

УДК 581.132:574.583

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ИНТЕГРАЛЬНОЙ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ПО СКОРОСТИ ФОТОСИНТЕЗА В ПОВЕРХНОСТНОЙ ПРОБЕ, КОНЦЕНТРАЦИИ ХЛОРОФИЛЛА И ПОДВОДНОЙ ОСВЕЩЕННОСТИ

© 2016 г. А. Б. Демидов¹, В. И. Гагарин¹, С. А. Мошаров^{1,2}

¹Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, Москва

²Московский государственный технический университет им. Н.Э. Баумана

e-mail: demspa@rambler.ru

Поступила в редакцию 30.03.2015 г.

Представлена схема измерения и расчета интегральной первичной продукции ИПП по световой зависимости скорости фотосинтеза поверхностного фитопланктона, вертикальному распределению концентрации хлорофилла и подводной освещенности. Сравнение результатов расчетов ИПП по предлагаемой схеме и световым зависимостям *in situ* показывает в целом хорошее соответствие. Преимуществами применения представленной схемы являются автономность работ по измерению первичной продукции от STD-зондирования и отбора проб и оптимизация использования судового времени.

DOI: 10.7868/S003015741605004X

ВВЕДЕНИЕ

Определение первичной продукции (ПП) радиоуглеродным методом [20] осуществляется при помощи различных схем постановки опыта. Наиболее распространенными являются измерения в столбе воды по схемам *in situ* [4] и имитации световых условий при естественном освещении [8], которые можно отнести к прямым методам определения ПП. К сожалению, условия проведения океанологических экспедиций не всегда предполагают наличие достаточного времени для применения прямых схем измерения первичной продукции в столбе воды (ИПП). Поэтому, часто исследователям приходится использовать так называемый непрямой расчет. Осуществить его позволяют схемы постановки опытов, включающие данные о вертикальном распределении подводной облученности и учитывающие неоднородности распределения фитопланктона в столбе воды [9, 17, 19].

В настоящей работе описывается схема постановки опыта и расчетов ИПП, которая применялась нами при исследовании пространственно-временной изменчивости первичной продукции в Южном океане [5–7]. Эта схема включает измерения скорости фотосинтеза в пробе, взятой с поверхности, аликвоты которой экспонируются при различных уровнях естественной освещенности. Определение ИПП по этой схеме предполагает также использование кривых подводной облученности и вертикального распределения

хлорофилла “а” (хл “а”). Обсуждаются отличия данной схемы измерений от известных ранее и пространственно-временные пределы ее применения.

ОТБОР ПРОБ, МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ КОНЦЕНТРАЦИИ ХЛОРОФИЛЛА, НАДВОДНОЙ И ПОДВОДНОЙ ОБЛУЧЕННОСТИ И СХЕМА ПОСТАНОВКИ ОПЫТА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ

Отбор проб. Для определения содержания хл “а” на станциях пробы воды отбирают пластиковыми батометрами комплекса SBE-32 Carousel Water Sampler с 9-ти горизонтов верхнего 200-метрового слоя. Проба из поверхностного слоя на этих станциях отбирается пластиковым ведром одновременно с замыканием батометров в верхнем 200-метровом слое. По программам проведения гидрофизических разрезов и полигонов исследование вертикального профиля хл “а” проводится с пространственным разрешением приблизительно 40–60 морских миль. Кроме этого, на промежуточных STD-станциях отбираются пробы воды с поверхности. Расстояние между такими станциями составляет 10–20 морских миль. Отбор проб для определения ПП проводится с поверхности один раз в сутки на станциях, выполненных в первую половину дня ближе к солнечной кульминации.

