

В.В. Заворуев

Распределение биолюминесценции и флуоресценции планктона в связи с физико-химическими свойствами водной среды в районе Перуанского апвеллинга

Институт вычислительного моделирования СО РАН, г. Красноярск

Поступила в редакцию 16.10.2002 г.

В период Эль-Ниньо было проведено измерение интенсивности люминесценции планктона и физико-химических параметров воды в районе Перуанского апвеллинга. Показано, что между положением экстремумов биолюминесценции, градиента солености и концентрации кислорода имела корреляция ($R^2 = 0,81 \div 0,95$). Распределение максимума флуоресценции хлорофилла совпадало с положением пикноклина ($R^2 = 0,85$). Пространственное распределение интенсивностей биолюминесценции и флуоресценции в районе исследования было различным. Предполагается, что это связано со свойствами планктона, формирующего световые поля в океане.

Введение

Характерной чертой вертикального распределения биолюминесценции в водах Мирового океана является его неоднородность. Глубина залегания максимума свечения коррелирует (0,80–0,91) с толщиной изотермического слоя [1]. Фактически наибольшая интенсивность свечения приурочена к верхней границе термоклина [2]. Между физико-химическими показателями водной среды и интенсивностью свечения планктона обнаружена связь на уровне 0,18–0,65 [1]. Причем наиболее высокий коэффициент корреляции наблюдается между биолюминесценцией и концентрацией кислорода.

Вертикальное распределение биолюминесценции в районах апвеллингов имеет ярко выраженный одномаксимумный профиль [1]. Изменение гидрофизических параметров во фронтальных зонах не всегда вызывает соответствующую реакцию характеристик биолюминесценции. Так, на равномерном температурном фоне наблюдаются резкие изменения уровня свечения планктона и, наоборот, в районе температурных фронтов интенсивность биолюминесценции остается неизменной [2].

Положение максимума флуоресценции фитопланктона определяется толщиной квазиоднородного слоя и глубинами залегания экстремумов градиентов гидрофизических характеристик [3]. Если перемешанный слой менее 70 м, то максимальная флуоресценция обнаруживается в нескольких метрах под экстремумами градиентов температуры, солености и плотности. При мощности квазиоднородного слоя более 70 м их положение меняется местами, а разрыв может достигать несколько десятков метров [3].

Однако имеются исключения из этой закономерности. Показано, что в субтропических водах пик флуоресценции хлорофилла обнаруживается на глубине 80 м, и его положение определяется максимальной плотностной стратификацией, которая совпадает с сезонным термоклином [4]. В Средиземном море максимум флуоресценции совпадал с нижней границей эвфотического слоя, а во фронтальных зонах был

локализован между слоями воды, в которых интенсивность света составляла 1 и 3,5% от падающей на поверхность [5].

В районах фронтальных зон не наблюдается определенной закономерности между интенсивностью флуоресценции хлорофилла и гидрофизическими параметрами морской воды. Так, в субантарктическом фронте профили флуоресценции фитопланктона варьировали по форме и интенсивности на смежных акваториях безотносительно к поверхностной температуре [6]. В Балтийском море экстремумы горизонтального распределения флуоресценции находились вне фронта, и не наблюдалось какой-либо корреляции между полями температуры и люминесценции хлорофилла [7]. Однако в Атлантическом океане области повышенной флуоресценции хлорофилла у северной и южной границ субтропического фронта были связаны с высокими горизонтальными градиентами солености и температуры [8].

Из сказанного следует, что общим фактором, влияющим в той или иной степени на распределение флуоресценции и биолюминесценции, является температура. Однако до сих пор не выявлены общие и отличительные черты в структуре люминесцентных полей при одновременном измерении флуоресценции, биолюминесценции, температуры, а также других физико-химических параметров водной среды. Наиболее удобным полигоном для проведения таких исследований является высокопродуктивный апвеллинг у берегов Перу, который функционирует круглогодично [9, 10]. Дополнительным аргументом в пользу выбора этого района было наличие в восточной Пацифике слоя глубоководного минимума кислорода, который у берегов поднимается до 80–100 м [11]. Причем происхождение кислородного минимума вызвано гидродинамикой океанических вод [12].

Цель работы состояла в изучении и выявлении закономерностей распределения биолюминесценции и флуоресценции планктона в связи с факторами водной среды при одновременном измерении физических, химических и биологических параметров экосистемы в районе Перуанского апвеллинга.

