены значения видимого удельного роста суммарной биомассы, а также биомассы основных систематических групп фитопланктона. Сезонный ход значений видимого роста концентрации хлорофилла *a* в дальнейшем получен на нескольких станциях, в том числе на ст. 3 (2014–2015).

Удельные значения видимого роста численности отдельных видов рассчитаны на ст. 3. В течение года проведено 27 последовательных определений фитопланктона в поверхностном слое. Из них примерно половина выполнена с интервалом 6–8 суток, а остальные — с интервалом 14–28 суток. Очевидно, что действительное значение коэффициента *k* можно найти при минимальных значениях периода времени Δt . Хотя состав и плотность прибрежного сообщества какое-то время могут оставаться сравнительно однородными в пределах значительной акватории [10], самыми надёжными следует считать значения *k*, полученные при минимальных Δt .

Общее количество видов в приустьевой зоне бухты превышает 200; в отобранных пробах насчитывали, как правило, от 20 до 35. Сопоставляя списки видов, полученные при ближайших по времени определениях, отбирали те, численность которых n_0 и n_t была достаточной для расчётов, так как при низких её значениях возрастает элемент случайности. Всего проведено 29 определений значений видимого роста для 9 массовых видов фитопланктона, найденных в 20 пробах из 27.

Для объяснения значений скорости видимого роста необходима была методика параллельного измерения в эксперименте значений скорости действительного роста и выедания клеток отдельных видов фитопланктона. Она разработана нами в 2017 г. на основе метода разбавления.

Метод разбавления был предложен в 1982 г. М. Landry с соавторами [21, 22] и получил широкое распространение среди специалистов, занимающихся изучением скорости роста и выедания фитопланктона в природных сообществах. К настоящему времени вышли сотни

публикаций, описывающих результаты этих исследований. В нашей работе теоретические построения, терминология и уравнения расчётов в основном соответствуют изложенным в работах авторов метода [21, 22, 23, 25]. Конкретные буквенные обозначения в уравнениях, как правило, совпадают с таковыми первоисточников. Минимальные замены предприняты с целью унификации обозначений в настоящем изложении.

Метод разбавления основан на сопоставлении плотности фитопланктона в начале (p_0) и в конце (p_t) экспозиции цельных и разбавленных фильтрованной водой проб в условиях, близких к естественным. Принимается, что за время экспозиции концентрация питательных веществ и скорость размножения клеток остаются постоянными, а скорость выедания изменяется пропорционально при разбавлении концентрации консументов. Основными потребителями фитопланктона являются организмы микрозоопланктона — преимущественно инфузории и личинки ракообразных размером 20–200 мкм. Суммарную плотность фитопланктона первоначально оценивали по концентрации хлорофилла a .

В наших экспериментах классический метод разбавления, предназначенный для исследования суммарного фитопланктона, адаптирован для определения функциональных параметров отдельных видов. Для этого находили коэффициенты видимого роста за время экспозиции (t , сут) численности клеток (n) каждого исследуемого вида отдельно в цельной (k) и в разбавленной (k^d) пробах по следующим уравнениям:

$$k = \ln(n_t/n_0)/\Delta t, \quad (2)$$

$$k^d = \ln(n_t^d/n_0^d)/\Delta t. \quad (3)$$

Используя значения коэффициентов k и k^d , рассчитывали коэффициент элиминации m :

$$m = (k^d - k)/(1 - x), \quad (4)$$

где x — доля цельной воды в составе разбавленной пробы, объём которой принят равным 1.

Скорость размножения (действительный рост, μ) определяют как сумму видимого роста и элиминации:

$$\mu = k + m. \quad (5)$$

Единица измерения значений k , m и μ — сут⁻¹.

Для проведения экспериментов воду отбирали с поверхности моря на ст. 3, расположенной в фарватере б. Севастопольская вблизи её устья. Время взятия пробы — около 10:00 28 апреля 2017 г., температура воды составляла +12,2 °С. Воду наливали в 5-литровые пластиковые баллоны. В одной ёмкости проба на 2/3 объёма была разбавлена водой, пропущенной через ядерный фильтр (диаметр ячеек — 1 мкм). В другой ёмкости проба оставалась неразбавленной. Баллоны экспонировали в море у причала радиобиологического корпуса ИнБЮМ в течение трёх суток. Температура воды в конце экспозиции достигала +15 °С. В начале и в конце экспозиции определяли численность клеток каждого найденного вида в обеих экспериментальных ёмкостях.

Для определения структуры фитопланктона пробы объёмом до 2 л концентрировали до объёма 10 мл с помощью воронки обратной фильтрации с ядерным фильтром (диаметр ячеек — 1 мкм) [11, 15], и фиксировали 1 мл нейтрализованного 40%-ного формалина. Подсчёт клеток фитопланктона различной плотности и размерного состава осуществляли под световым микроскопом «Микмед-2» (увеличение — от $\times 40$ до $\times 1500$) на специальных счётных стеклах, на поверхность которых дозатором наносили несколько капель (0,02 мл) суспензии из тщательно перемешанной исследуемой пробы. Каждая проба просчитана в трёх повторностях. Для вычисления биомассы фитопланктона применяли метод истинного объёма (формулы геометрического подобия клеток), предложенный И. А. Киселевым [5]. Расчёт биомассы и численности проводили по стандартным методикам [3].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Результаты определения сезонного хода значений видимого удельного роста биомассы фитопланктона на ст. 2 в 2007 г. (рис. 2) — это значения видимого удельного роста суммарной биомассы, а также биомассы основных систематических групп и доминирующего вида — *Emiliana huxleyi* (Lohmann) W. W. Hay & H. P. Mohler, 1967 (Haptophyta).

