

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОТНОШЕНИЯ МЕЖДУ ОРГАНИЧЕСКИМ УГЛЕРОДОМ
И ХЛОРОФИЛЛОМ *a* В ФИТОПЛАНКТОНЕ ЧЕРНОГО МОРЯ
В ПРЕДЕЛАХ ЗОНЫ ФОТОСИНТЕЗА

Л.В. Стельмах

ФГБУН “Институт морских биологических исследований им. А.О. Ковалевского РАН”,
РФ, г. Севастополь, пр. Нахимова, 2
E-mail: lustelm@mail.ru

Представлена изменчивость отношения С/Хл *a* в фитопланктоне Черного моря в пределах зоны фотосинтеза (до 1% света) для всех сезонов года. В зимний период это отношение во всей освещенной зоне было одинаковым (в среднем 42 ± 8). С апреля по ноябрь величина С/Хл *a*, как правило, снижалась от верхней границы освещенной зоны к нижней. Различия между значениями данного показателя в поверхностном слое моря и у основания зоны фотосинтеза составляли весной и осенью в среднем 2,5 раза, а летом достигали в среднем 4,5 раза. В период с мая по ноябрь изменчивость отношения С/Хл *a* в пределах освещенной зоны определялась преимущественно такими параметрами, как оптическая глубина ($k \cdot z$) и температура воды.

Ключевые слова: фитопланктон, Черное море, зона фотосинтеза, отношение между органическим углеродом и хлорофиллом *a*.

Введение. Одним из основных показателей уровня продуктивности водоемов и состояния экосистемы является биомасса фитопланктона. В настоящее время для ее оценки все чаще используют концентрацию хлорофилла *a*. Для перехода от концентрации этого пигмента к фитопланктонной биомассе необходимо знать величину отношения между органическим углеродом и хлорофиллом *a* в клетках водорослей. На основе ряда исследований показано, что в поверхностном слое Черного моря данное отношение изменяется в широком диапазоне, как правило, от 30 до 300 [1–3]. Тогда как изменчивость этого показателя в зоне фотосинтеза исследована в меньшей степени [3].

Цель настоящей работы состояла в том, чтобы исследовать изменчивость отношения С/Хл *a* в фитопланктоне Черного моря в пределах освещенной зоны в различные сезоны года.

Материалы и методы. Для расчета отношения между органическим углеродом и хлорофиллом *a* (мг С/мг Хл *a*) использовали результаты одновременных определений биомассы фитопланктона и концентрации хлорофилла, выполненных нами в Черном море в экспедициях

на НИС “Профессор Водяницкий” в 2010–2013 гг. (табл. 1) и данные, представленные в международной базе [4]. Отбор проб осуществляли с помощью кассеты батометров STD-зонда *Mark-3* с разных горизонтов фотосинтетической зоны с учетом вертикального профиля температуры и прозрачности вод. Прозрачность вод оценивали по глубине видимости белого диска Секи. На основе этих показаний рассчитывали протяженность зоны фотосинтеза (от поверхности до глубины, куда проникает 1% от падающей на поверхность моря радиации) и диффузионный коэффициент ослабления света (k) по установленным ранее зависимостям [5]. Видовой состав фитопланктона, его численность и линейные размеры определяли под световым микроскопом по методике, описанной ранее [2]. На основе линейных размеров клеток рассчитывали их объем, по которому оценивали биомассу фитопланктона в единицах углерода. Переход от клеточного объема к биомассе осуществляли по уравнениям, представленным в работе [6]. Концентрацию хлорофилла *a* в пробах измеряли в ацетоновых экстрактах флуориметрическим методом, подробно описанным нами ранее [2].

Таблица 1. Информация об экспедициях в Черное море, материалы которых использованы в данной работе

Сезон	Месяц, год	Район работ	Кол-во станций	n	Номер рейса, судно	Источник данных
зима	февраль, 1992	восточная часть	7	32	21-“Витязь”	[8]
весна	апрель, 1993, май, 2013	западная часть	8 2	40 10	41-ПВ 72-ПВ	[8] СД
лето	август, 2011	западная часть	2	10	70-ПВ	СД
осень	октябрь, 2010, ноябрь, 2010	северо-западная часть	3 2	14 9	67-ПВ 68-ПВ	СД СД

Примечание: ПВ – НИС “Профессор Водяницкий”, СД – собственные данные, n – общее количество горизонтов.

