

ПРОВ. 1970

ПРОВ 98

ПРОВ 2010

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
им. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

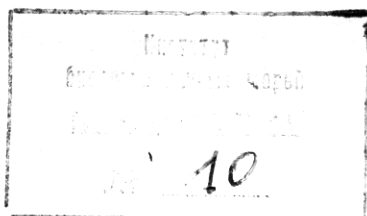
БИОЛОГИЯ МОРЕЯ

РЕСПУБЛИКАНСКИЙ МЕЖВЕДОМСТВЕННЫЙ СБОРНИК

Основан в 1965 г.

Выпуск 42

ДИНАМИКА ПОВЕДЕНИЯ
И ЭЛЕМЕНТЫ БАЛАНСА ВЕЩЕСТВА
И ЭНЕРГИИ В СООБЩЕСТВАХ МОРСКИХ
ОРГАНИЗМОВ



Д. К. Крупаткина

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ФИТОПЛАНКТОНА СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ БУХТЫ

В исследованиях фитопланктона бухты, проводившихся на протяжении последних тридцати лет [2—4, 5], были обнаружены сезонные изменения состава планктонных водорослей, численности и темпа деления отдельных видов, а также первичной продукции и ассимиляционного числа [8]. Однако данные, зафиксированные *in situ*, обычно являются результатом действия многих факторов внешней среды. И роль каждого из них можно выяснить лишь в лабораторном эксперименте, где температура или минеральное питание поддерживаются неизменными в течение года.

В настоящей статье излагаются результаты исследования сезонных изменений фотосинтеза и ассимиляционного числа фитопланктона при постоянной температуре на протяжении 1973 г.

Методика. Во время цветения диатомией (с февраля до начала апреля) фитопланктон собирали в 7—8 ч утра малой сетью Джеди и разбавляли его одновременно отобранной поверхностной водой с тем, чтобы достичь численности доминирующего вида в море. Как сетяной сбор, так и поверхностную воду фильтровали через мельничный газ № 68 для удаления крупных простейших. В августе во время цветения *Euxuviaella cordata* и в остальные месяцы материалом для наблюдений служила поверхностная морская вода, которую также фильтровали через мельничный газ.

В течение массового развития диатомей и динофлагеллят было проведено наибольшее число определений фотосинтеза и пигментов (23 в феврале — апреле и 8 — в августе), тогда как в остальные месяцы измерения производили раз в декаду.

Фотосинтез измеряли кислородной модификацией скляночного метода. Продолжительность экспозиции составляла 4 ч. Пробы экспонировали при постоянной температуре 20°C и освещали люминесцентными лампами ДС-40. Фотосинтез рассчитан в миллиграммах углерода в литре за час по балансовому уравнению [1]. Для определения содержания хлорофилла *a* использовали стандартный спектрофотометрический метод [11].

Результаты эксперимента. Величина I_k (начало светового насыщения фотосинтеза) в течение года не показала резких сезонных колебаний (рис. 1). Минимальные значения, полученные в феврале ($0,10 \text{ кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}$), мало отличались от максимальных, относящихся к маю и июню ($0,17 \text{ кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}$) и к сентябрю — октябрю ($0,14 \text{ кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}$). Следует отметить, что наибольшие колебания

Таблица 1
Основные физиологические показатели планктонных водорослей во время
массового развития

Вид	а. ч., мгС/мг хл. <i>a</i> · ч	а. ч./ J_k	J_k , кал · см ⁻² · мин ⁻¹
<i>Диатомеи</i>			
<i>Skeletonema costatum</i>	7,79 ± 1,87	0,69 ± 0,19	0,120 ± 0,014
<i>Chaetoceros curvisetus</i>	9,97 ± 4,38	0,86 ± 0,48	0,126 ± 0,014
<i>Динофлагелляты</i>			
<i>Euxuviaella cordata</i>	22,81 ± 11,60	3,25 ± 3,12	0,110 ± 0,038

приходились на август, когда величина I_k в период цветения *Euxiviaella cordata* изменялась от 0,04 до 0,16 кал·см⁻²·мин⁻¹.

