

Ю. Г. КАБАНОВА, Ю. Е. ОЧАКОВСКИЙ

**ЗАВИСИМОСТЬ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ФИТОПЛАНКТОНА
ОТ БИОГЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ И СВЕТА**

(Представлено академиком Е. М. Крессом 26 I 1971)

В северо-восточной части Карибского моря, при выходе из залива Батабано, летом 1968 г. изучалась зависимость величин первичной продукции фитопланктона от биогенных элементов и света. Склянки экспонировались на дрейфовавшем по течению автономном буйе в течение 4 часов. Первичная продукция определялась методом радиоактивного углерода (¹⁴C).

Определение значений фотосинтетически активной радиации (ф.а.р.) проводилось косвенным методом по оптической классификации вод (¹⁰). Для измерений применялся подводный фотометр с селеновым фотоэлементом, перекрытым комбинированным светофильтром СЗС-20 (5 мм) + ЖС = 16 (2,5 мм). Измерительное устройство имело эффективную длину волны пропускания 493 мμ при ширине полупропускания около 50 мμ. Фотометром путем однократного зондирования в течение опыта измерялась облученность на разных горизонтах с последующим расчетом показателей вертикального ослабления и ф.а.р. (⁴), представленных в табл. 1 и 2. Величины суммарной энергии, падающей на поверхность моря, фиксировались по стандартному пиранометру Янишевского с одновременным измерением подводной облученности.

Таблица 1

Условия проведения опытов

	№№ опытов			
	1	2	3	4
Координаты	21°33'	21°27'	21°21'	21°50'
широта (N)	81°55'	81°55'	81°55'	84°45'
долгота (W)	28 V	8 VII	9 VII	16 VII
Дата (1968 г.)	14—18	12—16	10 ³⁰ —14 ³⁰	13 ³⁰ —17 ³⁰
Время экспозиции склянок (местное)	14 ³⁰ —15 ¹⁰	13 ⁰⁰ —14 ¹⁰	10 ³⁰ —11 ²⁰	12 ³⁰ —13 ⁴⁰
Время измерения облученности (среднеполуденное)	Св, Сб 10/10	Св 0/3 ☉ ²	Св 0/3 ☉ ²	Св 0/8 ☉ ²
Состояние облачности и диска солнца	—	70°	45°	70°
Высота солнца (h ₉)	3	3	3	2
Состояние поверхности моря (в баллах)	0,019	0,020	0,019	0,017
Среднее (для слоя 0—100 м) значение показателя вертикального ослабления (λ _{эфф} = 493 мμ)	—	—	—	—
Тип воды по оптической классификации (¹⁰)	1С	1С	1С	1В
Среднее значение суммарной энергии, падающей на поверхность во время измерения, вт/м ²	267	915	880	915
Принятое значение энергии в диапазоне ф.а.р., падающее на поверхность моря, вт/м ²	138	393	360	393

Для оценки доли ф.а.р. в суммарном потоке радиации использованы данные расчета по стандартной атмосфере при различных высотах солнца и материалы судовых наблюдений (¹). Для высоты солнца 45° было принято значение 0,41 и для высоты 70° — значение 0,43. Для условий сплошной плотной облачности эта величина была определена в 0,50, как

Результаты расчета ф. а. р.

Глубина, м	Опыт 1		Опыт 2		Опыт 3		Опыт 4	
	вт/м ²	%	вт/м ²	%	вт/м ²	%	вт/м ²	%
0 (под поверхностью моря, с учетом альбедо)	124	100	380	100	343	100	380	100
0,2	114	92	368	97	329	96	372	98
1	95,5	77	334	88	298	87	341	90
5	52,5	42,3	204	53,6	185	53,2	221	58,1
10	30,9	24,9	120	35,0	135	35,5	157	41,4
25	10,9	8,8	46	13,4	52	13,7	77,5	20,4
50	2,4	2,0	11,0	3,2	12,5	3,2	25,8	6,8
75	0,6	0,5	2,9	0,8	3,2	0,9	9,7	2,5
100	0,1	0,1	0,8	0,2	0,9	0,2	4,0	1,0

среднее между теоретическим (0,56) и экспериментальными значениями⁽⁸⁾. При расчетах ф.а.р. бралось распределение энергий в спектре солнечной радиации на уровне моря при разных высотах солнца. Для условий сплошной облачности были взяты данные по относительному спектральному распределению рассеянной радиации пасмурного неба, нормированные по $\lambda = 500$ м μ ⁽⁹⁾. Величины альбедо для взволнованной поверхности моря рассчитывались в зависимости от высоты солнца по эмпирической формуле, выведенной для сходных условий наблюдений⁽⁷⁾. Значение альбедо для диффузного света было принято равным 7%⁽³⁾.