Данные по содержанию биогенных веществ любезно предоставлены нам м.н.с. отдела аквакультуры и морской фармакологии ИМБИ РАН Родионовой Н.Ю. Обработка проб фитопланктона выполнена ведущим инженером отдела экологической физиологии водорослей ИМБИ РАН Бабич И.И. Освещенность измеряли с помощью люксметра Ю-116. Переходный коэффициент от освещенности в люксах к интенсивности света в диапазоне фотосинтетически активной радиации (ФАР) принимали равным 10^4 лк = 200 мкЭ·м⁻²·с⁻¹ [7].

Результаты и обсуждение. Исследования вертикальной изменчивости отношения С/Хл *a* в фитопланктоне Мирового океана в последние два десятка лет проводятся достаточно интенсивно. Установлено, что этот параметр в пределах освещенной зоны изменяется приблизительно в 5–10 раз. Максимальные его значения отмечены в поверхностном слое (0–1 м), минимальные – на глубине, где интенсивность света составляет 1% от падающей на океаническую поверхность солнечной радиации. Например, в экваториальной части Тихого океана это отношение в поверхностном слое было равно 200–220, а у основания зоны фотосинтеза снизилось до 60 [8]. Близкие результаты получены для зоны фотосинтеза в водах субтропических круговоротов Атлантического океана [9]. Вертикальная изменчивость отношения между органическим углеродом и хлорофиллом

a в фитопланктоне Черного моря представлена для зимнего и летнего периодов. Показано, что в летний период, когда наиболее четко выражен сезонный термоклин, средние значения отношения С/Хл *a* находились в пределах от 125 в поверхностном слое до 30 на глубине около 40 м, тогда как в зимний период данное отношение в зоне фотосинтеза было практически постоянным, составив в среднем 48 [3]. Однако как изменяется этот показатель в другие периоды года, было неясно.

Выполненный нами анализ результатов, полученных в Черном море в разные месяцы года, позволил выявить сезонные различия в вертикальной изменчивости отношения С/Хл *a*. Показано, что в различные сезоны ее характер неодинаков. В зимний период в восточной глубоководной части моря в отсутствие температурной стратификации вод отношение С/Хл *a* в пределах зоны фотосинтеза в слое 0–30 м практически не изменяется, так как в результате перемешивания водных масс в этой зоне биомасса фитопланктона и концентрация хлорофилла *a* распределены однородно. Поэтому между биомассой фитопланктона и концентрацией хлорофилла получена линейная зависимость (рис. 1). Для линии регрессии коэффициент детерминации (R^2) составил 0,51, стандартная ошибка $SE = \pm 1,39$, а *F*-критерий был равен 31,85, что в 7 раз больше критического значения. Стандартная ошибка коэффициента регрессии была равна $\pm 0,0024$ при $p <$

0,0001 и величине *t*-критерия = 9,87, что существенно выше критического значения. Следовательно, данное уравнение достоверно отражает связь между биомассой фитопланктона и концентрацией хлорофилла *a*. Как следует из уравнения, в зоне фотосинтеза величина отношения С/Хл *a* составила в среднем 42 ± 8 , что близко к средней величине, полученной для фитопланктона западной части моря [3].

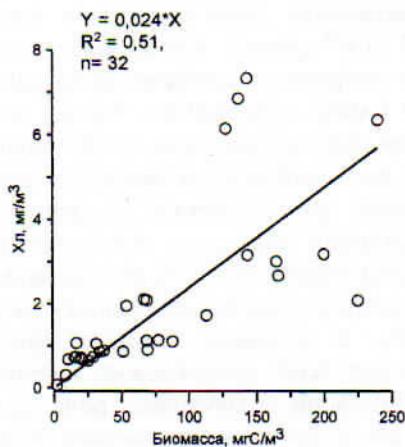


Рис. 1. Связь между биомассой фитопланктона и концентрацией хлорофилла *a* в слое 0–30 м в зимний период 1992 г.

