

ЭКОЛОГИЯ МОРЯ



26

1987

СУТОЧНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ СКОРОСТИ ФОТОСИНТЕЗА ФИТОПЛАНКТОНА В ОТКРЫТЫХ РАЙОНАХ АТЛАНТИЧЕСКОГО ОКЕАНА

Так как фотосинтез лежит в основе первично-продукционного процесса, исследование суточной периодичности скорости фотосинтеза водорослей необходимо для познания закономерностей формирования первичной продукции в океане. В литературе накоплено сравнительно много данных по суточной ритмике фотосинтеза морского фитопланктона, обзор которых приведен в работах [1, 10]. Вместе с тем нам почти ничего не известно о том, какова суточная периодичность скорости фотосинтеза фитопланктона открытых районов океана, так как наблюдения проводили в основном в прибрежной зоне.

В связи с этим цель настоящей работы состояла в исследовании суточных изменений скорости фотосинтеза фитопланктона в открытых районах Атлантического океана.

Материал и методика. Исследования проведены в период 26-го рейса НИС «Академик Вернадский» в тропическую зону Атлантического океана (июль—ноябрь 1982 г.). Суточный ход фотосинтеза изучали в основном для поверхностного фитопланктона, так как влияние света на фотосинтез водорослей наиболее выражено на поверхности океана. Воду отбирали с поверхности и в одном случае с глубины 30 м 6-литровым пластмассовым батометром. Затем ее фильтровали через капроновое сито № 46 для удаления крупного зоопланктона. Пробы переливали в 20-литровую бутылку и экспонировали на палубе в проточных условиях в течение светлого времени суток. При необходимости солнечный свет ослабляли с помощью марли, сложенной в 5 слоев. Каждые 3 ч отбирали пробы для определения скорости фотосинтеза и содержания хлорофилла «а» в двух повторностях. Различия между параллельными определениями скорости фотосинтеза не превышали 15%, хлорофилла «а» — 10%. Скорость фотосинтеза фитопланктона определяли радиоуглеродным методом [2]. Пробы воды заключали в две светлые и одну темную склянки емкостью 250 мл. Затем в каждую склянку добавляли по 0,5 мл водного раствора бикарбоната натрия, меченного по углероду. Исходная активность этого раствора составляла 60 мкКи в 1 мл. Склянки с морской водой помещали в палубный инкубатор проточного типа и экспонировали в этих условиях в течение 3 ч. После этого пробы отфильтровывали через мембранные фильтры марки «Сынпор-4». Активность фильтров измеряли с помощью торцового счетчика СБТ-13. Исходную активность изотопа определяли в лаборатории по методике, описанной в руководстве [2]. Определение содержания хлорофилла «а» в планктоне осуществляли флюориметрическим методом [13]. Удельную суточную скорость роста фитопланктона рассчитывали по уравнению, приведенному в работе Эппли [6], на основании данных по содержанию хлорофилла «а» в планктоне. Интенсивность солнечного света регистрировали с помощью пиранометра М-80.

Результаты. В поверхностных водах океана максимальные величины скорости фотосинтеза фитопланктона отмечены утром и вечером (рис. 1). Так, первый максимум наблюдался в 8—10 ч, второй — в 16—18 ч. В полдень, когда интенсивность солнечной радиации достигала максимальных значений ($0,47\text{--}0,55 \text{ кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}$), скорость фотосинтеза фитопланктона снижалась. Максимальная амплитуда изменений исследуемой величины $\left(\frac{\Phi_{\text{макс}}}{\Phi_{\text{мин}}} \right)$ составила 12, минимальная — 1,3, в среднем — 5,3 (табл. 1). Какой-либо связи между географической широтой района исследований и амплитудой изменений скорости фото-

