

ПРОВ 2010

ПРОВ 98

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

На правах рукописи

ФИНЕНКО ЗОСИМ ЗОСИМОВИЧ

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ В МОРЕ

03.00.18 — Гидробиология

Автореферат диссертации
на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Севастополь
1976

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

На правах рукописи

ФИНЕНКО ЗОСИМ ЗОСИМОВИЧ

Эколого-физиологические основы первичной продукции в море

03.00.18 — Гидробиология

Автореферат диссертации
на соискание ученой степени
доктора биологических наук



Севастополь
1976

Работа выполнена в Институте биологии южных морей
им. А. О. Ковалевского АН УССР.

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, член-корр. АН УССР

Г. С. Петипа

доктор биологических наук, профессор

М. Е. Виноградов

доктор биологических наук, профессор

В. Д. Федоров

Ведущее предприятие—Зоологический институт АН СССР
г. Ленинград.

Защита состоится «*27*» *апреля* 197*6* г. в « » час.
на заседании специализированного совета Д-941 при Институте
биологии южных морей им. А. О. Ковалевского АН УССР,
335000, г. Севастополь, проспект Нахимова, 2.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института
биологии южных морей АН УССР.

Автореферат разослан « »

1976 г.

Ученый секретарь
специализированного совета

Т. М. Кондратьева.

Все растительные организмы в биотическом круговороте занимают первый трофический уровень, на котором окисленные органические соединения с помощью энергии солнечного света превращаются в разнообразные органические вещества, являющиеся главным энергетическим источником для организмов высших трофических уровней. Продукция конечных звеньев сообщества зависит от количества входящей в него энергии и от эффективности её использования в пищевой цепи. Несмотря на сложность связи между первичной и конечной продукциями, в частности, продукцией рыб, положительная связь между ними прослежена во многих районах океана и внутренних водоёмах. Это означает, что для развития теории биологической продуктивности, научных основ рыбного хозяйства и методов промысла рыб в океане необходимо знать особенности фотосинтетической деятельности растительных организмов и закономерности трансформации органического вещества в пищевой цепи.

Последовательное внедрение физиологических принципов при изучении первичной продукции позволило за последние десятилетия накопить большой фактический материал, что создало основу для количественного анализа первично-продукционного процесса в океане. Однако сложность рассматриваемой проблемы чрезвычайно велика. Современное состояние наших знаний позволяет только в самых общих чертах судить о механизмах, управляющих процессом фотосинтеза растительных сообществ. Эколого-физиологические исследования, проводимые в этом направлении, как правило, базируются на ограниченном числе видов и факторов, влияющих на рост и фотосинтез морских планктонных водорослей. Поэтому, несмотря на относительно большое количество сведений для отдельных видов, нелегко ответить на ряд простых вопросов, в частности, об интенсивности фотосинтеза у водорослей различно-

го систематического положения или о форме связи между фотосинтезом и ростом водорослей и влиянии на неё таких факторов, как свет, температура, минеральное питание. Исследования подобного рода необходимы для установления взаимосвязи между метаболическими процессами, протекающими в растительной клетке, и внешними факторами среды, оказывающими влияние не только на процесс образования органического вещества, но и на структуру растительных сообществ. Именно такого рода данные необходимы для развития теории биологической продуктивности в океане.

Цель работы состояла в экспериментальном изучении количественных закономерностей фотосинтеза и роста водорослей, рассматриваемых в качестве основы для определения функциональных связей между уровнем первичной продукции и условиями среды, определяющими этот уровень.

В связи с этим в первой части диссертации основное внимание уделено количественным характеристикам роста и фотосинтеза морских одноклеточных водорослей в зависимости от различных факторов среды: света, температуры, минерального питания, солености. Результаты собственных исследований и сделанные обобщения фактических материалов по данным вопросам позволили найти ряд общих закономерностей, выявляющих характер зависимости скорости фотосинтеза и роста водорослей различного систематического положения от их размера и веса, условий среды. В общее число изученных автором 43 видов водорослей в сочетании с данными, имеющимися в литературе для 20 видов, входят наиболее массовые представители ряда отделов водорослей, что позволило провести широкий эколого-физиологический анализ перечисленных выше показателей.

Поскольку основной задачей являлся анализ закономерностей, определяющих продукцию фитопланктона в море, нам пришлось под-

нять широкий круг вопросов. Для этого потребовалось обобщить и упорядочить количественные данные по интенсивности фотосинтеза и удельной скорости роста фитопланктона в различных районах Мирового океана. Необходимо было систематизировать данные по первичной продукции и соотношению различных компонентов в сестоне, так как для изучения структуры и продуктивности биологических сообществ важно знать не только интенсивность обменных процессов в фитопланктоне, но и иметь представление о количественных соотношениях между живым и мертвым веществом, о скорости новообразования и деструкции обеих составляющих. Обобщение эмпирических данных под таким углом зрения позволило обнаружить ряд закономерностей, характеризующих влияние вертикального перемешивания и устойчивости водных масс на первичную продукцию в океане. Полученные результаты по действию света, температуры и гидрологических условий на продукцию фитопланктона имеют не только сравнительно-физиологический, но и гидробиологический интерес, поскольку открывают значительные возможности для прогнозирования первичной продукции в различных районах Мирового океана, которое необходимо для решения многих практических и теоретических вопросов, связанных с использованием природных ресурсов океана.

Работа выполнена в Институте биологии южных морей АН УССР. В её основу положены результаты экспериментальных исследований, проведенных автором в лаборатории физиологии водорослей в 1961-1975 гг., а также результаты биогидрологических исследований в морях Средиземноморского бассейна и тропических районах Атлантического и Тихого океанов.

Диссертация состоит из двух основных частей: I/ скорость роста и интенсивность фотосинтеза морских одноклеточных водорослей; 2/ интенсивность фотосинтеза фитопланктона в природных

условиях и влияние гидрологических факторов на уровень первичной продукции.

Материалы диссертации изложены на 325 страницах машинописного текста с 34 цифровыми таблицами и 52 рисунками.

I. Скорость роста и интенсивность фотосинтеза морских одноклеточных водорослей.

В настоящее время физиологи растений располагают громадным экспериментальным материалом по действию различных факторов среды на рост и фотосинтез растений. Однако несмотря на большое количество исследований, сравнительно немного сделано на морских одноклеточных водорослях. Кроме того, имеющаяся информация зачастую непригодна для познания закономерностей, определяющих фотосинтез и рост при свойственных каждому данному виду условиях существования.

При изучении действия внешних факторов были использованы два экспериментальных подхода: в первом случае водоросли выращивались при одинаковых условиях, а затем в течение короткого времени подвергались различным воздействиям внешних факторов; во втором - водоросли выращивались длительное время в разных условиях и параллельно при тех же условиях велись экспериментальные наблюдения.

На основе использования первого подхода были получены зависимости, отражающие действие света на фотосинтез диатомовых и пиррофитовых водорослей, изолированных из планктона Черного моря и предварительно выращенных при одинаковых условиях освещения. Полученные данные показывают, что интенсивность света, при которой начинается световое насыщение фотосинтеза / I_k /, не обнаруживает резко выраженных различий у отдельных систематических групп водорослей. Согласно нашим наблюдениям, величины I_k у диатомовых / 8 видов /, адаптированных к 0,03-0,05

кал·см⁻² мин⁻¹ физиологически активной радиации, находятся в пределах от 0,10 до 0,28, а у пиропитовых /5 видов / - от 0,14 до 0,26 кал·см⁻² мин⁻¹. Результаты этих исследований, а также литературные данные, обобщенные в работе, не подтверждают вывода Райтера о значительных различиях величины I_K у зеленых, диатомовых и пиропитовых водорослей.

Одним из мощных факторов, влияющим на насыщающую интенсивность света, является адаптация водорослей к световым условиям. На основании экспериментальных данных для зеленых, диатомовых и пиропитовых водорослей показано, что величины I_K у водорослей, адаптированных к свету низкой интенсивности, обычно составляют 30-80% от величин, полученных при адаптации водорослей к высокой интенсивности света. Параллельно с увеличением интенсивности света, при которой начинается световое насыщение, повышается ассимиляционное число и, как правило, уменьшается содержание хлорофилла в клетках. Такой тип адаптации характерен в основном для зеленых водорослей. Адаптация к свету различной интенсивности у некоторых представителей диатомовых и пиропитовых водорослей может происходить и без заметного изменения содержания хлорофилла в клетках. Согласно нашим данным, у этих водорослей величина I_K и максимальное ассимиляционное число при адаптации к свету 0,10-0,15 кал·см⁻² мин⁻¹ на 10-30% выше, чем при адаптации к свету 0,05 кал·см⁻² мин⁻¹. Ранее аналогичный тип адаптации был обнаружен для трех пресноводных диатомей Йоргансеном. Зафиксировано несколько видов, у которых при адаптации к высокой интенсивности света содержание хлорофилла "а" в клетках снижается, а I_K и максимальное ассимиляционное число не зависят от условий предварительного освещения.

