



УДК [581.132.1+591.148:574.52](262.5)

З. З. Финенко¹, докт. биол. наук, зав. отделом, **И. В. Ковалёва**¹, вед. инж.,
Т. Я. Чурилова¹, канд. биол. наук, ст. н. с., **В. В. Суслин**², канд. физ.-мат. наук, ст. н. с.

¹Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского Национальной академии наук Украины,
Севастополь, Украина

²Морской гидрофизический институт Национальной академии наук Украины, Севастополь, Украина

ЭФФЕКТИВНОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА ФИТОПЛАНКТОНА В ЧЁРНОМ МОРЕ

По спутниковым измерениям концентрации хлорофилла в поверхностном слое, температуре, солнечной радиации и модельным расчётам определена внутри- и межгодовая динамика первичной продукции и хлорофилла под единицей поверхности эвфотической зоны в неритических и пелагических районах Чёрного моря в 1998 – 2001 гг. В глубоководных районах сезонные изменения концентрации хлорофилла имеют U-образную форму и не совпадают с ходом первичной продукции, в северо-западной части они взаимосвязаны. Сезонная динамика индекса продуктивности фитопланктона (ИП), т.е. отношения интегральной по глубине суточной первичной продукции к концентрации хлорофилла, имеет куполообразную форму с максимумом в летний период. Во всех районах моря между величинами ИП и солнечной радиацией, падающей на поверхность моря, наблюдается линейная зависимость. Эффективность фотосинтеза (ψ) в среднем равна 0.45 ± 0.09 мгС мгХл⁻¹ (моль квантов м⁻²)⁻¹. Изменение эффективности фотосинтеза в зависимости от энергии солнечной радиации, рассчитанное на поглощённый и падающий свет, имеет одинаковый характер. Световые условия и минеральное питание фитопланктона - основные факторы, определяющие динамику эффективности фотосинтеза.

Ключевые слова: первичная продукция, хлорофилл *a*, эффективность фотосинтеза, фитопланктон, Чёрное море

Эффективность фотосинтеза автотрофных организмов относится к фундаментальным физиологическим показателям и характеризует их способность ассимилировать световую энергию. Поглощение света водорослями зависит от их пигментного состава, спектрального состава света и световых условий в море. Для оценки эффективности использования энергии солнечной радиации фитопланктоном в процессе фотосинтеза предложен ряд показателей, которые можно условно разделить на две группы. В первую входят показатели, рассчитанные на падающий свет, во вторую – на свет, поглощённый водорослями. Для расчётов используются либо абсолютная скорость фотосинтеза, выраженная в единицах углерода (СО₂), или энергетических единицах, либо нормированная - на хлорофилл *a*, клетку, био-

массу водорослей. Эффективность фотосинтеза обычно рассчитывается на энергию физиологически активной части спектра (400 – 700 нм), которая составляет около 45 % от общей солнечной радиации.

Наиболее важными показателями эффективности фотосинтеза являются начальный наклон кривой фотосинтез – свет и квантовый выход фотосинтеза. Минимальный квантовый расход равен 8 квантам поглощённого света на одну молекулу фиксированного СО₂. Начальный наклон кривой фотосинтез – свет (α^B), нормированный на хлорофилл *a*, равен произведению квантового выхода (ϕ) на количество поглощённого водорослями света (a_{ph}). При оптимальных условиях фотосинтеза, когда спектральный состав света, температура и кон-

центрация питательных веществ оптимальны, максимальный квантовый выход составляет 0.125 молей выделенного кислорода на моль поглощённых квантов [1], а максимальная эффективность фотосинтеза, рассчитанная на падающий свет, равна $0.07 \text{ мгС мг Хл а}^{-1}\text{ч}^{-1}$ ($\text{мкмоль квантов м}^{-2} \text{ с}^{-1}$)⁻¹ [24]. При низких уровнях освещённости, которые наблюдаются у нижней границы эвфотического слоя, оба показателя могут приближаться к максимальным значениям [8, 19]. Величины ϕ_{max} и α^B для фитопланктона, обитающего в поверхностном слое, значительно ниже по сравнению с их верхним пределом [6, 8]. Более низкий квантовый выход для естественных популяций фитопланктона обусловлен поглощением части света нефотосинтетическими пигментами, содержание которых в водорослях увеличивается при высокой облучённости, фотодыханием, которое может происходить при измерениях квантового выхода, слабой обеспеченностью фитопланктона биогенными веществами. Анализ варибельности величин α^B и ϕ_{max} морского фитопланктона показывает, что они изменяются в широких пределах и зависят от климатологических факторов, региональных условий и видового состава фитопланктонного сообщества [6, 17, 25].

В то же время эффективность фотосинтеза, рассчитанная на единицу площади моря, варьирует в более узких пределах [14, 22]. Между отношением первичной продукции в эвфотическом слое, нормированной на количество хлорофилла «а» в этом слое, и интенсивностью солнечной радиации, падающей на поверхность моря, наблюдается линейная зависимость, угол наклона которой различается в довольно узких пределах. Однако линия регрессии часто не проходит через начало координат, принимая положительное значение при нулевой освещённости. Возможно, это связано с ошибкой определения первичной продукции в эвфотическом слое при низкой облучённости, либо с тем, что зависимость между отношением продукция / хлорофилл и светом не является линейной [22]. Принимая во внимание осо-

бенности изменения эффективности фотосинтеза можно предположить, что она варьирует не только с изменением условий облучённости, но и зависит от обеспеченности фитопланктона биогенными элементами, которая меняется в течение года.

Цель работы – определить эффективность фотосинтеза черноморского фитопланктона, выявить количественные закономерности ее пространственной, внутри- и межгодовой изменчивости. Для решения этой задачи использованы спутниковые данные и модельные расчёты.

Материал и методы. Суточная первичная продукция рассчитана для 8 районов, расположенных в глубоководной части моря и прибрежной – на восточном и западном шельфе, а также в районах, подверженных влиянию рек, Керченского и Босфорского проливов (рис. 1).