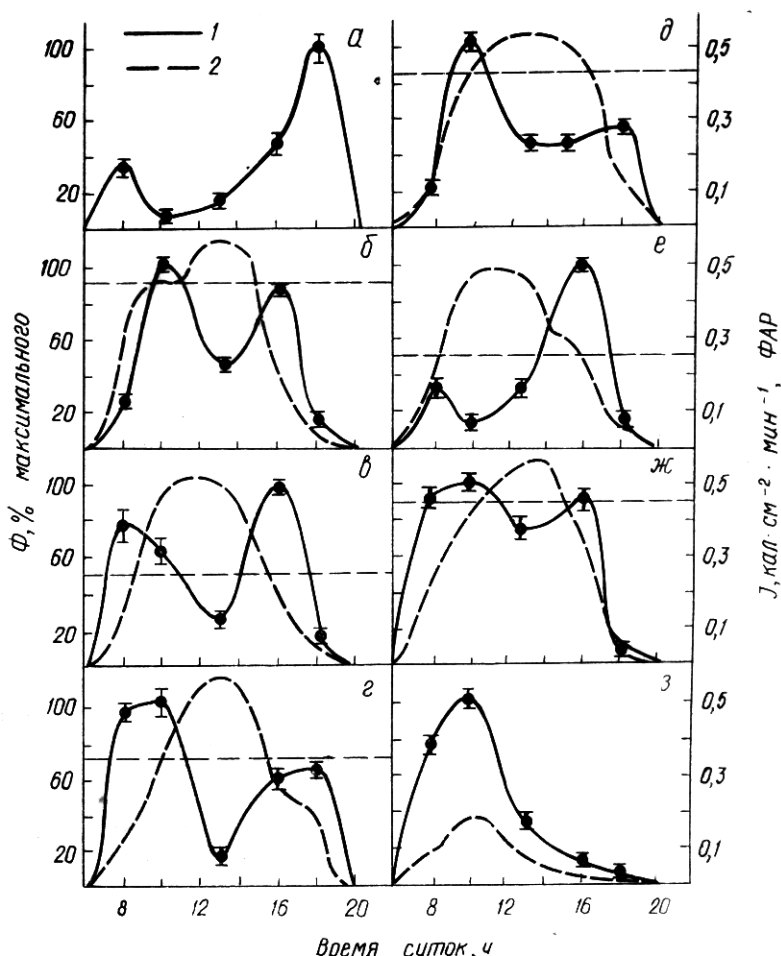


Рис. 1. Суточный ход скорости фотосинтеза фитопланктона (Φ , $\text{мг С} \times \text{м}^{-3} \cdot \text{ч}^{-1}$) низкопродуктивных вод Атлантического океана:

а — ст. 3594, б — ст. 3512, в — ст. 3563, г — ст. 3475, д — ст. 3544, е — ст. 3672, ж — ст. 3493, з — ст. 3529; 1 — скорость фотосинтеза, 2 — интенсивность света, горизонтальная пунктирная линия — область светового насыщения скорости фотосинтеза

синтеза не наблюдается. Наибольший интервал времени между первым и вторым максимумами фотосинтеза равен 10 ч, а наименьший — 6 ч. Суточные изменения скорости фотосинтеза фитопланктона, отобранного с глубины 30 м, характеризуются наличием одного максимума, совпадающего с максимумом солнечной радиации (рис. 1, з). При этом мак-

Таблица 1. Суточные изменения скорости фотосинтеза фитопланктона (Φ , $\text{мг С} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{ч}^{-1}$) и величина интервала времени между максимумами фотосинтеза (t , ч) в 1982 г.

Дата эксперимента	Станция	Координаты		$\frac{\Phi_{\text{макс}}}{\Phi_{\text{полуд}}}$	t , ч
		с. ш	з. д.		
03.10.	3594	0°18'	18°00'	12,0	10
06.08.	3512	5°15'	45°20'	2,3	6
21.09.	3563	6°04'	44°48'	3,7	8
28.07.	3493	6°26'	44°23'	1,3	6
23.07.	3475	14°05'	39°30'	7,0	8
13.09.	3544	16°46'	62°20'	2,5	8
29.10.	3672	34°56'	12°34'	8,0	8