Аппаратура и методы исследования

В работе использовался многоканальный зонд «Ромашка-3», с помощью которого были измерены вертикальные профили биолюминесценции, температуры и подводной облученности [1]. Батифотометр снабжен роторными затенителями для ослабления солнечного света в 10^{10} – 10^{12} раз. Это позволяло измерять интенсивность биолюминесценции в любое время суток. В состав зонда входят шесть батометров для отбора проб воды в характерных точках распределения исследуемых параметров.

Кроме того, для измерения флуоресценции хлорофилла и физико-химических параметров морской воды использовали 150-литровый батометр, которым практически одновременно отбирали пробы с 14 – 16 горизонтов верхнего 200-метрового слоя. Горизонты выбирали по результатам вертикального зондирования гидрофизических и гидрооптических характеристик с целью выявления градиентных зон.

Флуоресценцию хлорофилла регистрировали на приборе ФЛ-304 КГУ по ранее описанной методике [13, 14]. Физико-химические параметры морской воды определяли стандартными методами [15].

Исследования были выполнены в феврале 1987 г. во время 38-го рейса НИС «Дмитрий Менделеев» на разрезе протяженностью 137 миль, начало которого было на станции с координатами $7^{\circ}39'$ ю.ш., $79^{\circ}31'$ з.д., окончание – $8^{\circ}11'$ ю.ш., $81^{\circ}40'$ з.д.

Результаты исследования и их обсуждение

В момент исследования распределения люминесценции планктона наблюдалась следующая гидрологическая ситуация. Большая часть района была подвергнута трансгрессии высокосоленных, теплых вод с температурой верхнего слоя воды около 25°C [16]. Положительная аномалия температуры достигала 3°C [17]. В связи с этим апвеллинг ослаб. Изотерма 20°C , обычно прослеживаемая до $6-7^{\circ}$ ю.ш., во время экспериментов не поднималась севернее 25° ю.ш. [16, 18]. Апвеллинг существовал только в 30-мильной прибрежной полосе [16]. Характер океанологических условий, соответствующий Эль-Ниньо, четко прослеживался в пространственном распределении температуры (рис. 1). Термоклин выходил к поверхности в узкой 10-мильной полосе у побережья. К поверхности поднимались теплые, с температурой более 21°C , воды из тонкого подповерхностного слоя, толщиной 25–30 м с малой концентрацией биогенных элементов. Характерное для данного района заглупление изотерм началось с изотермы 20°C , а не с 15-градусной, как это наблюдается при нормально развитом апвеллинге [19, 20]. В феврале 1987 г. наблюдалось очень сильное заглупление в сторону берега изотермы 16°C (см. рис. 1). Такое заглупление объясняется проникновением теплых вод из открытой части океана [16].

Распределение кислорода также отличалось от обычного наблюдаемого. При выраженном апвеллинге изоксигены 1–5 мл/л поднимаются с запада на восток [12]. В 1987 г. такую тенденцию проявляли только изоксигены 3–4 мл/л [11]. Изолинии, отражающие концентрации кислорода 0,2 и 0,5 мл/л, имели тенденцию к заглуплению по мере приближения к береговой зоне. При развитом апвеллинге эти изолинии описываются сложной кривой [12]. В период

наблюдения многими экстремумами характеризовались изоксигены 1,5 и 2,0 мл/л [11].

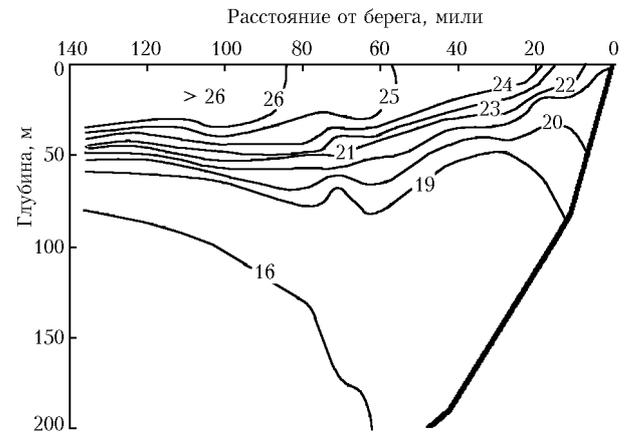


Рис. 1. Распределение температуры ($^{\circ}\text{C}$) на Перуанском разрезе

По данным измерения температуры и солёности были рассчитаны градиенты этих параметров. Расчеты показали, что на разрезе горизонтальные профили термоклина и галоклина различаются. В целом они были подобны некоторым характерным изолиниям. Так, максимум градиента температуры был подобен изотермам $21-22^{\circ}\text{C}$ (см. рис. 1). Галоклин был подобен изолинии 35‰, расположенной в верхнем 50-метровом слое (рис. 2). На протяжении 137 миль Перуанского разреза верхняя граница градиента условной плотности (пикноклина) не опускалась ниже 50 м (рис. 2).