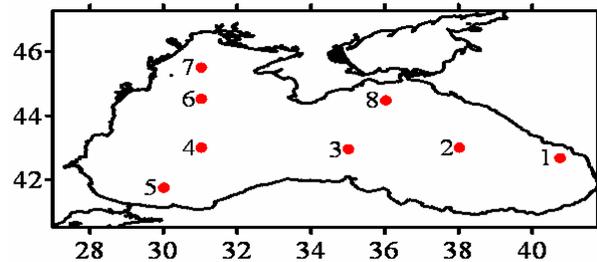


Рис. 1 Схема расположения районов с измерениями эффективности фотосинтеза фитопланктона под единицей поверхности моря

Fig. 1 Schema of provinces with measurements of integral photosynthesis efficiency under unity of the sea surface square (in water column)

Районы выбраны с таким расчётом, чтобы можно было провести сравнительный анализ динамики первичной продукции и эффективности фотосинтеза в различных экосистемах моря.

Спутниковые (SeaWiFS) измерения температуры и концентрации хлорофилла в поверхностном слое, энергии солнечной радиации, падающей на поверхность моря, и коэффициента ослабления света водой в спектральном канале 490 нм использованы для определения первичной продукции с 1998 по 2001 гг.

Концентрация хлорофилла в поверхностном слое, равным одной оптической глубине, определена по стандартным продуктам второго уровня: nL_w в спектральных каналах 490, 510 и 555 нм с пространственным разрешением 4 км x 4 км в надире. По этим данным рассчитаны индексы, которые затем усреднялись на пространственной сетке 0.025° по широте и 0.035° по долготе за двухнедельный период. Результаты статистической обработки данных показали, что основные потери спутниковой информации связаны с облачностью: зимой она составляет 75 – 79 %, весной – 61 – 65 %, летом – 40 – 47 % и осенью – 62 – 63 %. В летний период средние значения концентрации хлорофилла за двухнедельный период рассчитаны по 80 – 100 измерениям, осенью – 50 – 60, зимой и весной – 25 – 50.

Для расчёта суточной первичной продукции под единицей поверхности моря использована модель Платта с соавторами [21], требующая оценок непрерывного вертикального распределения подводной освещённости, скорости фотосинтеза и ввода спутниковых измерений концентрации хлорофилла в поверхностном слое, диффузного ослабления света водой и падающей солнечной радиации. Для вычислений необходима также информация о вертикальном распределении концентрации хлорофилла и двух фотосинтетических параметров: α^B - мгС мгХла⁻¹ ч⁻¹ (мк моль квантов м⁻² с⁻¹)⁻¹ и P_m^B - мгС мгХла⁻¹ ч⁻¹. Данные о внутригодовой и пространственной изменчивости фотосинтетических параметров фитопланктона в Чёрном море определены нами ранее и использованы для создания регионального алгоритма расчёта первичной продукции по спутниковым измерениям [6, 7, 8].

В оптическом блоке модели описывает связь коэффициентов диффузного ослабления света на двух длинах волн и в видимой части спектра. В глубоководных районах Чёрного моря минимальное ослабление облучённости располагается в длинноволновой части спектра – 525 нм [5]. Для определения ослабления потока солнечной энергии с глубиной на этой

длине света использованы данные о спектральном ослаблении света и существующей корреляции между коэффициентами ослабления K_z в диапазоне длин волн 490 и 525 нм:

$$K_z(525) = 0.655 \cdot K_z(490) + 0.03$$

По ослаблению света при $\lambda = 525$ нм рассчитаны изменения суммарной облучённости в диапазоне фотосинтетически активной радиации (400-700 нм) с глубиной по формуле Ерлова [3], модифицированной для Чёрного моря по результатам измерений спектрального распределения облучённости на различных глубинах [5]. Значения облучённости на некоторой глубине z , отнесённые к подповерхностным значениям ($E_w(0)$), рассчитаны как:

$$E_{\text{омн},z}(525) = \frac{E_{w,z}(525)}{E_{w,0}(525)} = 0.94 \cdot \exp(-K_z(525) \cdot z)$$

$$\frac{E_w(z)}{E_w(0)} = E_{\text{омн},z}(525) \cdot \left(0.16 + \frac{5.46}{z + 6.5}\right)$$

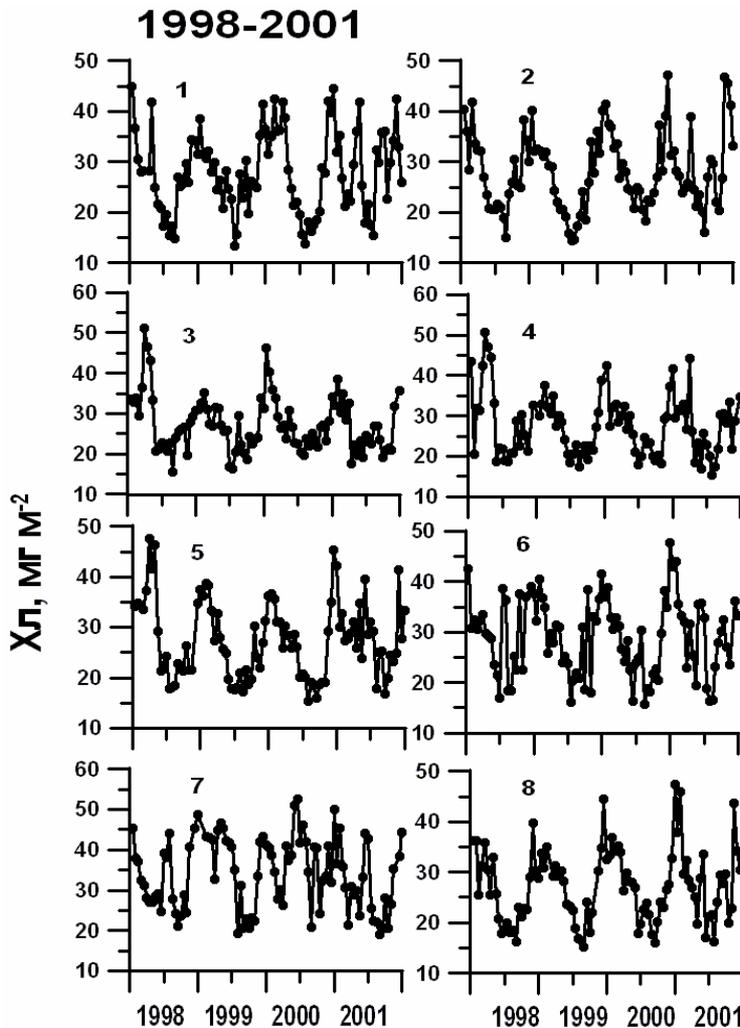
Фотосинтетический блок модели описывает изменение скорости фотосинтеза фитопланктона с глубиной. Для расчёта использовано гиперболическое уравнение, учитывающее ослабления света (k_z), падающего на поверхность (E_0), вертикальное распределение концентрации хлорофилла ($X_l(z)$) и значения фотосинтетических параметров (α^B и P_m^B) на глубине (z).