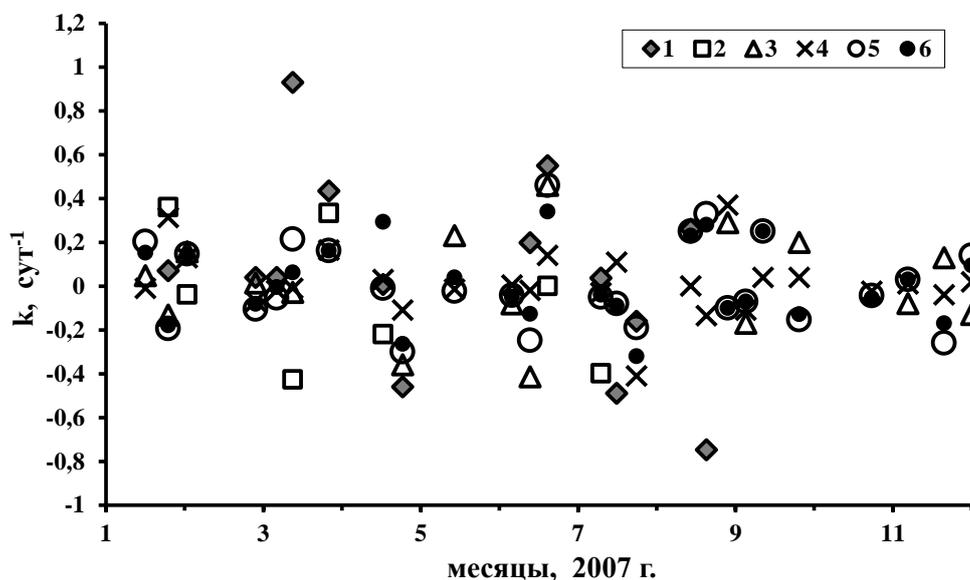


Рис. 2. Сезонный ход суточных значений видимого удельного роста биомассы фитопланктона на ст. 2, 2007 г., горизонт 0 м: 1 — сине-зелёные; 2 — зелёные; 3 — *Emiliana huxleyi*; 4 — динофитовые; 5 — диатомовые; 6 — суммарная биомасса

Fig. 2. Seasonal variation of daily values of apparent specific growth of phytoplankton biomass at station 2, 2007, horizon of 0 m: 1 – Cyanobacteria; 2 – Chlorophyta; 3 – *Emiliana huxleyi*; 4 – Dinophyta; 5 – Bacillariophyta; 6 – total biomass

Полученные значения положительных и отрицательных скоростей роста биомассы сообщества и отдельных его компонентов показывают, что скорости видимого роста суммарной биомассы k находятся в пределах от $+0,4$ до $-0,4$ сут⁻¹, а скорости роста отдельных её компонентов выходят за указанные границы. Так, скорости роста биомассы сине-зелёных (Cyanobacteria) приблизительно укладываются в пределы от $+1$ до -1 сут⁻¹.

Результаты регулярных подекадных определений фитопланктона с параллельными измерениями концентрации хлорофилла a на ст. 3 (фарватер б. Севастопольская) и ст. 1 (800 м от берега) показывают, что практически все значения видимого роста, рассчитанные по колебаниям концентрации хлорофилла a на этих станциях в 2013–2015 гг., укладываются в пределы $\pm 0,15$ сут⁻¹ (рис. 3, ст. 3).

Значение видимого роста (разница между показателями роста и элиминации) является источником сведений об этих величинах, и особый интерес представляет возможность расчёта скоростей видимого роста для отдельных видов. Имея представление об уровне скорости роста отдельных видов в сообществе, по скорости видимого роста можно судить об элиминации, в частности о их выедании. Таким образом, накопление знаний по значениям скорости видимого роста отдельных видов может способствовать выявлению скрытых процессов внутри сообщества фитопланктона.

Определения значений скорости видимого роста отдельных видов в естественной популяции проведены по результатам мониторинга состояния фитопланктона в устье б. Севастопольская на протяжении 2007 г. По данным короткопериодных наблюдений на ст. 3 рассчитаны 29 значений видимого роста для 9 массовых видов фитопланктона: *Cerataulina pelagica* (Cleve) Hendey, 1937; *Chaetoceros socialis* H.S. Lauder, 1864; *Chaetoceros* sp.sp.; *Emiliana huxleyi*; *Gleocapsa* sp.; *Kryptoperidinium triquetrum* (Ehrenberg) U. Tillmann, M. Gottschling, M. Elbrächter,

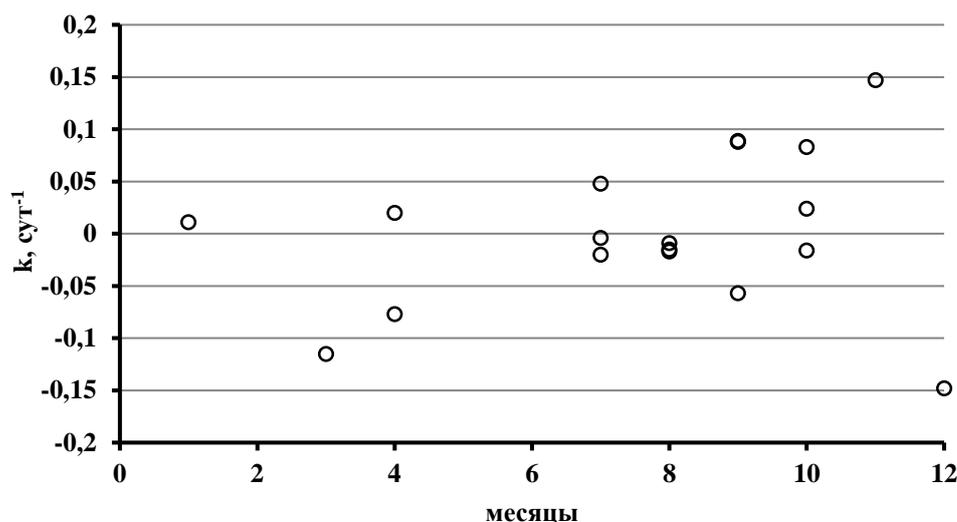


Рис. 3. Сезонное распределение удельных значений скорости видимого роста хлорофилла *a* (сут⁻¹) на ст. 3 в течение 2015 г., горизонт 0 м

Fig. 3. Seasonal distribution of specific values of apparent growth rate of chlorophyll *a* (day⁻¹) at station 3 during 2015, horizon of 0 m

W.-H. Kusber & M. Hoppenrath, 2019; *Pseudo-nitzschia delicatissima* (Cleve) Heiden in Heiden et Kolbe, 1928; *Proboscia alata* (Brightwell) Sundström, 1986; *Skeletonema costatum* (Greville) Cleve, 1873 (табл. 1). Как отмечено выше, наиболее надёжные значения получены при минимальном Δt (экспозиция 6–8 суток); они выделены в табл. 1 жирным шрифтом.

