

ПРОВ 2010

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

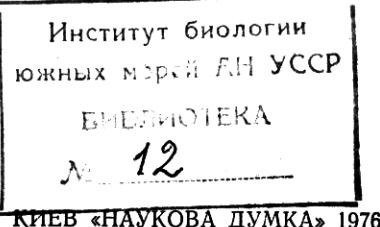
БИОЛОГИЯ МОРЯ

РЕСПУБЛИКАНСКИЙ МЕЖВЕДОМСТВЕННЫЙ СБОРНИК

Основан в 1965 г.

ВЫПУСК 37

ПРОДУКЦИЯ И МЕТАБОЛИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ
У МОРСКИХ ОРГАНИЗМОВ



Г. П. Берсенева, Д. К. Кропаткина

СОДЕРЖАНИЕ ХЛОРОФИЛЛА А В ТРОПИЧЕСКОЙ ЧАСТИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ОКЕАНА И ЕГО СВЯЗЬ СО СКОРОСТЬЮ ФОТОСИНТЕЗА

Количество хлорофилла *a* закономерно связано со скоростью образования органического вещества в процессе фотосинтеза, а отношение между фотосинтезом и хлорофиллом *a* может быть в известной степени мерой потенциальной фотосинтетической активности фитопланктона. При определенных условиях первичная продукция пропорциональна содержанию хлорофилла *a* в планктоне и ее можно рассчитать по содержанию этого пигмента, учитывая световую адаптацию фитопланктона и неравномерность распределения хлорофилла в эвфотической зоне. Цель наших исследований заключалась в определении содержания пигментов в планктоне тропической Атлантики и изучении зависимости между хлорофиллом *a* и скоростью фотосинтеза.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Во время восьмого рейса нис «Академик Вернадский» в северную часть тропической зоны Атлантического океана (декабрь 1973 г. — апрель 1974 г.) исследованиями была охвачена акватория от 2 до 15° с. ш. и от 35 до 53° з. д. и район от островов Зеленого мыса до Дакара.

Для определения зависимости фотосинтез — свет отбирали пробы воды с помощью 10-литрового пластмассового батометра с верхних горизонтов (20—30 м) и с глубин, находящихся под скачком плотности (60—90 м). Отбор производили всегда в одно и то же время — 4 ч утра. Пробы воды разливали в склянки и помещали в специальный инкубационный ящик, в котором солнечный свет при помощи нейтральных фильтров ослаблялся до 1, 13, 30 и 60% к суммарной солнечной радиации. Длительность экспозиции составляла половину светового дня. Освещенность на поверхности океана измеряли люксметром типа Ю-16 через каждый час. На основании полученных измерений рассчитывали суммарную освещенность на поверхности океана в течение опыта и среднюю — за час. Дневную облученность на разных горизонтах эвфотической зоны рассчитывали косвенным методом по оптической классификации вод (Ерлов, 1970).

В опытные склянки добавляли по 20 мкг меченого бикарбоната натрия. По окончании опытов пробы фильтровали через мембранный фильтр AUFS (диаметр пор 1,5 мкм). Фильтры обрабатывали 2%-ным раствором HCl, а затем для удаления остатков соляной кислоты — профильтрованной морской водой. Для определения исходной радиоактивности использовали методику, описанную в «Методическом пособии по определению первичной продукции органического вещества в водоемах радиоуглеродным методом» (1960).

Для определения содержания хлорофилла *a* проводили сбор проб с шести — семи горизонтов от 0 м до нижней границы эвфотической зоны. Планктон осаждался с помощью фильтровальной установки на мембранные фильтры AUFS (диаметр пор 1,5 мкм). Экстракцию пигментов проводили

в основном на следующий день после сбора проб 90%-ным ацетоном в течение 18 ч при температуре 5—6° С. Для расчета содержания пигментов использовали стандартный спектрофотометрический метод (SCOR UNESCO, 1966). На отдельных станциях для проб фитопланктона с нижних горизонтов (80, 100, 120 м) проводили измерение феофитинов по методике Лоренzena (Lorenzen, 1967).

РЕЗУЛЬТАТЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ

Концентрация хлорофилла *a* распределена довольно равномерно по всему исследованному району и составляет в среднем 0,03—0,10 мг/м³ (табл. 1). Только в местах океанического апвеллинга она повышается до 0,13 мг/м³. Это район ветви Северного пассатного течения и северной ветви экваториального противотечения. В каждой из этих ветвей имеются зональные потоки, несущие свои воды в противоположных направлениях. На границе каждой пары зональных потоков наблюдается подъем вод из глубинных слоев, сопровождающийся выносом в эвфотическую зону значительного количества фосфатов и других питательных солей. В районе прибрежного апвеллинга близ Дакара концентрация хлорофилла повышалась до 0,5—0,7 мг/м³. В этом районе содержание фосфатов на всех станциях эвфотической зоны достигало 5—40 мкгР/л. Однако за островами Зеленого мыса отмечено локальное опускание вод, что сопровождается крайним обеднением верхних слоев фосфатами (0—2,6 мкг Р/л), которое и определяет минимальную продукцию (25—100 мгС/м² сутки) и минимальную концентрацию хлорофилла (0,02—0,05 мг/м³) в этом районе.

Для всего эвфотического слоя содержание хлорофилла *a* в прибрежной зоне достигало 35—57 мг/м², в зонах океанического апвеллинга — 10—13 мг/м² и на остальной акватории северной экваториальной Атлантики — 4—6 мг/м².

Полученные нами результаты по содержанию хлорофилла в основном совпадают с литературными данными. В частности, согласно Чмырю (1971), у берегов Африки между 5 и 10° з. д. в экваториальной Атлантике концентрация хлорофилла изменялась в пределах 0,02—0,4 мг/м³ в пелагиали и достигала 0,9 мг/м³ в шельфовых водах. Содержание хлорофилла *a* в эвфотическом слое достигало 33 мг/м² в прибрежной зоне, в пелагической части — 3,4—6,0 мг/м² к северу от экватора и 7,7—13,0 мг/м² в зоне экваториальной дивергенции.

На основании приведенных выше сведений можно констатировать, что содержание хлорофилла *a* в водах открытых районов тропической части Атлантического океана характеризуется низкими величинами.

Вертикальное распределение хлорофилла *a* на отдельных, наиболее характерных станциях приведено на рис. 1. Обращает на себя внимание увеличение количества хлорофилла с глубиной. Обычно максимум содержания хлорофилла *a* совпадал с температурным скачком или находился несколько выше его. На некоторых станциях наблюдалось два максимума в вертикальном распределении хлорофилла *a*. Нижний максимум, вероятно, связан с появлением феофитинов, которые по нашим единичным измерениям составляли на глубине 80—100 м до 80—90% к суммарному количеству хлорофилла и феофитина. Верхняя граница резкого увеличения биогенных элементов находилась, как правило, под скачком плотности.

Для исследования зависимости фотосинтеза от интенсивности света были поставлены опыты в районах, различающихся по уровню первичной продукции. Полученные фотосинтетические кривые приведены на рис. 2. Максимальная интенсивность фотосинтеза для планктона с верхних горизонтов (20—30 м) достигалась при 12000—19000 лк. Если принять, что 1 лк равен 7, 2·10⁻⁴ кал/см²·ч общей солнечной радиации (Strickland, 1958), приведенные величины составят 4—7 кал/см²·ч. В нижних слоях

Содержание хлорофилла *a* в среднем для эвфотического слоя и под 1 м² в планктоне тропической части Атлантического океана