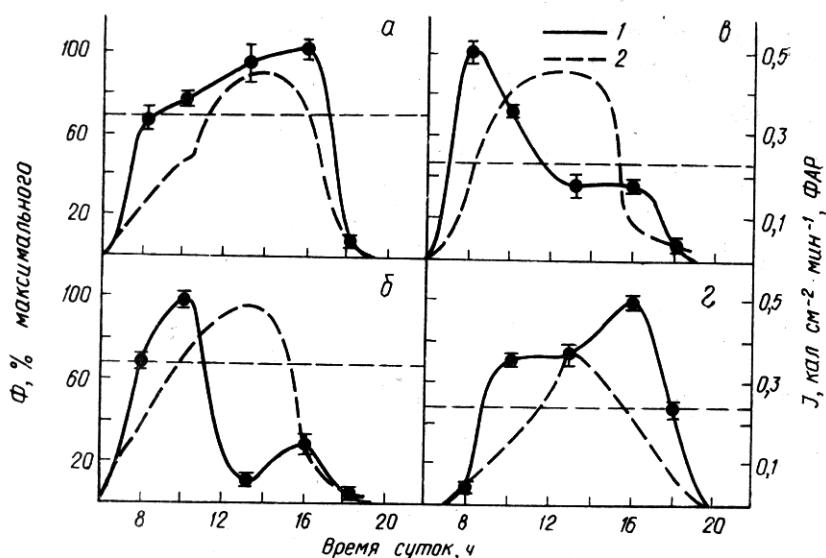


Рис. 2. Суточный ход скорости фотосинтеза фитопланктона (Φ , $\text{мг С} \times \text{м}^{-3} \cdot \text{ч}^{-1}$) среднепродуктивных вод Атлантического океана:
а — $04^{\circ}31'$ с. ш., $25^{\circ}56'$ з. д., б — $35^{\circ}00'$ с. ш., $12^{\circ}49'$ з. д., в — ст. 3603, г — $20^{\circ}36'$ с. ш., $17^{\circ}57'$ з. д.; 1 — скорость фотосинтеза, 2 — интенсивность света, горизонтальная пунктирная линия — область светового насыщения скорости фотосинтеза

симальная интенсивность света на этой глубине составляла $0,18 \text{ кал} \times \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}$.

Таким образом, в полдень, когда интенсивность света достигала $0,47\text{--}0,55 \text{ кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}$, скорость фотосинтеза фитопланктона низкопродуктивных поверхностных вод снижалась в среднем в 5,3 раза по сравнению с максимальными величинами.

В суточном ходе фотосинтеза фитопланктона среднепродуктивных вод отмечены одновершинные и двухвершинные кривые. Так, в двух экспериментах единственный максимум фотосинтеза наблюдался в 16 ч при интенсивности света $0,35$ и $0,25 \text{ кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}$ (рис. 2, а, г). Это связано с незначительным угнетением фотосинтеза в полуденные часы, которое и привело к смещению максимума скорости фотосинтеза на 16 ч. В двух других экспериментах снижение скорости фотосинтеза фитопланктона наблюдалось в полдень при интенсивности света $0,47 \text{ кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}$, а максимальные значения данного показателя отмечены в одном случае утром и вечером, в другом — только утром (рис. 2, б, в). При этом отношение $\frac{\Phi_{\text{макс}}}{\Phi_{\text{полуд}}}$ составило 10 и 2,5 соответ-

Таблица 2. Величины первичной продукции (П , $\text{мг С} \cdot \text{м}^{-3} (\text{день})^{-1}$)/2 за первую и вторую половины дня на поверхности Атлантического океана в 1982 г.

Дата эксперимента	Станция	Координаты		Максимальная глубина, м	Содержание фосфатов, мкг/л
		с. ш.	з. д.		
03.10.	3594	$0^{\circ}00'$	$18^{\circ}00'$	5810	0
27.09.	По ходу судна	$4^{\circ}31'$	$25^{\circ}56'$	3319	—
6.08.	3512	$5^{\circ}15'$	$45^{\circ}20'$	3770	10
28.07.	3493	$6^{\circ}26'$	$44^{\circ}23'$	4470	—
21.09.	3563	$6^{\circ}04'$	$44^{\circ}48'$	3400	0
9.10.	3603	$10^{\circ}00'$	$17^{\circ}00'$	400	—
23.07.	3475	$14^{\circ}05'$	$39^{\circ}30'$	5000	0
13.09.	3544	$16^{\circ}46'$	$62^{\circ}20'$	900	0
19.10.	По ходу судна	$20^{\circ}36'$	$17^{\circ}57'$	690	—
29.10.	3672	$34^{\circ}56'$	$12^{\circ}34'$	3700	0
27.10.	По ходу судна	$35^{\circ}00'$	$12^{\circ}49'$	2295	—