Таблица 1. Чередование и скорость видимого роста популяций массовых видов фитопланктона в устье б. Севастопольская на протяжении 2007 г. (ст. 3, горизонт 0 м): B_{sum} — суммарная биомасса фитопланктона в пробе; B_n / B_{sum} — биомасса популяции в долях от суммарной биомассы; $V_{\text{кл}}$ — объём клетки; k — скорость видимого роста популяции

Table 1. Alternation and apparent growth rate of populations of phytoplankton mass species at the mouth of the Sevastopol Bay during 2007 (station 3, horizon of 0 m): B_{sum} – total biomass of phytoplankton in the sample, mg per m³; B_n / B_{sum} – biomass of the population in the total biomass; V – cell volume, mkm³; k – apparent growth rate of the population, day⁻¹

Месяц	№ пробы	B_{sum} , мг·м ⁻³	Виды	B_n / B_{sum}	$V_{\text{кл}}$, мкм ³	k , сут ⁻¹
I	1	259	<i>K. triquetrum</i>	0,45	2 465	-0,05
			<i>S. costatum</i>	0,15	224	0,128
II	2	1 270	<i>K. triquetrum</i>	0,40	5 835	0,375
			<i>S. costatum</i>	0,71	600	-0,20
III	4	992	<i>S. costatum</i>	0,75	456	0,135
			<i>K. triquetrum</i>	0,02	4 540	-0,47
IV	5	731	<i>S. costatum</i>	0,11	500	0,680
			<i>C. pelagica</i>	0,60	7 551	0,960
			<i>Ps.-nitz. delicatissima</i>	0,37	245	0,350
V	6	5 404	<i>S. costatum</i>	0,44	3 388	0,230
			<i>C. socialis</i>	0,92	277	0,385
			<i>E. huxleyi</i>	0,03	268	0,250
VI	8	1 077	<i>E. huxleyi</i>	0,72	268	0,053
VII	9	492	<i>E. huxleyi</i>	0,38	268	0,320
VIII	10	403	<i>E. huxleyi</i>	0,24	268	-0,49
			11	82	<i>C. pelagica</i>	0,54

Продолжение на следующей странице...

Месяц	№ пробы	V_{sum} , мг·м ⁻³	Виды	V_n / V_{sum}	$V_{кл}$, мкм ³	k , сут ⁻¹
IX	12	5 814	<i>C. pelagica</i>	0,51	15 075	0,46
			<i>Gleocapsa</i> sp.	0,36	135	-1,27
			<i>P. alata</i>	0,09	34 176	0,33
	13	52 529	<i>C. pelagica</i>	0,92	15 075	-0,54
			<i>P. alata</i>	0,07	34 172	0,09
			<i>P. alata</i>	0,91	34 132	0,048
14	9 271	<i>C. pelagica</i>	0,07	15 075	-0,93	
		<i>P. alata</i>	0,980	34 205	0,053	
		<i>P. alata</i>	0,999	32 500	-0,07	
X	15	13 060	<i>P. alata</i>	0,950	30 000	-0,10
	16	18 812	<i>P. alata</i>			
	17	7 039	<i>P. alata</i>			
XI	18	370	<i>S. costatum</i>	0,450	800	0,180
			<i>P. alata</i>	0,060	30 000	-0,20
			<i>C. pelagica</i>	0,040	9 752	0,090
	19	484	<i>E. huxleyi</i>	0,030	268	-0,06
XII	20	214	<i>P. alata</i>	0,090	9 807	-0,19
			<i>C. socialis</i>	0,170	390	0,180
			<i>C. sp. sp.</i>	0,372	1 622	0,087
			<i>K. triquetrum</i>	0,080	4 621	0,260
			<i>S. costatum</i>	0,050	400	0,160
			<i>K. triquetrum</i>	0,260	1 681	0,020
			<i>E. huxleyi</i>	0,400	268	0,305

По нашим данным, биомасса массовых видов составляла от 0,020 до 0,999 в долях от суммарной биомассы в анализируемых пробах. Получены как скорости видимого роста от 0,02 до 0,96 сут⁻¹, так и отрицательные значения от -0,05 до -0,93 сут⁻¹.

Для того чтобы по полученным в естественной популяции значениям скорости видимого роста оценить скорость действительного роста, необходимо установить взаимосвязь между данными показателями. С этой целью в апреле — мае 2017 г. проведены эксперименты, в ходе которых в пробах, отобранных в устье б. Севастопольская на ст. 3, измерены функциональные параметры отдельных видов фитопланктона. Всего в этих пробах идентифицировано около 40 видов. Следует отметить, что только у 31 вида численность была существенной (табл. 2).

Таблица 2. Численность видов фитопланктона, обнаруженных 28 апреля 2017 г. в устье б. Севастопольская на ст. 3

Table 2. The number of phytoplankton species (cells per l) found on April 28, 2017 at the mouth of the Sevastopol Bay at station 3

№ п/п	Таксон	Численность, кл.·л ⁻¹
ОТДЕЛ BACILLARIOPHYTA		
1	<i>Berkeleya micans</i> var. <i>micans</i> (Lyngbye) Grunow, 1868	3 192
2	<i>Chaetoceros affinis</i> Lauder, 1864	16 907
3	<i>Chaetoceros coronatus</i> Gran, 1897	2 233
4	<i>Chaetoceros curvisetus</i> Cleve, 1889	42 746
5	<i>Chaetoceros insignis</i> Proschkina-Lavrenko, 1955	87 406
6	<i>Chaetoceros peruvianus</i> Brightwell, 1856	2 233
7	<i>Chaetoceros socialis</i> H. S. Lauder, 1864	69 542
8	<i>Chaetoceros subtilis</i> Cleve, 1896	34 452

Продолжение на следующей странице...