Номер станции	Координаты	Дата*	Содержание хлорофилла, мг/м ²	Среднее для слоя фотосинтеза, мг/м ³
I разрез				
750	14°58' с. ш. 35°04' з. д.	22. XII 1973	3,14	0,052
754	12°37' с. ш. 36°08' з. д.	25. XII 1973	2,14	0,036
758	10°24' с. ш. 37°46' з. д.	28. XII 1973	5,14	0,085
760	09°08' с. ш. 37°46' з. д.	30. XII 1973	7,50	0,12
764	06°40' с. ш. 39°02' з. д.	28. I 1974	9,80	0,12
766	05°37' с. ш. 39°23' з. д.	4. I 1974	8,00	0,13
770	03°08' с. ш. 40°35' з. д.	7. I 1974	9,20	0,11
772	02°00' с. ш. 41°00' з. д.	9. I 1974	5,20	0,087
II разрез				
775	09°08' с. ш. 53°04' з. д.	21. I 1974	5,30	0,053
777	10°25' с. ш. 52°32' з. д.	22. I 1974	4,5	0,038
779	11°52' с. ш. 52°04' з. д.	24. I 1974	6,5	0,054
781	13°19' с. ш. 51°42' з. д.	26. I 1974	3,8	0,038
III разрез				
794	4°55' с. ш. 46°57' з. д.	3. III 1974	1,9	0,027
796	6°15' с. ш. 46°29' з. д.	3. III 1974	5,7	0,071
799	8°08' с. ш. 46°46' з. д.	4. III 1974	1,4	0,023
801	9°51' с. ш. 45°19' з. д.	4. III 1974	3,4	0,042
803	10°37' с. ш. 44°44' з. д.	5. III 1974	8,1	0,10
806	12°25' с. ш. 44°02' з. д.	5. III 1974	2,9	0,036
809	14°22' с. ш. 43°19' з. д.	6. III 1974	4,5	0,045
IV разрез				
811	14°30' с. ш. 17°55' з. д.	19. III 1974	20,8	0,52
813	14°33' с. ш. 23°42' з. д.	22. III 1974	21,6	0,36
815	14°38' с. ш. 24°49' з. д.	23. III 1974	0,92	0,015
817	14°28' с. ш. 26°34' з. д.	25. III 1974	3,4	0,034
819	14°28' с. ш. 26°34' з. д.	27. III 1974	9,1	0,15
821	14°27' с. ш. 19°52' з. д.	29. III 1974	33,0	0,66

* На всех разрезах пробы отбирали в 4 ч утра, кроме III разреза. На III разрезе пробы отбирали два раза в сутки: в 4 ч и 17 ч.

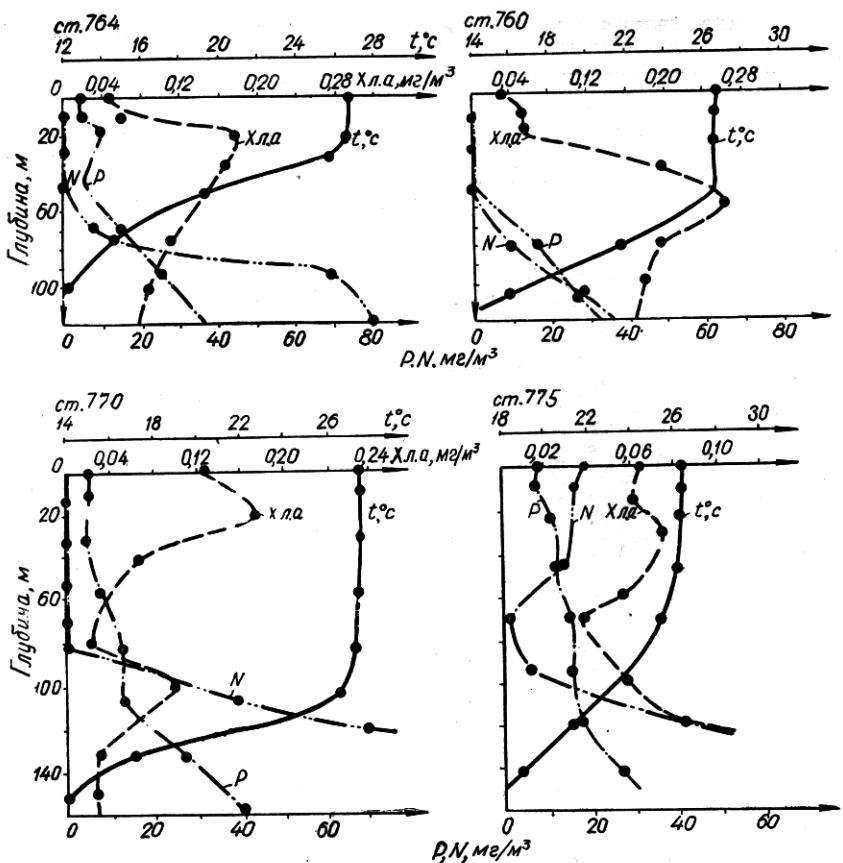


Рис. 1. Вертикальное распределение биогенов, температуры и хлорофилла в наименее характерных станциях.

