

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ ИМ. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

ISSN 0203—4646

ЭКОЛОГИЯ МОРЕЯ

1871



33

1989

Б. Р. БЕРЛЯН, З. П. БУРЛАКОВА, Л. В. ГЕОРГИЕВА,
М. А. ИЗМЕСТЬЕВА, В. И. ХОЛОДОВ,
С. И. МАЙСТРИНИ, В. Е. ЗАЙКА

ЛЕТНИЙ ФИТОПЛАНКТОН БЛИЖНЕВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ СРЕДИЗЕМНОГО МОРЯ: БИОМАССА И ЛИМИТИРУЮЩИЕ ФАКТОРЫ

Обобщая исследования первичной продукции в Средиземном море, А. Сурния [52] отмечает незначительное количество данных и двойную разнородность в их распределении: «неравенство географическое: более выгодное положение западного бассейна по отношению к восточному» и «неравенство океанографическое: более выгодное положение прибрежной области по отношению к океанической». Прошло более 15 лет после выхода упомянутой выше работы, однако новые данные по этому вопросу почти отсутствуют. В это десятилетие исследовали фитопланктон в Средиземном море, но преимущественно в прибрежных водах: греческих в Эгейском море [25, 26], ливанских [34], израильских [10, 32], египетских [13, 14, 19] и ближневосточной части Средиземного моря. Большинство полученных результатов было таксономического порядка и акцентировало внимание на изменениях, связанных с постройкой Асуанской плотины: прекращение регулярной евтрофикации водами Нила, ускорение миграции индо-тихоокеанских видов [13, 31] при уменьшении «барьера солености» между Красным и Средиземным морями.

Средиземноморские воды по содержанию питательных солей известны олиготрофностью, усиливающейся с запада на восток. Однако первичная продукция оказывается средней, что определяется особыми гидрологическими условиями, характеризующимися процессами вертикальной термохалинной конвекции и быстрой рециркуляцией вод [38, 59].

В ближневосточной части Средиземного моря все работы, касающиеся первичной продукции, сводятся к уже старым исследованиям О. Х. Орана [45, 47], проводившимся на береговой станции недалеко от Хайфы, и к более поздним работам Н. М. Довидара и Х. М. Мустафы [14] и Т. Бермана [10, 11]. Только несколько станций последней работы были явно океаническими.

В 1962—1967 гг. средняя продукция была между 27 и $45 \text{ г} \cdot \text{С} \cdot \text{м}^{-2} \times \text{год}^{-1}$ для береговых вод, представляющих, как отмечает Кимор [31], только 50—60% первичной продукции западного бассейна. Эти результаты заставляют отнести Средиземное море к первой или второй категории районов, соответствующих наименьшей продукции — 0,1 или порядка $0,10$ — $0,15 \text{ г} \cdot \text{С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{день}^{-1}$. Данные, полученные для прибрежных вод и (в некоторых случаях) до постройки Асуанской плотины, позволяют предположить, что для открытых вод ближневосточной части Средиземного моря величины будут еще меньшими.

Таким образом, замечание А. Сурния об исследованиях в Средиземном море остается актуальным и сегодня: «несмотря на то что это может показаться устаревшим, сегодня необходимы настоящие «исследовательские походы» в Средиземное море. Сети станций и разрезов должны осуществляться в противоположные сезоны (конец зимы, середина лета) в следующих районах...», А. Сурния называет в числе других «весь восточный бассейн».

Советско-французская экспедиция, проведенная летом 1983 г. на борту нис «Профессор Водяницкий», попыталась по возможности заполнить этот пробел. Главной целью экспедиции было изучение вертикального распределения биомассы фитопланктона и исследование механизмов ее лимитирования. Для этого были применены классические океанографические методы (изучение температуры, солености, концентрации питательных веществ, биомассы фитопланктона). Чтобы уточнить отно-

сительную важность питательных веществ, растворенных в воде, мы применили биологический метод, основанный на подсчете прироста естественных популярий в изучаемых водах, обогащаемых по-разному. Функционирование олиготрофных экосистем является сегодня предметом споров на международном уровне. Были выдвинуты многие гипотезы (требующие проверки) для установления концептуальных моделей потоков углерода между автотрофным и гетеротрофным планктоном [15, 18]. Результаты, полученные в ходе этой экспедиции в Левантийском море, которое можно рассматривать как уменьшенную модель олиготрофного океана, являются вкладом в изучение данного вопроса.

Материал и методы исследования. Расположение станций. В Восточном Средиземноморье циркуляция поверхностных вод имеет общее циклоническое направление. Т. З. Джиоев и В. Н. Дроздов [1] четко определяют три циклонических образования: первый к юго-западу от Крита, второй — в центральной части бассейна между Кипром, Критом и турецкими берегами, третий — к юго-восточной части бассейна, вдоль египетских и израильских берегов. Кроме того, известен антициклонический круговорот вдоль африканских берегов, между Критом и Африкой. На глубине более 500 м общая схема циркуляции носит циклонический характер.

Циклоническая циркуляция порождает зоны дивергенции и особенные гидрометеорологические условия, образующиеся на северо-востоке ближневосточной части Средиземного моря и создающие вертикальную зимнюю конвекцию до 150—200 м. Суммарная интенсивность этих процессов незначительна [6] во времени и пространстве (несколько десятков миль, несколько дней в конце февраля — начале марта).

Экспедиция в ближневосточной части Средиземного моря длилась с 7. VI по 5. VII 1983 г., т. е. летний период, когда наблюдалась стабильность вод. Были изучены две станции: 2050 (33°30' с. ш.; 31°30' в. д.) и 2055 (34°00' с. ш.; 26°00' в. д.). Они расположены на периферии циклонических зон, на уровне линий дивергенции (рис. 1).

На ст. 2050 исследование длились 9 дней, на ст. 2055 — 14. Перед началом на каждой из станций необходимо было убедиться в том, что она находится в стабильной пространственной структуре. Для этого исследовали несколько вертикальных профилей, крестообразно расположенных вокруг каждой из станций и ограничивающих площадь около 75 км². Измеряли температуру, соленость и флуоресценцию *in vivo*.

Физические и химические измерения. Температуру и соленость измеряли при помощи зонда «Исток», образцы воды добывали батометром из оргстекла емкостью 100 л (батометр Б-100). Содержание в воде фосфатов, нитритов, нитратов и силикатов исследовали вручную по Дж. Д. Х. Стрикленду и Т. Р. Парсонсу [54].

Биологические параметры. Биомасса водорослей *in situ* была определена по хлорофиллу *a*, экстрагируемому ацетоном. Концентрацию хлорофилла определяли с помощью спектрофотометрического метода по новым уравнениям С. В. Джефри и Г. Ф. Хамфри [27] или флуориметрического [23]. Феопигменты определяли после подкисления вытяжек. Пигменты собирали фильтрацией проб воды (8—10 л) на стекловолоконистые фильтры. Для определения соотношения нано- и пикопланктона некоторые пробы воды дифференцированно фильтровали через сито из нейлона с ячейей 10 мкм, а затем через фильтр Нуклеопор с величиной пор 3 мкм.