№ п/п	Таксон	Численность, кл.·л ⁻¹
9	<i>Cyclotella caspia</i> Grunow, 1878	1 595
10	<i>Diploneis</i> sp.	638
11	<i>Licmophora abbreviata</i> C. Agardh, 1831	319
12	<i>Fallacia forcipata</i> (Greville) Stickle & D. G. Mann in Round, R. M. Crawford & D. G. Mann, 1990	319
13	<i>Navicula</i> sp.	319
14	<i>Nitzschia tenuirostris</i> Mer.	14 993
15	<i>Pleurosigma elongatum</i> W. Smith, 1852	319
16	<i>Pseudo-nitzschia delicatissima</i> (Cleve) Heiden in Heiden et Kolbe, 1928	2 233
17	<i>Dactyliosolen fragilissimus</i> (Bergon) Hasle in Hasle & Syvertsen, 1996	1 595
18	<i>Skeletonema costatum</i> (Greville) Cleve, 1873	765 600
	ОТДЕЛ МИОЗО	
19	<i>Glenodinium pilula</i> (Ostenfeld) Schiller, 1935	319
20	<i>Gonyaulax spinifera</i> (Claparède & Lachmann) Diesing, 1866	319
21	<i>Kryptoperidinium triquetrum</i> (Ehrenberg) U. Tillmann, M. Gottschling, M. Elbrächter, W.-H. Kusber & M. Hoppenrath, 2019	2 871
22	<i>Prorocentrum micans</i> Ehrenberg, 1834	957
23	<i>Protoceratium reticulatum</i> (Claparède & Lachmann) Bütschli, 1885	638
24	<i>Protoperidinium bipes</i> (Paulsen, 1904) Balech, 1974	1 914
25	<i>Protoperidinium brevipes</i> (Paulsen, 1908) Balech, 1974	1 276
26	<i>Protoperidinium pallidum</i> (Ostenfeld, 1899) Balech, 1973	638
27	<i>Protoperidinium pellucidum</i> Bergh, 1881	1 914
28	<i>Scrippsiella acuminata</i> (Ehrenberg) Kretschmann, Elbrächter, Zinssmeister, S. Soehner, Kirsch, Kusber & Gottschling, 2015	2 233
	ОТДЕЛ ОСХРОПЫТА	
29	<i>Dinobryon porrectum</i> Schiller, 1925	319
	ОТДЕЛ EUKARYOTA UNASSIGNED PHYLUM	
30	<i>Poropila dubia</i> J. Schiller, 1925	1 276
	ОТДЕЛ EUGLENOZOA	
31	<i>Euglena acusformis</i> J. Schiller, 1925	1 595

Из приведённого в табл. 2 списка для расчётов функциональных параметров могли быть использованы только массовые виды, обнаруживаемые в эксперименте в достаточном количестве как в начале, так и в конце экспозиции. Этим требованиям соответствовали лишь шесть видов диатомовых водорослей: *Chaetoceros socialis*, *Chaetoceros subtilis*, *Chaetoceros insignis*, *Skeletonema costatum*, *Chaetoceros curvisetus*, *Chaetoceros peruvianus* (табл. 3). Для них получены такие функциональные параметры, как значения видимого и действительного роста, а также элиминации, которая в условиях эксперимента практически равна выеданию. Объём клеток исследованных видов варьировал от 75 до 1413 мкм³ (см. табл. 3).

Расчитанные значения скорости видимого роста находились в пределах 0,100–0,629 сут⁻¹. Значения суточного выедания — 0,049–0,876. Значения действительного роста — в пределах 0,549–1,033 сут⁻¹.

Расположив данные в порядке увеличения объёма клеток, можно увидеть тенденции к возрастанию удельного значения видимого роста и к падению значений суточной элиминации клеток отдельных видов. Между тем наиболее важной, как нам представляется, является чёткая положительная зависимость отношения значений видимого и действительного роста (k/μ) от объёма клеток исследованных видов.

Таблица 3. Численность и функциональные параметры (сут^{-1}) клеток шести массовых видов планктонных водорослей в устье б. Севастопольская. Эксперимент проводили 28 апреля — 02 мая 2017 г., горизонт 0 м

Table 3. The number and functional parameters (day^{-1}) of cells of six mass species of planktonic algae at the mouth of the Sevastopol Bay. Experiment was conducted on April 28 – May 2, 2017, horizon of 0 m

Виды	Объём клетки, $\mu\text{м}^3$	Численность, кл. $\cdot \text{л}^{-1}$	Видимый рост, $\text{к}, \text{сут}^{-1}$	Выедание, $\text{м}, \text{сут}^{-1}$	Рост, $\mu, \text{сут}^{-1}$	$\text{к}/\mu, \%$
<i>C. socialis</i>	75	69 542	0,157	0,876	1,033	15,2
<i>C. subtilis</i>	157	34 452	0,100	0,449	0,549	18,0
<i>C. insignis</i>	314	87 406	0,170	0,694	0,864	20,0
<i>S. costatum</i>	417	765 600	0,291	0,305	0,596	49,0
<i>C. curvisetus</i>	1 041	42 746	0,433	0,247	0,680	64,0
<i>C. peruvianus</i>	1 413	2 233	0,629	0,049	0,678	92,8

Отложив значения $\text{к}/\mu$ (%) по оси Y, а значения объёма клеток — по оси X, мы построили график зависимости (рис. 4), согласно которому линейная функция имеет вид:

$$Y = 0,0563X + 11,094 \quad (6)$$

при достоверности аппроксимации $R^2 = 0,933$ ($p = 0,002$).