Таблица 1. Источники данных, использованные для построения зависимости коэффициента диффузного ослабления нисходящей ФАР от концентрации поверхностного хлорофилла

Рейс	Район	Время проведения	Количество данных
38 НИС “Дмитрий Менделеев”	Тихий океан	I–IV 1987	29
15 НИС “Витязь”	Индийский океан	I–II 1988	6
23 НИС “Витязь”	Атлантический океан	IX–X 1991	23
11 НИС “Академик Иоффе”	Атлантический океан	X–XI 2002	6
17 НИС “Академик Сергей Вавилов”	Атлантический океан	X–XI 2003	3
19 НИС “Академик Сергей Вавилов”	Южный океан	XI 2004	11
25 НИС “Академик Сергей Вавилов”	Южный океан	X–XI 2008	4
30 НИС “Академик Иоффе”	Южный океан	XII 2009–I 2010	25
31 НИС “Академик Сергей Вавилов”	Южный океан	X–XI 2010	24
36 НИС “Академик Иоффе”	Южный океан	X–XI 2011	8
36 НИС “Академик Сергей Вавилов”	Атлантический океан	X–XI 2012	6
41 НИС “Академик Иоффе”	Атлантический океан	VI 2013	9

Определение концентрации хлорофилла “а”. Определение содержания хл “а” проводится флуориметрическим методом [14]. Пробы объемом ~500 мл фильтруются через стекловолокнистые фильтры под вакуумом 0.3 атм. После фильтрации фильтры высушиваются и хранятся до анализа (не более двух суток) в морозильной камере холодильника при температуре -20°C в плотно закрытой емкости со свежeproкаленным силикагелем. Экстрагирование проводится 90%-м водным раствором ацетона в течение суток. Флуоресценцию полученных экстрактов измеряют на флуориметре до и после подкисления 1 N водным раствором HCl. Калибровка флуориметра проводится по спектрофотометрическому методу с использованием раствора химически чистого хл “а” (Sigma) в качестве стандарта. Расчет концентрации хл “а” и феофитина “а” осуществляется согласно [12].

Определение приходящей солнечной радиации и вертикального профиля подводной освещенности. Датчик падающей радиации LI-190SA (Li-Cor) устанавливается на палубе и каждую секунду фиксирует значения освещенности в диапазоне фотосинтетически активной солнечной радиации (ФАР). Датчик подводной освещенности LI-192SA, укрепленный вертикально на тросе, последовательно опускается на заданные глубины, на которых производится измерение подводной освещенности одновременно с измерением освещенности на поверхности моря ($\text{mE}_{\text{in}}/\text{m}^2$ в с). В последующем для каждой глубины рассчитываются значения подводной освещенности в процентах от поверхностной величины, строится график профиля подводной освещенности, определяется глубина слоя фотосинтеза и рассчитывается коэффициент диффузного ослабления нисходящего излучения (K_d).

Определение суточной динамики и интегральных величин падающей солнечной радиации проводится в течение всего рейса. Датчик ФАР вместе с блоком обработки и хранения данных LI-1400 размещается на верхней палубе судна в течение светлого периода суток. Результаты измерений автоматически интегрируются в блоке LI-1400 за пятиминутные интервалы (Ein/m^2) в течение дня и сохраняются во внутренней памяти блока. В последующем эти величины используются для расчета интегральной величины падающей радиации за период экспозиции экспериментальных склянок при определении первичной продукции и за весь световой период для конкретной даты.

Ключевым параметром, определяющим интенсивность света на разных глубинах, является коэффициент диффузного ослабления нисходящего излучения. При отсутствии прямых измерений подводной ФАР K_d может быть рассчитан по эмпирическому уравнению связи с концентрацией поверхностного хл “а” (X_{L_0}). Ранее в водах первого оптического типа (Case I) [13] между этими показателями была обнаружена прямая зависимость с высоким коэффициентом корреляции [16]. Сопоставление параллельных измерений концентрации хл “а” и подводной ФАР, выполненных в 12-ти экспедициях в различных районах Мирового океана (табл. 1) позволило установить, связь X_{L_0} и K_d (средневзвешенное значение в слое 100–10% ФАР) аппроксимируется степенной функцией (рис. 1):

