

581.526.325 (261)

4-74

ПРСВ 98

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

ПРСВ 2010

На правах рукописи

ЧМЫР ВИКТОР ДЕМЬЯНОВИЧ

ПРОДУКЦИЯ И БИОМАССА ФИТОПЛАНКТОНА

ЭКВАТОРИАЛЬНОЙ АТЛАНТИКИ

(ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ)

03.00.18 - гидробиология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Севастополь - 1979

Научный руководитель: доктор биологических
наук З.З.ФИНЕНКО

Официальные оппоненты: доктор биологических
наук, член-корр. АН СССР
Л.М.СУЩЕНЯ
кандидат биологических
наук, младший научный
сотрудник
В.И.ВЕДЕРНИКОВ

Ведущее учреждение: Зоологический институт
АН СССР, г. Ленинград

Защита состоится "2" октября 1979 г. в "___" час.
на заседании специализированного совета Д 016.12.01
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

Взвешана 1979 г.

секретарь
ного Совета канд. биол. наук
ФИНЕНКО

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность проблемы. Представления о распределении и, особенно, о сезонной изменчивости первичной продукции в тропической зоне океана до сих пор остаются неполными и, зачастую, противоречивыми. Поэтому дальнейшие исследования в этом направлении по-прежнему являются весьма актуальными.

Исследования закономерностей функционирования морских экосистем и, в частности, экосистем пелагиали Мирового океана, требуют дальнейшего уточнения реальных соотношений таких изменчивых параметров планктонных сообществ, как продукция, хлорофилл и биомасса фитопланктона.

Цель работы. В связи с этим основной целью настоящей работы явилось исследование сезонной динамики и распределения первичной продукции в восточной части экваториальной Атлантики и характеристика таких количественных соотношений, как отношение углерод фитопланктона : хлорофилл "а", ассимиляционные числа, удельная продукция фитопланктона.

Предметом исследования являются некоторые структурные и функциональные параметры фитопланктона и некоторые их соотношения. Изучаются следующие структурные параметры: а) концентрация хлорофилла "а", б) суммарный объем клеток фитопланктона, используемый для оценки сырой биомассы, в) содержание углерода в составе суммарного фитопланктона. В качестве функционального параметра исследуется первичная продукция.

Поскольку структурные параметры можно рассматривать как показатели биомассы, в целом предметом настоящего исследования являются некоторые показатели продукции и биомассы фитопланктона и их соотношения.

Институт биологии
южных морей АН УССР
БИБЛИОТЕКА
№.....

Научная новизна. Проведены измерения первичной продукции на большой акватории в малоисследованных ранее открытых водах восточной части экваториальной Атлантики и установлено существование продуктивной зоны в пелагической части океана с максимальными значениями продукции в пределах акватории, ограниченной 5° и 10° з.д.

Впервые проведены сезонные измерения первичной продукции и установлены резкие сезонные колебания продуктивности в пелагической части экваториальной зоны. Показано, что в зоне экваториальной дивергенции значения первичной продукции могут изменяться в течение года в пределах порядка величин.

Впервые найдены количественные зависимости абсолютного содержания хлорофилла от размеров клеток, а также содержания в них углерода и показано, что такая широко используемая в планктонных исследованиях характеристика природных сообществ, как соотношение углерод фитопланктона : хлорофилл "а", является функцией размерной структуры фитопланктона. Выявленные закономерности впервые использованы при расчете биомассы фитопланктона по количеству хлорофилла "а".

Практическое значение исследования определяется вкладом в изучение продуктивного района в пелагической части океана, перспективного в промышленном отношении.

Сезонные исследования, проведенные в экваториальной Атлантике, важны для оценки биологической продуктивности, а также и вероятной промышленной продуктивности акватории.

Выявленные в работе закономерности, определяющие соотношение углерод фитопланктона : хлорофилл "а", могут быть использованы при разработке дистанционных методов определения биомассы фитопланктона по количеству хлорофилла.

Апробация работы. Результаты исследований доложены на I съезде ВГБО (Москва, 1965), на II Океанографическом конгрессе (Москва, 1966),

на Конференции по изучению тропической зоны океана (Москва, 1969), на коллоквиуме кабинета первичной продукции ИОАН СССР (Москва, 1979).

Публикации. Исследования отражены в 7 печатных работах.

Объем работы. Диссертация содержит 130 страниц машинописного текста, 18 таблиц, иллюстрирована 30 рисунками. Диссертация состоит из введения, 4 глав, заключения и списка литературы, включающего 122 наименования, в том числе 46 иностранных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили проведенные автором в составе экспедиций АтланТИРО сезонные измерения первичной продукции и определения хлорофилла "а" в восточной части экваториальной Атлантики. В течение 1963-1965 гг на стандартных меридиональных разрезах, пересекающих экватор по 5° и 10° з.д. и продолжающихся от берегового шельфа Африки на севере до 5° - 15° ю.ш., было проведено 9 съемок с расчетом получить круглогодичный цикл наблюдений и составить представление о сезонной динамике процессов в этом районе (рис. 1).

Была выполнена также одна съемка на разрезах по $7^{\circ}30'$ и $12^{\circ}30'$ з.д., а также несколько разрезов западнее (до 20° з.д.) и восточнее (до берегов Африки).

Общее количество станций по определению первичной продукции в слое фотосинтеза составило 192, всего же выполнено около 1750 индивидуальных определений первичной продукции на 650 станциях.