Колебания величины I_k в течение года не повторяют изменений суммарной солнечной радиации (рис. 1). Динамика последней описывается плавной кривой с резко выраженным пиком в наиболее светлые месяцы: в июне 16 ккал/см²·месяц и в июле 17 ккал/см²·месяц*.

Сравнение основных физиологических показателей диатомей и динофлагеллят показало, что во время массового развития водорослей

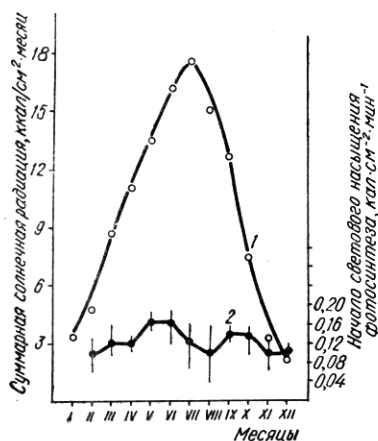


Рис. 1. Сезонные изменения суммарной солнечной радиации (1) и величины начала светового насыщения фотосинтеза (2).

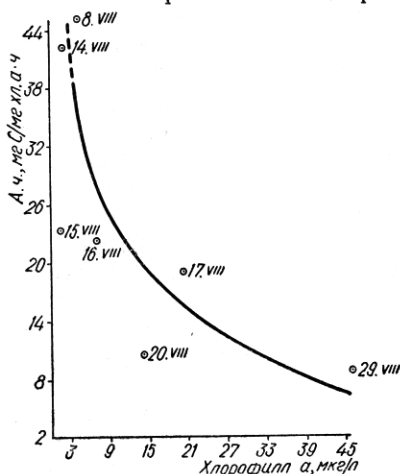


Рис. 2. Зависимость величины I_k от концентрации хлорофилла *a* во время цветения *Euxiviaella cordata*.

величина I_k оставалась практически одинаковой для тех и других и составляла 0,11—0,12 кал·см⁻²·мин⁻¹ (табл. 1). Однако ассимиляционное число (а. ч.) и фотосинтетическая способность (а. ч./ I_k) динофлагеллят выше, чем у диатомей в 2—2,5 и 4—5 раз соответственно.

Для этого же периода интересно сопоставить значения а. ч. и концентрации хлорофилла. Наибольшие а. ч. отмечены в самом начале появления нового вида, т. е. при наименьшей концентрации хлорофилла *a*. Так, максимальные а. ч. *Euxiviaella cordata* (42—45 мг С/мг хл. а·ч) получены почти за две недели до цветения (рис. 2), а для *Rhizosolenia alata* (13,1 мг С/мг хл. а·ч) — за неделю до цветения (табл. 2). Затем, по мере увеличения численности вида и повышения концентрации хлорофилла, а. ч. понижается. Как видно, от появления нового вида до его массового развития а. ч. уменьшается в 1,5—5 раз.

Следует отметить, что необычно высокие а. ч. (42—45 мг С/мг хл. а·ч) могут быть результатом и методических погрешностей. Дело в том, что во время интенсивного роста *Euxiviaella cordata* в начале цветения возможно увеличение числа клеток и изменение концентрации хлорофилла за время экспозиции (4 ч) по сравнению с исходной величиной, которую использовали для расчета а. ч.

Обсуждение. Изучая *in situ* фотосинтетическую активность пресноводного фитопланктона, Аруга [10] отметил последовательное повышение в несколько раз величины I_k при сезонном увеличении температуры воды пруда от 10° (зима) до 30°С (лето). По нашим данным величина I_k оставалась практически неизменной во все сезоны. Чтобы объяснить такое расхождение, надо учесть следующее. Из абиотических факторов,

* Суммарная солнечная радиация приводится по данным Канадагской актинометрической обсерватории АН СССР.