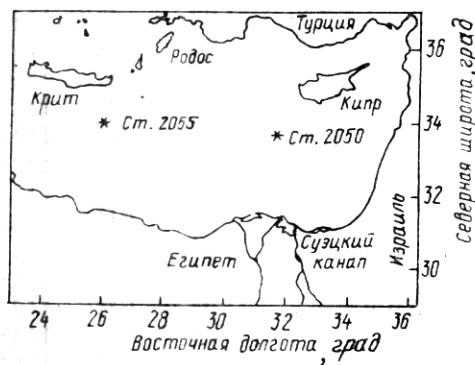


Рис. 1. Расположение изучаемых станций

Фотосинтетическую способность популяций определяли измерением флуоресценции *in vivo* [35] при помощи флуориметра Turner «Ш» высокой чувствительности до и после добавления DCMU, используемого при конечной концентрации 10^{-5} М [51]. На основании этих двух значений мы рассчитали индекс фотосинтетической активности, определенный В. Ф. Винсентом [58]:

$$КФС = \frac{F_b - F}{F_b}, \quad \text{где}$$

F — флуориметрический индекс без ДСМИ; F_b — флуоресценция после добавления DCMU.

Флуоресценция *in vivo* без добавления DCMU была измерена после помещения образца на 15 мин в темноту.

Биологические тесты. Для определения лимитирования в питании естественных популяций водорослей отобранные пробы воды фильтровали через нейлоновое сито с ячейей 100 мкм, что необходимо для отделения макропланктона, после чего в пробы вносили добавки. Элементы, из которых составлялись дифференциальные добавки, предназначенные для определения факторов, лимитирующих рост природных сообществ, приведены в табл. 1.

Концентрации добавок определяли на основе рекомендации С. Майстрини и др. [37], они соответствуют средним значениям, предложенным авторами. Эти концентрации на 25% превышают концентрации, обычно встречаемые в океанах.

В первом опыте были использованы 17 разных добавок (табл. 2). Эффект добавок определяли по следующим соображениям: если при добавлении только одного элемента наблюдалось заметное увеличение роста, это означало, что вводимый элемент является лимитирующим; при добавлении всех существенных для роста элементов, за исключением одного, рост водорослей отражал концентрацию исключенного

Таблица 1. Вещества и концентрации, используемые при различных обогащениях

Вещество	Конечная концентрация	
N	25 $\mu\text{g at} \cdot \text{l}^{-1}$	
P	1,7 $\mu\text{g at} \cdot \text{l}^{-1}$	
Si	30 $\mu\text{g at} \cdot \text{l}^{-1}$	
ЭДТА	0,6 $\mu\text{M} \cdot \text{l}^{-1}$	
Металлы	Co	2,5 ng at $\cdot \text{l}^{-1}$
	Cu	5 ng at $\cdot \text{l}^{-1}$
	Fe	100 ng at $\cdot \text{l}^{-1}$
	Mn	50 ng at $\cdot \text{l}^{-1}$
	Mo	50 ng at $\cdot \text{l}^{-1}$
	Zn	100 ng at $\cdot \text{l}^{-1}$
Витамины	Тиамин	74 nM $\cdot \text{l}^{-1}$
	Биотин	205 pM $\cdot \text{l}^{-1}$
	B ₁₂	67 pM $\cdot \text{l}^{-1}$

Таблица 2. Различные добавки в пробы морской воды, отобранные на обозначенных глубинах на ст. 2050 и 2055

Станция Глубина, м Объем инкубации	Опыт 1 2050 0,90 30 мл	Опыт 2 2050 0,90 20 мл	Опыт 3 2055 100 30 мл	Опыт 4 2055 100 1 л
Комбинации	Ничего = R (N), (P), (Si), (Mn), (Vit), (ЭДТА) (N+P), (FeЭДТА)	Ничего (N) (P) (N+P)	(P) (P+N), (P+ЭДТА) (P+Mn), (P+B ₁₂) (P+N+ЭДТА), (P+ +N+Mn) (P+N+B ₁₂), (P+ +Mn+B ₁₂)	(P+N) (P+N+Mn) (P+N+ЭДТА) (P+N+Биотин) (P+N+Mn+ЭДТА) (P+N+Mn+Биотин) (P+N+ЭДТА+Био- тин) (P+N+ЭДТА+Mn+ +Биотин)
	Все = T	—	—	—
	(T-P), (T-N)	—	(P+ЭДТА+B ₁₂)	—
	(T-Si), (T-Mn)	—	(P+N+ЭДТА+B ₁₂)	—
	(T-Vit), (T-ЭДТА)	—	(P+N+ЭДТА+Mn)	—
	(T-Fe), (T-FeЭДТА)	—	(P+N+Mn+B ₁₂) (P+ЭДТА+Mn+B ₁₂) (P+N+ЭДТА+Mn+ +B ₁₂)	—

элемента в начальной среде. Применяли и другие комбинации, в основном смеси металлов, что необходимо для анализа действия различных элементов, присутствующих в следовых количествах (табл. 2). Добавки вносили в различные аликвоты естественной воды — от 30 мл (опыты в пробирках) до 1 и 20 л.

Культуры, содержащиеся в малых объемах (30 мл), инкубировали в лаборатории при температуре 20 °C и постоянной освещенности $2,6 \times 10^{-16}$ квант·с⁻¹·см⁻². Остальные экспериментальные сосуды экспонировали на палубе при примерно 1/10 освещенности на поверхности моря, т. е. $1,9 \cdot 10^{-16}$ квант·с⁻¹·см⁻².

Рост популяций контролировали по изменению флуоресценции *in vivo* различных культур. В некоторых случаях культуры в конце роста фильтровали через стекловолнистые фильтры GF/C, из них экстрагировали хлорофилл и определяли его количество флуориметрическим методом. Приводимые ниже результаты выражены в единицах флуоресценции. Это замечание относится к данным флуоресценции *in vivo* и ацетоновым экстрактам хлорофилла *a*.

Результаты и обсуждение. Гидрологические параметры. Гидрология данного района характерна многими явлениями: интенсивным испарением на поверхности, влиянием Атлантического течения, присутствием промежуточных левантйских вод.

В изучаемом районе наблюдается такая же схема разделения масс воды, как и в египетских прибрежных районах, исследованная С. А. Маркосом в 1972 г. [41, 42].

В течение всей экспедиции сезонный термоклин располагался между 10 и 30 м (рис. 2, 3), разделяя поверхностный слой воды с температурой 21,6 °C (доходящей до 23,5 °C) и более холодный глубинный. На глубине 500 м температура была постоянной и равнялась приблизительно 14,0 °C. На уровне максимума хлорофилла температура колебалась от 15,7 до 15,2 °C. Температурный градиент был высок и равнялся в среднем 0,6 °C·м⁻¹, что свидетельствует об устойчивой стратификации вод. Кроме того, поверхностный слой имел высокую соленость (от 39,30 до 39,16 ‰).