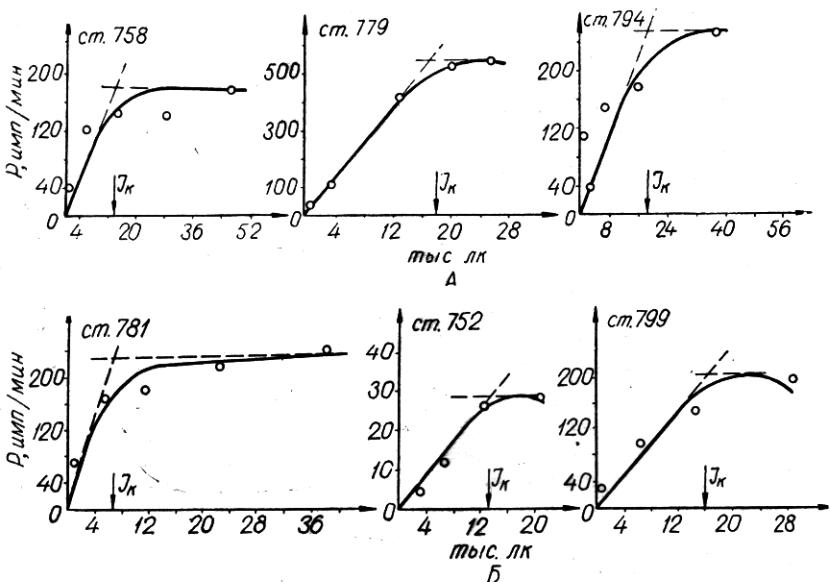


Рис. 2. Влияние света на скорость фотосинтеза поверхностного (A) и глубинного (Б) фитопланктона.

эвфотической зоны максимум фотосинтеза достигался при $2-5 \text{ кал}/\text{см}^2 \cdot \text{ч}$, т. е. фактически в последнем случае глубинный планктон реагировал на свет также, как и поверхностный, но при меньшей величине ассимиляционного числа.

Ассимиляционные числа фитопланктона были измерены нами на 12 станциях: на шести станциях — для проб воды с глубины 20—30 м и на шести станциях — с 60—70 м. В верхних слоях эвфотической зоны максимальные ассимиляционные числа находились в пределах $7,7-11,4 \text{ мгC}/\text{мг хл.ч}$. На крайнем разрезе, расположенному вдоль Северного пассатного течения в районе интенсивной конвергенции вод и крайне низкой первичной продукции, ассимиляционное число понижалось до $2 \text{ мгC}/\text{мг хл.ч}$. В прибрежном районе около Дакара ассимиляционное число в среднем составляло $5,0 \text{ мгC}/\text{мг хл.ч}$. Ассимиляционные числа глубинного планктона подвержены меньшим колебаниям. В наших опытах они составляли $1,3-1,5 \text{ мгC}/\text{мг хл.ч}$. В расчете на единицу энергии между поверхностным и глубинным планктом есть явные различия: если 1 мг хлорофилла *a* планктона с верхних горизонтов синтезировал $0,49 \text{ мгC}$ в расчете на 1000 лк и $0,83 \text{ мгC}$ в расчете на 1 $\text{кал}/\text{см}^2 \cdot \text{ч}$, то для глубинного планктона эти величины были соответственно $0,15$ и $0,48 \text{ мгC}$.

ОБСУЖДЕНИЕ

Наиболее важными, заслуживающими, на наш взгляд, обсуждения, являются вопросы об изменении таких физиологических показателей фитопланктона, как ассимиляционное число и величина светового насыщения.

Как известно, фотосинтез представляет процесс, состоящий из ряда сопряженных световых и темновых реакций. При низких интенсивностях света максимум скорости фотосинтеза лимитируется скоростью световых реакций, в области светового насыщения — скоростью темновых реакций.

Скорость темновых реакций чрезвычайно чувствительна к температуре, свету, биогенным элементам. При уменьшении температуры, недостатке биогенов, выращивании культур водорослей при низких интенсивностях света величина светового оптимума смещается к более низким значениям (Steemann Nielsen, Hansen, 1959; Yentsch, Lee, 1966).