$$P(z) = X_l(z) \cdot P_{\text{max}}^B \left(1 - \exp[-\alpha^B (E_0 \cdot \exp(-k_z \cdot z)) / P_{\text{max}}^B]\right)$$

Численные значения параметров для функции распределения хлорофилла и фотосинтетических параметров взяты из работ [6, 7, 8]. Эффективность фотосинтеза (ψ) рассчитана как отношение между суточной первичной продукцией (P_{tot}) и концентрацией хлорофилла в эвфотическом слое ($X_{l_{\text{tot}}}$), нормированное на фотосинтетически активную солнечную радиацию (E_0): $\psi = P_{\text{tot}} / (X_{l_{\text{tot}}} \cdot E_0)$. Квантовый выход фотосинтеза под единицей поверхности моря определен как отношение первичной

продукции, выраженной в молях органического углерода, к свету, поглощённому фитопланктоном. Количество квантов, поглощённых водорослями, рассчитано по концентрации хлорофилла *a* [9].

Результаты. Сезонные изменения интегральной по глубине концентрации хлорофилла *a* и суточной первичной продукции в различных районах моря показаны на рис. 2 – 3.



В глубоководной части моря (районы 2 – 5) кривая сезонных изменений концентрации хлорофилла в поверхностном слое имеет U-образную форму с максимумом в холодный период и минимумом в тёплые месяцы. Максимальные значения (40 – 55 мг м⁻²), наблюдаются в феврале-марте, минимальные (15 – 25 мг м⁻²) – в июле – августе. В сентябре начинается постепенный рост концентрации хлорофилла, который плавно переходит в зимний максимум. Такой тип изменения содержания хлорофилла повторяется от года к году, хотя он характерен больше для субтропиков, чем умеренных широт.

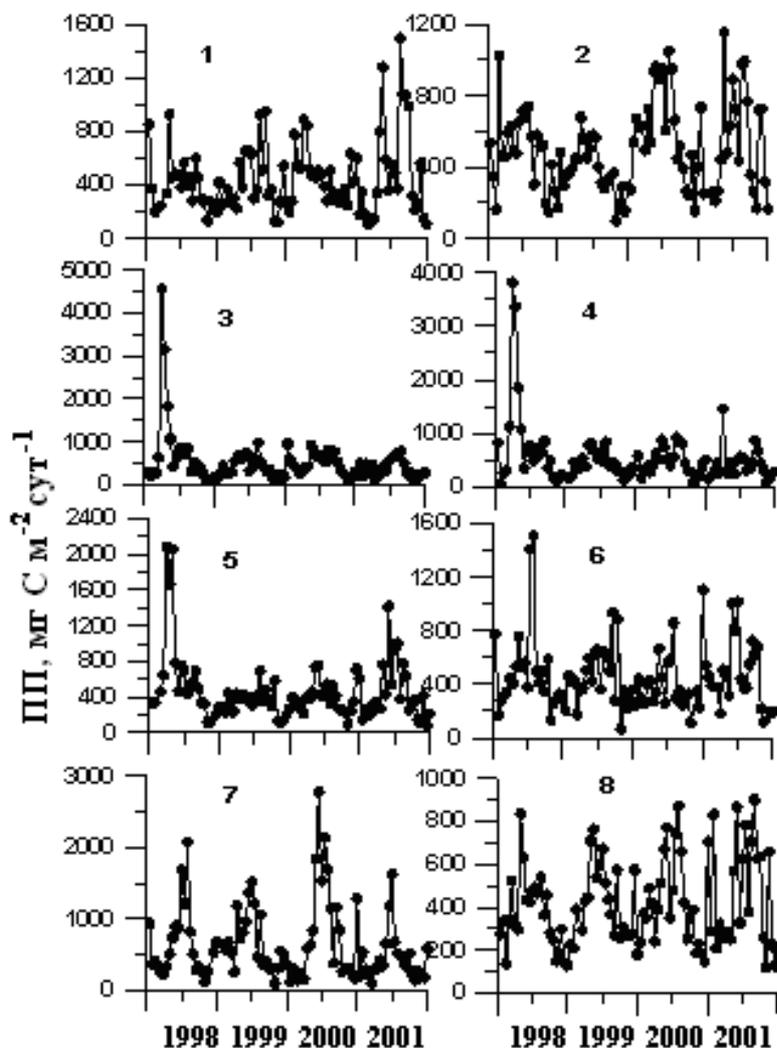
Рис. 2 Динамика внутри- и межгодовых изменений интегральной концентрации хлорофилла в эвфотической зоне в глубоководных и прибрежных районах моря в 1998 – 2001 гг.

Fig. 2 Dynamics of within-year and inter-annual variability of integrated chlorophyll concentration within the euphotic zone in offshore and shore waters of the Black Sea in 1998 – 2001

Напротив, в мелководной северо-западной части моря (район 7) максимумы концентрации хлорофилла наблюдаются как в зимний, так и в летний периоды. Первый отражает зимне-весеннее развитие фитопланктона, и концентрация хлорофилла в это время обычно выше, чем в летний период. Однако в 2000 г. мощное развитие фитопланктона наблюдалось летом, и оно было более сильным и продолжительным, по сравнению с другими

сезонами. Как видно, интегральное количество хлорофилла в зоне фотосинтеза в глубоководной и северо-западной части моря примерно одинаково. Это связано с изменением глубины эвфотического слоя, которая уменьшается с ростом концентрации хлорофилла в планктоне.

В отличие от концентрации хлорофилла, сезонный ход первичной продукции в столбе воды имеет преимущественно двух-, реже трёхвершинный характер (рис. 3).



В глубоководных районах регистрируются два периода с высокими значениями продукции – весенний (март – апрель) и летне-осенний. В годы с высокой концентрацией хлорофилла в весенний период максимум продукции по амплитуде в несколько раз выше, чем летом. В годы с относительно низкой концентрацией хлорофилла максимум сдвигается на поздневесенние месяцы и по величине сравним с летним пиком. В сентябре – октябре величины продукции в основном сравнимы с летними значениями, или несколько выше.