Большинство имеющихся данных позволяет заключить, что пути адаптации водорослей к световым условиям различны и не свя-

заны с их систематическим положением. В одних случаях адаптация достигается путем изменения содержания хлорофилла, причем часто наблюдается обратная зависимость между содержанием хлорофилла в клетках и максимальным ассимиляционным числом. Другой путь - когда изменение ассимиляционного числа и величины I_K при разных условиях освещения достигается без изменения содержания хлорофилла в клетках. Третий путь адаптации состоит в том, что содержание хлорофилла в клетках изменяется, а I_K и ассимиляционное число не зависят от условий предварительного освещения, и скорость фотосинтеза в расчете на клетку пропорциональна содержанию хлорофилла в них.

В условиях оптимального освещения интенсивность фотосинтеза у различных видов диатомовых / 9 видов / находилась в пределах от 13 до 22 и в среднем составила $17,5 \text{ мгС} \cdot \text{мг.хл.}^{-1} \cdot \text{час}^{-1}$, а для 5 видов пиррофитовых - в среднем $11 \text{ мгС} \cdot \text{мг.хл.}^{-1} \cdot \text{час}^{-1}$. Интенсивность света, при которой скорость фотосинтеза равна скорости дыхания /компенсационная точка/, для исследованных видов составила $0,01-0,05 \text{ кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}$, при этом максимальные величины отмечены для водорослей, адаптированных к высокой интенсивности света.

Второй важной характеристикой световых кривых является их начальный наклон, характеризующий эффективность фотосинтеза. Результаты, полученные для различных видов водорослей, показывают, что эффективность фотосинтеза у диатомовых выше, чем у зеленых и пиррофитовых. Первые в пределах линейного участка ассимилируют $0,9-1,0$, вторые - $0,6-1,0 \text{ мгС} \cdot \text{мг.хл.}^{-1} \cdot \text{час}^{-1}$ при увеличении интенсивности света на $0,01 \text{ кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}$ физиологически активной радиации. В настоящее время нельзя дать точное объяснение этому факту. Не исключено, что это связано с

большим совершенством фотосинтетического аппарата у диатомовых. Однако мы допускаем, что у других групп водорослей максимальная скорость фотосинтеза в лабораторных условиях не была достигнута.

В целом проблема эффективности фотосинтеза у различных видов водорослей требует значительно более широкого изучения. Накопленные данные следует рассматривать лишь как предварительные. В данный момент можно, однако, констатировать, что применяемое часто для ориентировочных расчетов первичной продукции ассимиляционное число $0,05 \text{ мгС} \cdot \text{мг хл "а"}^{-1} \text{ час}^{-1}$ при освещенности 1000 лк является заниженным. Оно скорее характерно для зеленых водорослей. Для диатомовых при тех же условиях освещения ассимиляционное число на 30-40% выше.

Полученные данные, отражающие действие света на скорость роста двадцати видов водорослей, изолированных из планктона Черного, Средиземного морей и тропической части Атлантического океана, показали, что величины I_K , измеренные по росту, заметно ниже, чем измеренные по скорости фотосинтеза. Для подавляющего числа видов, изолированных из планктона Черного моря в зимний, весенний и осенний периоды I_K находилось в пределах от 0,03 до $0,06 \text{ кал} \cdot \text{см}^{-2} \text{ мин}^{-1}$. У водорослей, изолированных из планктона тропической части Атлантического океана в зимний период, где интенсивность падающей солнечной радиации выше, чем на широте Черного моря, максимальные величины зафиксированы при $0,05-0,10 \text{ кал} \cdot \text{см}^{-2} \text{ мин}^{-1}$ физиологически активной радиации.

Иными словами, оптимальная освещенность для фотобиологических процессов выше, чем для процессов, обуславливающих рост клетки. Причина этих расхождений заключается в том, что по мере ослабления света происходит изменение направленности метаболических реакций. При низкой интенсивности света среди про-

дуктов, синтезируемых в процессе фотосинтеза, преобладают азотсодержащие вещества, а при высокой освещенности — главным образом, соединения углеводного типа. В результате уже при пониженной освещенности заканчивается синтез структурных элементов клетки, и она приступает к делению. При увеличении интенсивности света синтезируются, в основном, продукты углеводного типа, в результате чего скорость деления клеток увеличивается слабо, а скорость фотосинтеза продолжает повышаться. Так как в наших исследованиях не проводилось определение биохимического состава водорослей, то высказанное предположение относительно природы различий оптимальных условий для фотосинтеза и роста водорослей можно рассматривать как рабочую гипотезу, которая согласуется с экспериментальными данными о регуляторном действии интенсивности света на синтез продуктов фотосинтеза.

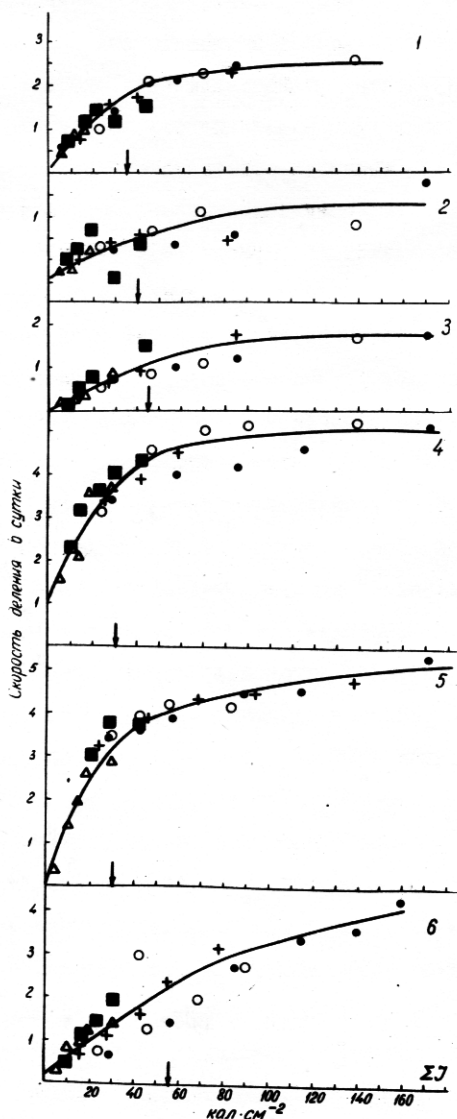
Как известно, рост водорослей определяется не только интенсивностью света, но и длительностью освещения. Исследования, проведенные нами в этом направлении с 6 видами диатомовых, показали, что скорость роста водорослей, представленная как функция количества света, полученного водорослями в течение суток при разных периодах освещения разной интенсивности света, увеличивается линейно только до $25-55 \text{ кал}\cdot\text{см}^{-2}$ /рис. I/. В этом интервале освещения прирост численности и биомассы водорослей прямо пропорционален количеству поглощенного света, т.е. произведению интенсивности на время. Эта закономерность сохраняется при переменном и прерывистом освещении.

Таким образом, если световой период составляет 10 часов, то предельная интенсивность света, до которой скорость роста водорослей увеличивается пропорционально свету, не должна превышать $0,05-0,10 \text{ кал}\cdot\text{см}^{-2} \text{ мин}^{-1}$. Следует подчеркнуть, что имен-

Рис. I Скорость деления водорослей в зависимости от энергии света, полученной культурами.

($\cdot$) - 0,12; (O) - 0,10; (+) - 0,06; (■) - 0,03; (Δ) - 0,02 кал·см⁻²·мин⁻¹

1 - *Ditylum brightwellii*; 2 - *Coscinodiscus granii*; 3 - *Thalassionema nitzschioides*; 4 - *Skeletonema costatum*; 5 - *Chaetoceros socialis*; 6 - *Chaetoceros curvisetus*.



но при этих интенсивностях света отмечается начало светового насыщения у большинства планктонных водорослей. На основании этих результатов можно заключить, что при интенсивностях света ниже светового насыщения скорость роста водорослей, а, следовательно, и синтез органического вещества прямо пропорциональны количеству полученной энергии света и не зависит от длительности светового периода.

Полученные результаты имеют весьма важное значение для массового культивирования морских планктонных водорослей, так как указывают на условия освещения, необходимые для выращивания культуры с максимальным коэффициентом использования энергии.

Наряду с действием света с гидробиологической точки зрения важное значение имеет влияние продолжительного затемнения на рост и фотосинтез планктонных водорослей. Представленные в работе данные показывают резкое снижение фотосинтетической способности водорослей при содержании их в темноте. Так, после 3-4 суток темноты у диатомовых, пиррофитовых и зеленых водорослей фотосинтетическая способность клеток составляет примерно 50% от начальной величины, а через 17 суток она уменьшается до 250 раз. Однако, несмотря на это, клетки остаются жизнеспособными в течение нескольких месяцев. На основании этих данных можно полагать, что водоросли, попадая в неосвещенные слои моря, могут весьма длительное время сохранять жизнеспособность.

Хорошо известно, что в условиях оптимального освещения интенсивность фотосинтеза и удельная скорость роста водорослей являются функцией температуры. Обобщение материалов для водорослей различного систематического положения / 22 вида / позволило заключить, что имеется одна общая закономерность изменения удельной скорости роста и интенсивности фотосинтеза от температуры. Эта общая зависимость в интервале температур от 15 до 25°C дос-

точно хорошо передается "нормальной кривой Крога". Отклонение в область низких температур приводит к заметному расхождению с кривой Крога и различию коэффициента Q_{10} , наблюдаемого по фотосинтезу и росту водорослей.