При выполнении двух последних съемок в сентябре-октябре 1965 г. на 45 станциях были собраны также параллельные пробы для определения концентрации хлорофилла "а". На 18 из них определения были проведены по горизонтам в слое фотосинтеза, на остальных - в поверхностном слое. Всего выполнено около 120 определений concentra-

Измерение первичной продукции в слое фотосинтеза производили по стандартной схеме имитации условий подводной освещенности в палубном инкубаторе, оборудованном нейтральными светофильтрами для ослабления естественного света. Эта схема была предложена участникам Международных совместных исследований тропической Атлантики (МСИТА) вместе с оборудованием, которое было использовано затем для проведения более длительных сезонных измерений. Для определения глубины стандартных световых горизонтов использовали ориентировочные значения коэффициента вертикального ослабления света (K), оцениваемые по предельной глубине видимости диска Секки (S), на основании известной зависимости $K = 1,7/S$ (Poole a. Atkins, 1929). Проведенные методические исследования позволили внести поправки в полученные значения первичной продукции в слое фотосинтеза соответственно специфическим условиям экваториальной Атлантики.

Концентрация хлорофилла "а" первоначально была определена по уравнениям F. Richards a. T. Thompson (1952), а затем пересчитана в соответствии с уравнениями T. Parsons a. J. Strickland (1963). В связи с длительным хранением собранных в экваториальной Атлантике проб хлорофилла (до 3 месяцев) при спектрофотометрировании были получены явно заниженные его концентрации. Ориентировочная оценка вероятных методических погрешностей показала, что систематическая ошибка в проведенных автором определениях хлорофилла "а" близка к - 50%. В работе представлены данные по хлорофиллу с соответствующей поправкой.

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ

Для открытых вод тропической зоны океана, как правило, характерна большая глубина слоя фотосинтеза (до 100 м и более), температура воды на поверхности около 30° , содержание фосфатов от 0 до нескольких $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$ и значения первичной продукции от нескольких де-

сятых до нескольких мг $C \cdot m^{-3} \cdot \text{день}^{-1}$, а в слое фотосинтеза - не выше 200 мг $C \cdot m^{-2} \cdot \text{день}^{-1}$.

Подробные исследования, проведенные на 5° и 10° з.д. в восточной Атлантике, показали, что на протяжении июня-декабря в зоне дивергенции экваториальных течений в океанической части разрезов наблюдается совершенно другая картина. Глубина фотической зоны уменьшается здесь до 40-50 м, температура на поверхности падает до 21° - 24° , содержание фосфатов, как правило, возрастает до 15-25 мг m^{-3} , а значения первичной продукции увеличиваются до 20-160 мг $C \cdot m^{-3} \cdot \text{день}^{-1}$ на поверхности и выше 0,5-1 г $C \cdot m^{-2} \cdot \text{день}^{-1}$ в слое фотосинтеза (рис. 2).

В течение января-мая происходит постепенное ослабление деятельности экваториальных течений, в связи с чем приведенные параметры к апрелю-маю достигают значений, близких к характерным для олиготрофных вод тропической зоны.

Измерения, проведенные силами нескольких стран по международной программе МСИТА позволили построить карту распределения первичной продукции в августе-сентябре 1963 г., согласно которой зона максимальных значений первичной продукции находится в восточной части экваториальной Атлантики, в пределах 5° - 15° з.д. (рис. 3). К востоку и, особенно, к западу величины первичной продукции падают. В феврале-марте распределение первичной продукции более равномерно по всей экваториальной Атлантике за счет значительного снижения ее в восточной части.

Средние за год значения величин первичной продукции в слое фотосинтеза и температуры воды в слое 0-100 м на отдельных участках разрезов по 5° и 10° з.д. схематически представлены на рис. 4 А. На рисунке четко выделяется зона пониженных температур и повышенной первичной продукции у экватора, которая располагается в пределах 1° с.ш.- 5° ю.ш. и узкая прибрежная зона в северной части разрезов.

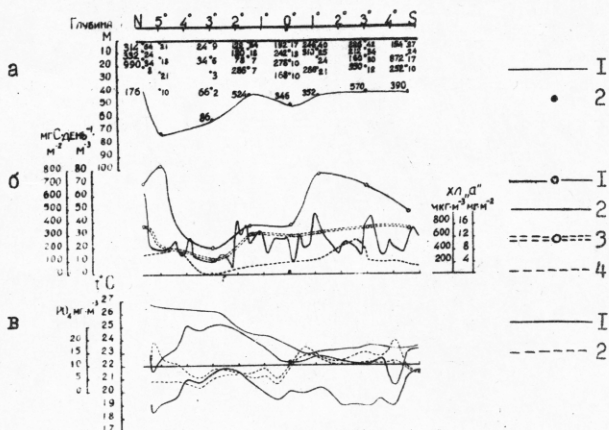


Рисунок 2. Распределение на разрезе по 10° з.д. (X-I965):

- а) глубины слоя фотосинтеза и горизонтов взятия проб,
 б) первичной продукции и хлорофилла "а",
 в) температуры воды и концентрации фосфатов.

Обозначения:

- а) I - глубина слоя фотосинтеза (м),
 2 - горизонты взятия проб (м), слева - концентрация хлорофилла "а" ($\text{мкг} \cdot \text{м}^{-3}$), справа - первичная продукция ($\text{мг} \text{ C} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{день}^{-1}$).
 б) I - первичная продукция в слое фотосинтеза ($\text{мг} \text{ C} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{день}^{-1}$),
 2 - первичная продукция на поверхности ($\text{мг} \text{ C} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{день}^{-1}$),
 3 - количество хлорофилла "а" в слое фотосинтеза ($\text{мг} \cdot \text{м}^{-2}$),
 4 - концентрация хлорофилла "а" на поверхности ($\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$).
 в) I - температура воды ($^{\circ}\text{C}$, сверху вниз): 0 м, 0-50 м, 0-100 м (средневзвешенные),
 2 - концентрация фосфатов (PO_4 , $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$, снизу вверх): 0 м, 0-50 м (средневзвешенная).