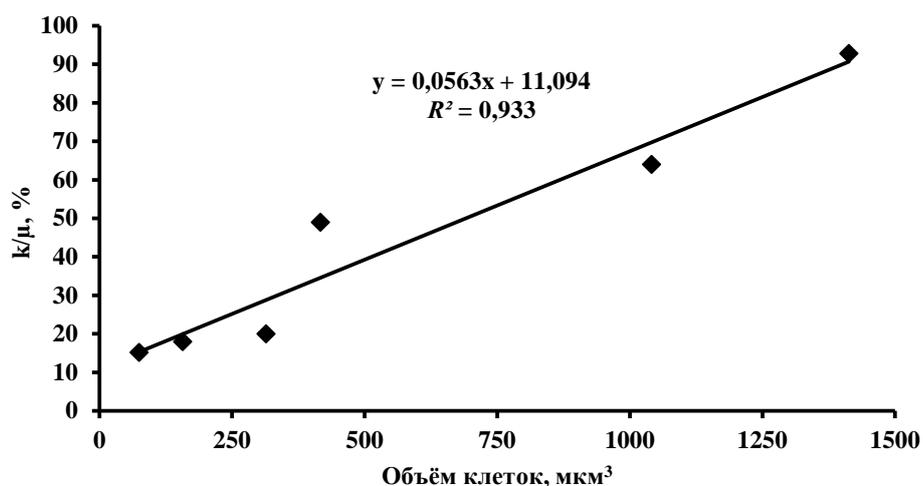


Рис. 4. Зависимость отношения значений скорости видимого и действительного роста (% , по оси ординат) от объёма клеток шести видов фитопланктона ($\mu\text{м}^3$, по оси абсцисс) по результатам эксперимента

Fig. 4. Dependence of the ratio of the values of apparent and actual growth rates (% , along the Y-axis) on the volume of cells of six phytoplankton species ($\mu\text{м}^3$, along the X-axis) according to the experiment results

Полученные в эксперименте абсолютные значения видимого роста в основном согласуются с положительными значениями, рассчитанными по результатам мониторинга 2007 г. (табл. 1, рис. 2, 3). В целом скорость видимого роста близка к диапазону $\pm 1 \text{сут}^{-1}$ для отдельных таксонов, $\pm 0,4 \text{сут}^{-1}$ — для суммарной биомассы фитопланктона, $\pm 0,15 \text{сут}^{-1}$ — для интегральной концентрации хлорофилла.

Установленный каскад значений видимого роста позволяет предположить, что различные уровни этого показателя у разных таксонов фитопланктона, суммируясь, понижают предельные значения роста суммарной биомассы до $\pm 0,4 \text{сут}^{-1}$. Разница же между предельными значениями видимого роста суммарной биомассы и суммарного хлорофилла a объясняется, возможно, наличием значительного количества мёртвых (отмирающих) клеток фитопланктона с низким содержанием хлорофилла [9].

По результатам спутникового мониторинга цветности моря, проводившегося с периодичностью в 8 суток, установлены особенности возникновения феномена весеннего цветения фитопланктона в Северной Атлантике [18]. Для исследования функционирования сообщества фитопланктона у побережья Крыма мы проанализировали изменения его состояния по результатам мониторинга видового состава и численности отдельных популяций, аналогичного по временным интервалам между наблюдениями.

Сопоставляя рассчитанные нами значения скорости видимого роста фитопланктона с результатами, приведёнными в [18], отметим, что максимальные значения видимого роста, полученные для Северной Атлантики в период с декабря по апрель, не превышают $0,025 \text{ сут}^{-1}$ (среднее — $0,018$), достигая лишь 1/10 значения действительного роста фитопланктона μ . Низкие относительно μ значения видимого роста означают высокие значения скорости элиминации, близкие к значениям скорости действительного роста.

Представленные в табл. 1 значения видимого роста фитопланктона в устье б. Севастопольская включают как положительные, так и отрицательные величины. Отрицательные значения k свидетельствуют о преобладании в популяциях процессов элиминации. В случае низкой выедаемости популяции отрицательное значение видимого роста указывает на то, что её элиминация происходит за счёт отмирания клеток и их оседания. Результаты проведённого эксперимента свидетельствуют о низкой выедаемости популяций с крупными клетками, создающих самые высокие биомассы, поэтому очевидно, что эти популяции и являются основными источниками накопления органики на дне бухты.

Отмеченные нами сравнительно высокие значения видимого роста (табл. 1) соответствуют низким значениям элиминации, в том числе невысокой выедаемости. Действительно, по результатам нашего эксперимента, при возрастании объёма клеток водорослей до 1600 мкм^3 значения k увеличиваются до уровня значений μ , в то время как значения m падают до нуля. Данный факт может означать, что выеданию подвержены прежде всего популяции фитопланктона с мелкими клетками, а популяции с более крупными клетками не выедаются. Отметим: хотя с таким заключением не согласуются параметры скорости видимого роста (см. табл. 1), измеренные *in situ*, которые включают как положительные, так и отрицательные значения для всех популяций независимо от размера клеток, данное противоречие может быть объяснено тем, что в эксперименте отмирающие и оседающие на дно сосуда крупные клетки учитываются наравне с живыми, что скрывает эффект элиминации.

Высокие значения видимого роста, полученные в некоторых случаях и для мелкоклеточных диатомовых (см. табл. 1), указывают на низкую выедаемость на начальной стадии резкого увеличения численности популяции при наступлении благоприятных условий среды. Можно предположить, что параллельное возрастание числа консументов происходит с некоторым отставанием, что позволяет популяциям с мелкими клетками также накапливать высокие биомассы. Затем, по мере роста числа потребителей, наступает период стагнации, сменяющийся периодом столь же резкого падения численности за счёт выедания мелких или оседания крупных клеток на дно и характеризующийся отрицательными значениями скорости видимого роста доминантных видов фитопланктона. При этом создаются условия для формирования нового максимума с возможным чередованием видов-доминантов. В результате изменяющихся условий среды, а также взаимодействия продуцентов и консументов сезонный ход биомассы фитопланктона, оцениваемой по хлорофиллу a или по численности, может быть представлен в виде чередующихся максимумов и минимумов, а сезонный ход суточных значений видимого роста — в основном значениями от +1 до -1.