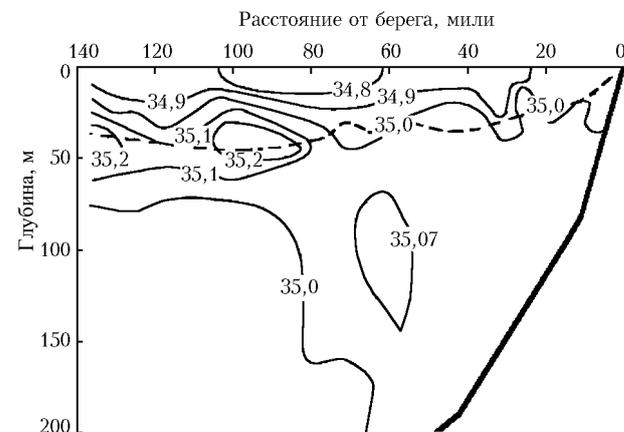


Рис. 2. Распределение солёности (‰) на Перуанском разрезе. Пунктирной линией показано положение верхней границы условной плотности (пикноклина)

Каково же было влияние фронтальных зон на пространственное распределение планктона? Для начала на примере станции, расположенной в середине разреза, рассмотрим вертикальные профили биолюминесценции в светлое и темное время суток и дадим объяснение происхождению максимумов свечения (рис. 3). Экспериментально установлено, что днем суммарная интенсивность люминесценции во всем столбе воды в 10 раз меньше, чем ночью. Это связано с фотоингибированием биолюминесценции солнечным светом. В 08 ч местного времени при прозрачности воды $S = 9$ м биолюминесценция проявлялась с глубины более $2S$, а в 20 ч, когда

наступала темнота, люминесценция начиналась с самых верхних слоев воды. Дневной вертикальный профиль биолюминесценции характеризовался тремя максимумами, а ночной – четырьмя. На этих вертикальных профилях два нижних максимума совпадали по положению в пространстве и были обусловлены скоплением зоопланктона [18]. Верхних два пика биолюминесценции на ночном вертикальном профиле совпадали с распределением флуоресценции. Днем эти экстремумы биолюминесценции вырождались в один слабый пик, который по положению в пространстве соответствовал глубине, на которой наблюдалась максимальная флуоресценция хлорофилла. Таким образом, дневной профиль биолюминесценции неадекватно отражал структуру фитопланктона. Напротив, связь между распределением зоопланктона и биолюминесценцией была более явной и не зависела от освещенности.

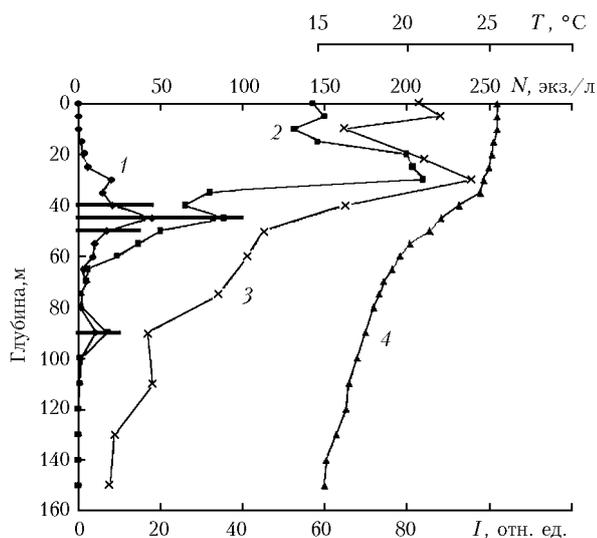


Рис. 3. Вертикальное распределение гидробиологических параметров и температуры на станции с координатами 07°58'09" ю.ш., 80°45'07" з.д.: 1 и 2 – интенсивность биолюминесценции в дневное (08 ч) и темное (20 ч) время суток; 3 – флуоресценция хлорофилла; 4 – температура. Горизонтальные линии показывают численность зоопланктона