В начале весны в марте отношение С/Хл *a* также, вероятно, неизменно в пределах освещенной зоны, т.к. в этот период фитопланктон равномерно распределен в верхнем 30-метровом слое [3]. Однако уже в апреле, когда температурная стратификация вод только начинала формироваться, в некоторых райо-

нах моря наблюдалось постепенное снижение отношения С/Хл *a* с глубиной, что обусловлено адаптацией водорослей к ослаблению света. Так, в западной половине моря в это время в пределах зоны фотосинтеза (не более 40 м) биомасса водорослей чаще всего снижалась либо от поверхности моря, либо с глубины 10–12 м. В некоторых случаях биомасса фитопланктона была практически одинакова в пределах всей фотосинтетической зоны, а концентрация хлорофилла *a* слабо снижалась с глубиной или характеризовалась однородным распределением [10]. Характер вертикальной изменчивости отношения С/Хл *a* на разных станциях был неодинаков. Однако его зависимость от оптической глубины выражена достаточно четко (рис. 2). В период исследований относительная прозрачность вод изменялась от 8 до 14 м как в прибрежных, так и глубоководных районах. Поэтому для снижения дисперсии, связанной с разной прозрачностью вод, отношение С/Хл *a*, рассчитанное для различных глубин, было сопоставлено с оптической глубиной, равной *k·z*, где *k* – коэффициент ослабления света водой (m^{-1}), *z* – глубина (м). Из рис. 2 видно, что в начале шкалы оптических глубин на участке, где *k·z* было ниже 1,3, наблюдается большая вариабельность величины С/Хл *a*. Здесь значения данного отношения на разных станциях изменились от 40 до 220. Однако глубже, где значения оптической глубины превышали 1,3, роль светового фактора в регуляции изменчивости данного отношения

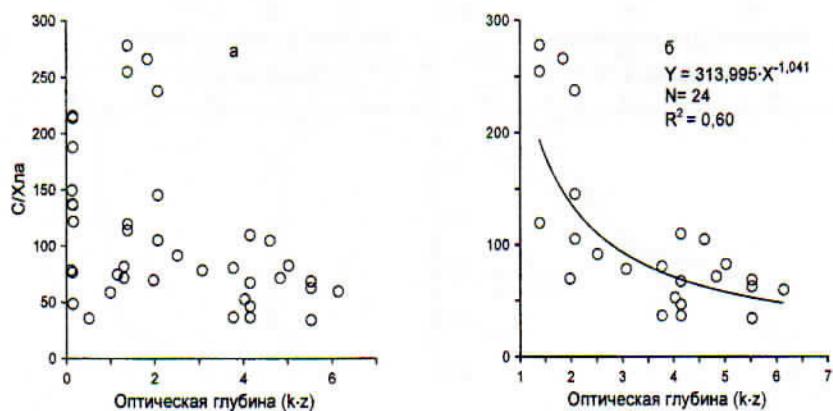


Рис. 2. Зависимость С/Хл *a* от оптической глубины для различных ее диапазонов в западной части Черного моря в апреле 1993 г.

возрастала. Здесь между отношением С/Хл *a* и *k_z* наблюдалась степенная зависимость с коэффициентом детерминации $R^2 = 0,60$. Стандартная ошибка уравнения регрессии составила $SE = \pm 48,58$, а стандартная ошибка для коэффициентов уравнения не превышала 20% при $p < 0,0001$. *F*-критерий был равен 32,76, что в 7,6 раза выше критического значения. Следовательно, полученная связь достоверна и показывает, что вертикальная изменчивость С/Хл *a* на 60% обусловлена изменением световых условий в зоне фотосинтеза. Как видно, отношение С/Хл *a* на каждой оптической глубине значительно варьирует. Это связано, вероятно, как с ошибками определения численности и биомассы водорослей, так и с неоднородным таксономическим составом фитопланктона в пределах зоны фотосинтеза. Что касается температуры, то она снижалась от поверхностного слоя моря (0–1 м) к нижней границе освещенной зоны слабо, не более, чем на 2–3°C. Содержание нитратов и аммония было крайне низким и изменялось от 0 до 0,07 мкМ.