Температурный оптимум у диатомовых и пиррофитовых водорослей из одной географической зоны, как правило, совпадает, тогда как у одних и тех же видов из разных зон обнаружены различия. У водорослей, вегетирующих длительное время при высокой температуре, температурный оптимум развития на несколько градусов выше, чем у относительно холодолюбивых форм. Нижний предел, при котором водоросли прекращают рост, зависит также от предшествующих температурных условий. Виды из тропических вод, как правило, прекращают рост в "остром" опыте при 15°C , тогда как те же виды, изолированные из прибрежных вод Черного моря, прекращают рост при $3-10^{\circ}\text{C}$. Возможно, именно поэтому у водорослей без предварительной температурной адаптации наблюдаются незакономерные колебания коэффициента Q_{10} на границе или за пределами оптимума.

Соленость принято считать важным экологическим фактором в географическом распределении видов. Однако попытки экспериментально проверить обоснованность этого предположения немногочисленны. Результаты исследований, проведенные нами с диатомовыми / 9 видов / и пиррофитовыми / 10 видов /, изолированными из планктона Черного и Красного морей, показали, что они растут при солености от 5 до 35‰ /максимальная соленость в опыте/. Наибольшие различия между видами, оцененные по скорости деления водорослей, обнаруживаются в их реакции на высокие солености. Пиррофитовые водоросли менее чувствительны к высоким соленостям, чем диатомовые. Это особенность характерна как для черноморских, так и красноморских видов. При низких соленостях / 5-15‰ /

скорость деления диатомовых и пиропитовых водорослей изменяется в целом одинаково: низкие скорости в интервале 5-10% и быстрый подъем при 10-18% у черноморских и при 10-30% у красноморских видов. Оптимум роста у всех исследованных видов наблюдался при солености места обитания. На основе проведенных нами наблюдений можно утверждать, что водоросли в культурах в течение длительного времени сохраняют особенности природных популяций к солевыносливости.

Неорганические соединения азота и фосфора относятся к одним из наиболее важных факторов, определяющих рост и фотосинтез водорослей. Поглощение этих элементов одноклеточными водорослями зависит от ряда условий: интенсивности света, pH среды, температуры, содержания микроэлементов, но первостепенное значение имеет их концентрация в среде и клетке. Результаты исследований, проведенные с массовыми планктонными водорослями, показывают, что скорость поглощения азота и фосфора из среды может быть удовлетворительно описана с помощью широко применяемого для этих целей уравнения Михаэлиса-Ментена.

Значительная часть поглощенного неорганического фосфора не вовлекается мгновенно в метаболические реакции. Поэтому отношение между максимальным и минимальным содержанием фосфора в клетках может достигать 10-30 раз, в то время как для азота оно не превышает 3-5 раз. Исключение из питательной среды фосфорных соединений не вызывает немедленного прекращения роста и фотосинтеза водорослей, но приводит к их постепенному замедлению. При оптимальных условиях освещения уменьшение внутриклеточного фосфора в 5-10 раз от его максимальных значений / 1-2% сухого веса водорослей / сопровождается снижением ассимиляционного числа от 13-22 до 4-8 мгС·мг хл "а"-I. час⁻¹ и величины I_K от 0,15-0,20 до 0,06-0,08 кал·см⁻²·мин⁻¹. Прямым и рас-

четным путем установлено, что минимальное содержание внутриклеточного фосфора у различных видов водорослей составляет 0,02-0,05% от их сухого веса. При таком содержании фосфора рост и фотосинтез клеток практически прекращается. Поэтому можно думать, что в природных условиях водоросли с таким содержанием фосфора будут неконкурентноспособны. По нашим данным, при интенсивном развитии некоторых диатомей в Севастопольской бухте содержание внутриклеточного фосфора составило в среднем 0,2% сухого веса, т.е. примерно на порядок выше тех значений, которые наблюдаются при крайних условиях культивирования. Замечательно, что в природе такие величины достигаются при содержании фосфатов в среде всего $5 \text{ мкгР} \cdot \text{л}^{-1}$, в то время как в условиях культур сотен микрограммов в литре. Экспериментальное изучение действия неорганического фосфора на рост водорослей позволило выявить концентрации этого элемента в среде, выше которых скорость деления не лимитируется его содержанием в среде. По нашим данным, эти концентрации находятся в диапазоне от 1 до 30 $\text{мкгР} \cdot \text{л}^{-1}$. Высокие значения характерны для крупных видов. В пределах вида лимитирующие концентрации могут различаться в несколько раз. Эти различия зависят прежде всего от содержания фосфора в клетках, иными словами, от предварительных условий фосфорного питания. С возрастанием внутриклеточного фосфора лимитирующие концентрации закономерно понижаются.

Таким образом, результаты исследований позволяют заключить, что рост и фотосинтез планктонных водорослей находятся в функциональной связи с содержанием фосфора в среде и клетке. С продукционной точки зрения наибольший интерес представляет то, что низкие концентрации фосфатов в среде могут обеспечить высокую скорость размножения водорослей. Сопоставляя содержание фосфатов в Черном море с концентрациями, лимитирующими скорость рос-

та водорослей в экспериментальных условиях, мы пришли к заключению, что этот элемент в продуктивных районах, а также в нижних слоях евфотической зоны не лимитирует скорость размножения фитопланктона.

Как известно, неорганические соединения азота в морской воде представлены нитратными, нитритными и аммонийными соединениями. Экспериментальным путем установлено, что если в среде присутствуют нитратные и аммонийные соединения, то первыми ассимилируются соли аммония. Большинство имеющихся данных по действию азота на рост морских планктонных водорослей указывает на то, что лимитирующие концентрации этого элемента в среде находятся в диапазоне от 7 до 70 мкг $N \cdot л^{-1}$ и возрастают с увеличением размера клеток. Сравнение концентраций азота, лимитирующих скорость роста неритических и океанических видов, показало, что у первых они в несколько раз выше. Это может быть следствием некоторой инерционности, связанной с тем, что океанические виды, как правило, ассимилируют элементы минерального питания при более низких концентрациях, чем неритические.

Обобщая изложенное, можно заключить, что физиологические особенности морских планктонных водорослей позволяют им успешно вегетировать при малых концентрациях биогенных элементов в воде. Поэтому нет оснований считать, что скорость размножения фитопланктона в различных районах океана, где содержание азотных и фосфорных соединений достигает нескольких десятков микрограмм в литре, будет лимитироваться недостатком этих соединений. Как правило, эти районы характеризуются средним и высоким уровнем первичной продукции. В районах с низким уровнем продукции, где содержание неорганического азота и фосфора не превышает нескольких микрограммов в литре, скорость роста, если

не всех, то подавляющего большинства видов будет лимитироваться их недостатком.

Существенным моментом, вытекающим из обобщенных в работе данных, является то, что полученные результаты позволили установить наличие общей зависимости между скоростью роста и содержанием изученных элементов в среде и в клетке у различных видов водорослей. В количественном отношении лимитирующие концентрации азотных и фосфорных соединений зависят в основном от размеров клетки. Это позволяет выделить размеры и массу клетки как основные факторы, определяющие скорость поглощения биогенных элементов водорослями и их метаболизм в целом. Насколько велико сходство главнейших биохимических процессов у разных видов, показывают результаты исследований биосинтетических и деструктивных процессов у диатомовых и пирофитовых водорослей.

Для отыскания связи между скоростью метаболизма и размерами клеток мы использовали результаты измерений их максимальной скорости фотосинтеза, дыхания /темнового/ и роста у 14 видов диатомовых и 2 видов пирофитовых. Все определения проведены при благоприятных условиях: температура 18-20°C, интенсивность света 0,08-0,12 кал см⁻² мин⁻¹ физиологически активной радиации, среда содержала все элементы минерального питания.

Анализ данных, полученных в широком весовом диапазоне водорослей /превышающим 5 порядков величин/, позволили нам впервые показать, что с увеличением объема и веса клеток интенсивность фотосинтеза и дыхания закономерно снижается /рис. 2/. На основе этих результатов получены численные выражения связи между фотосинтезом, дыханием, временем удвоения клеток и их объемом и весом.

$$G = 3,28 V^{0,13} \quad (1)$$

$$Q = 0,024 V^{0,72} \quad (3)$$

$$F = 0,405 V^{0,54} \quad (5)$$

$$G = 3,69 C^{0,17} \quad (2)$$

$$Q = 0,045 C^{0,94} \quad (4)$$

$$F = 0,666 C^{0,71} \quad (6)$$

где G - время удвоения клеток в часах /в среднем за сутки/;

Q - дыхание в 10^{-9} мг С час $^{-1}$,

F - фотосинтез в 10^{-9} мг С час $^{-1}$ /в среднем за световой период/,

V - объем клетки в $мк^3$,

C - органический углерод в 10^{-9} мг.

Как видно, во всех уравнениях коэффициент при объеме клетки ниже, чем при весе, выраженном в органическом углероде. Это объясняется тем, что с увеличением объема клетки удельное содержание органического углерода в ней закономерно понижается. Количество углерода при этом пропорционально объему клетки, возведенному в степень меньше единицы.

Найденные уравнения передают зависимость среднего уровня обмена, фотосинтеза и времени между делениями клеток диатомовых от их объема и массы при оптимальных условиях. Они могут быть положены в основу расчета ориентировочных максимальных значений метаболизма морских планктонных водорослей.