Слой минимальной солености (<до 39,0 ‰) располагался между 25 и 50 м. Он наблюдался на всех профилях на ст. 2055 ($\approx 38,70$ ‰) и был менее выражен на ст. 2050, расположенной южнее (38,83 ‰). По данным С. А. Маркоса и Х. М. Мустафы-Хасана [43], этот слой харак-

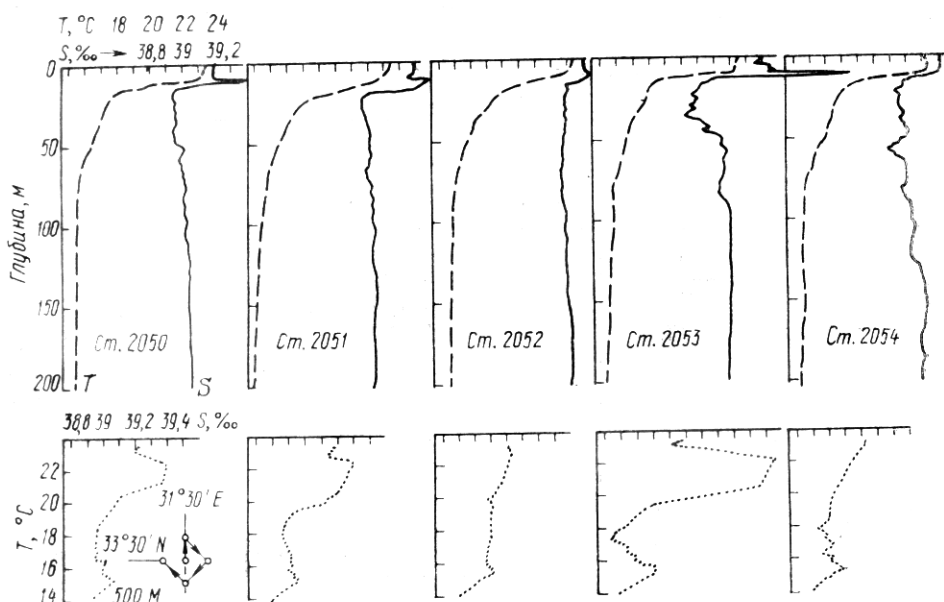


Рис. 2. Температура, соленость и Ts-диаграммы на ст. 2050

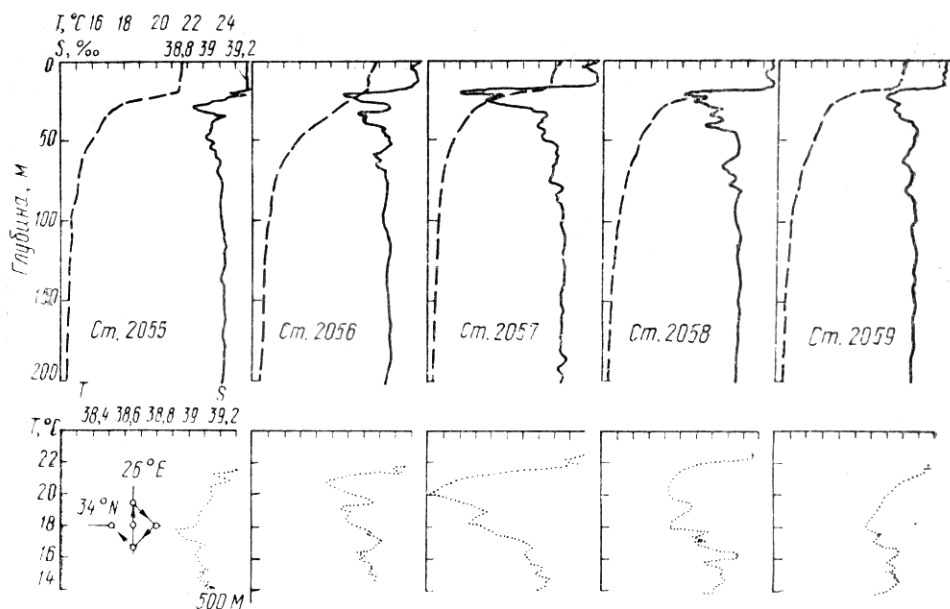


Рис. 3. Температура, соленость и Ts-диаграммы на ст. 2055

терен для изучаемой зоны в летний и осенний периоды. Он исчезает зимой при вертикальном перемешивании и образуется под влиянием вод Атлантики в поверхностном слое, перемещающемся с запада [5]. Течение подвержено сезонным изменениям и меняет свою толщину [43].

Глубже данного слоя соленость возрастает незначительно, а температура продолжает снижаться до глубины 300 м. Этот слой является промежуточным слоем максимальной солености, который заглубляется в западном направлении и имеет меньшую соленость (39,13 ‰ на ст. 2050 против 39,08 ‰ на ст. 2055). По данным С. А. Маркоса [40, 41], эти воды, вероятно, имеют двойное происхождение: могут формироваться на севере восточной части Средиземного моря при погружении поверхности вод или на юге возле израильских берегов.

Таким образом, с точки зрения гидрологии положение двух станций достаточно похоже. Это касается и распределения биогенных элементов. До глубины 100 м нитраты и фосфаты представлены следовыми количествами. Нитраклин начинается на глубине 100—120 м, но концентрации до 300 м остаются малыми: в среднем 2,0 мкмоль $\text{N} \cdot \text{л}^{-1}$ на ст. 2050 и 4,0 мкмоль $\text{N} \cdot \text{л}^{-1}$ на ст. 2055. Ионы PO_4^{2-} не улавливаются по всей колонке воды до глубины 300 м на ст. 2050 и граничат с 0,1 мкмоль $\cdot \text{л}^{-1}$ на ст. 2055 (табл. 3).

Концентрация силикатов низка во всей евфотической зоне ($< 0,5$ мкмоль $\cdot \text{л}^{-1}$), иногда 0,18 мкмоль $\cdot \text{л}^{-1}$ на уровне максимума хлорофилла, повышаясь до значений, близких к 3,0 мкмоль $\cdot \text{л}^{-1}$, на глубине 300 м. Следовательно, на глубине 300 м соотношение N : P варьирует

Таблица 3. Вертикальное распределение нитратов и фосфатов, мкмоль $\cdot \text{л}^{-1}$

Глубина, м	Станция 2050		Станция 2055					
	13. VI		20. VI		24. VI		27. VI	
	N	P	N	P	N	P	N	P
0—90	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет
100							0,1	
120	0,4	"	0,6	"	0,9	"	1,6	"
150	0,7	"	2,8	0,02	2,3	0,01	2,8	0,03
200	1,0	"	4,2	0,07	2,9	0,07	3,3	0,09
300	1,9	"	4,5	0,12	4,1	0,11	3,4	0,09

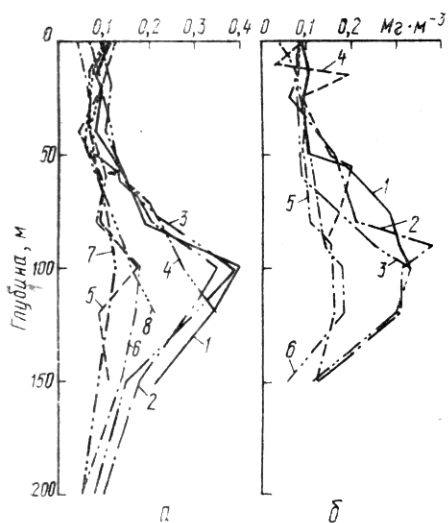


Рис. 4. Вертикальное распределение хлорофилла:

а — ст. 2050; 1—4 — хлорофилл *а* (1 — 20. VI, 2 — 24. VI, 3 — 27. VI, 4 — 3. VII), 5—8 — хлорофилл *б* (5 — 20. VI, 6 — 24. VI, 7 — 27. VI, 8 — 3. VII); *б* — ст. 2055; 1—3 — хлорофилл *а* (1 — 8. VI, 2 — 10. VI, 3 — 13. VI), 4—6 — хлорофилл *б* (4 — 8. VI, 5 — 10. VI, 6 — 13. VI)

света на поверхности, которая во время экспедиции составляла приблизительно $1,85 \cdot 10^{17}$ квант $\cdot$ с $^{-1}$ $\cdot$ м $^{-2}$ в истинный полдень. Измерения по диску Секки дали значения более 37 м. Т. Берман и др. [10] получили в ближневосточной части Средиземного моря такие же и даже высшие значения в зимний период (42,46 м). Используя отношение $z\ 1\% = 2,5 \cdot z_s$ (z_s — глубина исчезновения диска Секки), получим $z\ 1\% = 92 \text{ м} \pm 20\%$. Положительные значения можно получить на горизонтах, расположенных гораздо глубже, чем те, которые получают 1% падающей радиации.

