

МОРСКАЯ БИОЛОГИЯ

УДК 581.526.325 : 591.542(262.5) (261)

А. И. АКИМОВ, Л. В. СТЕЛЬМАХ, Т. Я. ЧУРИЛОВА,
З. З. ФИНЕНКО

АДАПТАЦИЯ МОРСКОГО ФИТОПЛАНКТОНА К СВЕТУ

Исследование световых зависимостей интенсивности фотосинтеза фитопланктона западной части Черного моря и двух районов Атлантического океана позволило установить характерные различия фотосинтетических параметров водорослей, обитающих в верхних и нижних слоях эвфотической зоны. С глубиной при изменении ФАР от 100% до 0,5–1,0% наблюдалось фотоадаптивное понижение максимального ассимиляционного числа ($AЧ_{\text{макс}}$) в 2–2,5 раза и повышение эффективности фотосинтеза ($\alpha_{\text{хл}}$) в 2,5 раза. Показано, что для фитопланктона, адаптированного к одинаковым световым условиям при значительной (до 2 раз) вариабельности величин $AЧ_{\text{макс}}$ и $\alpha_{\text{хл}}$ характерна сопряженность этих параметров. Адаптация фитопланктона к ослаблению интенсивности освещения в ~ 100 раз сопровождается диспропорциональным изменением $AЧ_{\text{макс}}$ и $\alpha_{\text{хл}}$, при этом отношение $AЧ_{\text{макс}} : \alpha_{\text{хл}}$, определяющее величину насыщающей интенсивности света (I_k), уменьшалось почти в 5 раз.

Свет является одним из основных факторов, регулирующих биосинтез органического вещества фитопланктоном в море. Фотосинтетическая реакция фитопланктона на свет зависит не только от его интенсивности, но и от световой адаптации водорослей. Особенно сильно адаптационные эффекты проявляются при стратификации водной толщи. При этом одна часть фитопланктонного сообщества остается в верхнем слое и приспосабливается к относительно высокой интенсивности света, вторая обитает у нижней границы эвфотической зоны при низком освещении. Данные эколого-физиологических исследований показали, что фотосинтетические характеристики фитопланктона, обитающего при низкой интенсивности света, имеют меньшие значения максимальной скорости фотосинтеза, нормированной на хлорофилл «а» [6, 20, 29]. Спорным остается вопрос об эффективности фотосинтеза и утилизации квантов, поглощенных пигментным аппаратом клеток у водорослей, адаптированных к сильным и слабым световым потокам [15]. Отсутствие такого рода данных крайне затрудняет объяснение явлений, связанных с интенсивным развитием фитопланктона у основания эвфотической зоны, которое широко распространено в тропических районах и умеренных широтах в летний период [8, 9, 12].

В связи с этим цель работы состояла в изучении влияния света на основные фотосинтетические характеристики природных популяций фитопланктона из верхнего и нижнего слоев эвфотической зоны.

Материал и методика. Исследования проводили в сентябре в глубоководных и шельфовых водах в западной части Черного моря и в двух районах Атлантического океана: в июле ($49^{\circ}24' - 52^{\circ}20'$ с. ш., $28^{\circ}25' - 31^{\circ}12'$ з. д.) и в октябре ($30^{\circ}00' -$

© А. И. Акимов, Л. В. Стельмах, Т. Я. Чурилова, З. З. Финенко, 1992 г.

32°40' с. ш., 27°30' — 28°35' з. д.). В дальнейшем районы работ в Атлантике по отношению их расположению будем называть северным и южным соответственно.

Для измерения скорости фотосинтеза и содержания хлорофилла «а» в планктоне пробы отбирали пластмассовым батометром с глубины 0–5 м и из слоя максимальной концентрации хлорофилла, который, как правило, находился у нижней границы эвфотической зоны. Затем пробы фильтровали через нейлоновое сито с диаметром ячеек 150 мкм для удаления крупного зоопланктона.