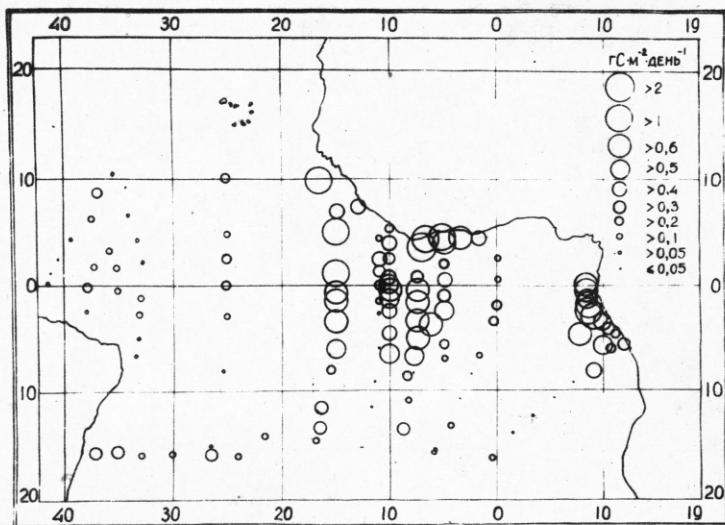


Рисунок 3. Распределение первичной продукции по данным МСИТА в августе-октябре 1963 г. По 5° и 10° з.д. приведены данные за август 1965 г.

Сезонная динамика средних для экваториальной зоны значений первичной продукции и температуры воды в слое 0-100 м представлена на рисунке 4 Б. Четко прослеживаются 3 сезона: холодный (VI-VIII), умеренный (IX-I) и теплый (II-V). Максимальных значений первичная продукция достигает в начале холодного и в начале умеренного сезонов, минимальных - в конце теплого сезона.

Различия между минимальными для экваториальной зоны значениями первичной продукции в апреле-мае и максимальными - в июне-сентябре достигают порядка величин.

Представления о незначительных сезонных колебаниях первичной продукции в тропических и субтропических водах (Steemann Nielsen и Jensen, 1957) в полной мере могут быть отнесены, вероятно, только к районам с низкой динамикой вод. Районы же с активной динамикой

кой, к которым относятся не только прибрежные зоны тропиков, но и обширные приэкваториальные зоны пелагиали Мирового океана, обладают четко выраженной сезонностью, что впервые показано автором на примере экваториальной зоны в восточной Атлантике (Чмир, 1967).

Среднегодовая продукция в приэкваториальной зоне практически одинакова на обоих разрезах и близка к $0,5 \text{ г С}\cdot\text{м}^{-2}$ в день, что составляет около $180 \text{ г С}\cdot\text{м}^{-2}$ в год. Среднегодовое значение первичной продукции для акватории, прилегающей к 5° - 10° з.д. и ограниченной побережьем Африки с севера и 10° в.ш. с юга - близко к $0,4 \text{ г С}\cdot\text{м}^{-2}$ в день ($146 \text{ г С}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{год}^{-1}$).

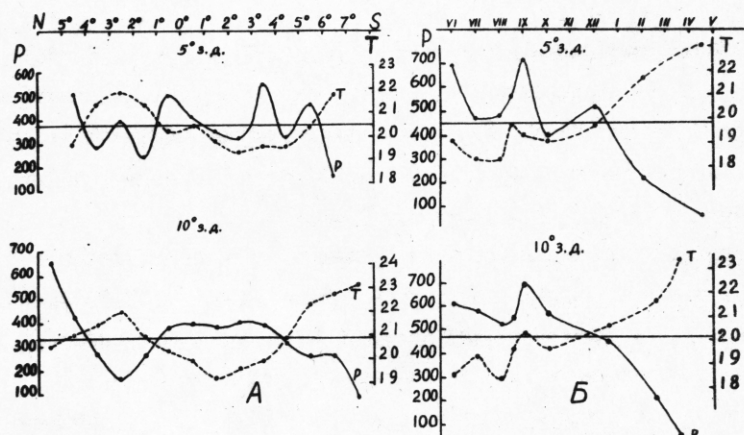


Рисунок 4. Графики отклонений: А - средних для отдельных участков разрезов значений первичной продукции и температуры воды от средних для разрезов по результатам семи съемок. Б - средних для отдельных съемок значений первичной продукции и температуры воды от средних за год на участке от 1° с.ш. до 5° в.ш. Р - первичная продукция в $\text{г С}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{день}^{-1}$; Т - температура воды в градусах Цельсия, средневзвешенная для слоя 0-100 м.

ХЛОРОФИЛЛ "а" И ПРОДУКЦИЯ ФИТОПЛАНКТОНА

Распределение хлорофилла "а" в восточной части экваториальной Атлантики представлено на рисунке 2 на примере меридионального разреза, пересекающего зону дивергенции экваториальных течений по 10° з.д.

В целом, значения хлорофилла "а" в поверхностном слое находились в пределах $0,024-0,546 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ в пелагиали и достигали $1,230 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ в прибрежной зоне. Концентрация хлорофилла "а" на поверхности в зоне экваториальной дивергенции в сентябре 1965 г. на 5° з.д. находилась в пределах $0,140-0,280$ (в среднем $0,196 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$), а в октябре $0,122-0,210$ (в среднем $0,154 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$). На 10° з.д. аналогичные значения составляли в сентябре $0,170-0,308$ (в среднем $0,238$) $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$, а в октябре $0,124-0,546 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ при том же среднем значении.