влияющих на динамику I_k , свет был переменной величиной в исследованиях, проведенных нами и Аруга. Что же касается температуры, то в экспериментах Аруга она была переменной величиной, тогда как в наших опытах — постоянной. Таким образом, одним из основных абиотических факторов, определяющих изменение I_k , является, по-видимому, сезонное колебание температуры.

Таблица 2

Изменение физиологических показателей *Chaetoceros curvisetus* и *Rhizosolenia alata* во время массового развития

Вид	Дата	а. ч., мг С/мг хл. а.ч	Хлорофилл а, мкг/л	а. ч./ I_k	Сопутствующие виды
<i>Chaetoceros curvisetus</i>	15.III	7,2	15,9	0,68	<i>Skeletonema costatum</i>
	20.III	8,9	73,7	0,60	То же
	22.III	6,0	40,5	0,50	» »
	26.III	6,6	36,1	0,50	» »
	28.III	13,1	33,7	1,06	<i>Rhizosolenia alata</i>
	29.III	19,3	8,7	1,44	То же
<i>Rhizosolenia alata</i>	5.IV	8,4	28,9	0,73	» »

Было известно, что при постоянной температуре и минеральном питании а. ч. пресноводного фитопланктона озера в течение года практически не менялось [15]. Наблюдения в Токийском заливе *in situ* показали сезонные изменения а. ч. [15]. Нами также получено увеличение а. ч. и а. ч./ I_k^* от зимы к лету (рис. 3). Как следует из сопоставления наших результатов и данных Ишимура и Аруга [15], единственным фактором, влияющим на изменение а. ч., оказывается минеральное питание. Таким образом, при сопоставлении наших результатов и данных, полученных, в основном, на пресных водоемах выявлена зависимость сезонной динамики величин I_k от температуры и а. ч. — от условий минерального питания. Сезонные изменения физиологических показателей одноклеточных водорослей пресных и прибрежных морских вод *in situ* существенно не различаются [15]. Однако влияние сезонного изменения температуры на динамику величин I_k и минерального питания на а. ч. необходимо подтвердить исследованиями в бухте.

Наибольшие значения а. ч. и а. ч./ I_k получены летом (рис. 3), когда концентрации P и N в бухте близки к следовым и чаще всего равны аналитическому нулю. Однако при максимальном прогреве воды (24—26°C) потребность фитопланктона в биогенных элементах может удовлетворяться за счет увеличения скорости их оборачиваемости. Известно [6], что скорость минерализации органического вещества с повышением температуры от 2 до 22°C возрастает в пять раз. Если при этом ускоряется поглощение биогенов фитопланктоном, то во столько же раз должна увеличиваться их оборачиваемость. Связь увеличения скорости круговорота фосфора с физиологическими особенностями летних видов фитопланктона обнаружена в пресных водоемах. Так, недавно сообщалось [12], что озерный фитопланктон потребляет фосфор летом (температура воды 30—31°C) в десять с лишним раз быстрее, чем зимой (14,5°C) [12].

Обращает на себя внимание, что наибольшие величины а. ч. и а. ч./ I_k получены, когда в планктоне доминировали *Cyclotella* sp., *Nitzschia* sp., *Thalassiosira* sp. (рис. 3). Размеры клеток этих видов крайне малы (2—5 мкм); отношение поверхности клетки к ее объему (s/v) приближается к единице. Такие клетки имеют большую удельную

* Количество миллиграмм С, ассимилированного 1 мг хлорофилла а при увеличении интенсивности света на 0,01 кал·см⁻²·мин⁻¹.

поверхность и отличаются высокой скоростью поглощения биогенов [17, 18]. Необходимо также отметить, что для диатомей с отношением s/v , близким к единице, оптимальные для роста концентрации фосфора приближаются к следовым и составляют по нашим данным от 1 до 5 мкг Р/л [9].