ственно. Следует сказать, что поверхностный фитопланктон низкопродуктивных и среднепродуктивных вод вегетировал в близких световых условиях (табл. 2). Однако снижение скорости фотосинтеза в полдень чаще наблюдалось в низкопродуктивных водах.

Результаты экспериментов по определению суточной динамики скорости фотосинтеза фитопланктона открытых районов Атлантического океана позволили рассчитать величины первичной продукции, создаваемой в первую и во вторую половины дня. Оказалось, что в большинстве случаев первичная продукция, создаваемая в первую половину дня, больше, чем во вторую (см. табл. 2). Однако разница между этими величинами чаще всего составляет не более 30—35%. Значительные различия между величинами первичной продукции в первую и во вторую половины дня наблюдались в трех экспериментах. Так, на ст. 3594 первичная продукция, создаваемая во вторую половину дня, в 4,6 раза больше, чем в первую. В точках с координатами 20°36' с. ш., 17°57' з. д. и 35°00' с. ш., 12°49' з. д. отношение этих величин составило 2,30.

Расчет удельной суточной скорости роста фитопланктона (μ) по содержанию хлорофилла «а» показал, что эта величина в низкопродуктивных водах составила 0,2, в среднепродуктивных — 0,3.

Обсуждение результатов. Исследования некоторых авторов [3, 11] показали, что в поверхностных водах тропической части Атлантического океана линейная зависимость скорости фотосинтеза фитопланктона от света наблюдалась при интенсивностях света не более 0,14—0,18 кал·см⁻²·мин⁻¹, а световое угнетение этой величины отмечено при интенсивностях света 0,2—0,3 кал·см⁻²·мин⁻¹ [4]. В наших экспериментах линейная зависимость скорости фотосинтеза фитопланктона от света наблюдалась до интенсивностей солнечной радиации не более 0,25—0,45 кал·см⁻²·мин⁻¹, а полуденное снижение данного показателя начиналось с 0,38—0,55 кал·см⁻²·мин⁻¹. Можно полагать, что это снижение скорости фотосинтеза вызвано действием сильного света. Когда интенсивность света в полдень составляла 0,18 кал·см⁻²·мин⁻¹, в суточном ходе фотосинтеза фитопланктона отмечен один максимум, совпадающий с максимумом интенсивности солнечной радиации. Эти данные также подтверждают, что полуденное снижение скорости фотосинтеза фитопланктона низкопродуктивных вод связано со световым угнетением процесса фотосинтеза. По данным гидрохимических определений, проведенных сотрудниками МГИ АН УССР, содержание фосфатов в исследованных низкопродуктивных водах Атлантического океана равнялось, как правило, аналитическому нулю (табл. 2). Вероятно, недостаток биогенов в этих водах способствует усилению угнетающего действия света на фотосинтез фитопланктона, так как в среднепродуктивных водах световое угнетение фотосинтеза водорослей менее выражено. Некоторые авторы [9] также указывают, что при недостатке биогенов в среде угнетающее действие света на фотосинтез фитопланктона увеличивается.