К северу от экватора расположена зона с низким содержанием хлорофилла в поверхностном слое ($0,024-0,138 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$). Среднее его содержание в этой зоне было равно $0,080 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$.

Содержание хлорофилла "а", как правило, заметно возрастало с глубиной и достигало максимальных значений на глубине 20-50 м. В пределах зоны экваториальной дивергенции максимальные для слоя фотосинтеза значения достигали на отдельных станциях $0,28-0,88 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ и составляли в среднем $0,49 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$, т.е. в 2-3 раза превышали значения, характерные для поверхностного слоя.

Содержание хлорофилла "а" в фотическом слое составляло $10,8-18,2 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-2}$ в зоне экваториальной дивергенции, $4,8-8,4 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-2}$ к северу от нее и до $46 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-2}$ в прибрежной зоне.

Изучение распределения хлорофилла "а" на разрезах по 5° и 10° з.д. в сентябре и октябре 1965 г. показывает четкое различие зон высокой и низкой первичной продукции по концентрации хлорофилла "а". В то же время в пределах продуктивной зоны резкие колебания первичной продукции как на поверхности, так и в слое фотосинтеза.

как правило, не связаны с колебаниями количества хлорофилла, т.е. происходят за счет резких колебаний ассимиляционных чисел.

В целом же минимальным значениями концентрации хлорофилла "а" соответствуют, как правило, и низкие значения первичной продукции. Если ограничиться наблюдениями в пелагической части разрезов, оказывается, что значения первичной продукции у поверхности возрастают по мере увеличения концентрации хлорофилла "а" до 0,21-0,25 мг·м⁻³. При дальнейшем ее возрастании значения первичной продукции заметно снижаются.

Ассимиляционные числа (АЧ), выражающие скорость ассимиляции углерода в процессе фотосинтеза в расчете на 1 мг хлорофилла "а" за час, составляли для поверхностного слоя от 3,5 до 28 мг С·мг хл"а"⁻¹ час⁻¹. Максимальные значения получены, как правило, при низких значениях концентрации хлорофилла, минимальные – при высоких его концентрациях.

Суммарные значения первичной продукции и количества хлорофилла "а" в целом для слоя фотосинтеза выборочно приведены в таблице I. По этим данным рассчитаны средние для слоя фотосинтеза значения ассимиляционного числа за день. В среднем для фотического слоя 1 мг хлорофилла "а" за день ассимилировал от 20 до 72 мг С. Среднее значение этого коэффициента для 18 измерений равно 40.

Значения АЧ в зависимости от физиологически активной радиации (ФАР) по горизонтам на этих станциях представлены на рис. 5 А. По мере возрастания ФАР значения АЧ увеличиваются и достигают в среднем 14 мг С·мг хл "а"⁻¹·час⁻¹ на поверхности при среднем значении ФАР, равном 0,166 кал·см⁻²·день⁻¹.

На рисунке 5 Б представлен график зависимости эффективности использования физиологически активной радиации хлорофиллом (I2AЧ/ФАР) на отдельных горизонтах от количества ФАР, достигающей данного горизонта слоя фотосинтеза за день. График показывает чет-

Таблица I

Величины продукции, хлорофилла "а" и биомассы фитопланктона (прямой счет) и их соотношения
в водах экваториальной Атлантики (IX-X-1965)

Стан- ция, №	Координаты	Первичная продукция, мгС·м ⁻² в день	Измеренное количество хлорофилла "а", мг·м ⁻²	Биомасса фито- планктона в слое 0-100 м, мг м ⁻² мгС м ⁻²		Отношение продукция: хлорофилл	Отношение С:хл "а"	Отношение продукция: биомасса (Р:В)
1	4°58 С.	1000	48,30	3210	192	21	4	5,2
2	1°28 С.	341	7,04	1240	56	48	8	6,1
3	5°30 Ю.	865	16,98	105	14	51	1	61,8
4	5°38 С.	710	15,18	9	1,3	47	0,1	546
5	3°00 С.	211	4,70	258	34	45	7	6,2
6	2°34 Ю.	935	12,82	1785	184	73	14	5,1
средние						40	6	12,7

Таблица 2

Средние значения ассимиляционных чисел (АЧ) и эффективности использования
физиологически активной радиации (АЧ/ФАР), на горизонтах с освещенностью
100, 50, 25, 10 и I процент от поверхностной

Освещенность %	ФАР, кал см ⁻²			АЧ мгС·мг хл "а" ⁻¹ в час	АЧ/ФАР мгС·мг хл "а" ⁻¹ кал·см ⁻²
	день	мин	час		
100	166	0,231	13,83	14,0	1,01
50	83	0,115	6,92	9,8	1,42
25	42	0,058	3,46	5,0	1,44
10	16,6	0,023	1,38	3,5	2,52
I	1,66	0,0023	0,14	0,28	2,03

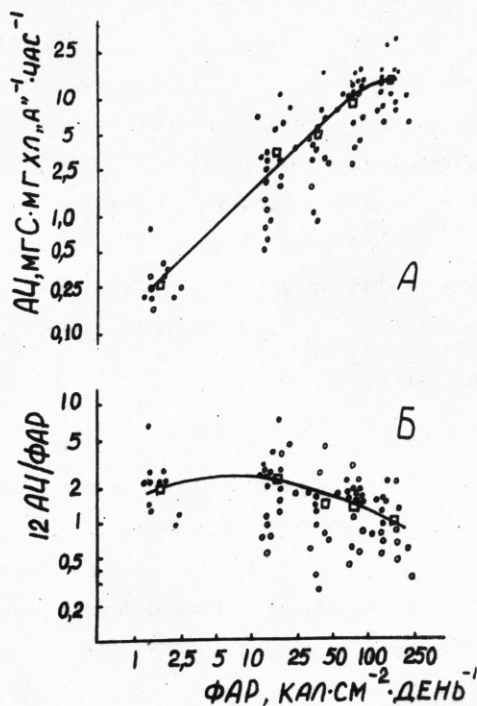


Рисунок 5. А - Зависимость ассимиляционных чисел (АЧ) от физиологически активной радиации (ФАР) за день.

