

УДК 581.526.325.3:577.34(262.5)

**КОЛИЧЕСТВЕННАЯ СВЯЗЬ
ИНТЕНСИВНОСТИ СОЛНЕЧНОЙ РАДИАЦИИ
И СРЕДНЕСУТОЧНОЙ ВЕЛИЧИНЫ НАСЫЩЕНИЯ
ФОТОСИНТЕЗА ФИТОПЛАНКТОНА ПО СВЕТУ
ДЛЯ ГЛУБОКОВОДНОЙ ЧАСТИ ЧЁРНОГО МОРЯ**

© 2020 г. **И. В. Ковалёва**

Федеральный исследовательский центр «Институт биологии южных морей имени А. О. Ковалевского РАН»,
Севастополь, Российская Федерация
E-mail: ila.82@mail.ru

Поступила в редакцию 29.08.2019; после доработки 26.12.2019;
принята к публикации 27.03.2020; опубликована онлайн 31.03.2020.

По данным экспедиционных исследований, проведённых в Чёрном море в 1987–1993 гг., установлена линейная зависимость между плотностью светового потока, достигающего поверхности моря (E_0), и началом светового насыщения фотосинтеза фитопланктона ($E_{n, \text{opt}}$). Для расчётов использованы измерения скорости фотосинтеза фитопланктона, полученные радиоуглеродным методом. Уравнение связи между указанными величинами представлено впервые для Чёрного моря. $E_{n, \text{opt}}$ — среднесуточная, оптимальная величина насыщения фотосинтеза по свету. Параметры кривой фотосинтез — свет, определяемые в короткопериодных экспозициях при постоянном освещении, отличаются от параметров, полученных в длительных опытах в условиях переменного освещения. Это обусловлено разным действием интенсивности и дозы облучения на скорость фотосинтеза фитопланктона. Величины фотосинтетических параметров за определённое время интегрируются в единственное значение, которое является оптимумом за весь наблюдаемый период. В работе проведена аппроксимация интегрированных суточных данных отдельно за сезоны и в целом за 1987–1993 гг. С помощью статистической обработки данных среднесуточных значений интенсивности солнечной радиации, падающей на поверхность моря, тангенса угла наклона кривой фотосинтез — свет и величины максимальной скорости фотосинтеза определена аппроксимация для функциональной зависимости $E_{n, \text{opt}}$ от E_0 . Уравнение с высокой достоверностью описывает изменение среднесуточной величины светового насыщения фотосинтеза в Чёрном море в различные сезоны года, оно применимо в диапазоне освещённостей от 3 до 75 моль квантов·м⁻²·сут⁻¹. Эта зависимость включает легко доступный для измерения параметр и может использоваться при анализе физиологических характеристик фитопланктона и расчёте интегральной продуктивности фитопланктона в эвфотическом слое как по спутниковым наблюдениям, так и по экспедиционным данным.

Ключевые слова: фитопланктон, световое насыщение фотосинтеза, скорость фотосинтеза, фотосинтетически активная радиация, глубоководная часть Чёрного моря

Известно, что с увеличением интенсивности падающего света возрастает скорость фотосинтеза фитопланктона. До некоторых величин фотосинтетически активной радиации она растёт линейно; затем наступает насыщение, и скорость фотосинтеза становится постоянной. Дальнейшее повышение плотности светового потока на единицу поверхности приводит к ингибированию фотосинтеза, которое может быть обратимым, а при экстремально высокой освещённости — необратимым.

При моделировании зависимости фотосинтез — свет важной физиологической характеристикой, показывающей величину освещённости, при которой наблюдается максимальная скорость фотосинтеза, является величина насыщения фотосинтеза по свету (E_n). В исследованиях [9, 14, 18] продемонстрировано, что параметры фотосинтез — свет в короткопериодных экспозициях при постоянном освещении не будут эквивалентны параметрам в случаях, если данные получены в длительных опытах в условиях переменного солнечного освещения. Эти различия часто возникают из-за разного действия интенсивности и дозы облучения на скорость фотосинтеза фитопланктона. Динамика фотосинтеза в течение суток или дня интегрируется в единственное значение, являющееся оптимумом за весь наблюдаемый период.