$$K_d = 0.162X_{\text{L}_0}^{0.398} \quad (R^2 = 0.64, N = 154).$$

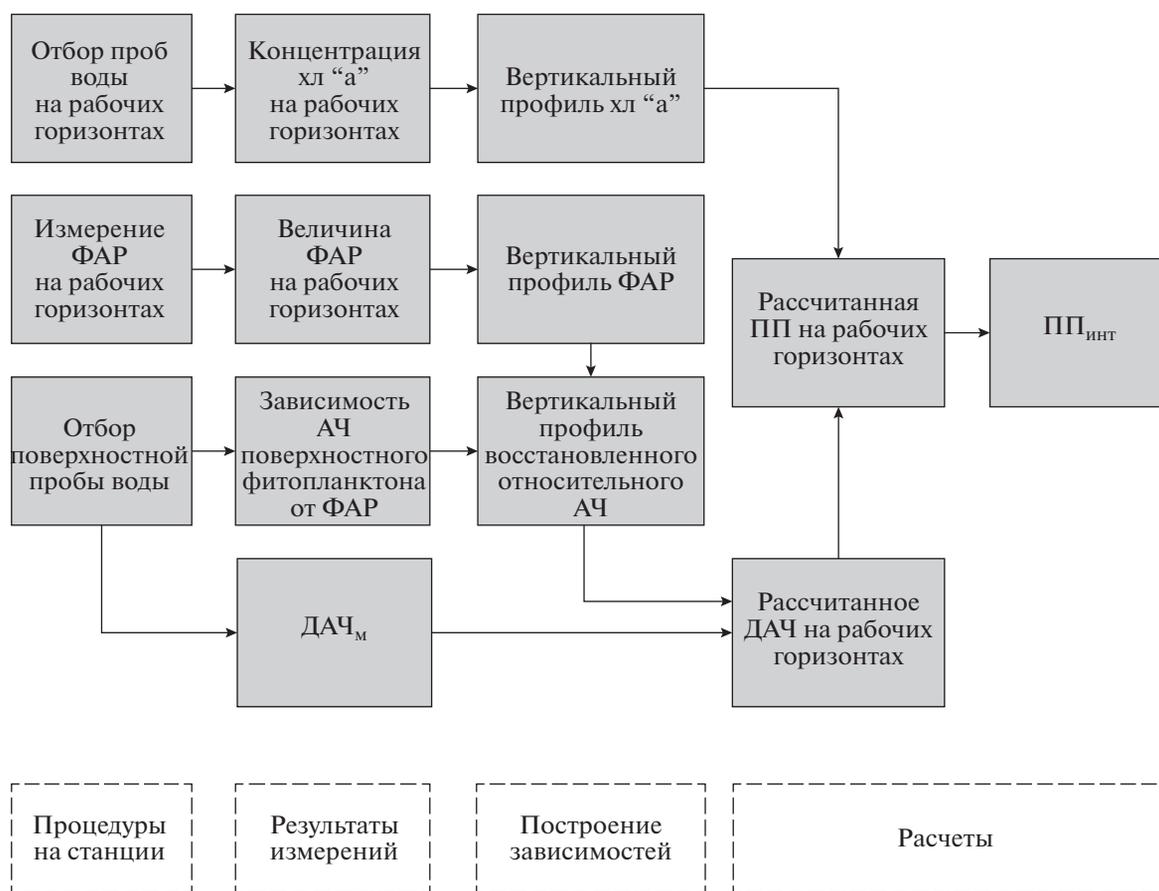


Рис. 1. Зависимость коэффициента диффузного ослабления ФАР (K_d) от концентрации поверхностного хл “а” (X_{l0}).

Расчет K_d , можно вычислить облученность на каждом горизонте по закону Бугера–Ламберта–Бера:

$$I_z = I_0 e^{-k_d z},$$

где I_z – облученность на горизонте Z , а I_0 – облученность на поверхности.