В упрощенном виде картину развития клетки в период между двумя делениями можно разбить на два промежутка: в первом происходит синтез структурных элементов клетки, во втором - реконструкция, приводящая к удвоению внутриклеточных систем. Длительность первого промежутка, как показывают результаты наблюдений, выполненных на синхронных культурах, определяется продолжительностью синтеза дезоксирибонуклеотидов /ДНК - тидов /. Синтез других структурных элементов прекращается раньше срока окончания синтеза ДНК -тидов. Фотосинтез и дыхание наблюдается в обоих периодах, поэтому время между делениями клеток будет равно:

$$G = \frac{m}{F - Q} + G^* \quad (7)$$

где m - начальная масса одной клетки, F - скорость истинно-

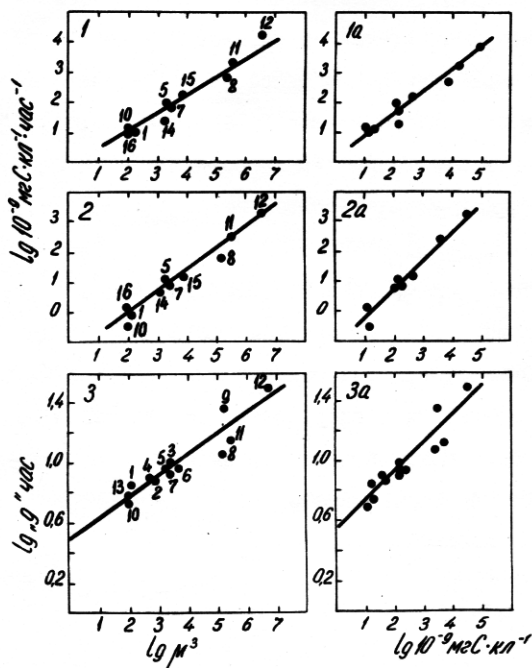


рис.2 Скорость фотосинтеза (1; 1а), дыхания (2; 2а) и времени удвоения клеток (3; 3а) в зависимости от их объемов и содержания органического углерода в клетках.

1 - *Skeletonema costatum*, 2- *Asterionella japonica*, 3- *Thalassiosira* sp., 4- *Chaetoceros affinis*, 5 - *Chaetoceros curvisetus*, 6 - *Chaetoceros pseudocurvisetus*, 7- *Cerataulina bergonii*, 8- *Ditylum brightwellii*, 9- *Biddulphia mobiliensis*, 10 - *Chaetoceros socialis*, 11 - *Coscinodiscus granii*, 12 - *Coscinodiscus gigas*, 13- *Phaeodactylum tricornutum*, 14 - *Chaetoceros lauderii*, 15- *Gyrodinium fissum*, 16 - *Amphidinium klebsi*.

го фотосинтеза, Q - скорость дыхания, G^* - время, необходимое для удвоения структурных элементов клетки.

Используя расчетные данные по длительности второго периода / G^* /, а также результаты прямых определений содержания органического вещества в клетке / m /, хлорофилла "а" и ассимиляционного числа, нашли удовлетворительное совпадение между расчетными значениями скорости деления и эмпирическими данными для ряда видов водорослей. Следует отметить, что эти расчеты также показали, что второй промежуток составляет незначительную часть / 10-20% / от времени между двумя генерациями. Поэтому для ряда экологических и гидробиологических задач может быть использован балансовый подход. Тогда с учетом приведенных выше уравнений / 4, 6 /, получаем:

$$G = \frac{C}{0,666 C^{0,71} - 0,045 C^{0,94}} \quad (8)$$

Согласно этому уравнению, G^* у клетки, содержащей 100 γ C, составит 7,1 часа, а по прямым наблюдениям /уравнение 2/- 8,1 часа, т.е. длительность второго периода / G^* / составляет около 12% от времени между делениями клеток.

Таким образом, на ряде видов водорослей нами установлено, что фотосинтез, дыхание и скорость деления водорослей находятся в функциональной связи с объемом клеток и содержанием в них органического вещества. Отмечая этот факт, следует подчеркнуть, что полученные выражения дают лишь приближенное представление об ожидаемых средних скоростях биосинтеза и деструкции при оптимальных условиях. Установленные закономерности потребуют в дальнейшем определенных поправок при учете экологических факторов, однако и в представленной форме они открывают значительные возможности для анализа функциональной роли различных видов водорослей в планктонном сообществе и определения количественных отношений между скоростью фотосинтеза и ростом водорос-

лей. Характеризуя приведенные результаты, следует выделить два момента, важных в теоретическом отношении. Во-первых, удельная скорость роста и фотосинтеза у видов с мелкими клетками гораздо выше, чем у крупных; во-вторых, концентрации питательных элементов, при которых сохраняется высокая скорость роста, у них ниже, чем у крупных. Поэтому есть основания думать, что виды с мелкими клетками в природе более конкурентноспособны, чем крупные. Возможно, именно поэтому наибольшая численность в море характерна для водорослей, имеющих небольшие размеры.

Определение функциональной роли отдельных популяций водорослей в фитопланктонном сообществе было бы более точным, если бы в их основе лежали данные, учитывающие взаимодействие различных факторов. Это особенно важно в тех случаях, когда фитопланктонное сообщество под воздействием внешних факторов из одного состояния равновесия переходит к другому. В такие периоды любое изменение одного из факторов может привести к повышению или понижению продукции водорослей. Одним из способов изучения совокупности факторов, действующих на рост и фотосинтез водорослей в океане, может служить сопоставление основных физиологических характеристик фитопланктона в районах с разными условиями среды. Хотя при таком подходе механизмы действия полностью не раскрываются, таким путем можно получить ценные результаты, характеризующие процесс образования органического вещества фитопланктоном в конкретных районах океана. Именно такой подход был использован нами во второй части работы при рассмотрении действия различных условий среды на фотосинтез природных популяций фитопланктона.

II. Интенсивность фотосинтеза фитопланктонных сообществ и влияние гидрологических условий на уровень первичной продукции

Во второй части ^ддесертации обобщены данные по влиянию света на скорость фотосинтеза природных популяций фитопланктона, их удельной скорости роста и ее связи с гидрологическими условиями и уровнем первичной продукции. Выявленные при этом закономерности положены в основу модели развития фитопланктона в условиях океанического апвеллинга.

Результаты изучения зависимости фотосинтеза от света в естественных условиях показывают, что, во-первых, зависимость фотосинтез-свет в природных популяциях фитопланктона аналогична таковой для отдельных видов водорослей; во-вторых, ход кривых фотосинтез-свет в море зависит от прозрачности воды, интенсивности солнечной радиации, световой адаптации водорослей, температуры и условий минерального питания. Как правило, положение максимума по глубине прямо связано с количеством проникающего света, т.е. чем больше света проникает в воду, тем ниже располагается максимум фотосинтеза. Исследования, проведенные нами в Черном, Азовском, Средиземном морях и тропической части Атлантического и Тихого океанов при разной интенсивности падающей солнечной радиации, позволили установить, что интенсивность света / I_K /, при которой наблюдается начало светового насыщения по фотосинтезу, не связана прямо с количеством света, падающего в данный момент на поверхность моря, т.е. максимальный фотосинтез отмечается при одинаковой интенсивности света, но на разных глубинах. На основании этих данных можно допустить, что, повидимому, интенсивность света, при которой наблюдается начало светового насыщения, является функцией средней величины интенсивности солнечной радиации за несколько суток.

Сравнение полученных величин I_K фитопланктона в различ-

ных районах Мирового океана показало, что несмотря на значительные различия между единичными измерениями, в среднем они отражают широтные и сезонные изменения этого показателя /табл. I /. Начало светового насыщения поверхностного фитопланктона в высоких широтах в среднем достигается при интенсивности света $0,03 \text{ кал см}^{-2} \text{ мин}^{-1}$ физиологически активной радиации, в тропических водах - при 0,11. В умеренных широтах различия между максимальными величинами I_K , наблюдаемыми в летний период, и максимальными в зимний, находятся в тех же пределах. Из приведенных в табл. I средних значений I_K видно, что абсолютные величины у арктического и тропического фитопланктона при температуре их обитания / $0-5^{\circ}$ и $25-30^{\circ}$ соответственно / различаются в среднем в 4 раза. Во второй главе /часть I / мы показали, что у отдельных видов водорослей параллельно с увеличением температуры повышается и величина I_K . Если применить это положение ко всем популяциям фитопланктона, то окажется, что после приведения к одинаковой температуре величины I_K тропического и арктического фитопланктона совпадут. Это можно рассматривать как доказательство того, что низкое световое насыщение в высоких широтах обусловлено, в основном, температурой, а не светом. Следует отметить, что для приведенных выше расчетов были использованы средние величины. Хотя они и представляют несомненный интерес, необходимо, однако, учитывать, что этим в значительной степени нивелируются определенные различия, которые могут иметь место в отдельных районах океана. Изучение этих особенностей - задача будущих исследований.

У фитопланктона, находящегося на нижних горизонтах эвфотической зоны, начало светового насыщения достигается при интенсивностях света в 2-3 раза ниже, чем у фитопланктона, развивающегося в верхних слоях.