В модели для расчёта первичной продукции фитопланктона, как правило, входят уравнения, в которые включены фотосинтетические параметры: максимальная скорость фотосинтеза, эффективность фотосинтеза, величина светового насыщения. В зависимости от типа модели для расчёта интегральной первичной продукции используют разные типы параметров [в частности, величины светового насыщения фотосинтеза при постоянном (E_n) и при переменном освещении ($E_{n\text{opt}}$)]. Особого внимания заслуживает среднесуточная, или оптимальная, величина насыщения фотосинтеза по свету. Обычно её значения не определяют путём прямых измерений в экспедиционных исследованиях или при дистанционных наблюдениях, однако именно её удобно применять при расчёте интегральной первичной продукции за длительный период или при оценке профилей фотосинтеза в столбе воды.

Цель исследований — определить связь между оптимальной величиной насыщения фотосинтеза фитопланктона по свету и светом, падающим на поверхность Чёрного моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В сформированную для исследования базу данных вошли материалы четырёх экспедиций, проведённых с 1987 по 1993 г. в Чёрном море (табл. 1). Сведения получены преимущественно д. б. н. З. З. Финенко (ФИЦ ИнБЮМ) [6, 7] и дополнены данными из литературы [1].

Таблица 1. Годы проведения экспедиций и количество измерений, включённых в базу данных
Table 1. Years of the expeditions and number of measurements included in the database

| Год | Месяц | Количество измерений | Год | Месяц | Количество измерений |
|------|-------|----------------------|------|---------|----------------------|
| 1987 | 12 | 12 | 1989 | 4, 5, 6 | 52 |
| 1988 | 1 | 10 | 1993 | 4 | 14 |
| 1988 | 3 | 48 | | | |

База данных содержит информацию о времени (год, месяц, день) и месте (долгота, широта, глубина) отбора проб. Измерения проводили в акватории от 41° до 46° с. ш. и от 28° до 35° в. д. для глубин эвфотической зоны (12–100 м в различные месяцы на отдельных станциях). Также в базе представлены измеренные параметры:

- интенсивность солнечной радиации, падающая на поверхность моря, E_0 (моль квантов·м⁻²·сут⁻¹);
- величина максимальной скорости фотосинтеза, P_{opt}^B (мгС·мгХл⁻¹·сут⁻¹);
- тангенс угла наклона кривой фотосинтез — свет, отражающий эффективность фотосинтеза, α (мгС·мгХл⁻¹·(моль квантов·м⁻²)⁻¹).

Оптимальная величина насыщения фотосинтеза по свету, $E_{n\text{opt}}$ (моль квантов·м⁻²·сут⁻¹), рассчитана как отношение: $E_{n\text{opt}} = P_{\text{opt}}^B / \alpha$.

Измерения скорости фотосинтеза фитопланктона проводили радиоуглеродным методом в течение первой или второй половины светового дня [6]. Для получения суточной продукции значения увеличивали в два раза, поскольку скорость фотосинтеза фитопланктона является функцией света, а поток суммарной солнечной радиации в ясные дни примерно одинаков в течение первой и второй половины дня. Слянки заполняли водой с глубин, куда проникает от 0,5 до 100 % поверхностного света. Затем в них добавляли радиоактивный углерод и экспонировали их на палубе судна при естественном освещении, ослабленном нейтральными светофильтрами до световых условий, зарегистрированных на глубинах отбора проб. Освещённость измеряли люксметром Ю116 от рассвета до заката солнца с интервалом один час. Величины в люксах были переведены в энергетические единицы ($1 \text{ клк} = 20 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$; $1 \text{ моль квантов} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1} = 10^6 \text{ мкЭ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$) [5].

РЕЗУЛЬТАТЫ

Для всех исследуемых параметров выборка за каждый месяц 1987–1993 гг. была осреднена. Измеренные значения E_0 имеют высокую вариабельность, особенно летом и весной (рис. 1), поэтому для расчётов использовали интегральные среднесуточные величины, определённые для каждого конкретного месяца в рассматриваемый период.