Скорость фотосинтеза определяли радиоуглеродным методом. В опытах использовали меченый карбонат, который очищали по методике [11]. Отогнанный из карбоната $^{14}\text{CO}_2$ связывали 0,2 н. раствором щелочи (х. ч.) и затем подкисляли HCl до pH 8,5–9,0 и фильтровали через фильтр с диаметром пор 0,23 мкм. Приготовленный изотоп разливали в стеклянные ампулы, запаивали их и стерилизовали на водяной бане в течение 3 дней. Для определения исходной активности изотопа в склянку со сцинтилляционной жидкостью добавляли 0,03 мл раствора $\text{Na}_2^{14}\text{CO}_3$ и радиометрировали. Исходную активность и активность проб измеряли на жидкостной сцинтилляционной установке БЕТА-1. Активность раствора, вносимого в пробу фитопланктона, составляла $0,5\text{--}2,0 \cdot 10^6$ имп·мин $^{-1}$. Скорость фотосинтеза рассчитывали по общепринятой формуле [5]. Общее содержание углерода во всех формах углекислоты принимали для Атлантического океана равным $25 \text{ мг} \cdot \text{С} \cdot \text{л}^{-1}$ [5], для Черного моря — $35 \text{ мг} \cdot \text{С} \cdot \text{л}^{-1}$ [10].

Концентрацию хлорофилла «а» в пробах определяли в ацетоновых экстрактах флуориметрическим методом [14].

Для получения зависимостей фотосинтез — свет пробы фитопланктона разливали в 250 мл светлые и темные склянки, куда вносили по 1 мл раствора $\text{Na}_2^{14}\text{CO}_3$. Затем в течение 2 ч светлые склянки в двойной повторности экспонировали в специальном инкубаторе, имеющем систему охлаждения для поддержания постоянной температуры 18–20°С. Параллельно экспонировали темные склянки для учета темновой фиксации и адсорбции радиоактивного углерода. Данные, полученные при двухчасовой экспозиции, соответствуют значениям валового фотосинтеза [7].

После экспозиции планктон осаждали на фильтры марки Сынпор с диаметром пор 0,45 мкм. Диаметр фильтрующей поверхности 24 мм. Фильтрацию осуществляли при слабом вакууме: 0,1–0,2 мм. Сорбированный на фильтрах изотоп устранили путем промывки их 5 мл 1% HCl и 5 мл ультрафильтрата.

Максимальный квантовый выход рассчитывали по формуле

$$\Phi_{\text{макс}} = \frac{\alpha_{\text{хл}} \cdot 3,33 \cdot 10^{-3} \cdot 6,024 \cdot 10^{23}}{32 I_{\text{пад}} K_{\text{п}}} = 1,78 \alpha_{\text{хл}},$$

где $\alpha_{\text{хл}}$ — эффективность фотосинтеза, $\text{мг} \cdot \text{С} \cdot \text{мг} \text{ хл} \text{ «а»}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ ($\text{мкЕ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$) $^{-1}$; 3,33 — коэффициент перехода от $\text{мг} \cdot \text{С}$ к $\text{мг} \text{ О}_2$ при ассимиляционном коэффициенте 1,25 [3]; 10^{-3} — коэффициент перехода от мг к г ; $6,024 \cdot 10^{23}$ — число Авогадро; 32 — коэффициент перехода к молям O_2 ; $I_{\text{пад}}$ — плотность падающего светового потока $1 \text{ мкЕ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$, выраженная в $\text{кв} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$, $I_{\text{пад}} = 2,22 \cdot 10^{21} \text{ кв} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$; $K_{\text{п}}$ — удельный коэффициент поглощения световой энергии принимаем равным $0,016 \text{ м}^{-1}$ ($\text{мг} \text{ хл} \text{ «а»} \cdot \text{м}^{-3}$) $^{-1}$ [15].

Источником света в опытах служили люминесцентные лампы марки ЛДЦ-30. Различные уровни освещенности (от 3,2 до $440 \text{ мкЕ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$) создавались сетчатыми светофильтрами с нейтральной спектральной характеристикой пропускания. Для создания более равномерного поля освещенности поверхность склянок была покрыта белой краской, а свет падал на дно склянок. Измерялись падающий свет и освещенность внутри склянок. Для этих целей использовался световод с интегрирующей сферой (шарик молочного стекла), укрепленный на одном конце световода. Другой конец световода присоединялся к фотозадающему люксметру Ю-116. Система была откалибрована при помощи точечных источников света.