Таблица 2

Величины I_K поверхностного фитопланктона
в кал·см⁻²·мин⁻¹ физиологически активной
радиации в различных районах Мирового океана

Район	I_K	
Тропики	0,05 - 0,22 / 0,11/ ^x	
Умеренные широты		
зима	0,01 - 0,10 / 0,04 /	
весна	0,04 - 0,12 / 0,07 /	
лето	0,04 - 0,13 / 0,07 /	
Высокие широты	0,01 - 0,05 / 0,03 /	
Северного и		
Южного полушария		

^x В скобках приведены средние значения.

В естественных условиях, как правило, параллельно с увеличением интенсивности света, при которой наблюдается начало светового насыщения по фотосинтезу, увеличивается ассимиляционное число фитопланктона. В открытой части Черного моря с мая по октября ассимиляционное число в среднем составило: в мае - 3,5; в июне - 4,6; в августе-сентябре - 6,6 $\text{мгС} \cdot \text{мг хл "а"}^{-1} \cdot \text{час}^{-1}$. Наиболее полные и детальные данные по соотношению между скоростью фотосинтеза и содержанием хлорофилла "а" в планктоне получены нами в Севастопольской бухте, где наблюдения проводились в течение двух лет. Относительно низкие величины ассимиляционных чисел отмечены в весенний период. В это время в среднем из 27 определений ассимиляционное число оказалось равным 1,7 при различиях от 0,8 до 3,4 $\text{мгС} \cdot \text{мг хл "а"}^{-1} \cdot \text{час}^{-1}$. С июля по октябрь ассимиляционное число в среднем из 40 определений составило 5,27, при различиях от 2 до 10 $\text{мгС} \cdot \text{мг хл "а"}^{-1} \cdot \text{час}^{-1}$. В конце декабря и в январе ассимиляционное число фитопланктона не превышало 1,3 - 1,5 $\text{мгС} \cdot \text{мг хл "а"}^{-1} \cdot \text{час}^{-1}$. Из рассмотренных данных видно, что динамика ассимиляционного числа фитопланктона в Севастопольской бухте описывается одновершинной кривой с максимумом в августе-сентябре. Аналогичным образом изменяется количество солнечной энергии в течение года, падающей на поверхность Черного моря. Если рассматривать изменение ассимиляционного числа поверхностного фитопланктона в географическом аспекте, на основании имеющихся данных можно выделить районы с различными характерными величинами. Самые низкие значения - 1-3 $\text{мгС} \cdot \text{мг хл "а"}^{-1} \cdot \text{час}^{-1}$ отмечены для высоких широт. Низкая температура в этих районах является основным фактором, снижающим интенсивность фотосинтеза.

В умеренных широтах, в основном, наблюдается увеличение ассимиляционных чисел фитопланктона от зимы к лету. В зимний

период они сравнимы с таковыми в высоких широтах, в другие сезоны отмечаются значительные региональные различия. Значения порядка $15-20 \text{ мгС} \cdot \text{мг хл "а"}^{-1} \cdot \text{час}^{-1}$, зафиксированные в летний период в прибрежных водах Японии и Северной Каролины, очевидно, можно рассматривать как максимальные для этих широт. Как правило, они находятся в пределах от 5 до $10 \text{ мгС} \cdot \text{хл "а"}^{-1} \cdot \text{час}^{-1}$.

Тропические воды можно разделить на две зоны: неритическую и океаническую. В первой - ассимиляционные числа фитопланктона, как правило, находятся в пределах от 10 до 15, во второй - в зависимости от региональных условий - в среднем от 3 до $10 \text{ мгС} \cdot \text{мг хл "а"}^{-1} \cdot \text{час}^{-1}$. Последние величины характерны для районов с пониженным уровнем биогенных элементов.

Наряду с интенсивностью фотосинтеза, важным продукционным показателем является удельная скорость роста фитопланктона. При обсуждении этого вопроса в основу положены исследования автора в южных морях, а также имеющиеся немногочисленные сведения для других районов океана. Согласно этим данным, максимальная удельная суточная скорость роста фитопланктона в море различается в среднем в пределах порядка - от 0,2 до 2,3. Относительно низкие величины /0,2 - 0,5/ характерны для олиготрофных вод тропических и субтропических районов, а также районов со средним уровнем первичной продукции в высоких широтах. В неритических водах и в зонах поднятия глубинных вод удельная скорость роста фитопланктона достигает 1-2. Исследования, выполненные нами в течение года в Севастопольской бухте, позволили определить не только величины удельной скорости роста, но и выявить некоторые особенности ее сезонной динамики. В большинстве случаев максимальные величины /1,5-1,8/ встречены в летний и осенний периоды. Зимой удельная скорость роста не превышает 0,2-0,5. В периоды массового развития диатомовых, когда первич-

ная продукция достигает $1,5 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \text{ сутки}^{-1}$, удельная скорость роста в среднем невелика - 0,3, при различиях от 0,1 до 0,9.

В районах, где относительная скорость роста высока, количество хлорофилла "а" составляет около 1% от органического вещества водорослей и, напротив, в водах с низкой скоростью роста - менее 1%, т.е. в олиготрофных водах при недостатке биогенных элементов содержание хлорофилла "а" в фитопланктоне понижается. Заметим, что максимальные величины содержания хлорофилла "а" в фитопланктоне, ассимиляционного числа и удельной скорости роста близки к значениям, характерным для отдельных видов водорослей при избытке минерального питания. Это дает основание думать, что в тех случаях, когда удельная скорость роста фитопланктона равна 2, а ассимиляционное число достигает $15 \text{ мгС} \cdot \text{мг хл "а"}^{-1} \cdot \text{час}^{-1}$, условия среды приближаются к оптимальным и не лимитируют развитие фитопланктона. И, наоборот, понижение ассимиляционного числа до $1-3 \text{ мгС} \cdot \text{мг хл "а"}^{-1} \cdot \text{час}^{-1}$, а удельной скорости роста фитопланктона до 0,2 указывает на неблагоприятные условия для роста и фотосинтеза водорослей в море.

Как видно, удельная скорость роста в олиготрофных и евтрофных районах различается в среднем в 5-10 раз, в то время как биомасса и продукция фитопланктона в этих водах может различаться в сотни раз. Следовательно, изменение внешних факторов среды и биотических условий отражается в первую очередь на изменении биомассы и продукции фитопланктона и в гораздо меньшей степени на скорости его воспроизведения. Эти результаты согласуются с данными прямых наблюдений по определению роли отдельных размерных групп фитопланктона в создании первичной продукции.

Оценка роли растворенного /РОВ/ и взвешенного /ВОВ/ органического вещества в продукционных процессах рассматривается в

последнее время как важная задача экологических и гидробиологических исследований. В ряде работ показано, что РОВ и ВОВ являются важным источником энергии для бактерий и некоторых планктонных организмов. Используя мертвое органическое вещество в качестве пищи, они частично переводят его в более простые органические и неорганические соединения, которые используются водорослями. Если скорость минерализации РОВ и ВОВ высока, то количество биогенных элементов, образуемых в результате этого процесса, может не лимитировать продукцию фитопланктона даже в том случае, если они в течение долгого времени не пополняются за счет глубинных вод. Поэтому изучение только живой части сестона далеко недостаточно для правильных представлений о регулярном механизме образования органического вещества в процессе фотосинтеза.

Приведенные в работе материалы показывают, что живые организмы планктона составляют лишь незначительную часть общего количества взвешенного органического вещества. В открытых районах морей и океанов она составляет в среднем 10-30%, а в прибрежных районах - 10-15% ВОВ, исключая моменты бурного развития планктона, когда планктонные организмы составляют основную часть органической взвеси. Согласно нашим данным, в Черном, Азовском, Аравийском морях и тропической части Атлантического и Тихого океанов фитопланктон составляет 0,5-10%, зоопланктон 1-20%, бактерии - 0,3-4,0% органической взвеси.

Следует отметить, что истинная роль планктонных организмов во взвеси очевидно, занижена, так как при изучении планктона в связи с несовершенством существующих методов, удается учесть далеко не все живые формы. Фактически удельный вес живых организмов в органической взвеси может быть выше, чем это следует из приведенных данных. Однако указанное обстоятельство

не может в корне изменить вывод о преобладающем значении детрита в общей массе взвешенного органического вещества в толще воды. Этот вывод подтверждается данными прямых определений элементарного химического состава взвеси.

Показателем скорости включения детрита в продукционные процессы может служить потребление кислорода микрофлорой, ассоциированной со взвешенными частицами. Соответствующие опыты были проведены нами в тропических водах Тихого океана. Согласно этим наблюдениям, константа скорости потребления кислорода при одинаковых температурных условиях уменьшалась с глубиной. Если на 75 м, где основная часть взвеси была представлена живыми организмами, она составила 0,13, то на 3000 м — 0,02. На основании этих данных было рассчитано абсолютное количество взвешенного органического вещества способного окислиться. Расчеты показали, что количество нестойкого органического вещества составляет 60–70% от общей органической взвеси. Исходя из этих данных, можно предположить, что в южных морях в продукционном цикле потенциально может участвовать больше половины имеющегося в наличии взвешенного органического вещества.