Вышеописанное явление, по-видимому, является одной из причин образования многометровой толщи иловых отложений на дне б. Севастопольская, так называемого жидкого дна. Результаты нашего исследования показывают, что один из факторов аккумуляции иловых отложений в б. Севастопольская — оседание на дно крупных клеток фитопланктона (мелкие клетки выедает зоопланктон в толще воды). Каков реальный вклад сообщества фитопланктона в процесс

образования донных депозитов б. Севастопольская в сравнении с вкладом отложений бентосных диатомовых водорослей [7], выноса грунта с течением р. Чёрная, ливнёвых стоков с берегов и поступлений хозяйственных вод, нам ещё предстоит выяснить.

Определение скорости роста отдельных видов фитопланктона в условиях естественной популяции впервые проведено Т. М. Кондратьевой в 1961 г. в стеклянных цилиндрах, торцы которых были затянuty пористыми мембранами [6]. По этой методике в дальнейшем проводили определения на оз. Байкал [1] и в б. Севастопольская [9], позволившие рассчитывать как продукцию отдельных видов, так и первичную продукцию всего фитоплена. Позже метод Кондратьевой, требующий трудоёмкого анализа проб под микроскопом, игнорировали как устаревший. Исследования функциональных параметров фитопланктона стали проводить преимущественно радиоуглеродным методом и методом разбавления, разработанными для суммарного фитопланктона [12, 13, 19]. Определение скорости роста водорослей в культурах [14] — отдельная область исследований, которая здесь не рассматривается.

Проведённые нами исследования роста отдельных видов фитопланктона в естественных условиях непосредственно в водоёме и в рамках эксперимента предприняты с целью получения информации об их продукции и потреблении. Большой объём публикаций в научной литературе, связанных с применением метода разбавления, не позволяет с уверенностью оценить степень приоритетности нашего исследования. Обширные аналогичные короткопериодные наблюдения на оз. Ланао на Филиппинах [24] преследовали цель использовать видимый рост как показатель экологического сходства и филогенетических отношений отдельных видов, поэтому в обстоятельной публикации автора значения видимого роста как таковые отсутствуют. Излагаются и обсуждаются только производные от этих значений коэффициенты.

Заключение. Проведённые в зоне устья б. Севастопольская сезонные исследования сообщества фитопланктона выявили чередование доминирующих популяций, каждая из которых проходит стадии роста, стагнации и падения биомассы. Элиминация мелкоклеточных видов (объём клеток — примерно до 1600 мкм³) осуществляется преимущественно за счёт их выедания зоопланктоном в толще воды, элиминация же крупноклеточных популяций — преимущественно путём старения, отмирания и оседания клеток на дно бухты, что, в частности, вносит свой вклад в накопление многометрового слоя иловых отложений.

В перспективе уравнения, аналогичные полученному в нашем эксперименте (6), могут быть использованы для расчёта значений роста и выедания отдельных видов фитопланктона в естественных сообществах, если удельные значения видимого роста будут найдены по изменению числа клеток в эксперименте после короткой (1–3-суточной) экспозиции либо по результатам регулярных короткопериодных измерений их численности *in situ*.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом» (№ гос. регистрации АААА-А18-118021490093-4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Антипова Н. Л., Загоренко Г. Ф. К вопросу об определении суточной продукции некоторых видов Байкальского фитопланктона // *Известия Биолого-географического научно-исследовательского института при Иркутском государственном университете*. 1971. Т. 25, № 1. С. 20–29. [Antipova N. L., Zagorenko G. F. K voprosu ob opredelenii sutochnoi produktsii nekotorykh vidov Baikal'skogo fitoplanktona. *Izvestiya Biologo-geograficheskogo nauchno-issledovatel'skogo instituta pri Irkutskom gosudarstvennom universitete*, 1971, vol. 25, no. 1, pp. 20–29. (in Russ.)]
2. Богоров В. Г. *Планктон Мирового океана*. Москва : Наука, 1974. 320 с. [Bogorov V. G. *Plankton Mirovogo okeana*. Moscow: Nauka, 1974, 320 p. (in Russ.)]