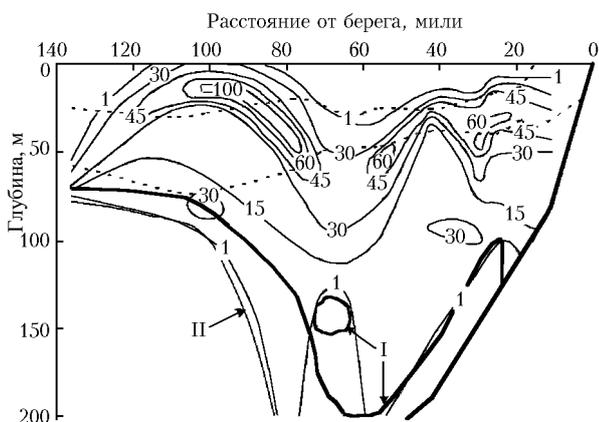


Рис. 4. Распределение интенсивности биолюминесценции на Перуанском разрезе. Пунктирные линии показывают положение верхней и нижней границы термоклина. Сплошные жирные линии обозначают распределение изоксиген: I – концентрация кислорода 1,5 мл/л, II – 0,5 мл/л

Распределение биолюминесценции на Перуанском разрезе показано на рис. 4. Максимальная интенсивность биолюминесценции почти на всех станциях разреза хорошо коррелировала с положением галоклина (см. на рис. 2 изолинию 35‰, расположенную ближе к поверхности). Исключение наблюдалось на самой удаленной от берега станции, где максимум свечения находился на глубине 65 м, а галоклин – на глубине 20 м. Биолюминесценция была сосредоточена в узком, по сравнению со всеми другими станциями, слое воды (60–80 м). В вертикальном профиле люминесценции выделялись отдельные пики, что характерно для светящегося зоопланктона. Вероятно, на такое распределение планктона повлияло вторжение соленой (35,2‰) и теплой (> 26 °C) массы воды со стороны открытого океана (см. рис. 1, 2). На всем Перуанском разрезе коэффициент корреляции между положением изолинии солености 35‰ (галоклином) и глубиной максимальной интенсивности биолюминесценции составлял 0,52, а при исключении из рассмотрения последней океанической станции – 0,81.

Нижняя граница биолюминесценции на разрезе была ограничена изоксигенами 0,5 и 1,5 мл/л (см. рис. 4). Причем смена кислородной лимитации происходила во фронтальной зоне, образованной взаимодействием надшельфовых и океанических вод. Эта зона была расположена на расстоянии 55–70 миль от берега [18]. В районе фронтальной зоны на глубине 130–150 м обнаруживалась относительно небольшая линза воды с концентрацией кислорода ниже 1,5 мл/л. Она повлияла на положение нижней границы биолюминесценции (см. рис. 4). Коэффициент корреляции между нижней границей биолюминесценции и концентрацией кислорода 0,5 и 1,5 мл/л был равен 0,92–0,95.

Таким образом, в районе Перуанского апвеллинга, находящегося под действием Эль-Ниньо, определяющими факторами в распределении биолюминесценции были галоклин и изоксигены 0,5–1,5 мл/л. Градиентные зоны гидрофизических параметров, такие как пикноклин, изотермический слой и термоклин, не оказывали существенного влияния на пространственное распределение биолюминесценции планктона.

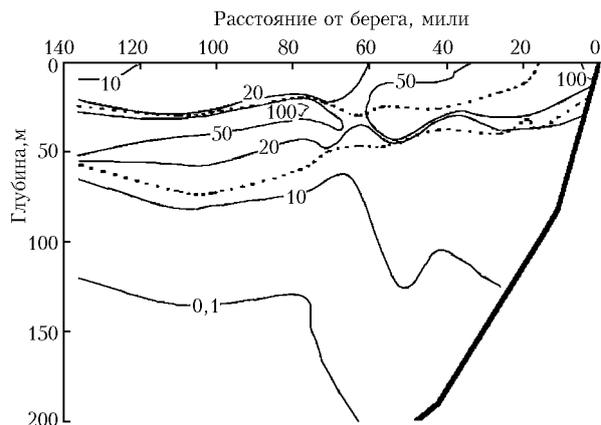


Рис. 5. Распределение интенсивности флуоресценции хлорофилла на Перуанском разрезе. Пунктирные линии показывают положение верхней и нижней границ термоклина

Распределение интенсивности флуоресценции хлорофилла на разрезе показано на рис. 5. На океанических станциях, расположенных за фронтальной зоной