Априори представляется, что количество детрита должно быть в причинной связи с продукцией фитопланктона. Сравнение соответствующих величин по различным морям показывает, что количество детрита в евфотной зоне пропорционально годовой первичной продукции. В морях с низким и средним уровнем продукции детрит составляет порядка 20% от годовой первичной продукции, а в морях с относительно высокой продукцией фитопланктона — 3–5%. Следовательно, в морях с низким и средним уровнем продукции детрит, проходя стадию минерализации, должен оборачиваться около 5 раз в год. Если, как мы определили, около 30–40% детрита является стойким, то биохимически активная часть детрита

должна оборачиваться в процессе минерализации бактериями около 8 раз в течение года. Но детрит может также принимать участие в биологическом цикле в виде пищи детритофагов. В этом случае некоторая часть детрита возвращается в форме фекалий, другая часть включается в состав тела потребителей. Это рассуждение ведет к выводу, что нестабильная часть детрита совершает кругооборот примерно 1 раз в месяц. В морях с относительно высоким уровнем первичной продукции скорость оборачиваемости детрита еще выше.

Приведенные расчеты, основанные на реальных величинах продукции фитопланктона и взвешенного органического вещества, указывают на то, что детрит играет важную роль в регуляции планктонных сообществ. Есть основания думать, что детрит являясь тем "аварийным запасом", с помощью которого поддерживается продукционный цикл в море, когда запасы биогенных элементов истощаются. Из этого следует, что с увеличением доли детрита в общем количестве sestона стабильность планктонного сообщества должна повышаться.

Результаты измерений первичной продукции в различных районах Мирового океана показывают, что заметное влияние на скорость этого процесса во всем фотосинтетическом слое оказывает не только свет, минеральное питание, температура, но океанологические факторы, в частности, расположение термоклина, вертикальное перемешивание и устойчивость водных масс.

Систематические наблюдения за продукцией фитопланктона в течение нескольких лет проведены нами в прибрежных и открытых водах Черного моря. Найдено, что весеннее увеличение первичной продукции в прибрежных водах, как правило, начинается в первой половине марта в поверхностных слоях с постепенным проникновением в нижележащие слои. Максимальные величины продукции наблю-

даются в конце марта - начале апреля, а в открытых водах - примерно через месяц. Одна из основных причин этого явления заключается в более раннем формировании устойчивости вод в прибрежных районах, так как они в большей степени подвержены действию стока пресных вод с суши. В этот период содержание биогенных элементов и интенсивность фотосинтеза в прибрежных и открытых водах примерно одинаковы, а продукция фитопланктона в пределах всей евфотической зоны выше в водах с меньшей интенсивностью вертикального перемешивания.

Такой же разрыв в сроках максимальной продукции наблюдается и в осеннее время. Осенью при частых сильных штормах и охлаждении поверхностного слоя воды раньше наступает усиление вертикального перемешивания и разрушение слоя скачка плотности в прибрежных водах, чем открытых. Вынос биогенных элементов в зону фотосинтеза под действием осенних штормов - одна из основных причин осеннего максимума фитопланктона. По данным, полученным в течение двух лет, годовая продукция фитопланктона в прибрежных водах составила 220-280, а в открытых водах, расположенных на склоне континентального шельфа - $100 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$. Данные, полученные нами по всей акватории Черного и Азовского морей, позволили провести сравнение продуктивности в различных районах. В центральных халистатических областях Черного моря годовая продукция составляет $40-45 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2}$, а в районах конвергенции - $100-120 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2}$. Максимальные величины характерны для Азовского моря - $200-300 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$. В этом водоеме повышенный уровень первичной продукции наблюдается в приустьевых районах и мелководных заливах.

Обобщение материалов собственных наблюдений и данных других авторов по первичной продукции, выполненных в умеренных и суб-полярных районах Атлантического океана, в морях, располо-

женных в пределах шельфа у северных и западных берегов Европы, и Средиземноморского бассейна, привело к заключению, что несмотря на существенные различия местных условий годовая продукция фитопланктона в большинстве районов составляет 50-200 гС·м⁻². Для этих водоемов характерной чертой продукционного цикла в течение вегетационного периода является низкая зимняя и относительно высокая продукция в первые летние месяцы. Комбинированное действие вертикального перемешивания и пониженной солнечной радиации на этих широтах является достаточным, чтобы уменьшить зимнюю продукцию, а регенерация биогенных элементов достаточна для поддержания высокого уровня первичной продукции в летний период. Осенний максимум первичной продукции, как правило, наблюдается, в период прекращения интенсивного перемешивания водной массы под действием штормов. Таким образом, ни вертикальная устойчивость, ни сильная турбулентность сами по себе не способствуют увеличению первичной продукции.

Наиболее полное представление о влиянии гидрологических условий на первичную продукцию на относительно большой акватории тропической части Атлантического океана было получено в результате анализа и обобщения первичных данных многих экспедиций, в которых принимали участие сотрудники Института биологии южных морей, в том числе и автор.

Сравнение характера сезонных наблюдений первичной продукции и гидрологических условий в тропической части Атлантического океана убеждает нас в том, что эти изменения тесно связаны с общей циркуляцией вод. Наиболее динамичной в этом отношении оказалась восточная половина океана, где были отмечены сезонные изменения в величинах продукции и характере ее распределения по акватории. Сезонные изменения первичной продукции в разной степени проявляются и в западной тропической части

Атлантического океана. Это в значительной степени объясняется циркуляцией вод в этих районах, находящихся под интенсивным воздействием Северного пассатного течения.

Весной под воздействием северо-восточных пассатов развивается довольно мощный поток Канарского течения, расходящийся западнее Дакара на две ветви, одна из которых направлена на юго-восток и образует Гвинейское течение, вторая - на юго-запад и вливается в общий поток Северного экваториального течения. В месте расхождения этих течений происходит подъем глубинных вод, обеспечивающий высокий уровень продукции фитопланктона. Обширная область, расположенная восточнее дивергенции, постоянно находится под воздействием струй разнонаправленных течений: Гвинейского, идущего на восток, и южного пассатного, идущего на запад. На стыке этих течений происходит также интенсивное развитие фитопланктона, а уровень первичной продукции, как правило, превышает $1 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \text{ сутки}^{-1}$. В открытых районах океана продукция фитопланктона находится в пределах от 0,1 до $0,5 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \text{ сутки}^{-1}$. Западная половина исследованной акватории характеризуется более низкими показателями по сравнению с восточной. В открытых районах западной половины продукция фитопланктона не превышает 0,2, а в прибрежных - $0,3 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \text{ сутки}^{-1}$.

В летне-осенний период основные закономерности в распределении первичной продукции, выявленные в феврале-марте, в общих чертах повторились. Так же, как и в предшествующий период, центральные и западные районы характеризуются низким уровнем первичной продукции. Районы с относительно высоким уровнем приурочены к неритической области, охватывающей юго-западное побережье Африки. Однако характер распределения продукции фитопланктона в этом районе отличается от установленного в весенний период. Так, область высокой продукции $/1-2 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \text{ сутки}^{-1}/$ смещена зна-

чительно южнее, а величины, превышающие $2 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \text{ сутки}^{-1}$, отмечены за пределами континентального шельфа. Это связано с тем, что в гидрологическом режиме восточной половины тропической Атлантики в этот период произошли изменения, отложившие свой отпечаток на распределение первичной продукции.

На основании этих данных была рассчитана продукция фитопланктона для всей исследованной акватории. В весенний период продукция составила $2,65 \text{ тС}$ в сутки на площади $8 \cdot 10^6 \text{ км}^2$, а в летне-осенний период - $4 \cdot 10^6 \text{ тС}$ на площади $14 \cdot 10^6 \text{ км}^2$, что в среднем в течение года составит $0,31 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \text{ сутки}^{-1}$, или $112 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \text{ год}^{-1}$. При этом районы с продукцией около $300 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \text{ год}^{-1}$ занимают не более 11% общей площади. На большей части тропической Атлантики продукция фитопланктона не превышает $70 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \text{ год}^{-1}$.

Как видно, процессы, связанные с образованием первичной продукции в море, исключительно сложны. Эта сложность заключается в том, что к влиянию различных внешних факторов, оказывающих влияние на скорость фотосинтеза фитопланктона, добавляются процессы вертикального перемещения водорослей, которые нельзя рассматривать изолированно друг от друга. В связи с этим нами для исследования взаимодействия различных сторон жизненного цикла фитопланктона был использован метод математического моделирования, который позволяет изучать функционирование сложной системы на основании знания лишь элементарных процессов, входящих в состав единого комплекса. При выборе коэффициентов мы исходили из реальных эмпирических данных, установленных для тропического фитопланктона. Согласно результатам, приведенным выше, максимальное ассимиляционное число для тропического фитопланктона можно принять равным $15 \text{ мгС} \cdot \text{мг}^{-1} \text{ хл "а"}^{-1} \text{ час}^{-1}$. На основании экспериментальных данных в модели принято, что содер-

жение хлорофилла "а" в фитопланктоне при оптимальных условиях развития составляет 1,5%, при недостатке биогенных элементов уменьшается до 0,5% органического вещества водорослей. Температурный коэффициент Q_{10} для фотосинтеза и роста в пределах от 15 до 25°C, принят равным 2 /гл.2/. При выборе коэффициентов и функции, отражающей действие биогенных элементов на рост и фотосинтез водорослей, мы исходили из результатов, изложенных в третьей главе /часть I/. Исходя из представлений о сукцессионных изменениях фитопланктонного сообщества по мере удаления от района апвеллинга было принято, что в районе апвеллинга концентрация биогенного элемента, лимитирующего скорость роста фитопланктона, максимальна, а в районах, удаленных от апвеллинга, - минимальна.