При неизменной температуре I_k оказалось одинаковым для водорослей различных таксономических групп; для диатомей и динофлагеллят оно составило 0,10 и 0,12 кал·см⁻²·мин⁻¹ соответственно. Однако по данным Райтера [16], полученным при постоянной температуре, I_k

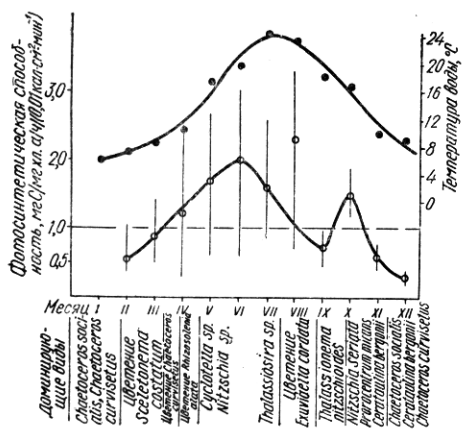


Рис. 3. Изменение в течение года температуры воды, фотосинтетической способности (а. ч./ I_k) и видов, доминирующих в фитопланктоне бухты.

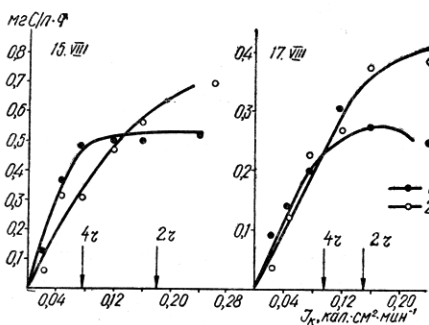


Рис. 4. Зависимость I_k от продолжительности опыта: 1 — 4 ч, 2 — 2 ч.

для культур динофлагеллят составляло 0,25—0,30, а для диатомей 0,11—0,25 кал·см⁻²·мин⁻¹. Возможно, расхождения данных Райтера и наших объясняются разной зависимостью I_k диатомей и динофлагеллят от продолжительности опыта или темнового и светового периодов.

Измерение I_k в разное время от начала экспозиции сопровождалось изменением его величин для диатомей и динофлагеллят в два-три раза [20, 7]. С увеличением экспозиции от 2 до 4 ч значение I_k Euxydiaella cordata уменьшалось в 1,5—2 раза (рис. 4). Влияние продолжительности опыта на величину I_k зависит от суточного ритма фотосинтеза [7].

Суточным ритмом фотосинтеза объясняют вертикальные миграции динофлагеллят в эвфотической зоне [13, 14]. Авторы не проводили измерение динамики I_k , однако отмечают, что в результате миграции водоросли располагаются на глубине с оптимальной для фотосинтеза освещенностью [19]. По нашим визуальным наблюдениям (15.VIII) I_k в двухчасовом эксперименте связано с фототаксисом и, возможно, является точкой перехода положительного фототаксиса в отрицательный.

Таким образом, исследование сезонных изменений фотосинтеза и ассимиляционного числа фитопланктона при постоянной температуре на протяжении 1973 г. позволило получить новые данные, представляющие интерес при изучении продукционных процессов в море.

Световое насыщение фотосинтеза I_k фитопланктона не показало резких сезонных колебаний (0,11—0,17 кал·см⁻²·мин⁻¹). Колебания I_k не повторяли изменения суммарной солнечной радиации и определялись, по-видимому, сезонными колебаниями температуры.

Увеличения ассимиляционного числа и фотосинтетической способности (а. ч./ I_k) от зимы к лету зависит от условий минерального питания. Наибольшие значения а. ч. и а. ч./ I_k получены летом, когда в планктоне доминировали мельчайшие диатомей с размером клеток 2—5 мкм.

Величина I_k оказалась одинаковой для диатомей и динофлагеллят и, следовательно, не является систематическим признаком планктонных водорослей. Отмечена связь I_k с двигательной реакцией, вызванной действием света (фототаксис), позволяющая предположить, что вертикальные миграции динофлагеллят в эвфотической зоне способствуют их расположению на глубине, где освещенность оптимальна для фотосинтеза.