Согласно выше приведенным данным, величины светового насыщения фитопланктона с верхних горизонтов, измеренные в районах с различающейся первичной продукцией, оказались сходными и находились в пределах $5-7 \text{ кал}/\text{см}^2 \cdot \text{ч}$. Только в наиболее продуктивном районе близ Дакара световое насыщение понижалось до $3 \text{ кал}/\text{см}^2 \cdot \text{ч}$. Как оказалось, в этом районе температура на поверхности океана была понижена на 6°C по сравнению с ранее изучаемыми открытыми водами Атлантики. Известно, что при понижении температуры на 10°C скорость фотосинтетической реакции при субоптимальных интенсивностях света снижается в два-три раза (Рабинович, 1959). При понижении температуры на 6°C уменьшение скорости фотосинтеза в 1,5 раза привело к сдвигу светового насыщения в сторону более низких интенсивностей света в этих же пределах. Близкие к нашим величины светового насыщения (порядка $7-8 \text{ кал}/\text{см}^2 \cdot \text{ч}$) отмечены для тропического поверхностного планктона рядом авторов (Steemann Nielsen, Hansen, 1959; Финенко, 1970).

Фотосинтез фитопланктона с нижних горизонтов достигал светового насыщения в некоторых опытах при $2,5-3,0 \text{ кал}/\text{см}^2 \cdot \text{ч}$, в других — при $5 \text{ кал}/\text{см}^2 \cdot \text{ч}$. Такие различия были отмечены и раньше. В частности, по данным З. З. Финенко (1970), при работе в Черном море максимальные ассимиляционные числа глубинного планктона достигались как при $2-2,5$, так и при $7 \text{ кал}/\text{см}^2 \cdot \text{ч}$. Таким образом, максимум интенсивности фотосинтеза теневого фитопланктона может находиться при разных интенсивностях

света, что, по-видимому, в значительной мере зависит от физиологического состояния фитопланктона.

Широко применяемым в настоящее время показателем фотосинтетической активности фитопланктона является ассимиляционное число (АЧ). Представляет интерес сравнение величин АЧ в открытых водах Атлантического океана и прибрежном районе близ Дакара. В местах океанического апвеллинга, где в результате подъема вод из глубинных слоев произошло обогащение эвфотического слоя биогенными элементами, АЧ колебалось в пределах 7,7—11,4 $\text{мкС}/\text{мг хл.ч}$. В районе северной халистации, характеризующемся крайне низкими величинами первичной продукции, АЧ понизилось до 2 $\text{мкС}/\text{мг хл.ч}$. По данным В. И. Веденникова (1973), при переходе из низкопродуктивных вод в высокопродуктивные наблюдается увеличение АЧ в тропической области от 1,25 до 7,0. Некоторое понижение АЧ (до 5 $\text{мкС}/\text{мг хл.ч}$) по сравнению с открытыми относительно богатыми водами океана имело место в прибрежном районе близ Дакара. Но здесь сыграло роль понижение температуры на поверхности океана. При понижении температуры на 6° С ассимиляционные числа, характеризующие скорость процесса, снижаются в 1,5 раза.

При сравнении двух районов: прибрежного апвеллинга близ Дакара и открытых вод Атлантического океана с относительно высокой биологической продуктивностью, по-видимому, можно сказать, что водоросли находились в довольно близком физиологическом состоянии. Это можно заключить исходя из того, что показатели физиологического состояния фитопланктона, такие как световой оптимум и ассимиляционное число, характеризовались близкими величинами.

Для фитопланктона, обитающего в нижних слоях эвфотической зоны, произошло снижение АЧ до 1,3—1,5 $\text{мкС}/\text{мг хл.ч}$. Таким образом, высокая потенциальная активность хлорофилла наблюдается у водорослей, находящихся в хорошо освещенной зоне до слоя скачка. Для фитопланктона, обитающего ниже слоя скачка при величинах облученности меньше 5—10% к падающей видимой радиации, характерно резкое падение потенциальной активности хлорофилла.

Такое падение может вызываться как накоплением у основания эвфотической зоны продуктов превращения хлорофилла, так и развитием в слое скачка теневого фитопланктона с пониженными потенциальной активностью хлорофилла и световым оптимумом.

ВЫВОДЫ

1. При определении пигментов в тропической части Атлантического океана было установлено, что содержание хлорофилла в эвфотической зоне (среднее для слоя) составляет 0,02—0,70 $\text{мг}/\text{м}^3$. Содержание хлорофилла *a* под 1 м^2 в слое 0—100 м было равно 5—35 мг.

Полученные данные свидетельствуют о низком содержании пигментов в водах открытых районов тропической части Атлантического океана.

2. АЧ у природных популяций фитопланктона при оптимальных световых условиях изменялись от 2 до 1 $\text{мкС}/\text{мг хл.ч}$.