Подводная освещенность оценивалась по измеренным значениям падающей на поверхность солнечной радиации и изменению облученности с глубиной для определенного типа вод. Тип вод определяли по карте с учетом измерений прозрачности воды по диску Секки [4]. Освещенность измерялась люксметром Ю-116. Квантовое содержание «условного люкса» для люминесцентных ламп и естественного света: $I_{\text{клк}} = 17,2 \text{ мкЕ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ и $I_{\text{клк}} = 20,0 \text{ мкЕ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ соответственно [6].

Результаты. Полученные значения скорости фотосинтеза фитопланктона были нормированы на единицу хлорофилла «а». В качестве параметров, характеризующих вид световой кривой, использовали ассимиляционное число при насыщающей фотосинтез интенсивности света — $A\Phi_{\text{макс}}$, $\text{мг} \cdot \text{С} \cdot \text{мг} \text{ хл} \text{ «а»}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$, эффективность фотосинтеза, определяемую углом наклона начального участка световой зависимости фотосинтеза — $\alpha_{\text{хл}}$,

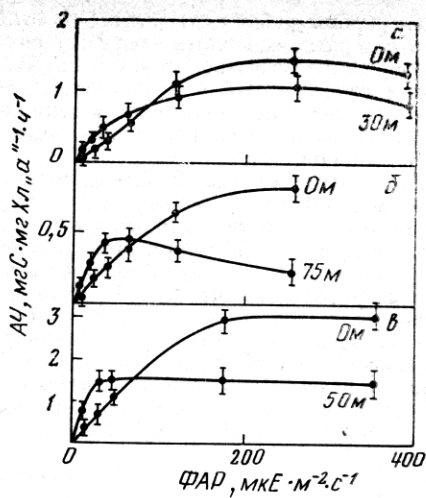


Рис. 1

Рис. 1. Характерные световые зависимости интенсивности фотосинтеза ($AЧ$, $mgC \cdot mg \text{ хл } «a»^{-1} \cdot ч^{-1}$) поверхностного и глубинного фитопланктона для трех исследованных акваторий: А и Б – северного и южного полигонов Атлантического океана; В – западной части Черного моря

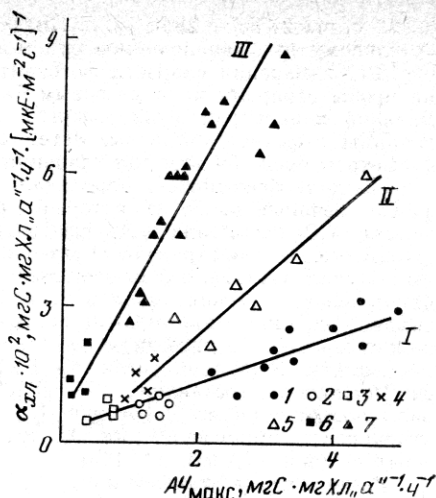


Рис. 2

Рис. 2. Взаимосвязь эффективности фотосинтеза ($\alpha_{хл}$, $mgC \cdot mg \text{ хл } «a»^{-1} \cdot ч^{-1} (мкЕ \cdot м^{-2} \cdot с^{-1})^{-1}$) и максимального ассимиляционного числа ($AЧ_{макс}$, $mgC \cdot mg \text{ хл } «a»^{-1} \cdot ч^{-1}$), описанная уравнением линейной регрессии: I – для поверхностного фитопланктона трех исследованных акваторий ($I-\beta$); $\alpha_{хл} = 0,0060 AЧ_{макс} + 0,0008$, $n=19$, $r=0,899$, $\sigma_y^2=0,000083$; II – для глубинного максимума хлорофилла «а» Северной Атлантики (4) и первого максимума хлорофилла «а» Черного моря (5); $\alpha_{хл} = 0,015 AЧ_{макс} + 0,0038$, $n=11$, $r=0,864$, $\sigma_y^2=0,00037$; III – для глубинного фитопланктона Южной Атлантики (6) и второго максимума хлорофилла в Черном море (7) – $\alpha_{хл} = 0,025 AЧ_{макс} + 0,010$; $n=20$, $r=0,879$, $\sigma_y^2=0,00058$

$mgC \cdot mg \text{ хл } «a»^{-1} \cdot ч^{-1} (мкЕ \cdot м^{-2} \cdot с^{-1})^{-1}$ и насыщающую фотосинтез интенсивность света I_{K_0} , $мкЕ \cdot м^{-2} \cdot с^{-1}$.