В теплый период года зона фотосинтеза четко разделена сезонным термоклином. Как правило, уже в мае температурная стратификация вод хорошо выражена. В это время толщина ВКС в глубоководной части моря составляла около 7–10 м. Температура воды в этом слое достигала почти 20°C, тогда как на глубине 40 м у основания фотосинтетической зоны понижалась до 8,5°C (рис. 3). Интенсивность суммарной за день ФАР у поверхности моря составляла около 40–45 Э·м⁻²·сутки⁻¹. Суммарное содержание нитратов и аммония было равно около 1 мкМ, а фосфатов – 0,3–0,4 мкМ во всем освещенном слое. От поверхности и до глубины 20 м основную долю биомассы фитопланктона создавал доминирующий вид среди примнезиевых *Emiliania huxleyi* (60–85% от суммарной биомассы). Глубже ее вклад снижался до 10–20%, а основная биомassa фитопланктона была представлена мелкими динофитовыми водорослями рода *Gymnodinium* и крупной диатомовой водорослью *Pseudosolenia calcar-avis*.

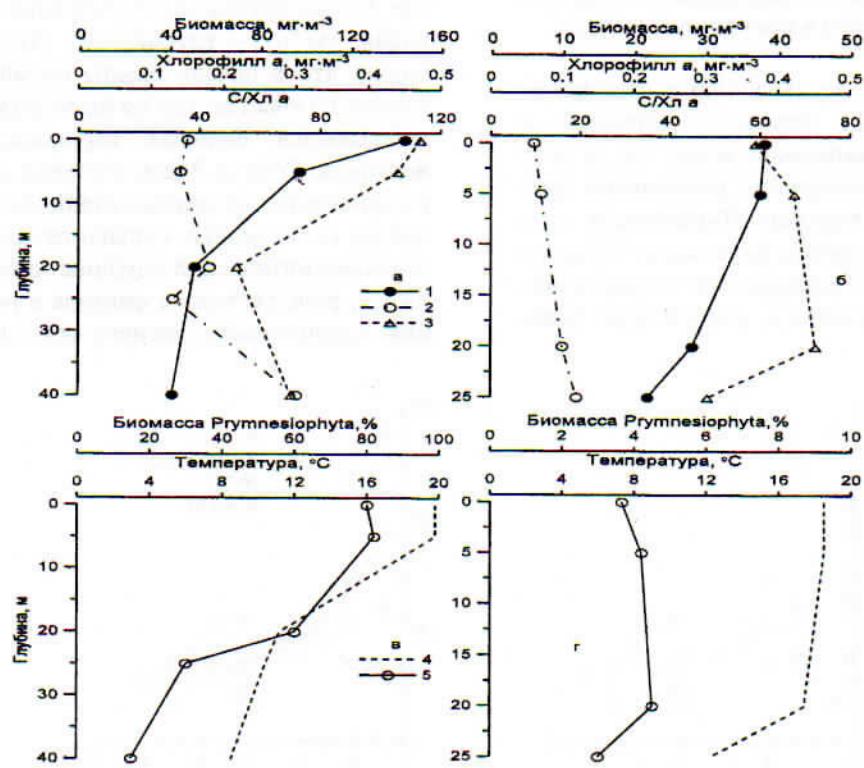


Рис. 3. Вертикальная изменчивость отношения С/Хл *a* (1), хлорофилла *a* (2), биомассы фитопланктона (3), относительной биомассы *Prymnesiophyta* (5) и температуры воды (4) в глубоководном (*a*, *c*) и мелководном (*b*, *d*) районах моря в мае 2013 г.

Под влиянием факторов среды и таксономических особенностей фитопланктона отношение С/Хл *a* изменялось в фотосинтетической зоне. В поверхностном слое вод этот показатель был равен 108. По мере ослабления света с глубиной и адаптации водорослей к разным световым условиям, а также снижения температуры воды в 2,4 раза отношение С/Хл *a* снижалось от поверхности моря к основанию зоны фотосинтеза в 3,5 раза.

На станции, расположенной в мелководном районе северо-западной части моря, во всем освещенном слое по биомассе преобладали мелкие динофитовые и диатомовые водоросли, а доля примнезиевых не превышала 5%. Суммарное содержание нитратов и аммония в зоне фотосинтеза было в диапазоне от 0,7 до 1 мкМ. Температура воды в освещенном слое изменялась от 18,2°C на поверхности моря до 17,9°C на глубине 20 м, а у основания зоны фотосинтеза на глубине 25 м понизилась до 12°C. В результате в слое 0–1 м отношение С/Хл *a* составило 61, а на глубине 25 м, куда проникал 1% света, было лишь в 2 раза ниже.