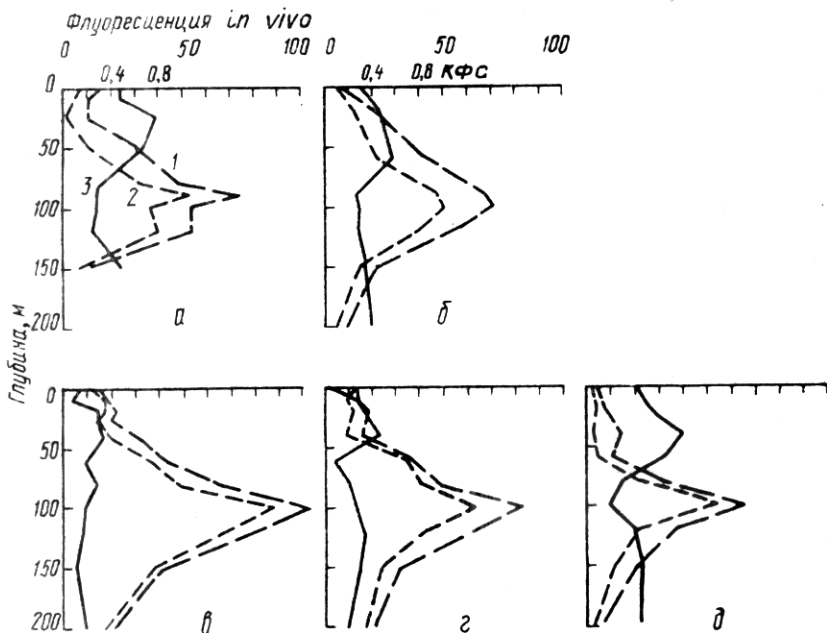


Рис. 5. Вертикальное распределение флуоресценции с DCMU и без него и индекса клеточной фотосинтетической активности на ст. 2050 и 2055:

1 — с DCMU (*б*), 2 — без DCMU (*а*), 3 — КФС $\frac{б-а}{б}$

в пределах 37—40, что свидетельствует о гораздо большем содержании в воде азота, чем фосфора, в отличие от того, что обычно встречается в больших океанических бассейнах, где это соотношение составляет примерно 16 [50].

Биомасса. Распределение биомассы водорослей, оцененной по хлорофиллу *а* и флуоресценции *in vivo* при наличии или отсутствии DCMU (рис. 4, 5), одинаково: однородный поверхностный слой почти до 50 м очень беден, затем следует постепенное увеличение концентрации до максимума, проходящего на глубине 90—120 м. Таким образом, максимум хлорофилла проходит на уровне или немного выше нитраклина и гораздо выше фосфатоклина, последний был достаточно точно определен во время экспедиции. Кроме того, этот максимум локализован на глубине, где световой поток в Средиземном море составляет менее 1% интенсивности

На обеих станциях получено одинаковое содержание хлорофилла *a*. Биомасса в однородном поверхностном слое (до 50 м) приблизительно равна 0,09 мкг·л⁻¹ хлорофилла *a* ($S=0,015$; $n=21$), в максимуме 0,36 ($S=0,031$; $n=6$). Следовательно, глубинный максимум хлорофилла выражен слабо. В типичной тропической структуре Атлантического океана, описанной А. Гербландом и Б. Вуатюрьезом [21], глубинный максимум дает значение почти в 10 раз большее, чем в однородном поверхностном слое. Концентрации хлорофилла *a*, которые зарегистрированы этими авторами, выше ($\approx 1,0$ мкг·л⁻¹), полученных нами и соответствующих сумме активного хлорофилла *a* и феофитина. Мы попробовали определить последние флуориметрией после подкисления ацетоновой вытяжки. Содержание феопигментов на уровне максимума хлорофилла равно приблизительно 35% суммы хлорофилла *a* и феофитина *a*. Однако эту цифру необходимо принимать осторожно, так как трихроматический метод показал наличие в пробах в достаточном количестве хлорофилла *b*. Между тем флуориметрический метод определения хлорофилла *a* и феопигментов предполагает отсутствие хлорофилла *b* в пробах; присутствие хлорофилла *b* значительно завышает определяемое количество распавшихся пигментов. Итак, в максимуме хлорофилла соотношение хлорофилл *b* : хлорофилл *a* равно приблизительно 0,48 и может иногда достигать и даже превышать 1,0 в поверхностном слое.

Трихроматический метод довольно приблизителен в том, что касается побочных пигментов: определенные в данном случае их концентрации крайне слабы и величина данного отношения несомненно неточна. Однако наличие хлорофилла *b* в водах, очень удаленных от берега, отмечали и другие авторы [28, 36]. Кроме того, в большом количестве культур, выращенных на борту судна, хорошо развивались 2 неизвестных вида зеленых водорослей: это отмечено в пробах воды, отобранных с разных глубин. Микроскопическое исследование показало наличие зеленых водорослей в естественных популяциях. Так, в пробе, отобранной 26. VI с глубины 100 м (табл. 4), биомасса, состоящая из зеленых водорослей, составила 13% общей биомассы водорослей. Кроме того, дифференцированное фильтрование показало, что хлорофилл *b* в большом количестве содержится в частицах размером менее 3 мкм. Между тем организмы-эукариоты, содержащие хлорофилл *b* (зеленые или бурые водоросли), обнаруженные в морском пикопланктоне [29, 30], плохо выращиваются и не видны в оптический микроскоп.

В южных водах ближневосточной части Средиземного моря Т. Берман и др. [10, 11] обнаружили поверхностные концентрации хлорофилла *a* (0,026—0,069 мкг·л⁻¹, максимум 0,150—0,180 мкг·л⁻¹). Эти кон-

Таблица 4. Состав природных сообществ на уровне максимума хлорофилла *a* на ст. 2055 (26. VI), %. Биомасса и наличие различных групп выражены в процентном отношении общего объема

Таксономическая группа	Биомасса (общая, 12,03 мг·м ⁻³)	Состав (общий, 15,600 кл·л ⁻¹)
Диатомовые	50 Центрические 94 Пеннатные 6 Chaetoceros affines, Ch. curvisetus, Chaetoceros spp.; Bacteriastrium sp.; Hemiaulus sp.; Navicula spp.; Nitzschia seriata, Nitzschia spp.; Thalassionema nitzschioides; Thalassiothris sp.	31 Центрические 39 Пеннатные 61
Динофлагелляты	29 Ceratium sp. 64 Gymnodinium spp. 20	23 Ceratium sp. 2 Gymnodinium spp. 72
Зеленые водоросли	13	1
Золотистые водоросли	3,8 Coccolithus spp. 79 Syracosphaera sp. 13	7 Coccolithus spp. 67 Syracosphaera sp. 20
Жгутиковые	3,5	38

Таблица 5. Процентное отношение микро-, нано- и пикопланктона к общему количеству хлорофилла

Глубина, м	Размер организма, мкм	24. VI	25. VI	29. VI	3. VII
20	<110 >10	0	17	18	—
	<10 >3	59	44		
	<3	41	39		
80	<110 >10	—	—	23	—
	<10 >3	—	—		
	<3	—	—		
90	<110 >10	—	12	—	—
	<10 >3	—	29		
	<3	—	59		
100	<110 >10	10	—	8	—
	<10 >3	27	—		
	<3	63	—		
120	<110 >10	—	—	69	—
	<10 >3	—	—		
	<3	—	—		
				40	38
				60	62

ром пор 0,22 мкм, проходит через стекловолокнистые фильтры GF/C. По мнению А. Гербланда [22], 81% хлорофилла, собранного на фильтре Миллипор с диаметром пор 0,2 мкм, задерживается на стекловолокнистом фильтре GF/C против 68%, задерживаемого фильтром Гельман тип А.