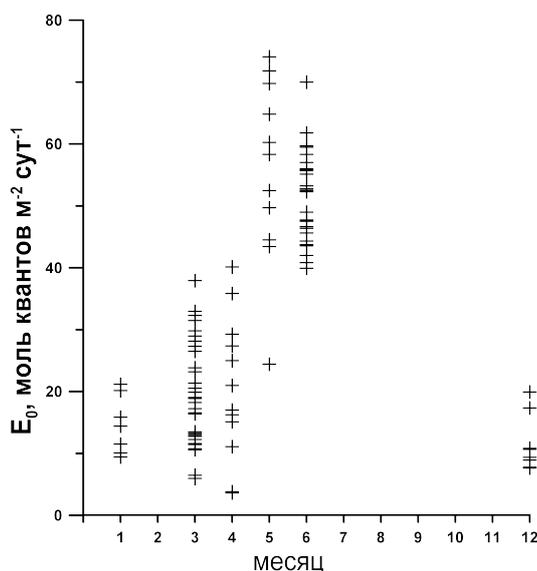


Рис. 1. Изменение интенсивности солнечной радиации, падающей на поверхность моря (E_0), в различные месяцы 1987–1993 гг. в Чёрном море

Fig. 1. Variability of solar radiation intensity incident on the sea surface (E_0) in different months of 1987–1993 in the Black Sea

Аппроксимацию суточных данных проводили по сезонам и в целом за 1987–1993 гг. Интегрирование среднесуточных значений интенсивности солнечной радиации, падающей на поверхность моря, тангенса угла наклона кривой фотосинтез — свет и величины максимальной скорости фотосинтеза за каждый месяц в отдельный год позволило выявить наилучшую аппроксимацию для функциональной зависимости величины $E_{n \text{ opt}}$ от E_0 (рис. 2).

В результате анализа получено линейное уравнение для оптимальной величины насыщения фотосинтеза по свету при отсутствии ингибирования для глубоководной части Чёрного моря. Общее уравнение, связывающее среднесуточные значения $E_{n \text{ opt}}$ и E_0 , имеет вид:

$$E_{n \text{ opt}} = a \times E_0 + b, \quad (1)$$

где $E_{n \text{ opt}}$ измеряется в моль квантов $\cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$;

а и b — постоянные коэффициенты ($a = 0,12$; $b = 1,92$).

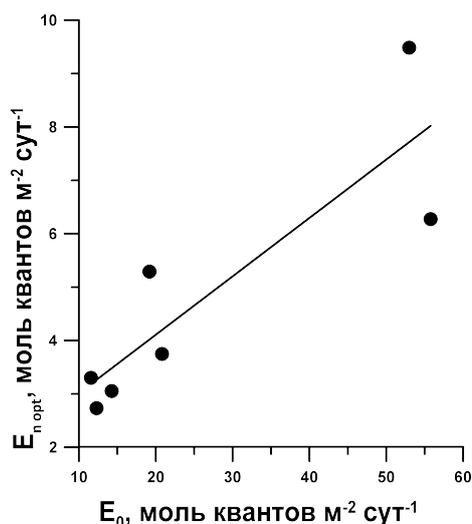


Рис. 2. Изменение оптимальной величины насыщения фотосинтеза по свету ($E_{n_{opt}}$) в зависимости от интенсивности солнечной радиации, падающей на поверхность моря (E_0), в 1987–1993 гг. в Чёрном море

Fig. 2. Variability of optimal value of photosynthesis light saturation ($E_{n_{opt}}$) depending on intensity of the solar radiation incident on the sea surface (E_0) in 1987–1993 in the Black Sea

Уравнение (1) достоверно при уровне значимости $p < 0,0001$, $r^2 = 0,76$. Величина $E_{n_{opt}}$ определена для эвфотической зоны. Найденная зависимость применима в диапазоне освещённостей от 3 до 75 моль квантов $\cdot m^{-2} \cdot сут^{-1}$. Уравнение (1), полученное по эмпирическим данным, носит региональный характер; оно рассчитано впервые для глубоководной части Чёрного моря.