Летом различия в величине данного отношения в зоне фотосинтеза усиливаются и достигают приблизительно 4–6 раз. На рис. 4 представлено вертикальное распределение биомассы фитопланктона и хлорофилла на двух глубоководных станциях в августе. В результате низкого содержания хлорофилла *a* в клетках водорослей, вегетирующих в верхних слоях моря, максимум суммарного его содержания в фитопланктоне был достигнут на первой станции на глубине 30–40 м. Находясь в нижней части зоны фотосинтеза, он был глубже, чем максимум биомассы водорослей. Поэтому летом в стратифицированных водах Черного моря вертикальное распределение концентрации хлорофилла *a* не всегда отражает распределение биомассы фитопланктона. Это можно объяснить неодинаковым внутриклеточным содержанием хлорофилла в клетках водорослей, находящихся на разных глубинах. В этот период интенсивность света у морской поверхности достигала 50–55 Э·м⁻²·сутки⁻¹. Толщина верхнего квазиоднородного слоя была равна 18–20 м, а температура воды в нем – почти 25°C.

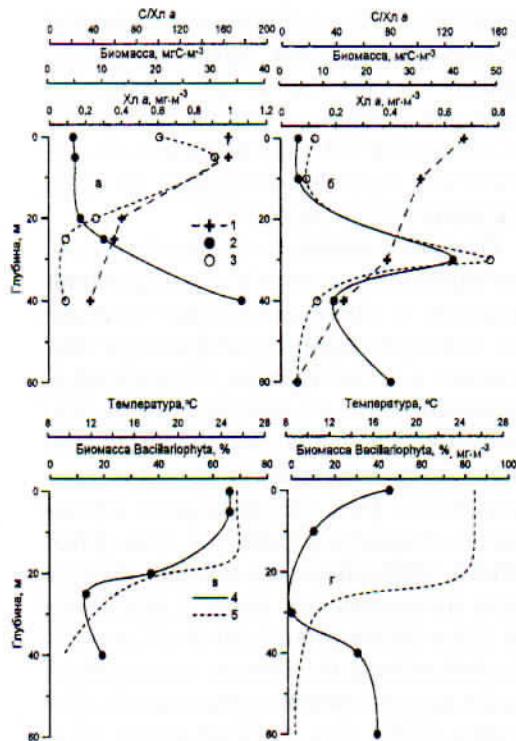


Рис. 4. Вертикальная изменчивость отношения С/Хл *a*, концентрации хлорофилла *a*, суммарной биомассы фитопланктона, относительной биомассы диатомовых водорослей и температуры воды на двух станциях в глубоководных районах западной части Черного моря в августе 2011 г. (1 – С/Хл *a*, 2 – хлорофилл *a*, 3 – биомасса фитопланктона, 4 – биомасса диатомовых водорослей, 5 – температура воды)

У нижней границы освещенной зоны на глубине около 40 м температура воды снизилась в 3 раза. Концентрация нитратов не превышала сотые доли мкМ, а содержание аммония было не выше 0,3 мкМ. На этой станции в слое ВКС по биомассе доминировали диатомовые виды водорослей (*Bacillariophyta*), составлявшие более 60% от суммарной биомассы фитопланктона. С глубиной увеличивалась доля динофитовых и примнезиевых водорослей. Как видно, в поверхностном слое отношение С/Хл *a* было равно 160, а у нижней границы зоны фотосинтеза снизилось приблизительно в 5 раз. На второй станции условия по температуре и биогенным веществам были почти такими же, как и на первой станции. Однако протяженность освещенной зоны возросла до 60 м, а доля диатомовых водорослей в ней не

превышала 45% от суммарной биомассы фитопланктона. Здесь максимумы хлорофилла и биомассы фитопланктона совпадали и наблюдались на глубине 30 м. Отношение С/Хл *a* изменялось от 134 в слое 0–1 м до 20 на глубине 60 м, то есть различия достигли 6 раз.