На рис. 1 представлены типичные световые зависимости интенсивности фотосинтеза поверхностного и глубинного фитопланктона для отдельных станций исследуемых районов.

В северном районе Атлантики при резко выраженной температурной стратификации, когда средний градиент температуры в слое 15–45 м составлял $0,15^\circ C \cdot м^{-1}$, максимальные концентрации хлорофилла отмечены на глубине 15–30 м, где фотосинтетически активная радиация (ФАР) не превышала 1–5% от падающей на поверхность. В этих условиях фотосинтетические характеристики фитопланктона из поверхностного слоя и максимума хлорофилла имели следующие различия. Максимальное ассимиляционное число для фитопланктона, обитающего в верхнем квази-однородном слое, было в среднем в 1,2 раза выше, чем для глубинного, а значения интенсивности света, при которой наблюдается насыщение фотосинтеза светом, различались в 2 раза. Напротив, эффективность фотосинтеза фитопланктона с глубиной увеличилась в 1,8 раза (таблица).

В южном районе Атлантики максимум фитопланктона находился у основания эвфотической зоны на глубинах 74–100 м, где величина светового потока составляла около 1% падающей на поверхность. Этот максимум был отделен от верхнего перемешиваемого слоя температурным градиентом $0,08^\circ C \cdot м^{-1}$. Результатом измерений с двух разных глубин, на которые проникало соответственно 100 и 1% падающей ФАР, показали, что максимальная интенсивность фотосинтеза поверхностного фитопланк-

Основные фотосинтетические характеристики фитопланктона

Глубина отбора проб, м	Число проб	Температура воды, °C	Средняя за день ФАР мкЕ·м ⁻² ·с ⁻¹	Хл «а» мг·м ⁻³	Основные фотосинтетические характеристики			
					АЧ _{макс} , мгС·мг хл «а» ⁻¹ ·ч ⁻¹	α _{хл} ·10 ³ , мгС·мг хл «а» ⁻¹ ·ч ⁻¹ (мкЕ·м ⁻² ·с ⁻¹) ⁻¹	I _к , мкЕ·м ⁻² ·с ⁻¹	Φ _{макс} , молекул О ₂ ·квант ⁻¹

Северная Атлантика

0-5	5	14	700	0,59±0,25	1,4±0,2	7,7±1,8	188±54	0,014
15-30	4	11	7-35	0,80±0,26	1,2±0,2	14,4±4,0	89±21	0,025

Южная Атлантика

0-2	4	24	1500	0,03±0,02	0,7±0,2	6,3±1,9	111±27	0,011
75-100	4	18	5-15	0,15±0,06	0,3±0,1	5,0±5,0	20±10	0,026

Черное море

0-2	10	22	600	0,58±0,41	3,8±0,9	23,0±6,0	166±44	0,041
18-25	7	20	30-50	0,78±0,24	3,0±1,0	41,0±17,0	76±16	0,073
35-70	16	11	3-6	0,82±0,50	1,9±0,7	58,0±17,0	32±6	0,100