и суммарной фотосинтетически активной радиации (I , кал·см⁻² (день⁻¹)/2

Π_1	Π_2	$\frac{\Pi_1}{\Pi_2}$	$\frac{\Pi_2}{\Pi_1}$	I_1	I_2
0,08	0,40	—	5,00	—	—
0,73	3,30	—	1,10	70,20	90,00
0,30	0,24	1,25	—	100,30	120,30
0,30	0,65	1,40	—	120,30	144,00
0,40	0,40	1,00	—	110,40	86,40
1,30	0,80	1,60	—	89,40	69,00
0,40	0,25	1,60	—	85,80	132,60
0,15	0,16	—	1,07	103,80	107,40
1,00	2,30	—	2,30	51,60	41,40
0,15	0,13	1,15	—	99,60	67,80
0,50	3,22	2,30	—	94,20	115,20

Как свидетельствуют литературные данные [7], суточные изменения скорости фотосинтеза и скорости клеточного деления в синхронных культурах морских планктонных водорослей находятся в противофазе (в период увеличения скорости клеточного деления скорость фотосинтеза снижается). Подобные результаты получены и для фитопланктона [5]. Однако, по некоторым данным [8], при постоянном освещении суточные изменения фотосинтеза водорослей характеризуются большой амплитудой ($\frac{\Phi_{\text{макс}}}{\Phi_{\text{мин}}} = 64$) в тех случаях, когда скорость роста их не

менее 1. У водорослей, обладавших низкими величинами удельной суточной скорости роста, интенсивность фотосинтеза была практически неизменной в течение суток. Наши расчеты удельной суточной скорости роста фитопланктона (μ) свидетельствуют о том, что эта величина в низкопродуктивных водах невелика и составляет 0,2. Практически такое же значение отмечено в среднепродуктивных водах — 0,3. Вероятно, поэтому влияние клеточного деления на суточный ход фотосинтеза фитопланктона в исследованных водах не отмечено.

Следовательно, в низкопродуктивных и среднепродуктивных водах океана суточные изменения скорости фотосинтеза фитопланктона определяются действием света. Влияние клеточного деления на суточный ход фотосинтеза фитопланктона в этих водах не обнаружено. Это связано, по нашему мнению, с низкими скоростями роста фитопланктона и несинхронностью его клеточного деления, которая, судя по литературным данным [12], характерна для естественных популяций.

Выводы. 1. Скорость фотосинтеза фитопланктона низкопродуктивных и среднепродуктивных поверхностных вод Атлантического океана подвержена суточным изменениям, определяющую роль в которых играет свет. Отношение максимального значения скорости фотосинтеза фитопланктона низкопродуктивных вод к его значению в полдень составило 5,3. 2. Удельная суточная скорость роста фитопланктона составила в низкопродуктивных водах 0,2, в среднепродуктивных — 0,3.

1. Водерников В. И. Суточные изменения интенсивности фотосинтеза морского фитопланктона // Донная флора и продукция краевых морей СССР. — М.: Наука, 1980. — С. 124—137.
2. Методическое пособие по определению первичной продукции органического вещества в водоемах радиоуглеродным методом / Под ред. Г. Г. Винберга. — Минск: Изд-во Белорус. ун-та, 1960. — 24 с.
3. Суценья Л. М., Финенко З. З. Изучение первичной продукции тропической части Атлантического океана // Океанология. — 1965. — 5, № 6. — С. 1015—1027.
4. Финенко З. З. Эколого-физиологические основы первичной продукции в море: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. — Севастополь, 1976. — 46 с.
5. Цыцугина В. Г., Лазоренко Г. Е. Роль митотического деления в поглощении биогенных элементов природными популяциями фитопланктона // Экология моря. — 1983. — Вып. 12. — С. 30—34.
6. Eppley R. W. An incubation method for estimating the carbon content of phytoplankton in natural samples // Limnol. and Oceanogr. — 1968. — 13, N 4. — P. 574—582.
7. Jørgensen E. G. Photosynthetic activity during the life cycle of synchronous *Skeletonema* cells // Physiol. Plant. — 1966. — 19, N 3. — P. 786—799.
8. Harding L. W. et al. Diel oscillations in the photosynthesis irradiance relationship of a planktonic marine diatom. L. W. Harding, B. B. Prezelin, B. M. Sweeney, J. L. Cox // J. Phycol. — 1981. — 17, N 4. — P. 389—394.
9. Saijo Y., Ichimura S. Some considerations on photosynthesis of phytoplankton from the point of view of productivity measurement // J. Oceanogr. Soc. Japan. — 1962. — 20. — P. 687—693.
10. Surnia A. Circadian periodicities in natural populations of marine phytoplankton // Adv. mar. biol. — 1974. — 12. — P. 325—389.
11. Steemann Nielsen E., Hansen V. Light adaptation in marine phytoplankton populations and its interrelation with temperature // Physiol. Plant. — 1959. — 12, N 2. — P. 353—371.
12. Swift E., Durbine E. G. The phased division and cytological characteristics of *Pyrocystis* spp. can be used to estimate doubling times of their populations in the sea. // Deep-Sea Res. — 1972. — 19, N 3. — P. 189—198.
13. Yentsch C. S., Menzel D. W. A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence // Ibid. — 1963. — 10, N 3. — P. 221—231.