Осенью в октябре – ноябре в результате снижения интенсивности солнечной радиации, а также вследствие ослабления температурной стратификации вод различия в концентрации хлорофилла *a* и величине С/Хл *a* в поверхностном слое моря и у основания зоны фотосинтеза сократились относительно лета и не превышали 2–3 раза. Минимальная изменчивость отношения С/Хл *a* в зоне фотосинтеза наблюдалась в ноябре. В этот время интенсивность света у поверхности моря составляла $15\text{--}20 \text{ Э}\cdot\text{м}^{-2}\cdot\text{сутки}^{-1}$. На глубоководной станции температура воды в поверхностном слое моря не превышала 16°C , а на глубине около 40 м снизилась до $8,8^\circ\text{C}$ (рис. 5). На мелководной станции во всем освещенном слое температура воды была одинакова

(16°C). Содержание нитратов на обеих станциях составляло 0,2–0,3 мкМ, а аммония 0,3–1,8 мкМ. Основу биомассы фитопланктона создавали динофитовые водоросли и кокколитофориды *E. huxleyi*. Как видно, на глубоководной станции отношение С/Хл *a* изменялось в освещенной зоне от 110 до 46, а на мелководной – от 128 до 110.

Анализ результатов показал, что для всего массива данных, полученных в период с мая по ноябрь, величина отношения С/Хл *a* в пределах освещенной зоны коррелирует с оптической глубиной и температурой воды с достаточно высокими значениями коэффициента корреляции ($r = 0,63\text{--}0,65$). С содержанием азота корреляция была более слабая ($r = -0,39$). Низкий коэффициент корреляции ($r = 0,39$) отмечен также между отношением С/Хл *a* и относительной биомассой динофитовых водорослей, которая была выбрана нами в качестве показателя таксономической структуры черноморского фитопланктона.

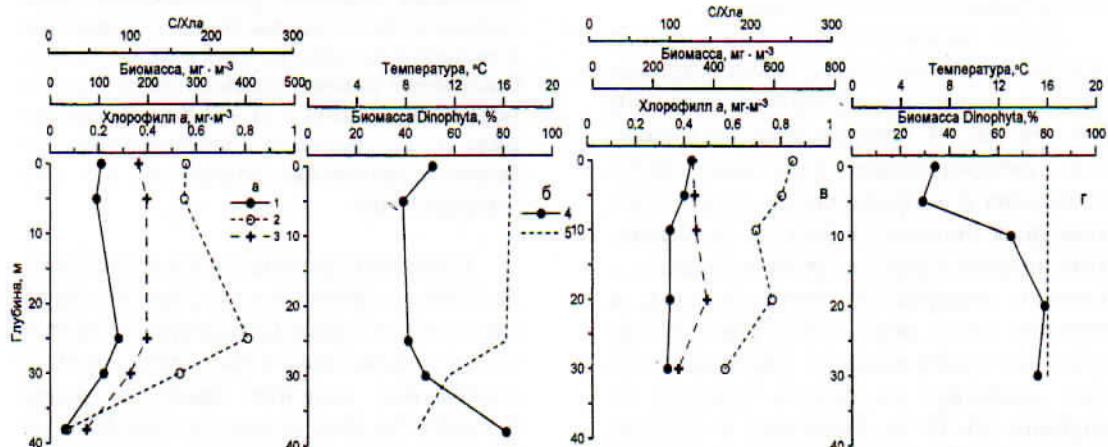


Рис. 5. Вертикальная изменчивость концентрации хлорофилла *a* (1), суммарной биомассы фитопланктона (2), отношения С/Хл *a* (3), относительной биомассы динофитовых водорослей (4) и температуры воды (5) на глубоководной (а, б) и мелководной (в, г) станциях в западной части Черного моря в ноябре 2011 г.