тона была в 2,5 раза выше, чем для глубинного фитопланктона, а значения I_k различались в 5,6 раза, понижаясь с глубиной. Эффективность фотосинтеза фитопланктона, обитающего у основания эвфотической зоны, в 2,5 раза выше, чем для поверхностного. В Черном море в районах склона континентального шельфа наблюдался один максимум развития фитопланктона, располагающийся, как правило, в термокLINE. В глубоководных районах моря вертикальный профиль фитопланктона характеризовался наличием двух максимумов: верхнего непосредственно в термокLINE, на глубинах 18-25 м и нижнего — на 40-70 м, где ФАР составляла соответственно 5-10 и 0,5-1% от падающей на поверхность. Исследование фотосинтетических характеристик фитопланктона с трех глубин показало постепенное уменьшение значений максимального ассимиляционного числа от поверхности к первому и второму максимумам хлорофилла в 1,3 и 2 раза и увеличение эффективности фотосинтеза фитопланктона в 1,8 и 2,5 раза соответственно. При уменьшении освещенности с глубиной примерно в 10 раз величина I_k уменьшалась вдвое (таблица).

Таким образом, сравнительный анализ световых зависимостей фотосинтеза в трех различных акваториях показывает одинаковый характер изменения фотосинтетических параметров фитопланктона, обитающего при относительно высоких и очень низких интенсивностях света. В целом для фитопланктона, находящегося вблизи поверхности, значения $AЧ_{макс}$ и I_k выше, а $α_{хл}$ ниже, чем для водорослей из нижних слоев эвфотической зоны. В таблице приведены средние значения и среднеквадратические отклонения величин измеренных параметров отдельно для поверхностного и глубинного фитопланктона. Крайние значения различаются в основном в 2 раза, что является обычным при исследовании природных сообществ [1, 13].

Для анализа взаимосвязи между максимальной интенсивностью фотосинтеза и эффективностью фотосинтеза полученные характеристики были объединены в три группы: фитопланктон, обитающий в поверхностном слое при интенсивностях света от 700 до 1500 мкЕ·м⁻²·с⁻¹, в промежуточном слое — от 7 до 50 мкЕ·м⁻²·с⁻¹ и у основания эвфотической зоны — от 3 до 15 мкЕ·м⁻²·с⁻¹. При таком объединении для каждой группы данных между максимальными значениями $AЧ_{макс}$ и эффективностью

фотосинтеза наблюдается линейная зависимость с достаточно высокими коэффициентами корреляции — 0,86 — 0,90 (рис. 2). Это указывает на сопряженность световых и темновых реакций фотосинтеза.

Во всех районах максимальный квантовый выход фотосинтеза для глубинных популяций оказался почти в 2 раза больше, чем для поверхностных (табл.). Однако абсолютные значения $\Phi_{\text{макс}}$ существенно различались между исследованными акваториями. В Черном море получены наибольшие значения этого показателя. Для поверхностных проб средняя величина максимального квантового выхода — 0,041 молекул $\text{O}_2 \cdot \text{квант}^{-1}$. С глубиной $\Phi_{\text{макс}}$ увеличивался и составлял в слое первого и второго максимумов хлорофилла «а» соответственно 0,073 и 0,100 молекул $\text{O}_2 \cdot \text{квант}^{-1}$. Значения максимального квантового выхода, рассчитанные для Атлантического океана, оказались примерно в 4 раза меньше, чем для черноморского фитопланктона.

Обсуждение. Известно, что адаптация фитопланктона к свету зависит от соотношения скорости вертикального перемещения водорослей в эвфотической зоне и скорости адаптационных процессов [17, 19]. Светоадаптивные различия фотосинтетических характеристик с глубиной наблюдаются для фитопланктона, находящегося в условиях светового лимитирования в течение времени, соизмеримого со скоростью светоадаптированных процессов. Такая ситуация складывается при температурной стратификации, когда термоклин делит всю эвфотическую зону на два изолированных слоя с различающимися световыми условиями [28]. В пределах квазиднородного слоя изменение фотосинтетических характеристик фитопланктона с глубиной будет зависеть от скорости вертикальной составляющей турбулентного перемешивания [2, 25]. Когда ее величина превышает скорость фотоадаптации, фитопланктон во всей толще перемешиваемого слоя будет иметь одинаковые фотосинтетические характеристики, соответствующие адаптации к средней по слою освещенности. В том случае, когда водоросли перемещаются по вертикали со скоростью, не превышающей скорость фотоадаптивных преобразований, в результате световой адаптации будет наблюдаться вертикальная неоднородность светозависимых физиологических характеристик фитопланктона [21, 24, 27]. Следовательно, изменчивость фотосинтетических характеристик фитопланктона зависит не только от подводной облученности, но и от интенсивности турбулентного перемешивания водной массы.