Рис. 3 Динамика внутри- и межгодовых изменений первичной продукции в глубоководных и прибрежных районах моря в 1998 – 2001 гг.

Fig. 3 Dynamics of within-year and interannual variability of primary production in offshore and shore waters of the Black Sea in 1998 – 2001

Из данных, приведённых на рис. 2 – 3, видно, что динамика концентрации хлорофилла и первичной продукции в глубоководных районах моря не совпадает. В то же время в северо-западной части моря изменение концентрации хлорофилла и первичной продукции примерно одинаковы. Основной максимум наблюдается в мае – июне, по амплитуде и продолжительности он больше, чем в глубоководных районах моря.

Отношение $P_{\text{tot}} / X_{\text{Ltot}}$ может служить показателем индекса продуктивности фитопланктона (ИП). Низкие величины ИП характерны для ранней зимы (рис. 4), однако в холодные зимы, когда концентрация хлорофилла увеличивается до 50 mg m^{-2} , величины ИП до-

стигают максимальных значений – $80 - 90 \text{ mg C mg Xl a}^{-1} \text{ сутки}^{-1}$. В годы с относительно тёплой зимой и менее интенсивным развитием фитопланктона изменение величин индекса продуктивности имеет куполообразную форму с максимумом $30 - 40 \text{ mg C mg Xl a}^{-1} \text{ сутки}^{-1}$ в летний период. Как видно, значения индекса продуктивности на большей части акватории моря примерно одинаковы, а их динамика близка к изменениям температуры и энергии солнечной радиации.

Во всех районах моря между величинами индекса продуктивности и количеством солнечной энергии, падающей на поверхность моря, наблюдается линейная зависимость (рис. 5).

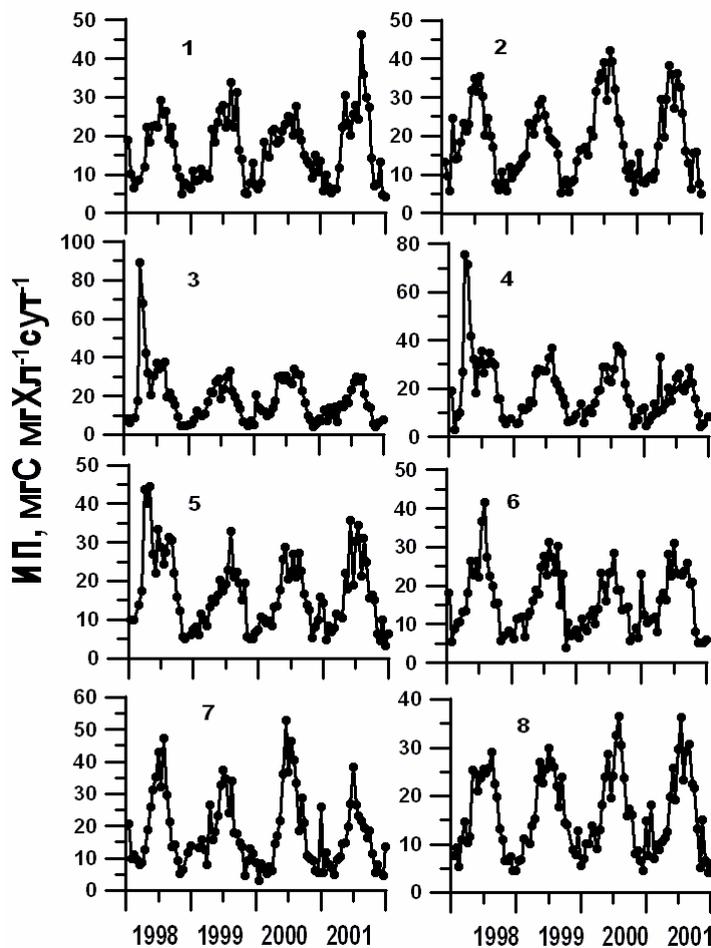


Рис. 4 Динамика внутри- и межгодовых изменений индекса продуктивности фитопланктона в 1998–2001г

Fig. 4 Dynamics of within-year and interannual variability of index of phytoplankton productivity in 1998 – 2001

Несмотря на значительный разброс точек в отдельных районах, коэффициент детерминации между ИП и интенсивностью солнечной радиации сравнительно высок и находится в пределах 0.60 – 0.87, т.е. в 60 – 87 % случаев изменение значений ИП определяется E_0 . В районе 7 получены минимальные значения коэффициента корреляции (рис. 5). Они связаны с интенсивным развитием фитопланктона в летний период, которое обусловлено не только светом, но и поступлением биогенных веществ со стоком рек.

Для оценки совместного действия двух факторов и роли каждого из них в изменение величин ИП использован метод множественной линейной регрессии. Совместное действие температуры и света повысило коэффициент детерминации с 0.6 до 0.7, для остальных районов он оставался практически неизменным. В целом, совместное действие двух факторов учитывает 70 – 90 % общей изменчивости ИП в течение 1998 – 2001 гг. Угол наклона прямой варьирует от 0.32 до 0.55, составляя в среднем 0.45 ± 0.09 мгС мгХл⁻¹ м² моль квантов⁻¹. При нулевой освещённости величины ИП для всех станций были положительными, варьируя от 1.1 до 5.5 мгС мг Хл⁻¹ сутки⁻¹, в среднем 2.5 ± 1.0 мгС мг Хл⁻¹ сутки⁻¹, что составляет 6 – 8 % от максимальных и до 50 % от минимальных значений ИП (рис. 5). С уменьшением солнечной радиации от 20 до 8 моль квантов м⁻² сут⁻¹

интегральная эффективность фотосинтеза в столбе воды увеличивается до 1.0 – 1.6 мгС мг Хл⁻¹ м² моль квантов⁻¹.

Для эвфотической зоны квантовый выход фотосинтеза в течение года различается от 0.007 до 0.05 моль С (моль квантов)⁻¹. Для зимы он в среднем составил 0.032 ± 0.01 , весны – 0.034 ± 0.02 , лета и осени – 0.013 ± 0.006 моль С (моль квантов)⁻¹. Изменение эффективности фотосинтеза в зависимости от количества солнечной радиации, рассчитанное на поглощённый (рис. 6) и падающий свет (рис. 5), имеют одинаковый характер, увеличиваясь с понижением интенсивности света.

Таким образом, результаты анализа показывают, что в Чёрном море значения эффективности фотосинтеза фитопланктона в зоне фотосинтеза в течение большей части года изменяются слабо.