Схема постановки опыта для определения первичной продукции. Для измерения ПП в поверхностном слое используются те же поверхностные пробы, которые отбираются для определения содержания хл “а”. Время отбора проб выбирается за 30–40 мин до солнечной кульминации. Аликвоты поверхностной пробы объемом 50 мл разливаются в продукционные флаконы, иллюминаторы которых представляют собой светофильтры с пропусканием от 0 до 100% падающей ФАР. После добавления меченой по углероду соды флаконы экспонируются в течение второй половины светового дня (с полудня до заката) в палубном инкубаторе с температурой воды близкой к заборной. В конце опыта содержимое флаконов фильтруется под вакуумом через мембранные фильтры с размером пор 0,45 мкм. Фильтры с осадком высушиваются в течение 8–10 ч при ком-

натной температуре. Затем их помещают во флаконы, заполненные сцинтилляционной жидкостью, объемом 10 мл. Учет активности фильтров проводят через 3–4 ч на сцинтилляционном радиометре. Продукцию в поверхностном слое рассчитывают по стандартной формуле, в которой общее количество углерода во всех формах углекислоты для открытых океанических районов можно принять равным 25000 мг С/м³ [4].

АЛГОРИТМ РАСЧЕТА ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ В СТОЛБЕ ВОДЫ И ВОЗМОЖНОСТИ ПРИМЕНЕНИЯ ПРЕДЛОЖЕННОЙ СХЕМЫ ПОСТАНОВКИ ОПЫТА

На рис. 2 представлена схема последовательности определения ИПП по скорости фотосинтеза в поверхностной пробе и кривым подводной облученности и концентрации хл “а”.

Ниже описаны основные операции в данном алгоритме:

1. Построение зависимости ассимиляционного числа (АЧ) от величины подводной облученности (ФАР), имитированной нейтральными свето-

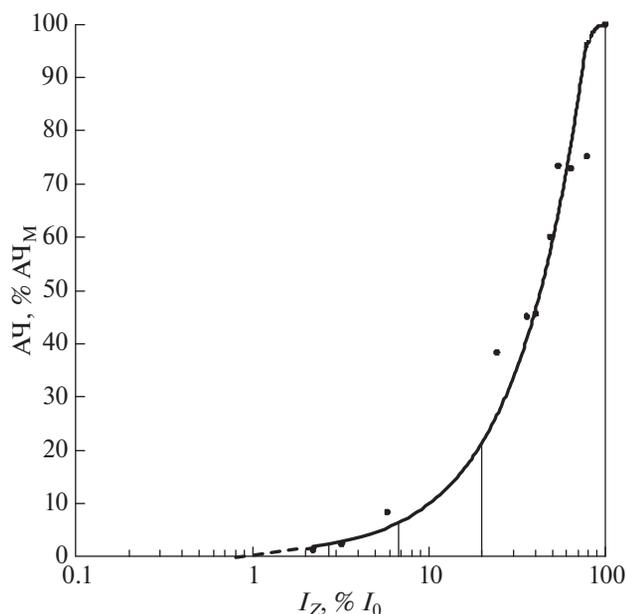


Рис. 2. Блок-схема измерений и расчетов при определении интегральной первичной продукции по скорости фотосинтеза в поверхностной пробе и кривым вертикального распределения подводной освещенности и хлорофилла.