Б - Зависимость эффективности использования световой энергии хлорофиллом от ФАР, достигающей данного горизонта.

Условные обозначения - АЧ - в $\text{мг С} \cdot \text{мг хл}^{\text{а}} \cdot \text{час}^{-1}$; ФАР - в $\text{ккал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{день}^{-1}$; Эффективность =

$$= \frac{I_2 \text{ АЧ}}{\text{ФАР}} = \frac{\text{мг С} \cdot \text{мг хл}^{\text{а}} \cdot \text{час}^{-1} \cdot \text{день}^{-1}}{\text{ккал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{день}^{-1}} = \frac{\text{мг С} \cdot \text{см}^2}{\text{мг хл}^{\text{а}} \cdot \text{ккал}}$$

кую тенденцию возрастания эффективности с глубиной, по крайней мере, до горизонта с освещенностью 10% от поверхностной.

Средние значения АЧ и $I2A4/\Phi AP$ по горизонтам представлены в таблице 2. Значения АЧ минимальны на горизонте с освещенностью 1% от поверхностной ($0,28 \text{ мг С} \cdot \text{мг хл "а"}^{-1} \cdot \text{час}^{-1}$) и максимальны на поверхности ($14 \text{ мг С} \cdot \text{мг хл "а"}^{-1} \cdot \text{час}^{-1}$), а значения АЧ/ ΦAP ($\text{мг С} \cdot \text{мг хл "а"}^{-1} / \text{кал} \cdot \text{см}^{-2}$) минимальны на поверхности ($1,01$) и максимальны на горизонтах 10% и 1% освещенности от поверхностной (соответственно $2,52$ и $2,03$).

СООТНОШЕНИЕ ОРГАНИЧЕСКОГО УГЛЕРОДА И ХЛОРОФИЛЛА "а" В МОРСКИХ ПЛАНКТОННЫХ ВОДОРОСЛЯХ

Среди наиболее распространенных экспедиционных гидробиологических исследований, к которым можно отнести измерения первичной продукции, биомассы зоопланктона и биомассы фитопланктона, методы измерения последней остаются наименее совершенными, поскольку не обладают необходимой точностью, особенно при измерениях в олиго- и мезотрофных водах (Кобленц-Мишке, Ведерников, 1977).

С целью получения объективных данных о биомассе фитопланктона и расчета достоверных значений удельной продукции были использованы параллельные оценки биомассы как традиционным методом подсчета клеток в фиксированных формалином пробах, так и по количеству хлорофилла "а". В последнем случае обычно используют определенные значения соотношения углерод фитопланктона : хлорофилл "а" (С : хл "а"), полученные как в культурах водорослей, так и в природных условиях. Однако, расчеты затрудняют значительные колебания этого коэффициента. Так, по данным R. Erpley (1968), отношение С:хл "а" находится в пределах от 33 в эвтрофных до 98 в олиготрофных водах. По оценкам других авторов (Кобленц-Мишке, Ведерников, 1977) - от 7 в олиготрофных до 90 - в эвтрофных водах.

В настоящей работе нам удалось показать, что значение коэффициента $C:хл\ "a"$ при данных условиях минерального питания и освещения водорослей зависит, прежде всего, от размера клеток. По данным экспериментов, проведенных Г.П.Берсеновой (1978) на 10 видах диатомовых и пиррофитовых водорослей, была найдена четкая количественная зависимость абсолютного содержания хлорофилла "а" от абсолютного содержания углерода в клетках для условий избыточного минерального питания и освещенности $0,09\text{ кал}\cdot\text{см}^{-2}\cdot\text{мин}^{-1}$ физиологически активной радиации (рис. 6А). Методом наименьших квадратов получено следующее уравнение зависимости

$$хл\ "a" = 0,066\ C^{0,823} \quad (2)$$

$$\text{или } \ln\ хл\ "a" = -2,72 (\pm 0,24) + 0,82 (\pm 0,14) \ln\ C,$$

где хлорофилл и углерод выражены в пикограммах ($\text{г}\cdot 10^{-12}$). Приведены доверительные интервалы параметров регрессии при уровне значимости 0,05. Коэффициент корреляции содержания хлорофилла "а" и углерода в клетках равен 0,86.