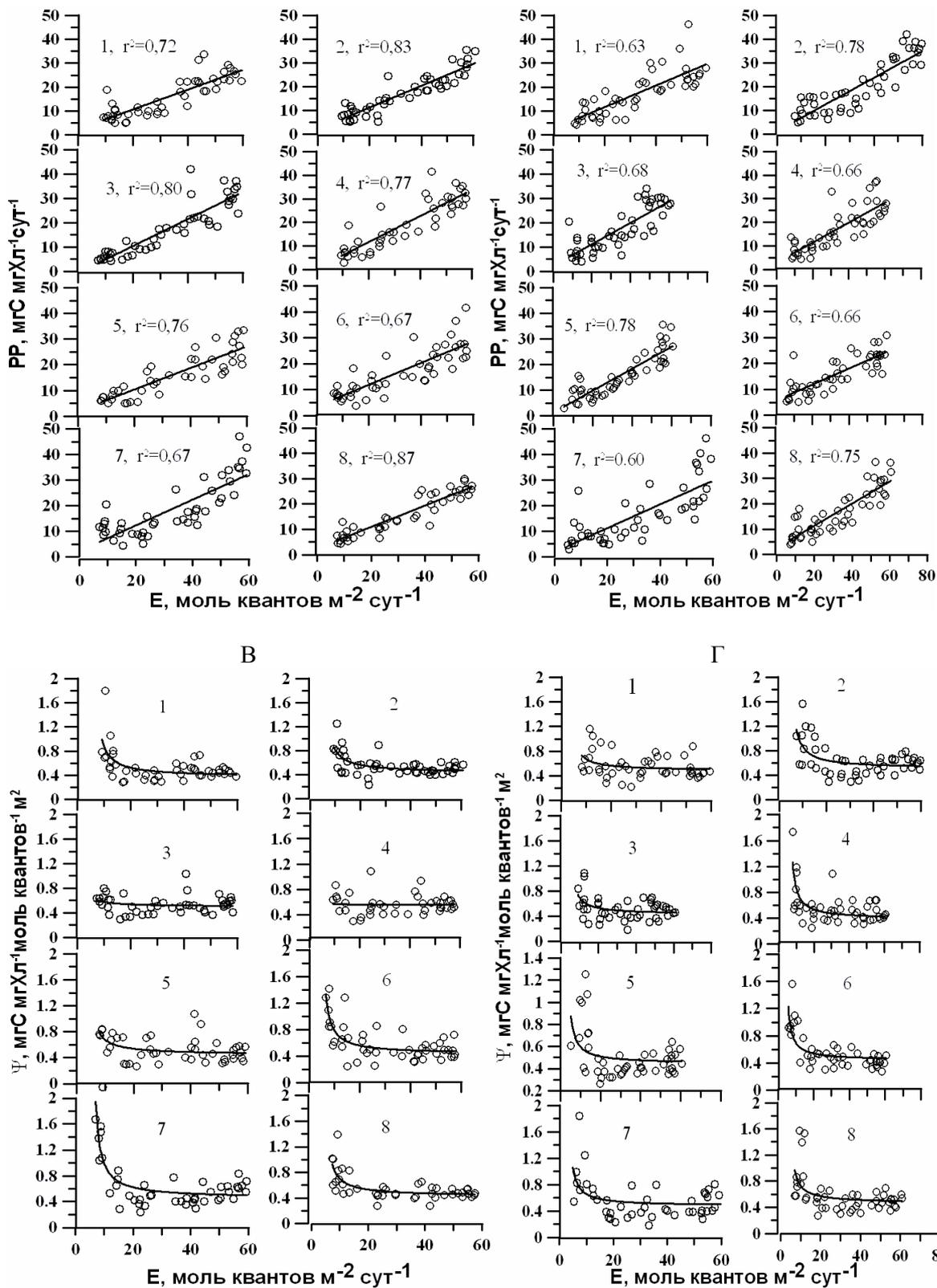


Рис. 5 Зависимость индекса продуктивности (А, Б) и эффективности фотосинтеза (Б, Г) от солнечной радиации: А - 1998 – 1999; Б – 2000 – 2001; В – 1998 -1999; Г - 2000 – 2001

Fig. 5 Dependence of productivity index (А, Б) and photosynthesis efficiency (Б, Г) on solar irradiance: А - 1998 – 1999; Б – 2000 – 2001; В – 1998 -1999; Г - 2000 – 2001

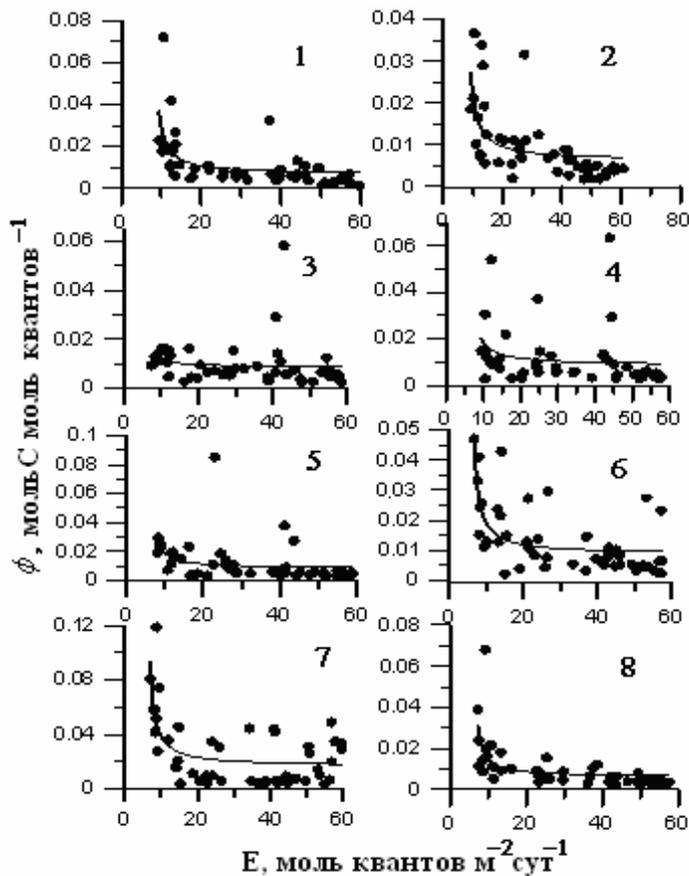


Рис. 6. Зависимость интегрального квантового выхода фотосинтеза фитопланктона в эвфотическом слое от солнечной радиации

Fig. 6 Dependence of integrated quantum yield of phytoplankton photosynthesis within euphotic zone on solar irradiance

Однако в периоды с низкой облучённостью фитопланктонное сообщество способно к более эффективному использованию солнечной энергии в процессе фотосинтеза. Форма кривых зависимости эффективности фотосинтеза от энергии солнечной радиации, приведенная на рис. 5 и 6, позволяет думать, что в холодный период года она определяется не только светом, но и условиями минерального питания.