Отмеченное в настоящей работе уменьшение величин максимального ассимиляционного числа и насыщающей фотосинтез интенсивности света для фитопланктона, обитающего в слое под пикноклином, в сравнении с подповерхностной популяцией микроводорослей является типичным фотоадаптивным откликом на ослабление плотности светового потока [20, 29]. Кроме того, во всех районах исследования наблюдали почти двукратное повышение эффективности фотосинтеза для глубинного фитопланктона. На наш взгляд, увеличение $\alpha_{\text{кл}}$ у фитопланктона, обитающего в условиях светового лимитирования, является наиболее «полезным» адаптивным преобразованием, так как в результате этого снижение с глубиной доступной световой энергии частично компенсируется увеличением эффективности утилизации слабых световых потоков.

Далеко не во всех работах, посвященных исследованию фотосинтетических характеристик фитопланктона, наблюдали изменение эффективности фотосинтеза. До недавнего времени считали, что угол наклона световой зависимости интенсивности фотосинтеза, который определяет эффективность фотосинтеза, не зависит от световых условий роста водорослей [19, 20, 29]. Одной из причин такой точки зрения является отсутствие в цитируемых работах измерений фотосинтетических характеристик фитопланктона при экстремально низкой освещенности (менее

20—60 $\text{мкЕ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$). Только в последнее десятилетие появились работы, в которых при исследовании фитопланктона в широком световом диапазоне наблюдали фотоадаптивное повышение эффективности фотосинтеза фитопланктона глубинных слоев [18, 24, 27, 28].

Выполненная нами количественная оценка максимального квантового выхода является приближенной в связи с тем, что мы в данной работе не измеряли коэффициент абсорбции световой энергии, а приняли среднее значение $K_p = 0,016 \text{ м}^{-1} \cdot (\text{мг хл «а»} \cdot \text{м}^{-3})^{-1}$, рекомендуемое Баннистером как наиболее вероятное для природного фитопланктона [15]. На сегодняшний день данных о том, как меняется у тенеадаптирующихся клеток K_p , недостаточно. Это связано с техническими и методическими трудностями определения K_p в условиях *in situ*. При определении спектров поглощения проб фитопланктона до сих пор остается нерешенной проблема отделения водорослей от других взвешенных частиц [16, 22, 23].

Полученные в настоящей работе расчетные значения максимального квантового выхода для черноморского фитопланктона (0,04—2,1 молекул $\text{O}_2 \cdot \text{квант}^{-1}$) соответствуют наиболее вероятным величинам $\Phi_{\text{макс}}$ для природных популяций [15]. Представляет интерес тот факт, что в наших исследованиях во всех случаях наблюдали увеличение максимального квантового выхода фотосинтеза для глубинных популяций по сравнению с поверхностными приблизительно в 2 раза. Возможно, это связано с адаптивной реорганизацией фотосинтетического аппарата клеток, направленной на увеличение эффективности утилизации поглощенной световой энергии [26].

Популяции фитопланктона, адаптированные к тем или иным световым условиям, характеризуются определенным соотношением между $AЧ_{\text{макс}}$ и $\alpha_{\text{хл}}$, которое, как известно, определяет величину насыщающей фотосинтез интенсивности света $I_k = AЧ_{\text{макс}} / \alpha_{\text{хл}}$. Для поверхностного и глубинного фитопланктона Черного моря и Южной Атлантики I_k различается в 5 раз. Фитопланктон Северной Атлантики, взятый из пика хлорофилла на глубинах 15—30 м и из первого максимума хлорофилла Черного моря (18—25 м) занимает промежуточное положение как по количеству полученной световой энергии, так и по величине I_k .