Распределение индекса фотосинтетической активности (КФС) обнаруживает максимальное значение на глубине между 20 и 50 м (рис. 5), что достаточно выше максимума биомассы фитопланктона.

Г. Самюэльссон, Г. Окист [51] определили наличие корреляции между фотосинтезом, измеренным по методу ^{14}C , и флуоресценцией в присутствии DCMU у культивируемых водорослей. Но Г. Окист и др. [44] считают, что индекс менее точно характеризует фотосинтетическую активность естественных популяций фитопланктона, чем данные, полученные в короткие промежутки времени, когда популяции относительно стабильны. Это соответствовало условиям, в которых мы работали. Такой метод позволяет получить только относительные значения фотосинтетической активности популяций фитопланктона, но не дает возможности получить абсолютные значения фотосинтеза *in situ*. Единственный профиль первичной продукции, полученной нами *in situ* в этом районе методом ^{14}C [4], показал, что максимум продукции лежит на глубине 45—70 м при продукции для эвфотической зоны (0—120 м) 46 мг С·м⁻²·день⁻¹. Т. Берман и др. [10, 11] для этого района дают значения 40—50 мг С·м⁻²·день⁻¹.

Факторы, лимитирующие рост естественных популяций. На ст. 2050 исследовали пробы воды, отобранные с горизонтов 0, 70, 90 и 120 м. Максимум хлорофилла был обнаружен на глубине 90—100 м. Таксономический состав водорослей в пробах со всех глубин состоял в основном из мелких динофлагеллят и жгутиковых, кокколитофорид и синезеленых рода *Nostoc*. На глубине 70 м были обнаружены пенистые формы мелких диатомей.

Результаты исследований представлены на рис. 6 и выражены в процентах прироста, полученного после введения добавки Т, содержащей все питательные элементы (предположительно она должна вызывать максимальный рост).

Ни один из добавленных в отдельности элементов не способствовал росту, значимо превышающему рост в контроле R, куда не вносили добавки. Исключение составили опыты с водой, отобранной с глубины 120 м, в меньшей степени — с 90 м, куда вносили только фосфор либо ЭДТА, а также с поверхностной водой с добавками комплексных солей железа.

Для проб воды, отобранных со всех четырех изучаемых глубин, до-

центрации ниже, чем полученные нами, даже если не учитываются феопигменты. Такое различие можно частично объяснить применением разных марок фильтров из стекловолокна. Дифференцированные фильтрации показывают (табл. 5), что популяции, как правило, состоят из нанопланктона (<10 мкм) и пикопланктона (<3 мкм). Таким образом, получается, что 40—80% хлорофилла *a* содержится в частицах размером менее 3 мкм. Мы определили, что только 5% хлорофилла *a*, обнаруженного на фильтре из ацетата целлюлозы с разме-

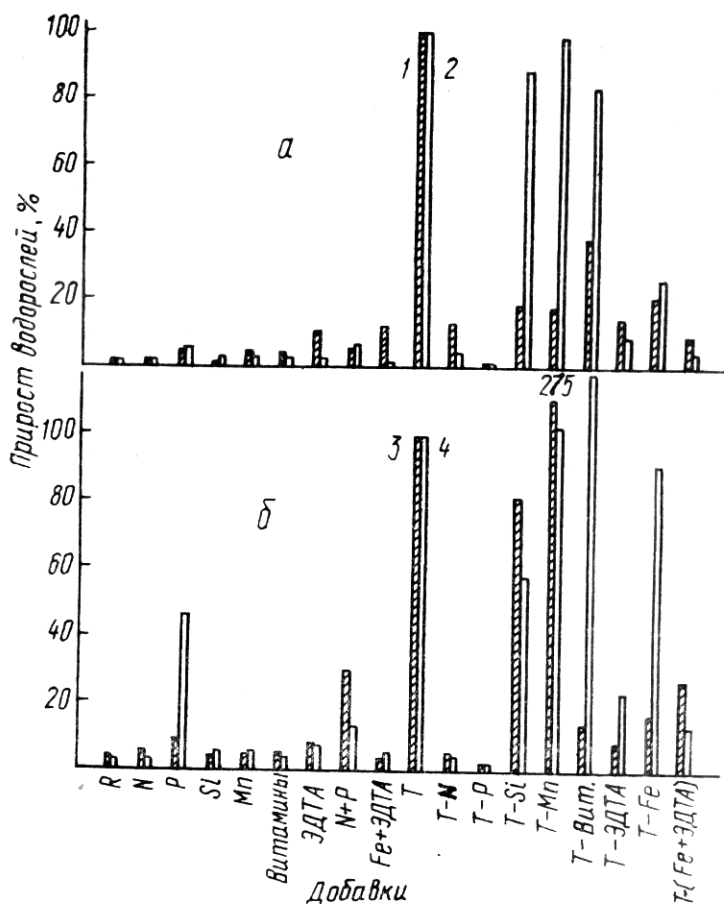


Рис. 6. Прирост естественных популяций на ст. 2050 при различных обогащениях в воде с разных глубин: Приросты выражены в процентном отношении к приросту, полученному при полном обогащении (Т): а — с поверхности и 70 м, б — 90 и 120 м (1 — с поверхности, 2 — с 70 м, 3 — с 90 м, 4 — со 120 м)

бавка, не содержащая фосфатов (Т—Р), наиболее лимитирующая. Прирост водорослей равнялся либо был ниже прироста в контроле R.

Отсутствие нитратов в смеси Т (добавка Т—N) давало прирост несколько выше, чем в контрольной необогащенной пробе (в 2—12 раз). Таким образом, азот, очевидно, можно считать вторым лимитирующим фактором на глубине 90—120 м. В верхнем слое, точнее, от поверхности до 70 м такую же роль, как азот, и даже более лимитирующую могут играть комплексное железо (Т—(Fe+ЭДТА) и хелатор ЭДТА (Т—ЭДТА).

Витамины, вероятно, не влияют на рост водорослей. Однако в пробах воды, взятых с 90 м, рост водорослей в отсутствие витаминов (Т—V) был относительно слабым.

Кремний также слабо влияет на прирост биомассы водорослей, о чем свидетельствуют результаты, полученные при отсутствии кремния (Т—Si). В поверхностной воде прирост биомассы под влиянием этой добавки составил 20% прироста, полученного при внесении всех элементов. По степени влияния этого элемента на рост его можно отнести на пятую позицию. Однако одновременное внесение азота и фосфора вызывает незначительное увеличение прироста по отношению к контролю (в 3—7 раз); прирост был особенно значим в воде, взятой с 90 м.