В опытах варьировалось количество фитопланктона, концентрация биогенных элементов и интенсивность освещенности. Для фитопланктона создавались 2 градации (A_1 — природная популяция, A_2 — сгущенный фитопланктон). Биогенные элементы использовались в трех града-

Таблица 3

Результаты дисперсионного анализа данных по первичной продукции, полученных во всех опытах

Показатели	Фито-планктон (А)	Биогенные элементы (В)	Свет (С)	Сочетания АВ	Сочетания АС	Сочетания ВС	Сочетания АВС	Организованные факторы, x	Неорганизованные факторы, z	Все факторы, y
Трехфакторный комплекс										
Дисперсии S	524,79	102,64	170,54	21,09	33,8	10,24	37,86	900,96	712,75	1613,71
Показатели влияния $\eta^2 = S_i/C_y$	0,33	0,06	0,11	0,01	0,02	0,006	0,02	0,56	0,44	1,0
Число степеней свободы γ	1	2	2	2	2	4	4	17	126	143
Варианты $\delta^2 = S_i/\gamma_i$	524,79	51,32	85,27	10,55	16,9	2,56	9,47	53,0	5,66	—
Достоверность влияния $F_i = \delta^2_i/\delta^2_z$	92,7	9,1	15,1	1,9	3,0	0,5	1,7	9,4	—	—
Значения P	>0,001	>0,001	>0,001	—	—	—	—	>0,001	—	—
Влияние, % от x	59	11	20	2	4	1	1	100	—	—
Двухфакторный комплекс										
Число степеней свободы γ	—	2	2	—	—	4	—	8	63	71
Природная популяция фитопланктона	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
S	—	54,27	36,95	—	—	6,82	—	98,04	220,92	318,96
η^2	—	0,17	0,12	—	—	0,02	—	0,31	0,69	1,0
δ^2	—	27,14	18,48	—	—	1,71	—	12,26	3,51	—
F_i	—	7,73	5,3	—	—	0,5	—	3,5	—	—
Значения P	—	>0,001	>0,001	—	—	—	—	>0,01	—	—
Влияние, % от x	—	55	39	—	—	6	—	100	—	—
Сгущенный фитопланктон	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
S	—	6,46	167,39	—	—	41,28	—	278,13	491,83	769,96
η^2	—	0,09	0,22	—	—	0,05	—	0,36	0,64	1,0
δ^2	—	0,045	0,11	—	—	0,0125	—	0,045	0,01	—
F_i	—	4,5	11,0	—	—	1,25	—	4,5	—	—
Значения P	—	>0,5	>0,001	—	—	—	—	>0,001	—	—
Влияние, % от x	—	25	61	—	—	14	—	100	—	—

циях: B_1 — природный уровень; B_2 — пробы, обогащенные биогенными элементами (добавки в мг/м³: P 50, N 300, Si 250, Fe 2, Mn 2, Co 2); B_3 — удвоенная концентрация добавок. Световые условия менялись помещением склянок на разные глубины: C_1 — глубина 0 м (подповерхностная), C_2 — глубина 25 м, C_3 — глубина 50 м.

Дисперсионный анализ (⁵, ⁶) величин первичной продукции, полученных в опытах, показал, что влияние изученных факторов на эти величины было достоверным (табл. 3).

В комплексе, включавшем количество фитопланктона, концентрацию биогенных элементов и интенсивность освещенности, организованные факторы (x) оказывали на величины первичной продукции более сильное влияние (56%), чем неорганизованные, случайные или неизученные факторы ($z = 44%$). Больше всего величины первичной продукции зависели от количества фитопланктона в пробах. На втором месте по силе влияния стоял свет, на третьем — концентрация биогенных элементов. Это указывает на преобладающее влияние на результаты опытов в этом комплексе предшествующих условий существования фитопланктона.

В комплексе, включавшем биогенные элементы и свет, отражалось влияние этих факторов на фотосинтез водорослей непосредственно во время проведения опытов, поэтому доля организованных факторов уменьшилась до 31—36%, а случайных — увеличилась до 69—64%.