Обсуждение. Теоретические расчёты, выполненные для гипотетического сообщества фитопланктона, показывают, что между суточной первичной продукцией под единицей поверхности, нормированной на концентрацию хлорофилла a в эвфотическом слое, и энергией солнечной радиации, падающей на поверхность моря в течение суток, наблюдается нелинейная зависимость [4, 22]. Если мы выберем линейный характер зависимости, то угол наклона регрессии будет изменяться от уровня солнечной радиации. Опыт использования линейной зависимости показывает, что она не проходит через начало координат, а пересекается с осью ординат при некотором положительном значении, которое увеличивается с ростом максимальной скорости фотосинтеза [22]. В природных условиях не всегда возможно количественно описать изменение индекса продуктивности от света, так как мы не можем регулировать интенсивность солнечной радиации, падающей на поверхность моря.

Поэтому многие авторы используют линейную зависимость между ИП и солнечной радиацией, угол наклона которой отражает способность фитопланктонного сообщества утилизировать свет под единицей поверхности моря [12, 18, 20]. Индекс продуктивности, измеренный при низких и высоких значениях солнечной радиации, отражает физиологические свойства фитопланктона при световом ограничении и насыщении светом.

В разных районах Мирового океана значение коэффициента ψ изменяется в узких пределах (0.29 – 0.52) и в среднем составляет $0.4 \text{ гС гХл}^{-1} \text{ м}^{-2} \text{ моль квантов}^{-1}$ [22]. На основании собственных и литературных данных П. Фальковский и Д. Равен нашли, что значения ψ увеличиваются с уменьшением количества солнечной энергии, падающей на поверхность моря, и они меньше в водах с низкой концентрацией биогенных веществ [13]. При слабой облучённости, значения ψ повышаются до 1.0

– 1.5, при высокой уменьшаются до 0.1 – 0.4 гС гХл⁻¹ м⁻² моль квантов⁻¹. Исследования, выполненные в субарктической, северо-западной части Тихого океана (41 – 45 с. ш.), показали аналогичную форму зависимости [26]. Максимальные значения – 0.75 – 0.96 гС гХл⁻¹ м⁻² моль квантов⁻¹ - получены весной и летом, минимальные – осенью и зимой (0.33 – 0.54). В субтропических и тропических районах Северной и Южной Атлантики средние значения ψ составили 0.40 и 0.49 гС гХл⁻¹ м⁻² моль квантов⁻¹ соответственно [2]. Анализ временных серий первичной продукции и концентрации хлорофилла *a* в зоне фотосинтеза, полученных в прибрежных и глубоководных экосистемах от 31⁰ до 74.5⁰ с. ш., а также в двух пресноводных экосистемах, показал, что показатель ψ варьирует в более широких пределах, чем регистрировалось ранее, - от 0.1 до 0.6 гС гХл⁻¹ м⁻² моль квантов⁻¹ [14]. Минимальные значения получены в поздневесенний период в северо-западной части Атлантического океана, когда в верхнем перемешанном слое скорость фотосинтеза фитопланктонного сообщества ограничена питательными элементами. В прибрежной экосистеме, подверженной влиянию стока реки, зарегистрированы максимальные значения показателя ψ . Используя итерационный анализ, авторы показали, что эффективность фотосинтеза равна $3.88 \alpha^B$, а ИП при нулевой освещённости равен $1.26 P_m^B$, где α^B - мгС мгХла⁻¹ ч⁻¹ (Вт м⁻²)⁻¹, P_m^B - мгС мгХла⁻¹ ч⁻¹, ИП - гС гХла⁻¹ сут⁻¹. Как видно, интегральная эффективность фотосинтеза является функцией фотосинтетических параметров кривой фотосинтез – свет. Следовательно, повышение ψ при низкой облучённости связано с увеличением α^B . Можно предположить несколько версий, объясняющих повышение эффективности фотосинтеза фитопланктона: первая – свет поглощается и ассимилируется водорослями более эффективно при низкой облучённости; вторая – при низкой облучённости, которая характерна в основном для зимнего периода, фитопланктон лучше обеспечен питательными элементами, чем в летний период; третья – в

периоды низкой облучённости доминируют водоросли с относительно высокой скоростью роста.

Результаты исследований, проведённые со многими видами водорослей при оптимальных условиях минерального питания показывают, что наблюдаются два типа ответов на изменение плотности светового потока [11, 15]. Первый тип характерен для эукариотных микроводорослей, когда значение α^B у культур, адаптированных к высокой и низкой интенсивности света, практически не изменяется, в то время как P_m^B уменьшается. Вторым типом наблюдается у прокариот, когда величины α^B и P_m^B выше у водорослей, адаптированных к высокой плотности светового потока, а световое насыщение фотосинтеза остаётся постоянным. В зимний период в Чёрном море доминируют диатомовые, поэтому нет оснований полагать, что эффективность фотосинтеза фитопланктонного сообщества будет повышаться с уменьшением облучённости. Повышение эффективности фотосинтеза при низкой облучённости частично связано с тем, что интегрированная по глубине первичная продукция в области светового насыщения является функцией солнечной радиации, и напротив, в области светового ограничения она существенно не зависит от E_0 . При низкой облучённости относительный вклад первичной продукции из светолIMITированной области эвфотической зоны в интегральную продукцию повышается и слабо зависит от снижения солнечной радиации. В результате эффективность фотосинтеза растёт с уменьшением облучённости.

Детальное изучение влияния условий минерального питания на эффективность фотосинтеза отдельных видов водорослей показало, что при ограничении скорости роста водорослей минеральными соединениями азота у *Thalassiosira pseudonana* и *Pavlova lutheri* значения α^B снижались в 2 раза по сравнению с оптимальными условиями минерального питания, у *Phaeodactylum tricorutum* они оставались постоянными, а у *Isochrysis galbana*

увеличивались в два раза [15]. В то же время между видами эти параметры различались до 5 раз при одинаковых условиях лимитирования скорости роста водорослей.