(55–70 миль), максимальная флуоресценция наблюдалась между верхней и нижней границами термоклина. В этой области были зарегистрированы наиболее высокие концентрации фитопланктона и хлорофилла [21, 22]. В 30-мильной прибрежной зоне интенсивность флуоресценции на поверхности была такой же, как и на верхней границе термоклина. Это связано с особенностями развития фитопланктона в апвеллинге [21]. На участке 33 – 60 миль от берега наблюдалось заглупление изолинии, соответствующей 50 условным единицам интенсивности флуоресценции. При этом максимум люминесценции хлорофилла совпадал с верхней границей термоклина. Следует отметить, что в период развития апвеллинга заглупление пика флуоресценции происходило на расстоянии 115 миль от берега [23]. Для нижней границы флуоресценции фитопланктона не обнаружена корреляция с распределением солёности, температуры и кислорода. Очевидно, ее положение определялось скоростью оседания планктона, содержащего хлорофилл, и динамикой глубинных вод [16, 21].

Для Перуанского апвеллинга показано, что повышенное содержание хлорофилла наблюдается в пикноклине или над ним [22]. Так как флуоресценция планктона определяется именно этим пигментом, то была оценена величина связи между горизонтами обнаружения максимальной интенсивности флуоресценции хлорофилла и глубинами верхней границы условной плотности воды (таблица). Коэффициент корреляции равнялся 0,85. Аналогичный коэффициент, рассчитанный относительно толщины эвфотического слоя, составил 0,61. Таким образом, среди исследованных параметров водной среды положение верхней границы пикноклина является определяющим фактором в распределении флуоресценции хлорофилла в районе Перуанского апвеллинга.

Толщина эвфотического слоя, положение верхней границы пикноклина и глубина обнаружения максимальной флуоресценции хлорофилла в районе Перуанского апвеллинга

Расстояние от берега, мили	Горизонт максимальной флуоресценции, м	Толщина эвфотического слоя, м	Положение верхней границы пикноклина, м
3	5	18	6
11	12	48	19
26	16	40	27
42	22	38	36
56	27	35	31
63	25	38	37
71	32	36	31
78	28	37	40
101	35	46	46
136	40	55	37

В распределении биолюминесценции и флуоресценции в районе Перуанского апвеллинга не выявлено общих закономерностей (см. рис. 4, 5). Если в положении пика флуоресценции хлорофилла наблюдалась тенденция к заглуплению по направлению с востока на запад, то характер изменения положения максимума биолюминесценции был более сложным. Кроме того, во фронтальной зоне смещения шельфовых и океанических вод наблюдались заглупление и уменьшение величины пика биолюминесценции (см. рис. 4). Влияние этой фронтальной зоны на флуоресценцию фитопланктона было менее явным и выражалось только в снижении уровня люминесценции хлорофилла (см. рис. 5). Максимальные значения интенсивностей биолюминесценции и флуоресценции, зарегистрированные на Пе-

руанском разрезе, не совпадали по положению в пространстве. Различие в структуре двух видов люминесценции связано с тем, что флуоресценция отражает распределение планктона, содержащего хлорофилл, а биолюминесценция – распределение планктона, преимущественно не имеющего в своем составе фотосинтетических пигментов [1, 3].