3. *Водоросли : справочник*. Киев : Наукова думка, 1989. 608 с. [*Vodorosli : spravochnik*. Kiev: Naukova dumka, 1989, 608 p. (in Russ.)]
4. Зенкевич Л. А. *Биология морей СССР*. Москва : Изд-во АН СССР, 1963. 740 с. [Zenkevich L. A. *Biologiya morei SSSR*. Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1963, 740 p. (in Russ.)]
5. Киселев И. А. Методы исследования планктона // *Жизнь пресных вод СССР* / под ред. Е. Н. Павловского, В. И. Жади́на. Москва ; Ленинград : Изд-во АН СССР, 1956. Т. 4. С. 183–270. [Kiselev I. A. Metody issledovaniya planktona. In: *Zhizn' presnykh vod SSSR* / E. N. Pavlovskii, V. I. Zhadin (Eds). Moscow ; Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1956, vol. 4, pp. 183–270. (in Russ.)]
6. Кондратьева Т. М. Определение суточной продукции фитопланктона в Севастопольской бухте // *Первичная продукция морей и внутренних вод* / под ред. Г. Г. Винберга. Минск : Изд-во Мин. высшего и среднего спец. образования БССР, 1961. С. 71–82. [Kondrat'eva T. M. Opredelenie sutochnoi produktsii fitoplanktona v Sevastopol'skoi bukhte. In: *Pervichnaya produktsiya morei i vnutrennikh vod* / G. G. Vinberg (Ed.). Minsk: Izd-vo Min. vysshego i srednego spets. obrazovaniya BSSR, 1961, pp. 71–82. (in Russ.)]
7. Неврова Е. Л. Таксономическое разнообразие и структура таксоцены бентосных диатомовых (Bacillariophyta) в Севастопольской бухте (Чёрное море) // *Морской экологический журнал*. 2013. Т. 12, № 3. С. 55–67. [Nevrova E. L. Taxonomic diversity and structure of benthic diatom taxocene (Bacillariophyta) at Sevastopol Bay (the Black Sea). *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2013, vol. 12, no. 3, pp. 55–67. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.org/handle/299011/1296>
8. Сеничева М. И. Сезонная динамика численности, биомассы и продукции фитопланктона Севастопольской бухты // *Экология моря*. 1980. Вып. 1. С. 3–11. [Senicheva M. I. Seasonal dynamics of the phytoplankton number, biomass and production in the Sevastopol Bay. *Ekologiya morya*, 1980, iss. 1, pp. 3–11. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.org/handle/299011/2722>
9. Сеничева М. И. Динамика популяции *Skeletonema costatum* (Grev.) в Севастопольской бухте // *Экология моря*. 1980. Вып. 1. С. 11–15. [Senicheva M. I. Dynamic of *Skeletonema costatum* population in the Sevastopol Bay. *Ekologiya morya*, 1980, iss. 1, pp. 11–15. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.org/handle/299011/2723>
10. Сеничева М. И. Видовое разнообразие, сезонная и межгодовая изменчивость микроводорослей в планктоне у берегов Крыма // *Микроводоросли Черного моря: проблемы сохранения биоразнообразия и биотехнологического использования* / под ред. Ю. Н. Токарева, З. З. Финенко, Н. В. Шадрина ; НАН Украины, Институт биологии южных морей. Севастополь : ЭКОСИ-Гидрофизика, 2008. С. 5–17. [Senicheva M. I. Species diversity, seasonal and interannual variability of microalgae in plankton off the coast of the Crimea. In: *The Black Sea Microalgae: Problems of Biodiversity Preservation and Biotechnological Usage* / Yu. N. Tokarev, Z. Z. Finenko, N. V. Shadrin (Eds) ; NAS of Ukraine, Institute of Biology of the Southern Seas. Sevastopol: ECOSI-Gidrofizika, 2008, pp. 5–17. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.org/handle/299011/5521>
11. Сорокин Ю. И. К методике концентрирования проб фитопланктона // *Гидробиологический журнал*. 1979. Т. 15, № 2. С. 71–76. [Sorokin Yu. I. K metodike kontsentrirvaniya prob fitoplanktona. *Gidrobiologicheskij zhurnal*, 1979, vol. 15, no. 2, pp. 71–76. (in Russ.)]
12. Стельмах Л. В., Куфтаркова Е. А., Бабич И. И. Сезонная изменчивость скорости роста фитопланктона в прибрежных водах Чёрного моря (район Севастополя) // *Морской экологический журнал*. 2009. Т. 8, № 1. С. 67–80. [Stelmakh L. V., Kuftarkova E. A., Babich I. I. Seasonal variations of phytoplankton growth rate in coastal waters of the Black Sea (near Sevastopol). *Morskoj ekologicheskij zhurnal*, 2009, vol. 8, no. 1, pp. 67–80. (in Russ.)]. <https://repository.marine-research.org/handle/299011/1001>
13. Стельмах Л. В., Бабич И. И., Родионова Н. Ю. Основные структурно-функциональные характеристики фитопланктона поверхностных вод западной части Черного моря в летний период // *Системы контроля окружающей среды*. 2012. Вып. 17. С. 171–176. [Stelmakh L. V., Babich I. I., Rodionova N. Yu. Main structural and functional characteristics of phytoplankton in surface waters of the western Black Sea in summer. *Sistemy kontrolya okruzhayushchei sredy*, 2012, iss. 17, pp. 171–176. (in Russ.)]