У фитопланктонного сообщества значения α^B повышаются с увеличением в среде концентрации нитратов до 2 мкМ [6]. Хотя разброс измерений, полученных в разных районах Мирового океана, велик, форма связи между величиной α^B и концентрацией нитратов для океанического и черноморского фитопланктона одинакова. Различия между минимальными и максимальными значениями α^B , связанными с концентрацией нитратов, достигают 3 - 4 раз. Диапазон изменений P_m^B в зависимости от условий минерального питания значительно выше, чем эффективности фотосинтеза. При низкой скорости роста ($\mu/\mu_m < 0.2$) значения P_m^B меньше 1 гС гХл⁻¹ ч⁻¹, а при оптимальном снабжении питательными веществами они увеличиваются до 6 - 8 гС гХл⁻¹ ч⁻¹.

Квантовый выход фотосинтеза у отдельных видов водорослей и фитопланктонного сообщества с ростом их обеспеченности питательными веществами повышается [6, 7, 15]. В то же время эффективность фотосинтеза (α^B) равна произведению максимального квантового выхода (ϕ_m) на количество поглощённого фитопланктоном света, нормированное на единицу хлорофилла (a_{ph}^*). Таким образом, есть веские основания считать, что среди факторов, влияющих на эффективность фотосинтеза, важная роль принадлежит степени обеспеченности фитопланктона минеральным питанием.

При субоптимальной плотности светового потока (E) и сбалансированном росте водорослей наблюдается взаимосвязь между изменением относительного содержания хлорофилла a в водорослях ($Xл:C$), эффективностью фотосинтеза (α^B) и удельной скоростью роста (μ) [10, 16].

$$Xл:C = Xл:C_{мин} + \mu / E \alpha^B$$

Отсюда

$$\alpha^B = \mu / E (Xл:C - Xл:C_{мин})$$

Как видно, эффективность фотосинтеза (α^B) при сбалансированном росте фитопланктона связана с удельной скоростью роста водорослей и внутриклеточным содержанием хлорофилла a . Содержание хлорофилла относительно органического углерода клетки слабо меняется с изменением объёма клеток, в то время как удельная скорость роста зависит от размера клеток. Поэтому можно предположить, что эффективность фотосинтеза будет повышаться с уменьшением размера клеток. При несбалансированном росте, связанном с резким увеличением концентрации питательных веществ в среде, скорость фотосинтеза повышается быстрее, чем отношение $Xл:C$ [11]. В зимне-весенний период поступление биогенных веществ в верхний слой Чёрного моря часто имеет прерывистый характер и в это время эффективность фотосинтеза заметно повышается. Если биогенные вещества поступают в зону фотосинтеза непрерывно, то эффективность фотосинтеза в большей степени будет зависеть от размерного состава фитопланктона, чем от концентрации биогенных веществ.

В упрощённой форме суточная первичная продукция (P_{tot}) может быть определена как:

$$P_{tot} = \psi Xл_{tot} E_0$$

Это выражение предполагает, что фотоадаптационное состояние фитопланктона в столбе воды постоянно, а интегральная продукция линейно зависит от солнечной радиации. Такие условия выполняются для всех сезонов, кроме зимнего, когда наблюдается 2 – 4-кратное увеличение значений ψ , по сравнению с летним периодом. Два фактора среды ответственны за рост параметра ψ : недостаток света и относительно высокая обеспеченность фитопланктона биогенными элементами. В период глубокой зимней конвекции, когда сезонный температурный градиент полностью разруша-

ется, создаются благоприятные условия для поступления биогенных веществ из более глубоких слоев в поверхностные. Очевидно, высокие значения ψ в зимне-весенний период, по сравнению с летним периодом, связаны с достаточно хорошими условиями минерального питания фитопланктона, а не с уровнем освещенности. Из приведённых данных видно, что отклонения отдельных значений от зависимости, связывающей индекс продуктивности и эффективности фотосинтеза от света, бывают значительными, но встречаются сравнительно редко (рис. 5В, районы 3, 4, 5).

Заключение. Впервые для Чёрного моря установлены временные и региональные изменения интегральной эффективности фотосинтеза и выявлены особенности изменчивости в зависимости от факторов, регулирующих её вариабельность. Полученные значения ψ отражают изменение физиологических свойств черноморского фитопланктона и находятся в пределах, характерных для других морей и океанов. Световые условия и минеральное питание фитопланктона - основные факторы, определяющие динамику эффективности фотосинтеза.