Таким образом, адаптация фитопланктона к разным световым условиям сопровождается диспропорциональным изменением $AЧ_{\text{макс}}$ и $\alpha_{\text{хл}}$, в результате меняется отношение $AЧ_{\text{макс}} : \alpha_{\text{хл}}$, определяющее величину I_k . Относительная стабильность параметра I_k для фитопланктона, вегетирующего в идентичных световых условиях на фоне общей высокой вариабельности $AЧ_{\text{макс}}$ и $\alpha_{\text{хл}}$, вероятно, свидетельствует о том, что только световой фактор приводит к изменению сопряженности световых и темновых стадий фотосинтеза, в то время как другие факторы среды вызывают пропорциональное изменение $AЧ_{\text{макс}}$ и $\alpha_{\text{хл}}$. Следовательно, изменение параметра I_k , отражающее световоиндуцированное поведение основных фотосинтетических характеристик ($AЧ_{\text{макс}}$ и $\alpha_{\text{хл}}$), можно считать показателем наличия фотоадаптации. Проведенные исследования показали, что при наличии температурной стратификации наблюдается световая адаптация глубинного фитопланктона, характеризующаяся следующим преобразованием фотосинтетических параметров: максимальное ассимиляционное число и насыщающая фотосинтез интенсивность света уменьшаются, а эффективность фотосинтеза и максимальный квантовый выход увеличиваются. Указанные изменения $\alpha_{\text{хл}}$ и $\Phi_{\text{макс}}$ у водорослей глубинных популяций направлены на сохранение энергетического баланса клеток и расширяют зону активной вегетации водорослей, обуславливая существование мощного скопления фитопланктона на глубинах, где значения ФАР — около 1% от падающей на поверхность.

1. Ведерников В. И., Микаэлян А. С. Структурно-функциональные характеристики разных размерных групп фитопланктона Черного моря // Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Черного моря / Под ред. М. Е. Виноградова, М. В. Флинта. М.: Наука, 1989. С. 84–104.
2. Виленкин Б. Я., Финенко З. З. Вертикальное распределение интенсивности фотосинтеза фитопланктона в океане // Докл. АН СССР. 1986. Т. 290. № 6. С. 1514–1516.
3. Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. Минск: Изд-во АН БССР, 1960. С. 329.
4. Ерлов И. Г. Оптика моря. Л.: Гидрометеиздат, 1980. 248 с.
5. Методическое пособие по определению первичной продукции органического вещества в водоемах радиоуглеродным методом. Минск: Изд-во БГУ, 1960. 25 с.
6. Парсонс Т. Р., Такахаши М., Харгривс Б. Биологическая океанография. М.: Легкая и пищевая пром-сть, 1982. 432 с.
7. Поликарпов Г. Г., Егоров В. Н. Морская динамическая радиохемозоология. М.: Энергоатомиздат, 1986. 176 с.
8. Раймонт Дж. Планктон и продуктивность океана. М.: Легкая и пищевая пром-сть, 1983. 567 с.
9. Рагькова Т. Н. Фитопланктон открытой части Черного моря // Структура и продукционные характеристики планктонных сообществ Черного моря / Под ред. М. Е. Виноградова, М. В. Флинта. М.: Наука, 1989. С. 38–52.
10. Скопинцев Б. А. Формирование современного химического состава вод Черного моря. Л.: Гидрометеиздат, 1975. 336 с.
11. Сорокин Ю. И. О применении радиоактивного углерода для изучения питания и пищевых связей водных животных // Планктон и бентос внутренних водоемов. М.: Наука, 1966. С. 79–119.
12. Сорокин Ю. И. Черное море. М.: Наука, 1982. 217 с.
13. Финенко З. З. Первичная продукция в летний период // Динамика вод и продуктивность планктона Черного моря / Под ред. Заца В. И., Финенко З. З. М., 1988. С. 315–322.
14. Юнев О. А., Берсенева Г. П. Флуориметрический метод определения концентрации хлорофилла «а» и феофитина «а» в фитопланктоне // Гидробиол. журн. 1986. Т. 22, № 15. С. 102–108.
15. Bannister T. T., Weidemann A. D. The maximum quantum yield of phytoplankton photosynthesis in situ // J. Plankton Res. 1984. V. 6. N 2. P. 275–294.
16. Bidigare R. R., Morrow J. H., Kiefer D. A. Derivation analysis of spectral absorption by photosynthetic pigments in the western Sargasso Sea // J. Mar. Res. 1989. V. 47. P. 323–341.
17. Gullen J. J., Lewis M. R. The kinetics algal photoadaptation in the context of vertical mixing // J. Plankton Res. 1988. V. 10. N 5. P. 1039–1069.
18. Dubinsky Z., Berman T., Schanz F. Field experiment for in situ measurement of photosynthetic efficiency and quantum yield // J. Plankton Res. 1984. V. 6. N 2. P. 339–349.
19. Falkowski P. G. Light – shade adaptation in marine phytoplankton // Primary productivity in the sea. N. Y.; L.: Plenum Press, 1980. P. 99–117.
20. Finenko Z. Z. Production in plant populations // Mar. Ecology. 1983. V. 4. N 1. P. 13–87.
21. Harding J. W., Wayne Jr. D. Coats photosynthetic physiology of *Prorocentrum mariae-leboriae* (Dinophyceae) during its subpicnocline transport in Chesapeake Bay // J. Phycol. 1988. V. 24. N 1. P. 77–89.
22. Iturriaga R., Siegel D. A. Microphotometric characterization of phytoplankton and detrital absorption properties in the Sargasso Sea // Limnol. Oceanogr. 1989. V. 34. N 8. P. 1706–1726.
23. Kishino M., Takahashi M., Okami N., Ichimura S. Estimation of the spectral absorption coefficients of phytoplankton in the sea // Bull. of Mar. Scie. 1985. V. 37. N 2. P. 634–642.
24. Konopka A. Epilimnetic and metalimnetic primary production in the Indian Hard-water lake // Can. J. of Fish. and Aquatic Sci. 1983. V. 40. N 6. P. 792–798.
25. Lewis M. R., Gullen J. J., Platt T. Relationships between vertical mixing and photoadaptation of phytoplankton: similarity criteria // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1984. V. 15. N 1, 2. P. 141–149.
26. Prezelin B. B. Light reactions in photosynthesis // Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. 1981. V. 210. P. 1–46.
27. Prezelin B. B., Putt M., Glover H. E. Diurnal patterns in photosynthetic capacity and depth-dependent photosynthesis – irradiance relationships in *Synechococcus* spp. and larger phytoplankton in three water masses in the Northwest Atlantic ocean // Mar. Biol. 1986. V. 91. P. 205–217.
28. Sakshaug E., Holm-Hansen O. Photoadaptation in Antarctic phytoplankton: varia-