Вертикальное перемещение фитопланктона моделировалось на основании трех составляющих : скорость оседания клеток, перенос постоянной вертикальной скорости и перенос в результате турбулентной диффузии. Вертикальный перенос биогенных элементов моделировался аналогично вертикальному переносу фитопланктона, за исключением составляющей опускания, которая в последнем случае отсутствовала. Естественная смертность фитопланктона определялась из принципа сохранения энергии и зависела от соотношения скорости фотосинтеза и трат на обмен.

Выедание фитопланктона зоопланктонными организмами определялось по соотношению, часто используемому при описании экспериментальных результатов зависимости рациона от количества пищи /Ивлев, 1955 ; Сушеня, 1969/.

С помощью математической модели, отражающей развитие фитопланктона в районе апвеллинга, удалось установить зависимость между коэффициентом турбулентного перемешивания и продукцией фитопланктона /рис. 3/. При отсутствии поднятия воды в районе

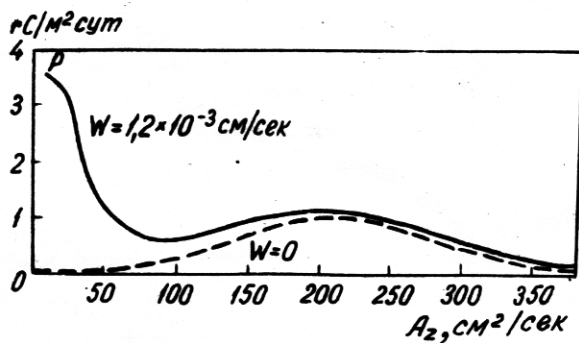


Рис.3 Зависимость продукции фитопланктона (P) от вертикального коэффициента турбулентного перемешивания.

развития фитопланктона $/W = 0$ / максимальная продукция достигается при значениях коэффициента турбулентного перемешивания около $A_z = 200 \text{ см}^2 \cdot \text{сек}^{-1}$. Увеличение A_z до $500 \text{ см}^2 \cdot \text{сек}^{-1}$ приводит к резкому сокращению продукции до крайне низких величин. Уменьшение коэффициента турбулентного перемешивания до величин ниже $100 \text{ см}^2 \cdot \text{сек}^{-1}$ также приводит к понижению первичной продукции, сводя ее к нулю при полном отсутствии перемешивания.

Картина существенно меняется, если к турбулентному перемешиванию добавляется постоянная вертикальная составляющая средней скорости. При принятой величине $/W = 1,2 \cdot 10^{-3} \text{ см} \cdot \text{сек}^{-1}$ максимум продукции фитопланктона приходится на низкие значения коэффициента турбулентного перемешивания и примерно в 4 раза превосходит максимальную продукцию при нулевой скорости поднятия воды. По мере возрастания интенсивности перемешивания вклад вертикальной скорости поднятия воды в увеличение первичной продукции уменьшается и становится практически несущественным при значениях коэффициента турбулентного перемешивания выше $300 \text{ см}^2 \cdot \text{сек}^{-1}$.

С помощью модели удалось также проследить изменение вертикального и горизонтального распределения биомассы и продукции фитопланктона в евфотической зоне по мере удаления от апвеллинга вдоль движения стареющей воды.

Начальная стадия развития фитопланктона характеризовалась высоким содержанием хлорофилла "а" в водорослях, высоким значением константы Михаэлиса-Ментена $/K_M = 0,16/$, пониженной прозрачностью воды $/k = 0,15 /$, относительно неглубоким залеганием слоя максимальной интенсивности фотосинтеза /до 30 м/ и максимальным уровнем первичной продукции $/5,2 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \text{ сутки}^{-1}/$.

Промежуточное состояние на двадцатый день от начального состояния развития фитопланктона связано с уменьшением содер-

жания хлорофилла "а" до 0,5% от органического вещества, сохранением низкого значения $K_w = 3 \text{ мг/м}^{-3}$ и снижением коэффициента экстинкции до $k = 0,04$. Изменение параметров системы привело к снижению суммарной продукции до $0,12 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \text{ сутки}^{-1}$ и опусканию слоя максимальной интенсивности фотосинтеза до 80-90м. Подобная картина в изменении первичной продукции наблюдалась нами в тропической части Атлантического океана.

Один из вариантов модели позволил продемонстрировать, что при оптимальных условиях, чаще всего наблюдаемых в районах океанического апвеллинга, продукция фитопланктона может достигать $12 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \text{ сутки}^{-1}$. Рассчитанная величина оказалась близкой к максимальной зафиксированной в водах перуанского апвеллинга - $10 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \text{ сутки}^{-1}$. Это говорит о том, что предложенные принципы построения модели и коэффициенты, принятые в ней, имеют реальную основу.

В заключение необходимо подчеркнуть, что сочетание эколого-физиологических исследований с гидробиологическими позволило вскрыть важнейшие закономерности, характеризующие влияние условий среды на продукцию фитопланктона в океане. Поэтому залог будущих успехов мы видим в тесном объединении экспериментальных и полевых наблюдений.

В ы в о д ы

1. Значения I_K /интенсивность света, при которой начинается световое насыщение фотосинтеза/ обнаруживают значительное сходство у водорослей различного систематического положения, выращенных предварительно при одинаковых условиях, освещения. Пути адаптации планктонных водорослей к световым условиям различны. У одних видов адаптация к высоким интенсивностям света достигается путем понижения содержания хлорофилла "а" в клетках с одновременным повышением величины I_K и ассимиляционного числа. Другой путь - изменение ассимиляционного числа и величины I_K при разных условиях освещения достигается при постоянном содержании хлорофилла "а" в клетках. Третий путь адаптации состоит в том, что содержание хлорофилла "а" в клетках изменяется, а величина I_K и ассимиляционное число постоянны.

2. У водорослей, изолированных из планктона Черного, Средиземного морей и тропической части Атлантического океана, величины измеренные по росту, ниже, чем измеренные по скорости фотосинтеза.

Скорость роста водорослей, представленная как функция количества света, полученного водорослями в течение суток при разных периодах освещения, увеличивается линейно до 25-55 кал·см⁻². В этом интервале освещения прирост биомассы водорослей прямо пропорционален количеству поглощенного света.

3. Влияние температуры на скорость роста и фотосинтеза водорослей различного систематического положения достаточно хорошо описывается "нормальной кривой Крота" в пределах температур 15-25°C.

4. Концентрации фосфора в среде, выше которых скорость роста водорослей не лимитируется его содержанием в воде, находятся в

в пределах от 1 до 30 $\text{мкгР} \cdot \text{л}^{-1}$. Для азотных соединений эти концентрации составляют 7-70 $\text{мкгN} \cdot \text{л}^{-1}$. Между отношением поверхности клетки к ее объему и концентрацией, лимитирующей скорость роста водорослей, наблюдается обратная зависимость.

Уменьшение количества внутриклеточного фосфора и азота приводит к снижению скорости роста, ассимиляционного числа и интенсивности света, при которой наблюдается световое насыщение фотосинтеза.

5. Между временем удвоения клеток, фотосинтезом, дыханием водорослей, с одной стороны, и их объемом, содержанием органического углерода в клетке, с другой, найдена степенная зависимость. На основе этих закономерностей количественно охарактеризована связь между временем удвоения клетки и скоростью фотосинтеза и дыхания.

6. Интенсивность света, при которой достигается световое насыщение фотосинтеза поверхностного фитопланктона в высоких широтах, в среднем составляет 0,03, в тропических водах - 0,11 $\text{кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}$ физиологически активной радиации. В умеренных широтах различия между максимальными величинами I_K , наблюдаемыми в летний период, и минимальными в зимний находятся в тех же пределах. Низкие величины светового насыщения в высоких широтах и в зимний период в умеренных обусловлены, главным образом, низкой температурой.

В течение дня максимальный фотосинтез отмечается при одинаковой интенсивности света, но на разных глубинах.

7. Ассимиляционное число поверхностного фитопланктона при оптимальных условиях освещения в высоких широтах в среднем составляет 1-3 $\text{мгС} \cdot \text{мг хл "a"}^{-1} \cdot \text{час}^{-1}$. В умеренных широтах, как правило, наблюдается его увеличение от зимнего периода к летнему. В холодный период ассимиляционное число сравнимо со

значениями, наблюдаемыми в высоких широтах, в летний период - оно, как правило, находится в пределах от 5 до 10 мгС·мгхл "а"-I. час^{-I}. В тропических неритических водах ассимиляционное число в большинстве случаев находится в пределах от 10 до 15, а в океанических от 3 до 10 мгС хл "а"-I час^{-I}.