Известно, что содержание хлорофилла "а" в клетках водорослей в значительной степени зависит также от интенсивности света (Erpley a. Sloan, 1966; Финенко, Тен и др., 1971). Типичным из полученных для различных видов водорослей является график (рис. 6Б) зависимости абсолютного содержания хлорофилла "а" в клетках *Dipaliella tertiolecta* от интенсивности света (по Erpley a. Sloan, 1966). Если принять характерные для этого графика отношения $C:хл\ "a"$ при освещенности $0,09\text{ кал}\cdot\text{см}^{-2}\cdot\text{мин}^{-1}$ за 100, на его основе можно построить обобщенный график зависимости относительных значений коэффициента $C:хл\ "a"$ от освещенности (см. табл. 2) на различных горизонтах слоя фотосинтеза в экваториальной Атлантике (рис. 6В). Горизонты слоя фотосинтеза на графике выражены в процентах от глубины, до которой проникает 0,01 поверхностной освещенности. График позволил рассчитать, что в среднем для слоя фотосинтеза отношение $C:хл\ "a"$ должно

Институт биологических
морей АН СССР
БИБЛИОТЕКА

№

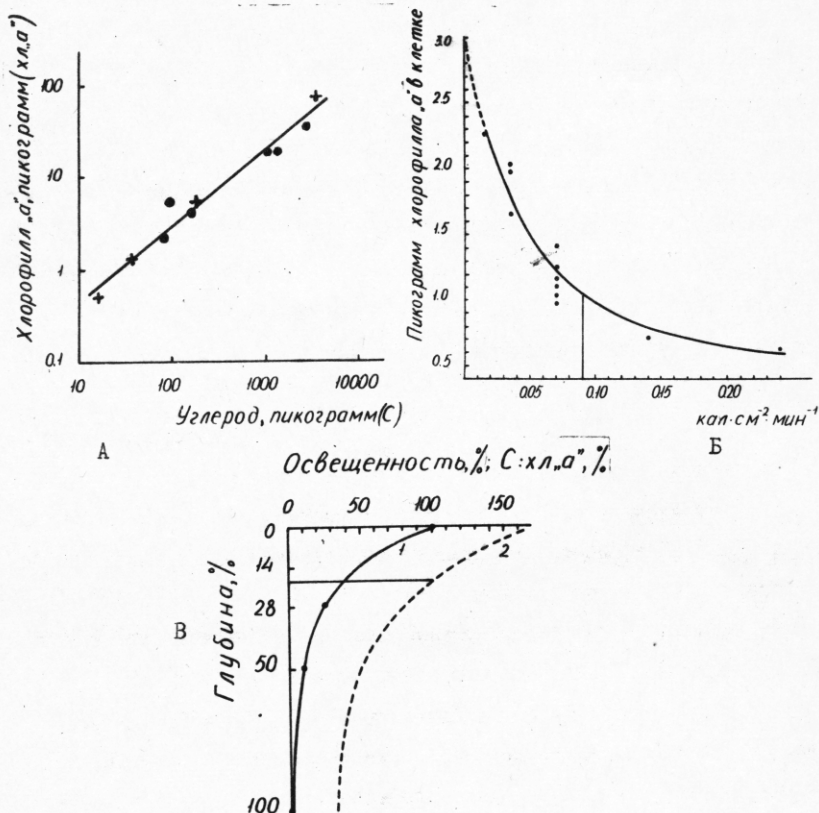


Рисунок 6. А - Зависимость абсолютного содержания хлорофилла "а" от абсолютного содержания органического углерода в клетках водорослей. • - перидиниевые, + - диатомовые.

Б - Зависимость абсолютного содержания хлорофилла "а" в клетках *Dunaliella tertiolecta* от освещённости (по Eppley and Slean*, 1966).

В - Обобщённая схема характерного для экваториальной Атлантики распределения в слое фотосинтеза освещённости в процентах от поверхностной (1) и значений коэффициента C:хл"а" (2) в процентах от его значения при $0,09 \text{ кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}$ физиологически активной радиации. Глубина, % - горизонты слоя фотосинтеза в процентах от его полной глубины.

составлять 66 процентов от его значения на горизонте с освещенностью $0,09 \text{ кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{день}^{-1}$, на поверхности - 168 процентов, а у нижней границы слоя фотосинтеза - около 33 процентов.

Значения коэффициента $C:chl "a"$ для клеток разного размера, ожидаемые согласно представленным закономерностям на различных горизонтах слоя фотосинтеза при условии избыточного минерального питания, приведены в таблице 3. Согласно таблице значения коэффициента $C:chl "a"$ могут колебаться в зависимости от размеров клеток от 5-8 у границы слоя фотосинтеза до 100 и выше - у поверхности. Учитывая, что по мере ухудшения условий минерального питания содержания хлорофилла "a" в клетках падает (Smith a. Benitez, 1955; Holm-Nansen, 1970), приведенные значения коэффициента следует рассматривать как минимальные.

Таблица 3

Ожидаемые значения $C:chl "a"$ при различных световых условиях для клеток фитопланктона разного размера

Объем клеток в $\mu\text{м}^3$		$C:chl "a"$ при освещенности, $\text{кал} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}$			В среднем для слоя фотосинтеза
Диатомовые	Прочие	0,09	0,0023	0,23	
74	47	23	8	39	15
1525	665	37	13	62	24
31600	9330	51	18	86	34
661000	135000	78	27	131	51

УДЕЛЬНАЯ ПРОДУКЦИЯ ФИТОПЛАНКТОНА ЭКВАТОРИАЛЬНОЙ АТЛАНТИКИ

На основании данных о размерном и систематическом составе клеток водорослей, полученных М.И.Сеничевой для 16-ти станций в экваториальной Атлантике и любезно представленных автору, были проведены расчеты содержания углерода по уравнениям Strathmann, (1968) и хлорофилла "a" по нашему уравнению (2). Исходя из соображений, изложенных выше, по этим данным были рассчитаны ожидаемые средние для слоя фотосинтеза коэффициенты $C:chl "a"$, которые и были использо-

ваны для расчета биомассы фитопланктона по количеству хлорофилла "а", измеренному инструментально. Эти данные в сопоставлении с данными, полученными при прямом счете клеток, выборочно приведены в таблице 4. Расчеты выполнены на основании допущения, что размерный состав фитопланктона отражается счетным методом в основном верно, о чем можно судить и по средним размерам клеток, представленным в таблице 4.