Аналогичные данные получены и в опыте в 20-литровых бутылках, инкубированных на палубе: ни раздельное, и одновременное внесение фосфора и азота не вызывало рост водорослей в пробах воды, взятых с поверхности и глубины 90 м. Не замечено и поглощения всеми культурами этих элементов из воды в течение 6 сут эксперимента. Подсчет

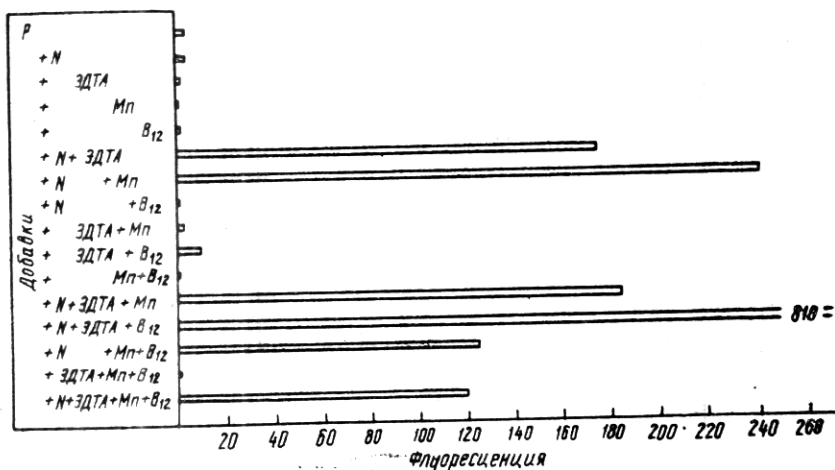


Рис. 7. Прирост на 9-й день природной популяции в воде с глубины 100 м на ст. 2055 при различных обогащениях. Приросты выражены в относительных единицах флуоресценции *in vivo*

клеток и определение их объемов четко показали прямое уменьшение начальной водорослевой биомассы.

Таким образом, данные двух экспериментов позволяют заключить, что если фосфор и азот являются лимитирующими, то кроме них существуют другие элементы, контролирующие рост водорослей. Эти элементы следует искать среди металлов, на что указывает поведение популяций водорослей в присутствии добавок Т—ЭДТА и Т—(Fe+ЭДТА).

Уже давно известно, что для роста водорослей необходимы металлы. Некоторые металлы упоминали как лимитирующие рост природного фитопланктона, в частности указывали железо [17, 39, 56], молибден [24, 53], цинк [8] и марганец [55].

Мы поставили задачу определить, лимитирует ли марганец рост природных популяций водорослей в специфических гидрохимических условиях Средиземного моря: он известен как основной элемент в фотосинтетических реакциях на уровне фотолиза воды.

Опыты 3 и 4 были поставлены на ст. 2055 с водой, отобранной с горизонта 100 м (максимум хлорофилла). Результаты показывают, что в присутствии только фосфора добавка марганца не вызывает рост (рис. 7). Однако при одновременном добавлении фосфора и нитратов этот элемент играет позитивную роль (рис. 7, 8). Добавка даже ЭДТА оказывает менее заметное воздействие, чем присутствие в воде марганца.

Результаты показывают существование отрицательного взаимодействия ЭДТА—Mn, по крайней мере в рамках использованных концентраций оно усиливается при внесении витамина B₁₂ либо биотина в смеси (N+P+ЭДТА+Mn).

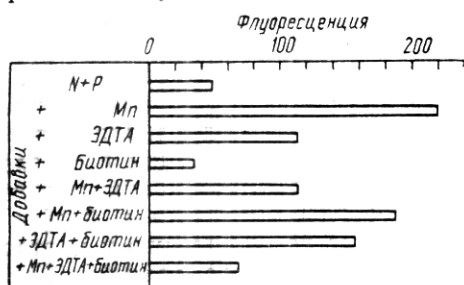


Рис. 8. Приросты на 8-й день природной популяции в воде с глубины 100 м на ст. 2055 при различных обогащениях. Приросты выражены в относительных единицах флуоресценции *in vivo*

Таким образом, мы получили результаты, аналогичные полученным ранее В. Г. Сунда и др. [55] для богатых нитратами глубинных вод Северной Атлантики. Эти авторы считают, что ингибирование роста в глубинных водах связано с недостатком марганца в клетках фитопланктона, что вызвано блокированием ионами двухвалентной меди важных метаболических участков, обычно занимаемых марганцем. Внесение ЭДТА в результа-

те комплексобразования уменьшает концентрацию ионов меди в среде. Добавка марганца стимулирует конкурентное вытеснение ионов меди из активных участков. Они не отмечали отрицательного взаимодействия ЭДТА и марганца. Мы также затрудняемся объяснить это явление. Однако возможно, что одновременное присутствие двух веществ подавляет активность ионов некоторых других важных элементов (Zn, Co, Mo или Fe).

Закключение. Следовательно, ближневосточный район Средиземного моря относится к числу наиболее бедных морских районов, аналогичных олиготрофным водам северо-центральной части Тихого океана [9, 33]. Фототрофная биомасса состоит преимущественно из нано- и пикопланктона. Микропланктон (>20 мкм) представлен слабо, что дает всего 10% измеренного хлорофилла *a*. Пикопланктон (<3 мкм) есть во всем столбе воды в доминирующем количестве, что дает более 60% хлорофилла. Эта цифра занижена, так как большое количество пикопланктонных клеток размером около 2 мкм улавливалось на фильтрах с размером пор 3 мкм.

По нашим результатам и данным, полученным другими исследователями [10], глубинный максимум хлорофилла (80—120 м) в течение года существует постоянно. Это явление часто встречается в океанических тропических и субтропических зонах [7, 12, 57]. Максимум хлорофилла *a* проходит на глубине выше той, что получает 1% освещенности поверхности воды, и не соответствует накоплению клеток, связанному с термической стратификацией водных масс, о чем свидетельствуют гидрологические данные. Такой максимум не обязательно связан с максимумом фитопланктонной биомассы. Так, вертикальные профили биомассы в этом районе позволяют установить наличие двух максимумов — на глубине 10—25 и 75—100 м, в то время как вертикальные профили хлорофилла дают только один максимум. Такой глубинный максимум хлорофилла может являться общим результатом адаптации отношения *C/хлорофилл a* к слабой освещенности. Клетки при малой интенсивности света больше пигментированы.

Пик хлорофилла проходит по уровню нитраклина, что дает вертикальный поток нитратов более сильный, чем в поверхностных слоях. Неулавливаемое присутствие фосфатов в этом слое обозначает, что, вероятно, продукция фитопланктона регулируется на основном уровне фосфатной ассимиляции и метаболизма; такой вывод можно сделать по результатам биологических тестов. Кроме того, результаты показали основную роль марганца в регулировании прироста фитопланктона в исследуемых ультраолиготрофных водах.