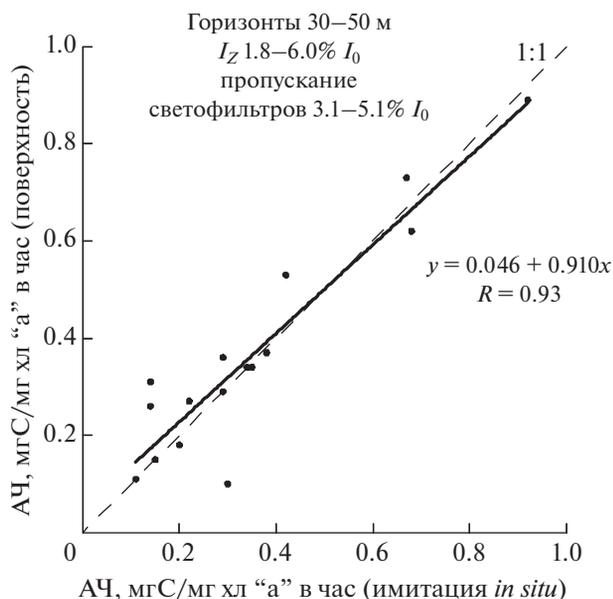


Рис. 3. Пример восстановления истинных величин ассимиляционного числа (АЧ) по кривой зависимости от интенсивности облученности (I_z), имитированной нейтральными светофильтрами. Вертикальные отрезки — относительные значения АЧ при облученности на рабочих горизонтах (глубины взятия проб для определения концентрации хл "а"). Пунктирная линия — экстраполяция световой кривой до компенсационной точки (граница слоя фотосинтеза).

фильтрами при экспонировании поверхностной пробы.

2. Построение кривой вертикального распределения хл "а" и подводной освещенности (ФАР) (горизонты отбора проб и измерений — рабочие горизонты).

3. Расчет относительных величин АЧ (в % от максимального значения ($AЧ_m$)) по интенсивности подводной освещенности на рабочих горизонтах с помощью зависимости для поверхностного фитопланктона и построение кривой вертикального распределения восстановленных относительных величин АЧ.

4. Расчет дневных величин АЧ (ДАЧ) на рабочих горизонтах по максимальному значению ДАЧ_м, полученному при измерении скорости фотосинтеза в поверхностной пробе.

5. Далее, ПП на каждом рабочем горизонте рассчитывается по формуле: ПП = ДАЧ × Хл, а ИПП определяется методом трапеций.

Пример восстановления относительных величин АЧ (в % от $AЧ_m$) по интенсивности подводной освещенности ("световой кривой") приведен на рис. 3. Граница слоя фотосинтеза находится путем экстраполяции кривой в компенсационную точку (глубина, на которой ассимиляция углерода фитопланктоном уравнивается тратами на дыхание).

Наиболее известной схемой расчета первичной продукции в столбе воды с использованием кривых вертикального распределения хлорофилла и подводной освещенности является метод Райтера и Енча [19]. Для определения ИПП этими авторами использовались световые зависимости фитопланктона, взятого с разных глубин при уровнях облученности 100, 50, 25 и 10% I_0 . $AЧ_m$ в экспериментах принималось равным 3.7 мгС/мг хл "а" в час, как средняя величина по данным измерений в природных популяциях фитопланктона и в культурах. Преимуществом схемы, использованной нами, является измерение $AЧ_m$ и запись световой зависимости фитопланктона для каждой станции, что позволяет учесть пространственно-временные изменения этих параметров. Ранее было показано, что обычно в природных популяциях и культурах $AЧ_m$ может изменяться в 30 раз и находится в пределах от 0.5 до 15 мгС/мг хл "а" в час [1].

Применение описанной выше схемы измерения первичной продукции требует уверенности в том, что поверхностная проба воды хорошо характеризует весь слой фотосинтеза и исследователь имеет дело с однородной по физиологическим свойствам популяцией фитопланктона во всем исследованном слое. Для разрешения этого вопроса в 31-м рейсе НИС "Академик Сергей Вавилов" (октябрь–ноябрь 2010 г., Южный океан)

нами проведен эксперимент по сравнению фотосинтетической активности поверхностных образцов и проб, взятых на горизонтах с низкой освещенностью.

Пробы воды отбирались с горизонтов 30–50 м, освещенность на которых составляла 1.8–6.0% I_0 . Эти пробы помещались под светофильтры с пропусканием 3.1–5.1% и экспонировались при естественном освещении вторую половину светового дня вместе с аликвотами поверхностной пробы с аналогичными светофильтрами. После экспозиции и проведения описанных выше основных методических процедур был проведен расчет ассимиляционной активности поверхностного и глубинного фитопланктона, экспонировавшихся при сходных условиях освещения. Всего было проведено 16 экспериментов (рис. 4). Регрессионная зависимость АЧ поверхностного и глубинного фитопланктона характеризуется высоким коэффициентом корреляции ($R = 0.93$). Из этого следует, что в период наших работ ассимиляционная активность популяций поверхностного и глубинного фитопланктона незначительно различалась при одинаковых уровнях освещенности, что свидетельствует о том, что поверхностная проба в значительной степени характеризует физиологическое состояние микрородослей всего верхнего перемешанного слоя (ВПС).