ОБСУЖДЕНИЕ

В наших исследованиях использованы эмпирические данные величин оптимальной максимальной скорости фотосинтеза и интегрированного за сутки тангенса угла наклона кривой фотосинтез — свет за 1987–1993 гг. [1, 6, 7]. Регулярных измерений указанных параметров, которые можно было бы применять в моделировании в Чёрном море для других лет, к сожалению, не проводили. Во многих работах приведена оценка величины насыщения фотосинтеза по свету. Эту характеристику использовали при моделировании скорости фотосинтеза и интегральной первичной продукции фитопланктона [2, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17]. Параметры E_n или $E_{n_{opt}}$ определяли обычно эмпирически для различных районов Мирового океана. Подробный анализ отличия этих двух параметров был сделан М. Беренфельдом и П. Фальковским [9]. Эмпирическим путём ими определена связь между E_0 и оптимальной величиной насыщения фотосинтеза по свету E_n^* при отсутствии ингибирования; получена линейная зависимость. Эту функцию использовали при моделировании интегральной первичной продукции для анализа оптических глубин и вертикальных профилей скорости фотосинтеза [3], так как в результате получались данные, сходные с черноморскими [7]. Между тем для Чёрного моря не было получено математической зависимости, позволяющей определять $E_{n_{opt}}$, используя один легко доступный для измерения параметр, такой как E_0 . Ранее нами рассмотрена величина максимального значения светонасыщения фотосинтеза; по модельным расчётам проведена оценка наибольшего влияния факторов на E_n [4]. В итоге получена множественная регрессия для E_n и определено, что максимальные значения E_n наблюдаются при низких концентрациях хлорофилла и высоких значениях R_m^B , а минимальные — при высокой концентрации хлорофилла и низкой фотосинтетической активности. Указано, что значения E_n в большей степени зависят от максимальной интенсивности фотосинтеза, чем от концентрации хлорофилла. E_n отличается от $E_{n_{opt}}$, но такое влияние факторов качественно отражает и изменение $E_{n_{opt}}$,

особенно если учтена вертикальная неоднородность распределения фитопланктона в столбе воды. Нами найдена линейная зависимость $E_{n\text{opt}}$ от E_0 . Для полученного эмпирически уравнения (1) допускается вертикальная однородность распределения фитопланктона. Соответственно, профиль фотосинтеза в столбе воды без фотоингибирования представлен на поверхности областью светового насыщения, а на глубине — областью светового ограничения. Такое изменение профиля фотосинтеза обычно наблюдается в глубоководной части Чёрного моря [7, 8].

Заключение. По результатам анализа данных экспедиционных исследований, проведённых в Чёрном море в 1987–1993 гг., получена количественная зависимость между оптимальной величиной светового насыщения фотосинтеза фитопланктона и величиной среднесуточного света, падающего на поверхность моря. Это соотношение важно для ряда современных исследований: оптимальная величина насыщения фотосинтеза по свету является одной из фундаментальных характеристик, применяемых при моделировании продуктивности фитопланктона. Впервые для Чёрного моря получено уравнение, по которому можно определять $E_{n\text{opt}}$ в поверхностном слое, имея данные измерений E_0 . Это особенно удобно при использовании большого массива данных спутниковых наблюдений.

Работа выполнена частично в рамках государственного задания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Функциональные, метаболические и токсикологические аспекты существования гидробионтов и их популяций в биотопах с различным физико-химическим режимом» (№ гос. регистрации АААА-А18-118021490093-4) и частично — по проекту президиума РАН «Влияние физико-химических процессов на смену видового состава и продуктивность морского фитопланктона» (№ гос. регистрации АААА-А18-118020790209-9).