1. Гительзон И.И., Левин Л.А., Утюшев Р.Н., Черепанов О.А., Чузунов Ю.В. Биолюминесценция в океане. СПб.: Гидрометеониздат, 1992. 283 с.
2. Левин Л.А., Чузунов Ю.В., Утюшев Р.Н., Черепанов О.А. Биолюминесцентное поле // Экосистемы субантарктической зоны Тихого океана. М.: Наука, 1988. С. 89–99.
3. Карабаев Г.С. Флуоресценция в океане. Л.: Гидрометеониздат, 1987. 200 с.
4. Read J.F., Lucas M.I., Holley S.E., Pollard R.T. Phytoplankton, nutrients and hydrography in the frontal zone between the South-west Indian Subtropical gyre and the Southern Ocean // Deep-Sea Res. Issue 12. 2000. V. 47. P. 2341–2368.
5. L'Helguen S., Le Corre P., Madec C., Morin P. New and regenerated production in the Almeria-Oran front area, eastern Alboran Sea // Deep-Sea Res. Issue 1. 2002. V. 49. P. 83–99.
6. Карабаев Г.С., Соловьев А.Н. Распределение флуоресценции во фронтальных зонах восточной части Тихого океана // Фронтальные зоны юго-восточной части Тихого океана. М.: Наука, 1984. С. 58–63.
7. Карабаев Г.С., Соловьев А.Н., Якубович В.В. О влиянии гидрологических условий на оптические характеристики деятельного слоя океана // Океанология. 1974. Т. 14. Вып. 4. С. 623–630.
8. Fernandez E., Pingree R.D. Coupling between physical and biological fields in the North Atlantic subtropical front southeast of the Azores // Deep-Sea Res. Issue 9. 1996. V. 43. P. 1369–1393.
9. Minas H.J., Minas M. Net community production in «High Nutrient–Low Chlorophyll» waters of the Tropical and Antarctic Oceans: Grazing versus Fe hypothesis // Oceanol. Acta. Issue 1. 1992. V. 15. P. 145–162.
10. Vinogradov M.E., Shushkina E.K. Some development patterns of plankton communities in the upwelling areas of the Pacific ocean // Mar. Biol. 1978. V. 48. № 4. P. 336–357.
11. Стунжас П.А., Гусарова А.Н., Маккавеев П.Н. Гидрохимическая обстановка в центральной части Тихого океана и в районе восточных пограничных течений // Экосистемы восточных пограничных течений и центральных районов Тихого океана. М.: Наука, 1990. С. 47–61.
12. Бордовский О.К., Гусарова А.Н., Налбандов Ю.Р., Стунжас П.А., Протп Л.Н. Гидрохимические условия района исследований // Фронтальные зоны юго-восточной части Тихого океана: (Биология, физика, химия). М.: Наука, 1984. С. 64–76.
13. Методические рекомендации по дистанционным методам контроля поверхности вод суши. Экспрессное флуориметрическое определение концентрации хлорофилла А и фотосинтетической активности фитопланктона. Л.: Гидрометеониздат, 1989. 48 с.
14. Заворуев В.В. Динамика концентрации хлорофилла и фотосинтетической активности водорослей во льду пресноводного водоёма // Гидробиол. ж. 2000. Т. 28. № 2. С. 47–53.
15. Методы гидрохимических исследований океанов. М.: Наука, 1978. 271 с.
16. Мандыч А.Т., Гриценко А.М. Аномальные гидрологические условия у побережья северного Перу 1986–1987 гг. // Экосистемы восточных пограничных течений и центральных районов Тихого океана. М.: Наука, 1990. С. 15–29.
17. Jordan R. El Nino en 1987 // Biol. ERFEN / Bull. 1987. № 20. P. 2–4.
18. Виноградов М.Е., Шушкина Э.К., Лебедева Л.П. Функциональные характеристики сообществ северной части Перуанского побережья // Экосистемы пелагиали Перуанского района. М.: Наука, 1980. С. 242–257.
19. Попков В.В., Поярков С.Г., Шитлов В.Г. Гидрофизические характеристики экосистемы // Экосистемы пелагиали Перуанского района. М.: Наука, 1980. С. 13–28.

20. Guillen O., Calienes R., Rondan R. Medio ambiente y produccion primaria frente al area Pimentel-Chimbote // Bol. Inst. Mar. Peru. 1977. V. 3. № 4. P. 108–159.
21. Микаэлян А.С., Сеничкина Л.Г., Георгиева Л.В. Состав и распределение фитопланктона в районе Перуанского апвеллинга в феврале 1987 г. // Экосистемы восточных пограничных течений и центральных районов Тихого океана. М.: Наука, 1990. С. 100–111.
22. Ведерников В.И., Сухомлин А.В., Шапошникова М.Г. Первичная продукция и хлорофилл в восточных и центральных районах Тихого океана в январе – апреле 1987 г. // Экосистемы восточных пограничных течений и центральных районов Тихого океана. М.: Наука, 1990. С. 8–99.
23. Карабаев Г.С. Особенности распределения флуоресценции и рассеяния света при интенсивном вертикальном перемешивании и подъеме вод // Океанология. 1977. Т. 17. Вып. 2. С. 312–318.

V.V. Zavoruev. The distribution of plankton bioluminescence and fluorescence in relation to physical and chemical properties of aqueous medium in the region of Peru upwelling.

In the El Nino period, the intensity of plankton luminescence and physical and chemical parameters of water in the region of Peru upwelling were measured. It is shown that there is a correlation between the location of bioluminescence extreme, salinity gradient, and oxygen concentration ($R^2 = 0.81-0.95$). The distribution of the maximum of chlorophyll fluorescence coincided with the pycnocline location ($R^2 = 0.85$). The spatial distribution of bioluminescence and fluorescence intensity in the region of investigation was different. It is supposed that it depends on the properties of plankton forming light fields in the ocean.