Заключение. Таким образом, характер изменчивости отношения С/Хл *a* в фитопланктоне Черного моря в зоне фотосинтеза четко различается по сезонам. В зимний период в отсутствии температурной стратификации вод отношение С/Хл *a* в пределах зоны фотосинтеза было одинаковым. В весенний период, начиная с апреля, когда отмечено начало формирования сезонного термоклина,

различия между значениями этого показателя в поверхностном слое моря и у основания зоны фотосинтеза составляли в среднем 2,5 раза. В летнее время эти различия возрастали в среднем до 4–6 раз, что связано с увеличением интенсивности солнечной радиации, достигающей поверхности моря, и с усилением температурной стратификации вод. Осенью в результате ослабления темпера-

турной стратификации и усиления перемешивания вод, а также в следствие снижения интенсивности солнечной радиации в 2–4 раза по сравнению с летними значениями снижение отношения С/Хл *a* в зоне фотосинтеза выражено слабее, чем летом и составляло в среднем 2,5 раза. В исследованных стратифицированных водах изменчивость отношения С/Хл *a* в зоне фотосинтеза зависит преимущественно от световых условий и температуры воды в этом слое.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 16-05-00076 ("Альтернативный подход к оценке биомассы и скорости роста фитопланктона в Черном море с использованием спутниковых данных").

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Веденников В.И., Микаэлян А.С. Структурно-функциональные характеристики разных размерных групп фитопланктона Черного моря // Структура и продукционные характеристики фитопланктона Черного моря. М.: Наука. 1989. С. 84–105.
2. Стельмах Л.В., Бабич И.И. Сезонные изменения отношения органического углерода к хлорофиллу "а" в фитопланктоне прибрежных вод Черного моря в районе Севастополя // Океанология. 2003. Т. 43, № 6. С. 875–884.
3. Финенко З.З., Чурилова Т.Я., Ли Р.И. Вертикальное распределение хлорофилла и флуоресценции в Черном море // Морск. экол. журн. 2005. Т. 4, № 1. С. 15–45.
4. Data Base NATO-TU BLACK SEA, 2001. Download datable at: <http://sfp1.ims.metu.edu.tr/ODBMSDB/> (дата обращения: 15.11.2008).
5. Веденников В.И. Первичная продукция и хлорофилл в Черном море в летне-осенний период // Структура и продукционные характеристики фитопланктона Черного моря. М.: Наука. 1989. С. 65–83.
6. Menden-Deuer S., Lessard E.J. Carbon to volume relationships for dinoflagellates, diatoms and other protist plankton // Limnol. Oceanogr. 2000. Vol. 45. P. 569–579.
7. Парсонс Т.Р., Такахashi М., Хагрейв Б.М. Биологическая океанография. М.: Легкая и пищевая промышленность. 1982. С. 89–91.
8. Wang X.J. Regulation of phytoplankton carbon to chlorophyll ratio by light, nutrients and temperature in the equatorial Pacific Ocean: a basin-scale model / X.J. Wang, M. Behrenfeld, R. Borgne, Le. Murtugudde, E. Boss // Biogeosciences Discuss. 2008. Vol. 5. P. 3869–3903.
9. Perez V. Vertical distribution of phytoplankton biomass, production and growth in the Atlantic subtropical gyres / V. Perez, E. Fernandez, E. Marañon, X. A.G. Moran, M.V. Zubkov // Deep-Sea Res. Part I. 2006. Vol. 53. P. 1616–1634.
10. Стельмах Л.В., Иванов А.В., Георгиева Л.В. Первичная продукция и фитопланктон Черного моря в весенний период // Диагноз состояния среды прибрежных и шельфовых зон Черного моря. Севастополь: МГИ НАНУ, 1996. С. 67–74.

VARIABILITY OF ORGANIC CARBON TO CHLOROPHYLL A RATIO IN PHYTOPLANKTON OF THE BLACK SEA IN EUPHOTIC ZONE

L.V. Stelmakh

Institute of marine biological researches RAN, Russian Federation, Sevastopol, Nakhimov av., 2.

Variability of C/Chl *a* ratio in phytoplankton of the Black Sea in euphotic zone during all seasons of year is presented. In the winter period this ratio was equal in euphotic zone (on average 42 ± 8). From April to November the value of C/Chl *a* decreased from the surface to the bottom border of euphotic zone. This ratio in the surface was on average 2,5 times higher than at 1 % of the light depth in spring and autumn and on average 4,5 times in summer. In the period May – November variability of C/Chl *a* in euphotic zone was regulated mainly two parameters: optical depth ($k \cdot z$) and temperature of water.

Key words: phytoplankton, Black Sea, euphotic zone, carbon to chlorophyll *a* ratio.