Благодарность. Автор благодарит д. б. н. З. З. Финенко за предоставленные экспериментальные данные.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Ведерников В. И. Особенности распределения первичной продукции и хлорофилла в Чёрном море в весенний и летний периоды // *Изменчивость экосистемы Чёрного моря: естественные и антропогенные факторы*. Москва : Наука, 1991. С. 128–147. [Vedernikov V. I. Osobennosti raspredeleniya pervichnoi produktcii i khlorofilla v Chernom more v vesennii i letnii periody. *Izmenchivost' ekosistemy Chernogo morya: estestvennye i antropogennye faktory*. Moscow : Nauka, 1991, pp. 128–147. (in Russ.)]
2. Демидов А. Б., Шеберстов С. В., Гагарин В. И. Межгодовая изменчивость ледового покрова и первичной продукции Карского моря // *Океанология*. 2018. Т. 58, № 4. С. 578–592. [Demidov A. B., Sheberstov S. V., Gagarin V. I. Interannual variability of the ice cover and primary production of the Kara Sea. *Okeanologiya*, 2018, vol. 58, no. 4, pp. 578–592. (in Russ.)]. <http://doi.org/10.1134/S0030157418040019>
3. Ковалева И. В. *Моделирование сезонной и многолетней изменчивости первичной продукции фитопланктона в Чёрном море* : дис. ... канд. биол. наук : 03.02.10. Севастополь, 2017. 147 с. [Kovalyova I. V. *Modelirovanie sezonnoi i mnogoletnei izmenchivosti pervichnoi produktcii fitoplanktona v Chernom more*. [dissertation]. Sevastopol, 2017, 147 p. (in Russ.)]
4. Ковалёва И. В. Связь первичной продукции с интенсивностью солнечной радиации // *Экология моря*. 2006. Вып. 72. С. 77–86. [Kovalyova I. V. Relationship of primary production with intensity of sun irradiance. *Ekologiya morya*, 2006, iss. 72, pp. 77–86. (in Russ.)]
5. Парсонс Т. Р., Такахаши М., Харгрейв Б. *Биологическая океанография* : пер. с англ. Москва : Лёгкая и пищевая промышленность, 1982. 432 с. [Parsons T. R., Takahashi M., Hargrave B. *Biological Oceanography*. Moscow : Legkaya i pishchevaya promyshlennost', 1982, 432 p. (in Russ.)]
6. Финенко З. З., Крупаткина Д. К. Первичная продукция в Чёрном море в зимне-весенний период // *Океанология*. 1993. Т. 33, № 1. С. 97–104. [Finenko Z. Z., Krupatkina D. K. Primary production in the Black Sea in the winter-spring period. *Okeanologiya*, 1993, vol. 33, no. 1, pp. 97–104. (in Russ.)]
7. Финенко З. З., Чурилова Т. Я., Сосик Х. М. Вертикальное распределение фотосинтетических характеристик фитопланктона в Чёрном море