Оценка биомассы фитопланктона по количеству хлорофилла "а" в поверхностном слое была произведена на 42 станциях. Для 54-х станций, где были проведены измерения биомассы в слое 0-100 м счетным методом (Виноградова, 1971), во измерения хлорофилла отсутствовали, был произведен расчет биомассы в углеродном выражении по уравнениям Strathmann, (1968) на основании сведений о средних размерах клеток водорослей отдельных систематических групп.

Поскольку на всех этих станциях были проведены параллельные измерения первичной продукции, полученные данные были использованы для оценки удельной продукции и суточного числа удвоений биомассы фитопланктона.

Специфика радиоуглеродного метода позволяет учитывать продукцию фитопланктона и в том случае, когда происходит одновременная элиминация клеток, по величине равная продукции. Поэтому определения удельной продукции были проведены двумя способами.

Если исходить из того, что биомасса фитопланктона в планктонном сообществе, близком к состоянию устойчивости (Винберг, 1977), должна быть постоянной, тогда правильные значения удельной продукции могут быть получены в виде простых отношений P/B .

Если же предположить, что биомасса фитопланктона в течение экспозиции возрастает на величину первичной продукции (Eppley, 1968), тогда удельную продукцию следует определять по уравнению:

$$c = 2,3 \lg \left(\frac{B + P}{B} \right), \quad (2)$$

Таблица 4

Определение биомассы фитопланктона хлорофильным методом и сопоставление с результатами прямого счета (см.табл. I). Выделено значение,исключенное при расчете средней

Стан- ции №№	Средний объем 1 клетки, мкм	Расчетное количество хл "а", мг·м ⁻²	Расчетное отношение с:хл"а"	Расчетная биомасса, мгС м ⁻²	Отношение биомасс (расчетная: измеренная)	Исправ- ленное Р : В
1	8550	5,71	33,62	1624	8,5	0,62
2	13800	1,56	35,90	252	4,5	1,36
3	783	0,64	21,88	372	26,6	2,32
4	560	0,06	21,67	328	252,0	2,16
5	1020	1,50	22,67	106	3,1	2,00
6	1501	7,23	25,45	326	1,8	2,86
средние			26,80		8,8	1,59

Таблица 5

Удельная продукция и число μ фитопланктона экваториальной Атлантики при определении его биомассы разными методами

Число изме- рений	I. При постоянной в течение опыта биомассе						2. При возрастающей биомассе					
	с = Р:В			μ			с			μ		
	min	max	mod	min	max	mod	min	max	mod	min	max	mod
	I. Для слоя фотосинтеза						а) Морфологический метод					
15	1,60	62,00	12,70	2,32	90,00	18,40	0,96	4,14	2,23	1,39	6,00	3,24
							б) Хлорофильный метод					
18	0,62	2,86	1,58	0,89	4,14	2,30	0,48	1,35	0,93	0,69	1,96	1,35
	II. Для поверхностного слоя. Хлорофильный метод (В= хл"а" · 68)											
42	0,60	4,88	2,34	0,88	7,07	3,39	0,47	1,77	1,15	0,69	2,56	1,67

где 2,3 - переходный коэффициент от натуральных логарифмов к десятичным.

Очевидно, что уравнение (2) непригодно для описания удельного прироста фитопланктона в том случае, если параллельно с ростом биомассы будет происходить частичное ее отмирание или изъятие в любой другой форме. Исследование природных популяций фитопланктона в ультрафиолетовом свете показывает присутствие в них клеток на разных стадиях отмирания (Горюнова, 1961; Нестерова, 1974). Неизбежность отмирания клеток водорослей теоретически подтверждается исследованиями П.А. Генкеля (1979). Поскольку отмирание и выедание клеток не может быть исключено полностью в экспериментальных склянках при определении первичной продукции, в действительности следует ожидать каких-то промежуточных значений удельной продукции между двумя описанными.

Полученные разными способами значения удельной продукции были использованы для расчета суточного числа удвоения биомассы (μ):

$$\mu = \frac{c}{0,69} \quad (3)$$

где $0,69 = \ln 2$. Уравнение (3) выведено Н.А. Островской.

Итоговые результаты этих расчетов представлены в таблице 5.

Вкратце данные, приведенные в таблицах 4 и 5, можно охарактеризовать следующим образом.

Во-первых, эти данные позволяют предполагать, что использование метода прямого счета клеток в осадочных, фиксированных формалином пробах в данном случае привело к занижению биомассы фитопланктона, в среднем, примерно, на порядок. Систематическая ошибка не может быть установлена, т.к. колебания этого коэффициента находятся в пределах от 1,5 до 252 раз. Соответственно завышенными оказались значения $P:B$ и μ .

Если исходить из предположения о постоянной в течение опыта биомассе фитопланктона, то, согласно данным прямого счета, значения

Р:В достигают в слое фотосинтеза 62 (в среднем 12,7), а число удвоений биомассы - 90 (в среднем 18,4).

Это заведомо невозможные величины, поскольку намного превышают максимальные скорости деления водорослей в культурах, которые, согласно разным авторам (Финенко, Ланская, 1971; Eppley, 1972), не превышают 9-12.