3. Вертикальные изменения АЧ в условиях «*in situ*» определяются в основном изменением с глубиной облученности. Световой оптимум АЧ у природных популяций фитопланктона обычно находился в диапазоне ФАР — 2—7 $\text{кал}/\text{см}^2\cdot\text{ч}$.

ЛИТЕРАТУРА

Веденников В. И. Природные колебания ассимиляционного числа морского фитопланктона. Автореф. канд. дис. М., 1973 г.

Ерлов Н. Г. Оптическая океанография. М., «Мир», 1970.

Методическое пособие по определению первичной продукции органического вещества в водоемах радиоуглеродным методом. Минск, Изд-во Белорусского ун-та, 1960.

- Рабинович Е.* Фотосинтез, т. 3. М., ИЛ, 1959.
- Финенко З. З.* Расчет продукции фитопланктона в Черном море по содержанию хлорофилла.— В кн.: Биология моря, вып. 19. К., «Наукова думка», 1970.
- Чмыр В. Д.* Содержание хлорофилла «а» в планктоне восточной части экваториальной Атлантики.— В кн.: Продуктивная зона экваториальной Атлантики и условия ее формирования. Калининград, 1971.
- Lorenzen S. J.* Determination of chlorophyll and phaeo-pigments: Spectrophotometric equations.— Limnol. Ocean., 1967, v. 12, N 2.
- SCOR-UNESCO.* Report of SCOR-UNESCO Working Group 17 on determination of photosynthetic pigments.— In: UNESCO, Monographs on oceanographic methodology, vol. I. Determination of photosynthetic pigments in sea-water, 1966.
- Steemann Nielsen E. S., Hansen V. K.* Light adaptation in marine phytoplankton populations and its interrelation with temperature.— Physiol. Plantarum, 1959, № 12.
- Strickland J. D.* Solar radiation penetrating the ocean. A review.— J. Fish., Res. Board Canada, 1958, № 15.
- Yentsch Charles S., Lee Robert W.* A study of Photosynthetic light reactions, and a new interpretation of Sun and Shade phytoplankton.— J. Marine Research, 1966, v. 24, N 3.

Институт биологий южных
морей АН УССР, Севастополь

Поступила в редакцию
9.I 1975 г.

Л. В. Георгиева

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ В ТУНИССКОМ ПРОЛИВЕ ОСЕНЬЮ 1972 г.

Тунисский пролив играет существенную роль в формировании гидрологического и биологического режимов Средиземного моря. Это динамичный мелководный район (максимальная глубина в самой узкой части составляет 430 м), через который из западной половины моря движутся атлантические воды, а с востока — глубинные воды моря Леванта. Большую долю здесь составляют атлантические воды, нередко занимающие всю мелководную часть. Атлантические воды подстилаются промежуточными, переход к которым происходит скачкообразно, с большими или меньшими градиентами плотности. Это, несомненно, сказывается на распределении planktona и его продуктивности.

Основой для данного сообщения послужили материалы, собранные с 18.VIII по 4.X 1972 г. в 71-м рейсе нис «Академик А. Ковалевский». Работы выполнялись главным образом в районе Тунисского пролива. Кроме того, определение продукции проводилось в поверхностном слое по ходу судна от Тунисского пролива до прибосфорского района Черного моря. Благодаря краткосрочным сборам на довольно обширной территории представилась возможность сравнить исследуемые районы и выделить наиболее продуктивные.

Определение первичной продукции проводилось радиоуглеродным методом по схеме Ю. И. Сорокина (1956, 1958). Количественные характеристики фитопланктона (численность и биомасса) получены на основании обработки батометрических проб с применением осадочного метода.

Первичная продукция в поверхностном слое Тунисского пролива измерена на 11 станциях и колебалась в пределах 1,32—17,10 мг С/м³ в сутки (таблица). Максимальные величины приурочены к мелководной части, минимальные — к глубоководному желобу, вытянутому с юга на север. Средняя величина продукции на материковой отмели составила 14,50, а в открытой части моря — 9,66 мг С/м³ в сутки. Эти значения оказались несколько выше отмеченных нами ранее для зимнего сезона в этом районе (Георгиева, 1971).

Величины первичной продукции в слое фотосинтеза (0—100 м) Тунисского пролива, рассчитанные по коэффициентам K_t и K_r , колебались в пределах 0,05—0,68 г С/м² в сутки. Наибольшие показатели, как и у поверхности, приурочены к мелководной части пролива, тогда как глубоководный