Влияние биогенных элементов на фотосинтез природной популяции фитопланктона в 2-факторном комплексе было более сильным, чем света. На фотосинтез сгущенного фитопланктона свет оказывал большее влияние, чем концентрация биогенных элементов. Сгущение фитопланктона приводило к смещению светового оптимума фотосинтеза с 25 м на поверхность (рис. 1). Это может быть связано, с одной стороны, с уменьшением освещенности в склянках из-за увеличения плотности суспензии клеток водорослей, с другой — с уменьшением концентрации биогенных элементов в испытуемой воде в расчете на 1 клетку. Между концентрацией биогенных элементов и световой энергией, необходимой для оптимальной интенсивности фотосинтеза сгущенного фитопланктона, имела обратная зависимость: с увеличением концентрации биогенных элементов (рис. 1Б) световой оптимум смещался в сторону меньших величин энергии. При оптимальном свете самая высокая концентрация биогенных элементов вызывала самое большое увеличение продукции сгущенного фитопланктона.

Для природных популяций фитопланктона (рис. 1А) наблюдалась прямая зависимость прироста величин продукции от концентрации биогенных элементов при всех уровнях световой энергии.

Достоверное влияние биогенных элементов в кратковременных опытах свидетельствует о дефиците этих элементов в изученном районе не только для роста фитопланктона, приводящего к увеличению его численности во

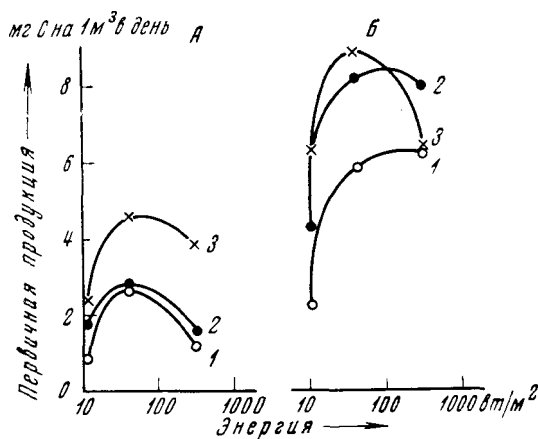


Рис. 1. Зависимость величины первичной продукции от световой энергии при разных концентрациях биогенных элементов. А — природная популяция фитопланктона; Б — сгущенный фитопланктон. 1 — контроль, 2 — добавки биогенных элементов, 3 — удвоенная концентрация добавок биогенных элементов

времени, но и для фотосинтеза имеющих в каждый данный момент популяций водорослей, фотосинтетическая активность которых понижена из-за недостатка биогенных элементов.

Оптимальная освещенность для фотосинтеза природных популяций фитопланктона лежала в среднем при энергии 46 вт/м² на глубине 25 м. На поверхности при подповерхностной энергии, превышавшей 300 вт/м², фотосинтез угнетался избытком света, на глубине 50 м при энергии ~ 13 вт/м² — недостатком энергии.

Институт океанологии им. П. П. Ширшова
Академии наук СССР
Москва

Поступило
19 I 1971

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ О. Абасте, Х. Молдау, К. С. Шифрин, В сборн. Исследования по физике атмосферы, Тарту, 1962. ² Г. Г. Винберг и др., Методическое пособие по определению первичной продукции органического вещества в водоемах радиоуглеродным методом, 1960. ³ А. А. Гершун, Тр. Гос. оптич. инст., 4, в. 38, 1 (1928). ⁴ О. И. Кобленц-Мишке, Ю. Е. Очаковский, Океанология, 6, в. 3 (1966). ⁵ Н. А. Плохинский, Биометрия, 1961. ⁶ Н. А. Плохинский, Биометрия, М., 1970. ⁷ А. А. Пивоваров, В. С. Лаворко, Метеорология и гидрология, № 1 (1961). ⁸ Х. Г. Посминг, Б. И. Гуляев, Методика измерения фотосинтетически активной радиации, «Наука», 1967. ⁹ Ю. Д. Янишевский, Тр. Гл. геофиз. обсерв., в. 26 (88), (1951). ¹⁰ N. G. Jerlov, Optical Classification of Ocean Water. Physical Aspects of Light in the Sea. Symposium, Univ. of Hawaii, 1964.