- tions in growth rate chemical composition and P versus I curves // J. Plankton Res. 1986. V. 8. N 3. P. 459-473.
29. *Steemann Nielsen E.* Marine photosynthesis // Amsterdam: Elsevier scientific Publishing Co, 1975. 141 p.

Институт биологии южных морей
им. А. О. Ковалевского, Севастополь

Поступила в редакцию
15.I.1991
После доработки
23.IV.1991

A. I. AKIMOV, L. V. STELMACH, T. Ya. CHURILOVA,
Z. Z. FINENKO

PHOTOADAPTATION OF MARINE PHYTOPLANKTON

The investigation of photosynthesis — irradiance relationship for phytoplankton of western part of Black Sea and from 2 regions of Atlantic ocean permitted to obtain differences in photosynthetic parameters of algae, living in the upper and lower layers of euphotic zone. The maximum assimilation numbers ($P_{\max}^{\text{chl}}$) decreased 2-2.5 times, the photosynthetic efficiency (α_{chl}) increased 2.5 times according to light changes with the depth from 100 to 0.5-1%. The phytoplankton, adapted to the same light conditions exhibited a wide range of α_{chl} and $P_{\max}^{\text{chl}}$ values (to 2 times). These parameters were linearly related. Adaptation of phytoplankton to light intensity changes (approximately 100 times) was associated with disproportionate changes in $P_{\max}^{\text{chl}}$ and α_{chl} . The ratio $P_{\max}^{\text{chl}} : \alpha_{\text{chl}}$, determining the value of saturating light intensity I_k , decreased approximately 5 times.