8. Максимальная удельная суточная скорость роста фитопланктона в Мировом океане изменяется от 0,2 до 2,0. Минимальные значения характерны для вод с низким уровнем первичной продукции и районов со средним уровнем продукции в высоких широтах. Тропические и субтропические районы, расположенные в зоне поднятия глубинных вод, характеризуются максимальными значениями скорости роста фитопланктона. В районах, где ассимиляционное число фитопланктона достигает 15 мгС·мг хл "а"-I. час^{-I}, а удельная суточная скорость роста -2, условия среды приближаются к оптимальным и не лимитируют развитие фитопланктона. И, наоборот, понижение ассимиляционного числа до 1-3 мгС·мг хл "а"-I. час^{-I}, скорости роста до 0,2 указывает на неблагоприятные условия для размножения фитопланктона.

9. В открытых водах морей и океанов живые организмы составляют 5-20% от общей массы взвешенного органического вещества. Основная доля приходится на органическое вещество, находящееся на разных стадиях разложения. Детрит содержит 3-10% азотных и 1-3% фосфорных соединений от содержания органического вещества. Примерно около 2/3 взвешенного органического вещества потенциально может участвовать в продукционных процессах в океане.

10. Годовая продукция фитопланктона в умеренных и суб-полярных районах Атлантического океана, в морях, расположенных в пределах шельфа у северных и западных берегов Европы, и Средиземноморского бассейна, в большинстве случаев находится в пре-

делах от 50 до 200 гс·м⁻².

В среднем для всей акватории тропической Атлантики годовая продукция фитопланктона равна 112 гс·м⁻². Районы с высоким уровнем продукции / ≈ 300 гс·м⁻² год⁻¹ / занимают 11% от всей площади. В остальных районах продукция не превышает 70 гс·м⁻² год⁻¹.

- II. С помощью математической модели, отражающей развитие фитопланктона в районе апвеллинга, найдена зависимость между коэффициентом турбулентного перемешивания и продукцией фитопланктона. При отсутствии подъема воды максимальная продукция достигается при значениях коэффициента турбулентного перемешивания около 200 см²·сек⁻¹. Увеличение турбулентного перемешивания до 500 см²·сек⁻¹ и понижение его до значений ниже 100 см²·сек⁻¹ приводит к уменьшению первичной продукции. Если к турбулентному перемешиванию добавляется постоянная составляющая средней скорости подъема вод, максимум продукции наблюдается при низких значениях коэффициента турбулентного перемешивания.

По материалам диссертации опубликованы следующие работы :

1. Некоторые данные по содержанию хлорофилла в планктоне и первичной продукции Черного моря. Труды Севаст.биол.ст., т.17, 1964. Изд. Наука / в соавторстве с Г.Г.Винбергом, Е.П.Муравлевой/.
2. Содержание хлорофилла в планктоне Черного и Азовского морей. Ж-л Океанология, т.4, вып.3, 1964.
3. Первичная продукция в Азовском море. Ж-л Океанология, т.4, вып.5, 1964.
4. К продуктивности планктона в тропической части Атлантического

- го океана. Содержание пигментов в планктоне. Ж-л Океанология, т.4, вып.6, 1964 /в соавторстве с Л.М.Сушеной/.
5. Изучение первичной продукции в тропической части Атлантического океана. Ж-л Океанология, т.5, вып.6, 1965. /в соавторстве с Л.М.Сушеной/.
 6. Содержание взвешенного органического вещества в водах тропической части Атлантики и некоторые количественные соотношения между его компонентами. Ж-л Океанология, т.6, вып., 1966 /в соавторстве с Л.М.Сушеной/.
 7. Балансовый анализ первичного продукционного процесса в водоемах. Сб. Исследования планктона южных морей. Изд. Наука, М., 1966 / в соавторстве с В.С.Теном/.
 8. Содержание взвешенного органического вещества в сестоне Черного и Азовского морей. Сб. Исследования планктона Черного и Азовского морей. Изд. Наукова Думка, 1965.
 9. Отношение между первичной продукцией, хлорофиллом и органическим углеродом в морском планктоне. Вопросы гидробиологии. Изд. Наука, 1965.
 10. Взвешенное органическое в некоторых южных морях и роль планктона в нем. Тез. III научной конф. по химии моря. Изд. Наука, 1965.
 11. Продуктивность южных морей. Вопросы морской биологии. Изд. Наука, 1966.
 12. Первичная продукция в Черном, Азовском морях и тропической части Атлантического океана. Изд. БГУ, Минск, 1966.
 13. Первичная продукция в южных морях и некоторые аспекты ее утилизации. II Международный океаногр. конгресс. Изд. Наука, 1967.
 14. Первичная продукция в южных морях. Вопросы биоокеанографии. Изд. Наукова думка, 1967.

15. Содержание пигментов в планктонных водорослях, выращенных в лабораторных культурах. Ж-л Океанология, т.8, вып.5, 1968 /в соавторстве с Л.А.Данской/.
16. Содержание взвешенного органического вещества в водах Аравийского моря. Ж-л Океанология, т.9, вып.4, 1969 /в соавторстве с В.Е.Зайкой/.
17. Взаимодействие высокомолекулярных компонентов РОВ морской воды с детритом. Ж-л Океанология, т.8, вып.6, 1968 /в соавторстве с К.М.Хайловым/.
18. Расчет продукции фитопланктона в Черном море по содержанию хлорофилла "а". Сб. Биология моря, вып.19, Изд. Наукова Думка, 1970.
19. Содержание хлорофилла "а" в Средиземном море. Сб. Экспедиционные исслед. в Средиземном море. Изд. Наукова Думка, 1970.
20. Рост и скорость деления водорослей в лимитированных объемах воды. Кн. Экологическая физиология морских планктонных водорослей. Изд. Наукова Думка, 1971 /в соавторстве с Л.А.Данской/.
21. Пигменты в морских одноклеточных водорослях и интенсивность фотосинтеза. Кн. Экологическая физиология морских планктонных водорослей. Изд. Наукова Думка, 1971 /в соавторстве с В.С.Теном, Д.К. Акининой, Л.М.Сергеевой, Г.М.Берсеневой/.
22. Взвешенное органическое вещество в тропических водах Тихого океана. Сб. Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. Изд. Наука, 1971 /в соавторстве с А.П. Остапеней/.
23. Детрит и его значение в море. Сб. Проблемы морской биологии. Изд. "Наукова Думка, 1971.
24. Первичная продукция и некоторые аспекты физиологии планктон-

- ных водорослей. Сб. Проблемы морской биологии. Изд. Научно-ва Думка, 1971 / в соавторстве с Т.М.Кондратьевой/.
25. Продукция органического вещества в тропической части Атлантического океана. Кн. Планктон и биологическая продуктивность тропической Атлантики. Изд. Научова Думка, 1971 /в соавторстве с Т.М.Кондратьевой/.
26. Первичная продукция и распределение фитопланктона в тропической части Атлантического океана. Сб. Конференц. по тропич. Атлантики. г.Абиджан, ЮНЕСКО, 1967 / в соавторстве с Г.К.Шипком, Т.М.Кондратьевой, Л.М.Сущеней, Л.В.Георгиевой/.
27. Предварительные результаты исследования органического вещества морской воды во время 50 рейса НИС "Витязь". ЦНИИТЭХ сер.9, Москва, 1973 /в соавторстве с Е.А.Романкевичем, С.В. Люцаревым и А.Д.Семеновым/.
28. Влияние неорганического фосфора на скорость роста диатомовых водорослей. Сб. Биологическая продуктивность южных морей. Изд. Научова Думка, 1974 / в соавторстве с Д.К.Крупаткиной/.
29. Влияние фосфора клетки на фотосинтез и дыхание морских диатомовых водорослей. Всесоюзное совещ. по одноклеточным водорослям. Красноярск, 1973 / в соавторстве с Д.К.Крупаткиной/.
30. Скорость роста фитопланктона в экваториальных районах Пацифики. Тр. Ин-та океанологии, т.102, 1975 / в соавторстве с Л.А.Ланской/.
31. Математическое моделирование процесса развития фитопланктона в условиях океанического апвеллинга. Там же /в соавторстве с В.В.Меншуткиным/.
32. Определение хлорофилла "а" и "с" в морском планктоне. Ж-л Океанология, т.15, вып.4, 1975 /в соавторстве с Г.П.Бер-

сеновой/.

33. Взвешенное органическое вещество и соотношение его компонентов в Средиземном море. В кн: Биологическая структура и продуктивность планктонных сообществ Средиземного моря. Изд. Наукова Думка, 1975 / в соавторстве с В.Е.Заикой и Д.К.Крупаткиной/.
34. Содержание хлорофилла в планктоне. Там же /в соавторстве с Д.К.Крупаткиной/.
35. Первичная продукция в Средиземном море. Там же. /в соавторстве с Т.М.Кондратьевой/.
36. Сравнение величин первичной продукции, полученные двумя методами. Там же. / в соавторстве с Т.М.Кондратьевой/.
37. Эколого-физиологические основы процесса первичной продукции в море. В кн: Тезисы докладов Международного симпозиума. Взаимодействие между водой и живым веществом. Секция XI. Одесса, 6-10 октября 1975.
38. Organic macromolecular compounds dissolved in sea water and their inclusion into food chains. - In: Marine food chains. Edinburgh, Oliver & Boyd, 1970. (В соавторстве с К.М.Хайловым).
39. Particulate organic matter and its role in the productivity of the sea (В соавторстве с В.Е.Заикой).
40. Effect of inorganic phosphorus on the growth rate of diatoms. Marine Biology, v.26, n.3, 1974 (В соавторстве с Д.К. Крупаткиной).