Глубинный максимум хлорофилла не совпадает с максимумом индекса фотосинтетической активности. Можно только догадываться, какими механизмами поддерживается глубинный максимум. Здесь можно вспомнить интересные опыты, проведенные Т. М. Кондратьевой и З. З. Финенко [3] в Тирренском и Лигурийском морях. Они определяли продукцию водорослей разными способами: методом ^{14}C и методом, называемым альгологическим. В последнем случае естественные популяции находились в стеклянных цилиндрах, закрытых с концов мелкопористым газом и погруженных в воду *in situ*. Продукцию водорослей определяли подсчетом биомассы до и после погружения. Если наблюдалось хорошее соответствие между величинами продукции в слое 50 м, то в более глубоких слоях продукция, оцененная по приросту водорослей, была заметно выше (в 2 раза), чем продукция, получаемая методом ^{14}C ; различие, которое, по-видимому, должно быть еще больше, так как альгологический метод не учитывает пикопланктон. Для объяснения этого факта З. З. Финенко [16] обращается к механизмам частичной гетеротрофии, известной у многих морских водорослей, но которые дают себя знать только тогда, когда водоросли попадают в зону очень слабой освещенности [48], преимущественно в синем свете [49]. Достаточно примечательно, что, применяя различные способы

(микроспектральной абсорбции и анализ люминесценции), В. Н. Карнаухов и В. А. Яшин [2] пришли к аналогичным выводам. Они изучали механизмы адаптации водорослевых биоценозов к ультраолиготрофным условиям средиземноморского района. При этом было доказано, что при фосфатной недостаточности некоторые фитопланктонные организмы полностью или частично теряют хлорофилл и становятся частично или полностью гетеротрофами, в частности это касается некоторых видов динофлагеллят и синезеленых водорослей. Более того, в средиземноморских водах установлено увеличение симбиотических связей, таких, как радиолярии — зооксантеллы или фораминиферы — зооксантеллы. Г. М. Халеграеф и С. В. Джеффри [20] в тропических водах Индийского океана обнаружили большое разнообразие симбиотических сообществ (диатомеи — диатомеи, диатомеи — кокколитофорида, динофлагелляты — синезеленые водоросли); эти микрозоны, созданные подобным образом, повышают эффективность обмена между организмами.

Таким образом, если все механизмы (миксотрофия, гетеротрофия, симбиоз) реально возможны, остается только выяснить их влияние на поддержание нормального процента прироста, на анабиоз и простую выживаемость планктона.

1. Джиоев Т. З., Дроздов В. Н. Расчет стационарных течений восточной части Средиземного моря // Океанология. — 1977. — 17, вып. 1. — С. 32—36.
2. Карнаухов В. Н., Яшин В. А. Спектральные исследования морского микропланктона: Препринт ОНТИ НЦБИ АН СССР. — Пушкино, 1980. — 20 с.
3. Кондратьева Т. М., Финенко З. З. Сравнение величин первичной продукции, полученных двумя методами // Биологическая структура и продуктивность планктонных сообществ Средиземного моря. — Киев: Наук. думка, 1975. — С. 165—179.
4. Крупаткина Д. К., Берлянд Б. Р., Майстрини С. Ю. Методологические проблемы в оценке первичной продукции олиготрофных вод радиоуглеродным методом // Наст. сборник.
5. Москаленко Л. В., Овчинников И. М. Водные массы Средиземного моря // Основные черты геологического строения, гидрологического режима и биологии Средиземного моря. — М.: Наука, 1965. — С. 119—130.
6. Овчинников И. М. Формирование промежуточных вод в Средиземном море // Океанология. — 1984. — 24, вып. 2. — С. 217—225.
7. Anderson G. C. Subsurface chlorophyll maximum in the North East Pacific Ocean // Limnol. Oceanogr. — 1969. — 14. — P. 386—391.
8. Anderson M. A., Morel F. M. M., Guillard R. R. L. Growth limitation of a coastal diatom by low zinc ion activity // Nature. — 1978. — N 276. — P. 70—71.
9. Beers J. R., Reid F. M. H., Stewart G. L. Microplankton of the North Pacific Central Gyre. Population structure and abundance, June 1973 // Int. Revue ges. Hydrobiol. — 1975. — 60, N 5. — P. 607—638.
10. Berman T., Townsend D. W., El Sayed S. Z., Trees C. C., Azov Y. Optical transparency, chlorophyll and primary productivity in the Eastern Mediterranean near the Israeli coast // Oceanol. Acta. 1984. — 7, N 3. — P. 367—372.
11. Berman T., Azov Y., Townsend D. Understanding oligotrophic oceans: can the eastern mediterranean be a useful model? 101-112 // Lecture notes on Coastal and Estuarine Studies 8. Marine Phytoplankton and Productivity. — Springer Verlag, 1984. — P. 175.
12. Cullen J. J. The deep chlorophyll maximum: comparing vertical profiles of chlorophyll a // Can. J. Fish. Aquat. Sci. — 1982. — 39. — P. 791—803.
13. Dowidar N. M. The phytoplankton of the Suez Canal // Acta Adriatica. — 1976. — 18, N 14. — P. 241—256.
14. Dowidar N. M., Moustafa H. M. Phytoplankton biomass and primary production in the South Eastern Mediterranean of the Egyptian coast // Rapp. Comm. int. Mer Medit. — 1983. — 28, N 9. — P. 85—88.
15. Eppley R. W. Estimating phytoplankton growth rates in the central oligotrophic oceans // Primary Productivity in the sea. — New York, 1980. — P. 231—242.
16. Finenko Z. Z. Production in plant populations // Ecology Marine. — 1978. — 4. — P. 13—87.
17. Glover H. E. Iron in marine coastal waters; seasonal variation and its apparent correlation with a dinoflagellate bloom // Limnol. Oceanogr. — 1978. — 23. — P. 534—537.
18. Goldman J. C. Physiological processes, nutrient availability and the concept of relative growth rate in marine phytoplankton ecology // Primary Productivity in the sea. — New York, 1980. — P. 179—194.
19. Halim Y., Samaan A. A., Sultan H. H. Primary productivity in the eastern harbour of Alexandria // Acta Adriatica. — 1980. — 21, N 2. — P. 255—269.
20. Hallegraeff G. M., Jeffrey S. W. Tropical phytoplankton species and pigments of