1. Берри Д. А., Даунтон У. Д. Зависимость фотосинтеза от факторов окружающей среды. /Фотосинтез. - Ред. Говинджи. - Москва: «Мир», 1987. - 2. - С. 273 - 364.
2. Ведерников В. И., Гагарин В. И., Демидов А. Б., Буренков В. И., Стунжас П. А. Распределение первичной продукции и хлорофилла в субтропических и тропических водах Атлантического океана осенью 2002 // Океанология. - 2007. - 47, №3. - С. 418 - 431.
3. Ерлов Н.Г. Оптика моря. - Л.: Гидрометиздат, 1980. - 248 с.
4. Ковалева И. В. Связь первичной продукции с интенсивностью солнечной радиации // Экология моря. - 2006. - Вып. 72. - С. 77 - 86.
5. Левин И. М., Николаев В. П. Об оценке вертикального ослабления квантовой облучённости в области фотосинтетически активной радиации в Чёрном море // Океанология. - 1992. - 32, 2. - С. 241 - 245.
6. Финенко З. З., Чурилова Т. Я., Сосик Х. М., Бастюрк О. Изменчивость фотосинтетических параметров фитопланктона в поверхностном слое Чёрного моря // Океанология. - 2002. - 42, 1. - С.60 - 75.
7. Финенко З. З., Чурилова Т. Я., Ли Р. И. Вертикальное распределение хлорофилла и флуоресценции в Чёрном море // Морск. экол. журн. - 2005. - 4, №1. - С.15 - 45.
8. Финенко З. З., Чурилова Т.Я., Сосик Х. М. Вертикальное распределение фотосинтетических характеристик фитопланктона в Чёрном море // Океанология. - 2004. - 44, №2. - С. 222 - 237.
9. Чурилова Т. Я., Берсенева Г. П., Георгиева Л. В. Вариабельность био-оптических характеристик фитопланктона в Чёрном море // Океанология. - 2004. - 44, №1. - С.11 - 27.
10. Flynn K. J. Do we need complex mechanistic photoacclimation models for phytoplankton? // Limnol. Oceanogr. - 2003. - 48, №6. - P. 2243 - 2249.
11. Behrenfeld M. J., Prasil O., Babin M., Bruyant F. In search of a physiological basis for covariations in light-limited and light-saturated photosynthesis // Phycol. - 2004. - 40. - P.4 - 25.
12. Falkowski P. G. Light-shade adaptation and assimilation numbers // Plankt. Res. - 1981. - 3, №2. - P. 203 - 216.
13. Falkowski P. G., Raven J. A. Aquatic photosynthesis. - Printed in the US of America. - Oxford: Blackwell, 1997. - 360 p.
14. Forget M. H., Sathyendranath S., Platt T. et al. Extraction of photosynthesis-irradiance parameters from phytoplankton production data: demonstration in various aquatic systems // Plankt. Res. - 2007. - 29, №3. - P. 249 - 262.
15. Geider R. J. Quantitative phytoplankton physiology: implications for primary production and phytoplankton growth // ICES mar. Sci.Symp. - 1993. - 197. - P.52 - 62.
16. Geider R. J., MacIntyre H. L., Kana T. M. A dynamic regulatory model of phytoplankton acclimation to light, nutrients and temperature // Limnol. Oceanogr. - 1998. - 43. - P. 679 - 694.
17. Kyewalyanga M. S., Platt T., Sathyendranath S., et al. Seasonal variations in physiological parameters of phytoplankton across the North Atlantic // Plankton Res. - 1998. - 20, №1. - P. 17 - 42.
18. Malone T. C. Primary production of the ocean water column as a function of surface light intensity // Deep-Sea Res. - 1987. - 34. - P. 139.
19. Marra J., Trees C. C., Bidigare R. R., Barber R. T. Pigment absorption and quantum yields in the Arabian Sea // Deep-Sea Res. - 2000. - 47, p. II. - P. 1279 - 1299.
20. Morel A. Available, usable, and stored radiant energy in relation to marine photosynthesis // Deep-Sea Res. - 1978. - 25. - P.673 - 678.

21. Platt T., Caverhill C., Sathyendranath S. Basin-scale estimates of oceanic primary production by remote sensing: the North Atlantic // *Geophys. Res.* – 1991. – **98**, № C8. – P. 15.147 – 15.159
22. Platt T., Sathyendranath S., Caverhill C., Lewis M. Ocean primary production and available: further algorithms for remote sensing // *Deep-Sea Res.* – 1988. – **35**, №6. – P. 855 – 879.
23. Platt T. Primary production of the ocean water column as a function of surface light intensity: algorithms for remote sensing // *Deep-Sea Res.* – 1988. – **33**, №2. – P. 149 – 163.
24. Platt T., Jassby A. D. The relationship between photosynthesis and light for natural assemblages of coastal marine phytoplankton // *Phycol.* – 1976. – **12**, №4. – P. 421 – 430.
25. Schofield O., Prezelin B. B., Bidigare R. R. In situ photosynthetic quantum yield correspondence to hydrographic and optical variability within the Southern California Bight // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* – 1993. – **93**. – P. 25 – 37.
26. Shiomoto A. Efficiency of water-column light utilization in the subarctic northwestern Pacific // *Limnol. Oceanogr.* – 2000. – **45**, №4. – P. 982 – 987.

Поступила 18 апреля 2008 г.
После доработки 05 мая 2009 г.

Ефективність фотосинтезу фітопланктону в Чорному морі. З. З. Финенко, И. В. Ковалева, Т. Я. Чурилова, В. В. Суслин. За супутниковими даними концентрації хлорофілу у поверхневому шарі, температури, сонячній радіації, одержаними радіометром SeaWiFS, і модельним розрахунком встановлена внутрі- і міжрічна динаміка первинної продукції і хлорофілу під одиницею поверхні евфотичної зони в неретичних і пелагічних районах Чорного моря в 1998 – 2001 рр. У глибоководних районах сезонні зміни концентрації хлорофілу мають U-образну форму і не співпадають з ходом первинної продукції, в північно-західній частині вони взаємозв'язані. Тимчасова динаміка індексу продуктивності фітопланктону протягом року має куполоподібну форму з максимумом у літній період. У всіх районах моря між відношенням первинної продукції до концентрації хлорофілу в зоні фотосинтезу і сонячною радіацією, падаючою на поверхню моря, спостерігається лінійна залежність. Ефективність фотосинтезу в середньому дорівнює 0.45 ± 0.09 мг С мг Хл⁻¹ (моль квантів м⁻²)⁻¹. Зміна ефективності фотосинтезу від сонячної радіації, розраховане на поглинене і падаюче світло, мають однаковий характер. З аналізу даних виходить, що основним чинником, який визначає тимчасові зміни ефективності фотосинтезу, є світлові умови і мінеральне живлення.

Ключові слова: первинна продукція, хлорофіл а, ефективність фотосинтезу, фітопланктон, Чорне море.

Photosynthesis efficiency of phytoplankton in the Black Sea. Z. Z. Finenko, I. V. Kovalyova, T. Ya. Churilova, V. V. Suslin. The seasonal and inter-annual dynamics of primary production and chlorophyll concentration in neretic and pelagic areas in the Black Sea in 1998-2001 were determined by satellite measurements of chlorophyll concentration in the surface layer, temperature, solar radiation intensity as well as the coefficient of diffusive light attenuation at 490 nm wave length and model calculations. In deep waters the seasonal variations of chlorophyll concentration had U-like form and did not correlate with primary production dynamics while in the Northwestern Black Sea they were interdependent. In all regions the linear relationship was observed between primary production/chlorophyll ratio in photosynthetic zone and solar radiation incident on the sea surface. The coefficients of correlation between productivity index (IP) and light intensity are reliable and show clear relation of IP values with quantity of light incident on the sea surface. Average photosynthetic activity is 0.45 ± 0.09 mg C mg chl⁻¹(mol quantum m⁻²)⁻¹. The patterns of photosynthetic efficiency in relation to absorbed and incident light are similar. Light intensity and nutrient concentration are the main factors determining dynamics of photosynthesis efficiency.

Key words: primary production, chlorophyll a, photosynthesis efficiency, phytoplankton, the Black Sea.