Определение биомассы фитопланктона по хлорофиллу "а" дает следующие ее значения для слоя фотосинтеза: в пределах зоны экваториальной дивергенции - 250-340 мг $C \cdot m^{-2}$, севернее - 100-300, а в прибрежной зоне свыше 1500 мг $C \cdot m^{-2}$. При этом традиционные значения Р:В составляют для слоя фотосинтеза 0,62-2,86 (в среднем 1,58), а для поверхностного слоя 0,60-4,88 (в среднем 2,34). Значения μ равны соответственно 0,89-4,14 (в среднем 2,30) и 0,88-7,07 (в среднем 3,39). При условии возрастающей в течение опыта биомассы фитопланктона значения удельной продукции равны для слоя фотосинтеза 0,48-1,35 (среднее 0,93), а для поверхностного слоя 0,47-1,77 (среднее 1,15). Значения μ равны соответственно 0,69-1,96 (среднее 1,35) и 0,69-2,56 (среднее 1,67).

ВЫВОДЫ

1. Исследования в восточной части экваториальной Атлантики показали наличие пелагической продуктивной зоны у экватора. Максимальные значения первичной продукции в океанической части разрезов по 5° и 10° з.д. (до 160 мг $C \cdot m^{-3}$ и свыше 1 г $C \cdot m^{-2}$ в день) отмечены в приэкваториальной зоне пониженных температур, границы которой колеблются в пределах 2° с.ш.- 5° ю.ш. Зона высоких значений первичной продукции вдоль экватора сохраняется в пределах 5° в.д.- 20° з.д. Максимальные значения первичной продукции в пределах этой зоны отмечены на 5° - 10° з.д.

2. Отмечены резкие сезонные колебания первичной продукции в пределах приэкваториальной зоны. Четко выделены 3 сезона: 1) холодный

(июнь-август), умеренный (октябрь-январь) и теплый (февраль-май). Максимальные значения первичной продукции отмечены в июне-августе, минимальные - в апреле-мае. Размах сезонных колебаний первичной продукции достигает порядка величин.

3. Среднегодовое значение первичной продукции экваториальной Атлантики в районе 5° - 10° з.д. равно $0,4 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \text{ день}^{-1}$, а для приэкваториальной зоны (1° с.ш.- 5° ю.ш.) - $0,5 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \text{ день}^{-1}$, т.е. около $150 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2}$ и $180 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2}$ в год соответственно.

4. Проведенные в сентябре-октябре 1965 г. параллельные определения хлорофилла "а" показали, что в поверхностных водах океанической части этого района концентрация пигмента находилась в пределах $0,024$ - $0,546 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$, а в прибрежной зоне достигала $1,230 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$. Суммарные количества хлорофилла "а" в слое фотосинтеза находились соответственно в пределах $4,8$ - $18,2 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-2}$, а в прибрежной зоне достигали $48 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-2}$.

5. В поверхностном слое отмечены, как правило, максимальные для слоя фотосинтеза значения АЧ и минимальные значения эффективности использования световой энергии фитопланктоном в расчете на единицу хлорофилла "а". Значения эффективности использования световой энергии возрастают с глубиной.

6. Изучение соотношения хлорофилла и биомассы фитопланктона позволило установить положительную степенную зависимость абсолютного содержания хлорофилла "а" от абсолютного содержания органического углерода в клетках водорослей при высоком коэффициенте корреляции этих параметров ($0,86$). Полученная зависимость позволила рассчитать отношение $\text{С:хл}^{\text{а}}$ для фитопланктона экваториальной Атлантики, которое оказалось равным 21 - 35 в среднем для слоя фотосинтеза и около 68 - для поверхностного слоя.

7. Рассчитанные значения отношения $\text{С:хлорофилл}^{\text{а}}$ позволили провести более точную оценку биомассы фитопланктона по инструмен-

тальным определениям количества хлорофилла "а" и найти значения удельной продукции фитопланктона, которые в целом для слоя фотосинтеза достигали 1,35-2,86 (в среднем 0,93-1,58), а на поверхности - 1,77-4,88 (в среднем 1,15-2,34).

Соответствующие значения числа удвоений биомассы фитопланктона за сутки (μ) достигали в слое фотосинтеза 1,35-4,14 (в среднем 0,93-2,30), а на поверхности - 1,77-7,07 (в среднем 1,67-3,39).

По теме диссертации опубликованы следующие работы:

1. Некоторые данные по определению первичной продукции планктона в экваториальной Атлантике. В сб.: "Вопросы гидробиологии", Тезисы I съезда ВГБО, М., "Наука", 1965: с.450-451.

2. Продуктивные зоны экваториальной Атлантики. В сб.: "II Международный океанографический конгресс", Тезисы докладов, М., "Наука", 1966: с.39-40 (в соавторстве с Берниковым Р.Г., Виноградовой Л.А., Грузовым Л.Н., Палий Н.Ф., Седых К.А., Сухорук В.И., Федосеевым А.Ф. и Яковлевым В.Н.).

3. Некоторые материалы по определению первичной продукции планктона экваториальной зоны Атлантики весной и осенью 1963 г. Тр. АтлантНИРО, вып. XVIII, 1967: 161-166.

4. Сезонная изменчивость величин первичной продукции в восточной части экваториальной Атлантики. В сб.: "Тезисы докладов. Научная конференция по тропической зоне Мирового океана", М., Океанографическая комиссия, 1969: 104-105.

5. Первичная продукция в экваториальной Атлантике. Тр. АтлантНИРО, вып. XXVII, 1971: 175-190.

6. Содержание хлорофилла "а" в планктоне восточной части экваториальной Атлантики. Тр. АтлантНИРО, вып. XXVII, 1971: 191-200.

7. Сезонная изменчивость величин первичной продукции в восточной части экваториальной Атлантики. В сб.: "Тропическая зона Мирового океана и связанные с ней глобальные процессы", Изд. "Наука", М., 1973: 251-257.