- // *Океанология*. 2004. Т. 44, № 2. С. 222–237. [Finenko Z. Z., Churilova T. Ya., Sosik H. M. Vertical distribution of phytoplankton photosynthetic characteristics in the Black Sea. *Okeanologiya*, 2004, vol. 44, no. 2, pp. 222–237. (in Russ.)]
8. Финенко З. З., Чурилова Т. Я., Сосик Х. М., Бастюрк О. Изменчивость фотосинтетических параметров фитопланктона в поверхностном слое Чёрного моря // *Океанология*. 2002. Т. 42, № 1. С. 60–75. [Finenko Z. Z., Churilova T. Ya., Sosik H. M., Basturk O. Variability of photosynthetic parameters of the surface phytoplankton in the Black Sea. *Okeanologiya*, 2002, vol. 42, no. 1, pp. 60–75. (in Russ.)]
 9. Behrenfeld M., Falkowski P. A consumer's guide to phytoplankton primary productivity models. *Limnology and Oceanography*, 1997, vol. 42, no. 7, pp. 1479–1491. <https://doi.org/10.4319/lo.1997.42.7.1479>
 10. Blackman F. F. Optimal and limiting factors. *Annals of Botany*, 1905, vol. 19, pp. 281–293.
 11. Parker R. A. Empirical functions relating metabolic processes in aquatic systems to environmental variables. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 1974, vol. 31, no. 9, pp. 1550–1552. <https://doi.org/10.1139/f74-192>
 12. Platt T., Sathyendranath S. Estimators of primary production for interpretation of remotely sensed data on ocean color. *Journal Geophysical Research*, 1993, vol. 98, iss. C8, pp. 14561–14576. <https://doi.org/10.1029/93JC01001>
 13. Regaudie-de-Gioux A., Huete-Ortega M., Sobrinoc C., Lopez-Sandoval D. C., Gonzaleze N., Fernandez-Carrerac A., Vidalf M., Maranonc E., Cermenog P., Latasah M., Agustid S., Duarte C. M. Multi-model remote sensing assessment of primary production in the subtropical gyres. *Journal of Marine Systems*, 2019, vol. 196, pp. 97–106. <http://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2019.03.007>
 14. Rodhe W., Vollenweider R. A., Nauwerk A. The primary production and standing crop of phytoplankton. In: *Perspectives in Marine Biology / A. A. Buzzati-Travenso (Ed.)*. Berkeley : University of California Press, 1958, pp. 299–322.
 15. Smith E. M. Photosynthesis in relation to light and carbon dioxide. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 1936, vol. 22, no. 8, pp. 504–511. <http://doi.org/10.1073/pnas.22.8.504>
 16. Smith R. C., Baker K. S. The bio-optical state of ocean waters and remote sensing. *Limnology and Oceanography*, 1978, vol. 23, iss. 2, pp. 247–259. <https://doi.org/10.4319/lo.1978.23.2.0247>
 17. Talling J. E. The phytoplankton population as a compound photosynthetic system. *New Phytologist*, 1957, vol. 56, iss. 2, pp. 133–149. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1957.tb06962.x>
 18. Vollenweider R. A. Models for calculating integral photosynthesis and some implications regarding structural properties of the community metabolism of aquatic systems. In: *Prediction and Measurement of Photosynthetic Productivity* : proceedings of the IBP/PP technical meeting, Třeboň, 14–21 Sept., 1969. Wageningen : Pudoc, 1970, pp. 455–472.

**QUANTITATIVE RELATIONSHIP
BETWEEN SOLAR RADIATION INTENSITY
AND AVERAGE DAILY VALUE OF PHOTOSYNTHESIS LIGHT SATURATION
FOR PHYTOPLANKTON
IN THE DEEP-WATER AREA OF THE BLACK SEA**

I. V. Kovalyova

A. O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS, Sevastopol, Russian Federation
E-mail: ila.82@mail.ru

According to data obtained during expeditions in the Black Sea (1987–1993), linear relationship between the light flux density incident on the sea surface (E_0) and the starting point of photosynthesis light saturation ($E_{n\text{opt}}$) is revealed. For calculations, measurements of phytoplankton photosynthesis rate obtained by the radiocarbon method were used. The equation of the relationship between the values reported is presented for the first time for the Black Sea. $E_{n\text{opt}}$ is the average daily, optimal value of photosynthesis light saturation. The parameters of photosynthesis – light curve, determined in short-period exposures under

constant illumination, differ from the parameters obtained in long-term experiments under conditions of variable illumination. This is due to different effects of the intensity and dose on the phytoplankton photosynthesis rate. The values of photosynthetic parameters for a certain time are integrated into a single value which is the optimum for the entire period observed. The approximation of daily data integrated is carried out both separately for seasons and in general for the period of 1987–1993. Using statistical processing of data of average daily values of the intensity of solar radiation incident on the sea surface, slope of the photosynthesis – light curve, and maximum photosynthesis rate, the approximation is determined for the functional dependence of $E_{n_{opt}}$ on E_0 . The equation is applicable in the range of light intensity 3 to 75 mol quanta·m⁻²·day⁻¹. It describes with high reliability a change of average daily value of photosynthesis light saturation in the Black Sea during different seasons of the year. The equation includes a parameter easily accessible for measurement. It can be used in analysis of physiological characteristics of phytoplankton and calculation of integrated phytoplankton productivity in euphotic layer with using both satellite and expedition data.

Keywords: phytoplankton, photosynthesis light saturation, photosynthesis rate, photosynthetically active radiation, deep-water area of the Black Sea