ЛИТЕРАТУРА

1. Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов.— Минск, 1960, с. 3—302.
2. Кондратьева Т. М. Суточные изменения фитопланктона в Севастопольской бухте.— Труды Севаст. биол. ст. АН УССР, 1958, № 10, с. 8—26.
3. Кондратьева Т. М. Определение суточной продукции фитопланктона в Севастопольской бухте.— В кн.: Первичная продукция морей и внутренних вод. Минск, 1961, с. 77—83.
4. Морозова-Водяницкая Н. В. Численность и биомасса фитопланктона в Черном море.— ДАН СССР, 1950, 23, № 4, с. 821—824.
5. Морозова-Водяницкая Н. В. Фитопланктон Черного моря.— Труды Севаст. биол. ст. АН УССР, 1954, № 8, с. 11—99.
6. Скопинцев Б. А. О скорости разложения органического вещества отмершего планктона.— ДАН СССР, 1947, 58, № 8, с. 515—517.
7. Суини Б. Ритм фотосинтеза в одиночных клетках.— В кн.: Биологические часы. М., 1960, с. 453—457.
8. Финенко З. З. Расчет продукции фитопланктона в Черном море по содержанию хлорофилла.— Биология моря, 1966, вып. 19, с. 74—83.
9. Финенко З. З., Крупаткина Д. К. Влияние неорганического фосфора на скорость роста диатомовых водорослей.— В кн.: Биологическая продуктивность южных морей. К., 1974, с. 193—201.
10. Aruga V. Ecological Studies of Photosynthesis and Matter Production. I. Seasonal Changes in Photosynthesis of Natural Phitoplankton.— Bot. Mag., 1965, 78, p. 11—23.
11. Determination of Photosynthetic Pigments in Sea Water. UNESCO, 1966, p. 1—69.
12. Halmann M., Stiller M. Turnover and Uptake of Dissolved Phosphate in Freshwater. A study in Kinne et.— Limnol. and Oceanogr., 1974, 19, N 5, p. 774—783.
13. Hasle J. R. Phototactic Vertical Migration in Marine Dinoflagellates.— Oikos, 1950, 2, N 2, p. 162—175.
14. Hasle J. R. More on the Phototactic Diurnal Migration of Marine Dinoflagellates.— Nggt. Mag. F. Bot., 1954, N 2, p. 35—37.
15. Ichimura S., Aruga V. Photosynthetic Natures of Natural Algae Communities in Japanese Waters.— In: Recent Researches in the Fields of Hydrosphere, Atmosphere and Nuclear Geochemistry. Tokyo, 1964, p. 13—37.
16. Ryther J. H. Photosynthesis in the Ocean as a Function on of Light Intensity.— Limnol. and Oceanogr., 1956, 1, p. 215—240.
17. Munk W., Riley J. A. Absorption of Nutrients by Aquatic Plants.— J. Mar. Res., 1952, 11, p. 61—70.
18. Odum E. P., Kuenzler E. J., Blunt M. Uptake of P^{32} and Primary Productivity in Marine Bentic Algae.— Limnol. and Oceanogr., 1958, 3, p. 340—345.
19. Soli J. Bioluminescent Cycle of Photosynthetic Dinoflagellates.— Limnol. and Oceanogr., 1966, 11, N 3, p. 350—363.
20. Steemann Nielsen E., Iergensen E. J. The adaptation of plankton algae.— Physiol. Plant., 1968, 21, p. 401—413.

Институт биологии южных морей
им. А. О. Ковалевского АН УССР

Поступила в редколлегию
15.XII 1975 г.

УДК 551.352.261

Т. М. Кондратьева

РОЛЬ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ И РАЗМЕРНЫХ ГРУПП ПЛАНКТОННЫХ ВОДОРОСЛЕЙ В ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ТРОПИЧЕСКОЙ ЗОНЫ АТЛАНТИЧЕСКОГО ОКЕАНА

В работах по определению первичной продукции фитопланктон обычно рассматривается как нечто единое и гомогенное. Скорость продукции отдельных видов не представлялось возможным выделить даже