Сравнение величин ИПП, рассчитанных при помощи различных схем постановки опыта, проводилось в 36-м рейсе НИС “Сергей Вавилов” (тропическая и субтропическая Атлантика, 2012 г.). Величины этого показателя рассчитывались с использованием трех схем. Рассматриваемая в настоящей работе схема постановки опыта сопоставлялась с двумя другими, часто используемыми в практике гидробиологических исследований. При расчете с использованием так называемого “хлорофильного” метода были применены полученные ранее в постановках *in situ* кривые зависимости АЧ от уровня инсоляции на разных глубинах для станций с близкими биооптическими характеристиками (X_{L0} и относительная прозрачность по диску Секки) [2, 3], а также вертикальные профили хлорофилла и подводной облученности для конкретной станции. На ст. 2494а удалось произвести расчет ИПП по классической схеме имитации световых условий с отбором проб на различных световых глубинах. Результаты сравнения расчетов первичной продукции в столбе воды по этим схемам приведены в табл. 2.

Основной целью сопоставления результатов определения ИПП по “световой кривой” поверхностного фитопланктона с другими схемами постановки опыта было выяснение, в какой степени зависимость скорости фотосинтеза от уровня освещенности для поверхностной пробы характеризует весь фотосинтетический слой. Ранее было

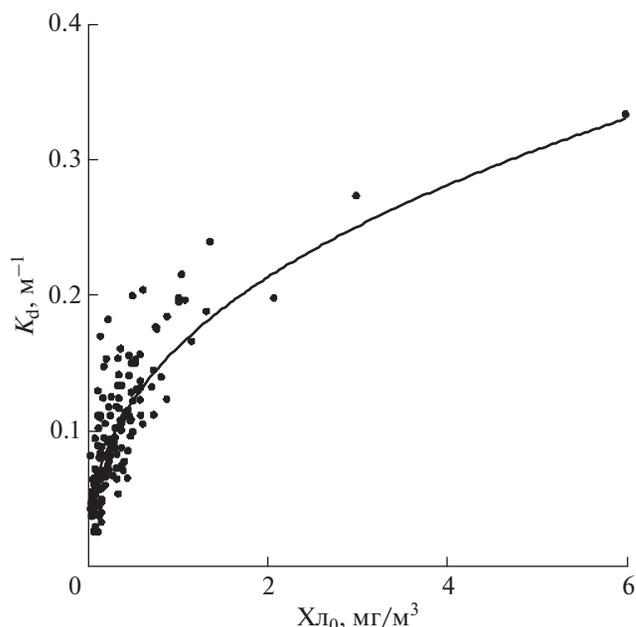


Рис. 4. Сравнение ассимиляционной активности поверхностного и глубинного фитопланктона, экспонировавшегося при одинаковых условиях освещения.

показано, что расчеты, основанные на измерении скорости фотосинтеза в поверхностной пробе, занижают ПП в столбе воды на 17% [18]. Методологическое значение эксперимента мы видим в оптимизации определения первичной продукции в столбе воды по поверхностным характеристикам и в разработке классификации зависимостей АЧ от подводной облученности для различных биооптических типов вод, которые можно выделить по наиболее просто определяемым гидробиологическим параметрам, таким как X_{L0} и относительная прозрачность по диску Секки. Для разработки такой классификации принципиально выяснить степень расхождения результатов расчетов ИПП по различным схемам.