14. Стельмах Л. В., Мансурова И. И., Акимов А. И. Культуры динофитовых водорослей Чёрного моря: экспериментальные исследования и практическое значение // *Экосистемы, их оптимизация и охрана*. 2014. Вып. 11. С. 260–266. [Stelmakh L. V., Mansurova I. M., Akimov A. I. Cultures of the Black Sea dinoflagellates: Experimental studies and practical significance. *Ekosistemy, ikh optimizatsiya i okhrana*, 2014, iss. 11, pp. 260–266. (in Russ.)]
15. Суханова И. Н. Концентрирование фитопланктона в пробе // *Современные методы количественной оценки распределения морского планктона*. Москва : Наука, 1983. С. 97–105. [Sukhanova I. N. Phytoplankton concentration in the sample. In: *Sovremennye metody kolichestvennoi otsenki raspredeleniya morskogo planktona*. Moscow: Nauka, 1983, pp. 97–105. (in Russ.)]
16. Чмыр В. Д., Сеничева М. И., Ли Р. И., Щербатенко Л. С. Кинетика структуры и видимой скорости роста фитопланктона у побережья Севастополя // *Экобиологические проблемы Азово-Черноморского региона и комплексное управление биологическими ресурсами* : тез. науч.-практ. конф., Севастополь, 28–30 сент. 2015 г. Севастополь, 2015. С. 171–174. [Tchmyr V. D., Senicheva M. I., Lee R. I., Scherbatenko L. S. Kinetics of the structure and apparent growth rate of phytoplankton off the coast of Sevastopol. In: *Ecobiological problems of the Azov – Black Sea region and integrated management of biological resources* : тез. науч.-практ. конф., Sevastopol, 28–30 Sept., 2015. Sevastopol, 2015, pp. 171–174. (in Russ.)]
17. Чмыр В. Д., Сеничева М. И., Ли Р. И., Щербатенко Л. С. Сообщество фитопланктона: чередование и скорость роста популяций // *Морские биологические исследования: достижения и перспективы* : в 3-х т. : сб. материалов Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием, приуроч. к 145-летию Севастопольской биологической станции, Севастополь, 19–24 сент. 2016 г. / под общ. ред. А. В. Гаевской. Севастополь, 2016. Т. 2. С. 469–472. [Tchmyr V. D., Senicheva M. I., Lee R. I., Scherbatenko L. S. Phytoplankton community: Alternation and growth rate of populations. In: *Morskie biologicheskie issledovaniya: dostizheniya i perspektivy* : v 3-kh t. : sb. materialov Vseros. nauch.-prakt. konf. s mezhdunar. uchastiem, priuroch. k 145-letiyu Sevastopol'skoi biologicheskoi stantsii, Sevastopol, 19–24 Sept., 2016 / A. V. Gaevskaya (Ed.). Sevastopol, 2016, vol. 2, pp. 469–472. (in Russ.)]
18. Behrenfeld M. J. Abandoning Sverdrup's Critical Depth Hypothesis on phytoplankton blooms. *Ecology*, 2010, vol. 91, no. 4, pp. 977–989. <https://doi.org/10.1890/09-1207.1>
19. Calbet A., Saiz E. Effects of trophic cascades in dilution grazing experiments from artificial saturated feeding responses to positive slopes. *Journal of Plankton Research*, 2013, vol. 35, iss. 6, pp. 1183–1191. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbt067>
20. Gran H. H., Braarud T. A quantitative study on the phytoplankton of the Bay of Fundy and the Gulf of Maine (including observations on hydrography, chemistry and turbidity). *Journal of the Biological Board of Canada*, 1935, vol. 1, no. 5, pp. 279–467. <https://doi.org/10.1139/f35-012>
21. Landry M. R., Hassett R. P. Estimating the grazing impact of marine micro-zooplankton. *Marine Biology*, 1982, vol. 67, iss. 3, pp. 283–288. <https://doi.org/10.1007/BF00397668>
22. Landry M. R., Haas L. W., Fagerness V. L. Dynamics of microplankton communities: Experiments in Kaneohe Bay, Hawaii. *Marine Ecology Progress Series*, 1984, vol. 16, no. 1–2, pp. 127–133. <http://dx.doi.org/10.3354/meps016127>
23. Landry M. R., Brown S. L., Rii Y. M., Selph K. E., Bidigare R. R., Yang E. J., Simmons M. P. Depth-stratified phytoplankton dynamics in Cyclone Opal, a subtropical mesoscale eddy. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 2008, vol. 55, iss. 10–13, pp. 1348–1359. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2008.02.001>
24. Lewis W. M. Jr. Net growth rate through time as an indicator of ecological similarity among phytoplankton species. *Ecology*, 1977, vol. 58, no. 1, pp. 149–157.
25. Li Q. P., Franks P. J. S., Landry M. R., Goericke R., Taylor A. G. Modeling phytoplankton growth rates and chlorophyll to carbon ratios in California coastal and pelagic ecosystems. *Journal of Geophysical Research – Biogeosciences*, 2010, vol. 115, iss. G4, article ID G04003. <http://dx.doi.org/10.1029/2009jg001111>
26. Sverdrup H. U. On conditions for the vernal blooming of phytoplankton. *Journal du Conseil / Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer*, 1953, vol. 18, iss. 3, pp. 287–295.

**DETERMINATION OF THE GROWTH RATE AND ELIMINATION
OF CERTAIN PHYTOPLANKTON SPECIES AND POPULATIONS
IN THE SEVASTOPOL BAY (BLACK SEA)**

V. D. Tchmyr, R. I. Lee, and M. I. Senicheva

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation

E-mail: vikchm@mail.ru

The relevance of the study is determined by the key role of phytoplankton in the functioning of marine ecosystems, since unicellular algae carry out the primary production of organic matter in photosynthesis and form the first trophic link in the food chain. The tasks of the work are to determine the values of the net (apparent) growth rate of phytoplankton as a whole and of its constituent elements, including populations of certain species, and to study the possibility of estimating the rate of their actual growth and consumption based on regular short-period determinations of phytoplankton abundance and biomass in natural communities. For the determinations, we used both the previously obtained data of the decadal monitoring of the phytoplankton state in the coastal zone and the results of recent experiments. The decadal determinations performed during 2007 near the mouth of the Sevastopol Bay included measurements of phytoplankton abundance and biomass, as well as of chlorophyll *a* concentrations at intervals of several days, which made it possible to calculate the net specific biomass growth rate (apparent growth, **k**) according to its changes identified during this period. By comparing the abundance of certain species during short-period determinations, 29 values of the apparent growth were obtained for 9 mass species. The apparent growth, being the difference between actual growth and consumption, can be used to determine these values. Patterns linking the values of the apparent and actual growth of algae cells with their sizes were found in the experiments conducted by the dilution method. In our experiments, we adapted classical dilution method for the study of total phytoplankton to determine the functional parameters of certain species, which made it possible to find the linking patterns. Using the found patterns, we obtained 22 values of growth rate μ and consumption rate **m** for 7 mass phytoplankton species at the mouth of the Sevastopol Bay. Studies show that the growth rate of certain species of phytoplankton, whose cell volume is less than $1000 \mu\text{m}^3$, can reach values over 1 day^{-1} . For algae with the cell volume exceeding $1500 \mu\text{m}^3$, the values of μ approach the values of **k**, and the values of **m** approach zero. For this group, the actual growth rate μ is taken to be equal to the apparent growth rate **k**, and the rate of consumption **m** is taken to be zero. In fact, in the natural population, small species are predominantly consumed in the upper illuminated layer, while the larger ones sink to the bottom or into deep horizons. This means that primarily phytoplankton populations with small cells are consumed, while populations with larger cells are not consumed. However, this conclusion is not consistent with the rates of apparent growth measured *in situ*, which include both positive and negative values for all populations, regardless of cell size. This contradiction is explained by the fact, that in the experiment, large cells dying off and sinking to the bottom of the vessel are taken into account on a par with living cells, and it hides the effect of elimination.

Keywords: phytoplankton, community, population, specific growth, elimination, structure, exposure