- continental shelf waters of North and North-West Australia // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* — 1984. — 20. — P. 59—74.
21. *Herbland A., Voituriez B.* Hydrological structure analysis for estimating the primary production in the tropical Atlantic Ocean // *J. Mar. Res.* — 1979. — 37. — P. 87—101.
 22. *Herbland A.* Le maximum de chlorophylle dans l'Atlantique tropical oriental. Description, ecologie, interprétation. Annexe 12 // *Structure hydrologique et production planctonique dans l'Atlantique tropical oriental.* — 1983. — 2. — P. 47—49.
 23. *Holm-Hansen O., Lorenzen C. J., Holmes R. W., Strickland J. D. H.* Fluorometric determination of chlorophyll // *J. Cons. perm. Int. Explor. Mer.* — 1965. — 30. — P. 3—15.
 24. *Ignatiades L., Smayda T. J.* Autecological studies on the marine diatom *Rhizosolenia fragilissima* Bergon. II. Enrichment and dark viability experiments // *J. Phycol.* — 1970. — N 6. — P. 357—364.
 25. *Ignatiades L.* The standing stock of diatoms and dinoflagellates in the oligotrophic waters of Southern Aegean Sea // *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* — 1976. — 61. — P. 193—199.
 26. *Ignatiades L.* In situ short-term enrichment experiments and evaluation of the ^{14}C method for testing oligotrophy in the sea // *Hydrobiologia.* — 1977. — 56, N 3. — P. 247—252.
 27. *Jeffrey S. W., Humphrey G. F.* New soectrophotometric equations for determining chlorophylls *a*, *b*, *c*₁ and *c*₂ in Higher Plants Algae and Natural Phytoplankton // *Biochem. Physiol. Pflanzen (BPP).* — 1975. — 167. — P. 191—194.
 28. *Jeffrey S. W.* A report of green algal pigments in the Central North Pacific Ocean // *Mar. Biol.* — 1976. — 37. — P. 33—37.
 29. *Johnson P. W., Sieburth J. McN.* In situ morphology and occurrence of eucaryotic phototrophs of bacterial size in the picoplankton of estuarine and oceanic waters // *J. Phycol.* — 1982. — 18. — P. 318—327.
 30. *Joint R. I., Pipe R. K.* An electron microscope study of a natural population of picoplankton from the Celtic Sea // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* — 1984. — 20. — P. 113—118.
 31. *Kimor B.* Distinctive features of the Plankton of the Eastern Mediterranean // *Ann. Inst. Oceanogr.* — Paris, 1983.
 32. *Kimor B., Wood E. J. F.* A plankton study in the Mediterranean Sea // *Mar. Biol.* — 1975. — 29. — P. 321—333.
 33. *Kimor B.* Plankton primary productivity of the world ocean // *Scientific exploration of the South Pacific.* — Wash.: Nat. Acad. Sci., 1970. — P. 183—193.
 34. *Lakkis S., Lakkis V. N.* Composition, annual cycle and species diversity of the phytoplankton in Lebanese coastal waters // *J. Plankton Res.* — 1980. — 3, N 1. — P. 123—136.
 35. *Lorenzen C. J.* A method for the continuous measurement of in vivo chlorophyll concentration // *Deep Sea Res.* — 1966. — 13. — P. 223—227.
 36. *Lorenzen C. J.* Chlorophyll *b* in the eastern North Pacific Ocean // *Ibid.* — 1981. — 28. — P. 1049—1056.
 37. *Maestrini S. Y., Bonin D. J., Droop M. R.* Phytoplankton as indicators of sea water quality: bioassay approaches and protocols // *Algae as ecological indicators.* — Shubert Academic press, 1984. — P. 71—132.
 38. *Medoc Group.* Observation of deep water in the Mediterranean Sea, 1969 // *Nature.* — 1970. — N 227. — P. 1037—1040.
 39. *Menzel D. W., Ryther J. H.* Nutrients limiting the production of phytoplankton in the Sargasso Sea with special reference to iron // *Deep Sea Res.* — 1961. — 7. — P. 276—281.
 40. *Morcos S. A.* On the origin of the Mediterranean intermediate water // *IUGG Abstracts of Papers.* — Berne, 1967. — 5, N 126. — P. 120—131.
 41. *Morcos S. A.* Sources of Mediterranean intermediate water in the Levantine Sea // *Studies in physical Oceanography, a tribute to Georg Wüst on his 80th birthday.* — 1972. — P. 185—206.
 42. *Morcos S. A., Moustafa-Hassan H. M.* Some hydrographic features of the Mediterranean waters along the Egyptian Coast // *Thalassia Jugoslavica.* — 1973. — N 9. — P. 227—234.
 43. *Morcos S. A., Moustafa-Hassan H. M.* The water masses and circulation in the Southeastern Mediterranean // *Acta Adriatica.* — 1976. — 18, N 12. — P. 193—218.
 44. *Oquist G., Hagström A., Alm P., Samuelsson G., Richardson K.* Chlorophyll *a* fluorescence, an alternative method for estimating primary production // *Mar. Biol.* — 1982. — 68. — P. 71—75.
 45. *Oren O. H.* Primary production experiments off the Israeli coast of the Mediterranean // *Mediterranean productivity project. NATO Subcomm. oceanogr. Res. techn. Rep.* — 1962. — P. 79—88.
 46. *Oren O. H.* Oceanogeographic and biological influence of the Suez Canal, the Nile and the Aswan Dam on the Levant Basin // *Progress in Oceanography.* — 1969. — 5. — P. 161—167.
 47. *Oren O. H.* Seasonal changes in the physical and chemical characteristics and the production in the low trophic level of Mediterranean waters off Israel // *Sea. Fish. Res. Stn, Haifa, Spec. Publ.* — 1970. — P. 238.

48. Pintaer I. I., Provasoli L. Nutritional characteristics of some chrysomonads // Symposium on Marine Microbiology. Springfield, Illinois, 1963. — P. 114—121.
49. Pulich W. M. Jr., Van Baalen C. Growth requirements of blue-green algae under blue light conditions // Arch. Microbiol. — 1974. — 97. — P. 303—313.
50. Redfield A. C. On the proportions of organic derivatives in sea water and their relation to the composition of plankton // James Johnstone Memorial Volume. — Liverpool, 1934. — P. 176—192.
51. Samuelsson G., Öquist G. A method for studying photosynthetic capacities of unicellular algae based on in vivo chlorophyll fluorescence // Physiol. Plant. — 1977. — 40. — P. 315—319.
52. Sournia A. La production primaire planctonique en Mediterranee. Essai de mise a Jour // Bulletin de l'Etude en Commun de la Mediterranee. — 1973. — N 5 (Num. spec.). — 128 p.
53. Sournia A., Citeau J. Sur la distribution du molybdene en mer et ses relations avec la production primaire // C. R. Acad. Sci. — 1972. — 275. — P. 1299—1302.
54. Strickland J. D. H., Parsons T. R. A practical handbook of sea water analysis // Bull. Fish. Res. Bd. Can. — 1972. — 167. — 310 p.
55. Sunda W. G., Barbar R. T., Huntsman S. A. Phytoplankton growth in nutrient rich seawater: importance of copper-manganese cellular interactions // Mar. Res. — 1981. — 39. — P. 567—586.
56. Tranter D. J., Newell B. S. Enrichment experiments in the Indian Ocean // Deep Sea Res. — 1963. — 10. — P. 1—9.
57. Venrick E. L., McGowan J. A., Mantyla A. W. Deep maxima of photosynthetic chlorophyll in the Pacific Ocean // Fish. Bull. U. S. — 1973. — N 71. — P. 41—52.
58. Vincent W. F. Photosynthetic capacity measured by DCMU induced chlorophyll fluorescence in an oligotrophic lake // Freshwater Biology. — 1981. — N 11. — P. 61—78.
59. Wüst G. On the vertical circulation of the Mediterranean Sea // J. Geophys. Res. — 1961. — N 66. — P. 3261—3271.

Андуманская морская станция, Марсель, Франция
 Центр исследований по морской экологии
 и аквакультуре, Умо, Франция
 Ин-т биологии юж. морей
 им. А. О. Ковалевского АН УССР, Севастополь

Получено 10.02.88

B. R. BERLAND, Z. P. BURLAKOVA, L. V. GEORGIEVA,
 M. A. IZMESTIEVA, V. I. KHOLODOV, S. MAESTRINI, V. E. ZAIKA

SUMMER PHYTOPLANKTON IN THE NEAR-EAST PART OF THE MEDITERRANEAN SEA: BIOMASS AND LIMITING FACTORS

Summary

Vertical distribution of the phytoplankton biomass and mechanisms limiting it were studied in summer of 1983 in the Near-East part of the Mediterranean Sea. Strong stratification of waters (thermocline was arranged between 10 and 30 m) was observed during the research. Down to the depth of 100 m concentrations of nitrates remained low ($2-4 \mu\text{mol}\cdot\text{l}^{-1}$), those of phosphates were low (less than $0.1 \mu\text{mol}\cdot\text{l}^{-1}$) as well. At the depth of about 300 m the N/P ratio was within the range of 37-40, that reflects considerable depletion of waters in phosphorus.

The observed concentrations of chlorophyll *a* ($0.09 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ in the upper homogeneous 50 m-deep layer and about $0.36 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ below it) permit classifying this part of the Mediterranean Sea as one of the most oligotrophic regions in the sea. The basic phototrophic biomass consists mainly of nano- and picoplankton, the latter giving more than 60% of the observed chlorophyll *a* concentration. Biological experiments carried out with natural populations of this basin have shown that phosphorus and nitrogen limit the biomass. Simultaneous addition of phosphorus and nitrogen is yet insufficient for growth stimulation, which indicates that Mn is of great importance for the phytoplankton growth in ultraoligotrophic waters.