Настоящая методическая работа является первой попыткой сопоставления результатов расчета интегральной первичной продукции по “световым кривым” *in situ* и для поверхностного фитопланктона. Всего в рейсе выполнено 6 параллельных экспериментов в водах разных биогеохимических провинций (табл. 2). Предварительные результаты показывают в целом хорошее соответствие данных расчета ИПП по приведенным схемам (коэффициент регрессии равен 0.91) за исключением ст. 2491 в Южном Атлантическом антициклоническом круговороте (провинция SATG), где результаты определения первичной продукции в столбе воды различались в 6.3 раза (табл. 2).

Относительная погрешность определений варьировала от –24.44 до 16.24%, составив в среднем –3.65%, что свидетельствует в целом о пре-

Таблица 2. Первичная продукция в столбе воды (мгС/м^2 в день) в биогеохимических провинциях Атлантического океана в октябре–ноябре 2012 г., рассчитанная с использованием различных схем постановки опыта

Дата	№ станции	Провинция	“Световая кривая” для поверхностной пробы	“Световая кривая” <i>in situ</i>	Имитация световых условий	[11]* (сентябрь– ноябрь)	[10] (средняя за год)
16.10.12	т. 12	STGE	56	58		660	165–275
24.10.12	2477a	ETRA	253	231		824	165–275
27.10.12	2480	WTRA	102	135		275	165–275
28.10.12	2486	WTRA	100	86		275	165–275
3.11.12	2491	SATG	36	226		275	100–165
5.11.12	2494a	SATG	213	254	272	275	100–165

* Расчет ИПП по спутниковым данным (X_{L_0} , T_0 , I_0) с использованием VGPM (Vertical generalized production model) алгоритма.

** Расчет на основании анализа результатов 8000 определений продукции при помощи радиоуглеродной и кислородной модификаций скляночного метода.

Биогеохимические провинции: STGE – Eastern Subtropical Gyre; WTRA – Western Tropical Atlantic; ETRA – Eastern Tropical Atlantic; SATG – South Atlantic Tropical Gyre [15].

вышении величин ИПП, опирающихся на измерения *in situ*, над значениями, полученными при помощи “световых кривых” для поверхностной пробы. Единичное сравнение двух упомянутых схем расчета с определением ИПП методом имитации световых условий также говорит о неплохом соответствии результатов, полученных с использованием разных подходов к постановке опыта. Для более уверенных выводов о том, насколько световые зависимости поверхностного фитопланктона характеризуют весь столб воды, необходимо расширение банка экспериментальных результатов одновременных измерений ИПП при помощи различных схем постановки опыта.

Предлагаемая схема постановки опыта измерения первичной продукции может применяться в слабо стратифицированных водах при отсутствии резкого пикноклина, где ВПС по глубине превышает или сопоставим со слоем фотосинтеза (моря умеренного пояса в зимне-весенний сезон, а также Субарктика и Антарктика). Преимуществами применения этой схемы являются: отсутствие привязки времени отбора проб на первичную продукцию к гидролого-гидрохимическим работам на вертикальном профиле, что обеспечивает автономность работ по измерению этого параметра, отсутствие необходимости отбора проб по горизонтам и оптимизация времени проведения эксперимента (экспозиции продукционных флаконов).