DIURNAL VARIATIONS OF THE PHYTOPLANKTON PHOTOSYNTHESIS RATE IN OPEN AREAS OF THE ATLANTIC OCEAN

Summary

The phytoplankton photosynthesis rate in low-productive and mean-productive surface waters of the Atlantic ocean is subjected to the clearly pronounced diurnal variations, light being a determinant. The phytoplankton photosynthesis rate (maximal value)/afternoon value ratio for low-productive waters has been 5.3 on the average. The specific diurnal phytoplankton growth rate was 0.2 in low-productive waters and 0.3 in mean-productive ones.

УДК 547.979.7:593.1 (267)

В. Е. ЗАЙКА, О. А. ЮНЕВ

ХЛОРОФИЛЛ СИМБИОНТОВ В НЕКОТОРЫХ ПЛАНКТОННЫХ SARCODINA (PROTOZOA) ИНДИЙСКОГО ОКЕАНА

Участие фотосинтезирующих симбионтов в обеспечении их гетеротрофных партнеров органическим веществом стало привлекать большое внимание. Выяснена значительная роль симбиотических водорослей, обитающих в кораллах и тридакнах — компонентах рифовых экосистем, окруженных олиготрофными водами. Замечено, что колониальные радиолярии *Spermellaria* часто более обильны в ультраолиготрофных зонах океана. Это также привлекает внимание к функционированию их симбионтов [4]. Наконец, именно для олиготрофных вод сейчас кажутся недостаточно адекватными радиоуглеродные способы определения первичной продукции. Последняя в значительной мере недоучитывается стандартными методами. Причины тому разные, но можно отметить, что полностью упускается фотосинтез симбиотических водорослей. Даже если их вклад в общую продукцию мал, его желательно определить для разных экосистем, особенно для олиготрофных вод Мирового океана.

Материал, методы. Исследования проведены во время 16-го рейса НИС «Профессор Водяницкий» в феврале—апреле 1984 г. Весь материал по пигментам симбионтов саркодовых собран в районах банки Сая-де-Малья и архипелага Чагос (банки Сентьюрион и Спикерс) на удалении до 100 миль от указанных пунктов. Пробы брали сетями ДЖОМ, вертикальными ловами в слое 0—100 м в светлое время суток.

Часто встречавшихся и крупных саркодовых, обладавших симбионтами, после изучения морфологии, зарисовки и необходимых измерений отбирали для определения пигментов. Животных отсаживали в чашки, затем на предметном стекле очищали препаративными иглами от налипших частиц, промывали струей воды из пипетки. После измерения (и в случае колониальных радиолярий подсчета особей) и подсчета симбионтов животных помещали на фильтры «Сынпор» малого диаметра с подложкой из фильтровальной бумаги. После кратковременного подсушивания фильтры с пробами замораживали и не позже чем через 3-е суток проводили анализ пигментов.

Определение концентрации хлорофилла «а» и отдельно продуктов его разрушения феофитина «а» проводили флуориметрическим методом [2] на флуориметре, собранном на базе флуориметрической приставки спектроколориметра «Спекол». Для повышения чувствительности прибора в качестве источника возбуждающего излучения в нем была использована галогенная лампа КГМ-10-90, питаемая от стабилизированного источника питания СИП-35. Приемником флуоресценции служил ФЭУ-79. В качестве первичного фильтра возбуждения использовали стеклянный фильтр СС-8, вторичного фильтра флуоресценции — КС-17.