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант № 16-05-00050). Экспедиционные работы и обработка проб были выполнены при финансовой поддержке РНФ проекты № 14-50-00095 и № 14-17-00681, соответственно.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Ведерников В.И. Ассимиляционное число и пределы его колебаний в культурах и природных популяциях морских планктонных водорослей // Тр. ИО АН СССР. Т. 114. М.: Наука, 1982. С. 92–112.
2. Ведерников В.И., Демидов А.Б. Первичная продукция и хлорофилл в Северной Атлантике (сентябрь–октябрь 1991 г.) // Океанология. 1999. Т. 39. № 6. С. 876–886.
3. Ведерников В.И., Гагарин В.И., Демидов А.Б. и др. Распределение первичной продукции и хлорофилла в субтропических водах Атлантического океана осенью 2002 г. // Океанология. 2007. Т. 47. № 3. С. 418–431.
4. Винберг Г.Г., Кабанова Ю.Г., Кобленц-Мишке О.И. и др. Методическое пособие по определению первичной продукции органического вещества в водоемах радиоуглеродным методом. Минск: Изд-во Белорус. гос. ун-та, 1960. 26 с.
5. Демидов А.Б., Ведерников В.И., Гагарин В.И., Буренков В.И. Продукционные характеристики фитопланктона в восточных районах Атлантики и Атлантическом секторе Южного океана в октябре–ноябре 2004 г. // Океанология. 2008. Т. 48. № 3. С. 396–410.
6. Демидов А.Б., Мошаров С.А., Гагарин В.И., Романова Н.Д. Пространственная изменчивость первичной продукции и хлорофилла “а” в проливе Дрейка в весенний сезон // Океанология. 2011. Т. 51. № 2. С. 293–306.
7. Демидов А.Б., Мошаров С.А., Гагарин В.И. Продукционные характеристики фитопланктона в Южной Атлантике и Атлантическом секторе Южного океана летом 2009–2010 гг. // Океанология. 2012. Т. 52. № 2. С. 226–238.
8. Доти М. Анализ данных по первичной продукции, полученных во время совместных методических работ ученых разных стран в районе Гавайских

- островов // Океанология. 1962. Т. 2. № 3. С. 543–553.
9. Сорокин Ю.И. О применении радиоактивного углерода C^{14} для изучения продуктивности водоемов // Тр. Всесоюзного гидробиологического общества. Т. 7. С. 271–286.
10. Berger W.H. Global maps of ocean productivity // Productivity of the Ocean: Present and Past. New York: John Wiley a. Sons, 1989. P. 429–455.
11. Behrenfeld M.J., Falkowski P.G. Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration // Limnol. and Oceanogr. 1997a. V. 42. № 1. P. 1–20.
12. Holm-Hansen O., Riemann B. Chlorophyll a determination: improvements in methodology // Oikos. 1978. V. 30. P. 438–447.
13. Jerlov H.G. Optical oceanography. New York: Elsevier, 1968. 194 p.
14. JGOFS (Joint Global Ocean Flux Study Protocols). Protocols for the Joint Global Ocean Flux Study Protocols (JGOFS). Core Meas, Manual Guides. 1994. P. 119–122.
15. Longhurst A. Seasonal cycles of pelagic production and consumption // Prog. Oceanogr. 1995. V. 36. № 2. P. 77–167.
16. Mathot S., Dandois J.-M., Lancelot C. Gross and net primary production in the Scotia-Weddell Sea sector of the Southern Ocean during spring 1988 // Polar Biology. 1992. V. 12. P. 321–332.
17. Platt T., Gallegos C.L., Harrison W.G. Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton // J. Mar. Res. 1980. V. 38. P. 687–701.
18. Riegman R., Colijn E. Evaluation of measurements and calculation of primary production in the Dogger Bank area (North Sea) in summer 1988 // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1991. V. 69. P. 125–132.
19. Ryther J.H., Yentsch C.S. The estimation of phytoplankton production in the ocean from chlorophyll and light data // Limnol. and Oceanogr. 1957. V. 2. P. 281–286.
20. Steemann Nielsen E. The use of radioactive carbon (C^{14}) for measuring organic production in the sea // J. Cons. Perm. Ins. Explor. Mer. 1952. № 18. P. 117–140.

Measurement of Water Column Primary Production using Surface Phytoplankton Photosynthesis-Irradiance Relations, Vertical Chlorophyll Distribution and Underwater Light

A. B. Demidov, V. I. Gagarin, S. A. Mosharov

A method of measuring water column primary production (IPP) using surface phytoplankton photosynthesis-irradiance relations, vertical chlorophyll distribution and underwater light is presented. A good correlation was found between the results calculated with suggested method and light dependencies in situ. The advantages of the application of the suggested method are independence of the IPP measurements from CTD profiling and sampling as well as reduction of the work time at stations.