

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ
ИМ. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

ПЕРВИЧНАЯ И ВТОРИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ МОРСКИХ ОРГАНИЗМОВ

Киев НАУКОВА ДУМКА 1982

В. Е. Заика

Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского АН УССР,
СевастопольНЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ О ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ДОННЫХ СООБЩЕСТВ

Методы измерения первичной продукции для донных сообществ не так хорошо разработаны, как для планктона. Поэтому интересно оценить продукцию микро- и макрофитобентоса на основе различных методов. Сравнение соответствующих результатов может быть полезным для дальнейших исследований.

В дополнение к данным по продукции микрофитобентоса, представленным Планта-Куни, мы дадим краткую информацию о некоторых идеях, подходах и результатах в области первичной продукции бентоса, полученных нами в результате исследований.

Удельная продукция донных диатомей

Существуют различные методы оценки продукции микроводорослей. В нашем институте Т. М. Кондратьевой был предложен и использован метод, основанный на определении скорости деления клеток и данных по биомассе. Применение этого метода к планктонным микроводорослям обсуждается Т. М. Кондратьевой [4] и З. З. Финенко [12], общие основания метода изложены нами [1].

Общая схема расчета такова:

$$P_t = \bar{B} \bar{C} t, \quad (1)$$

$$C = \frac{\ln 2}{g} \approx \frac{0.7}{g(\text{сут})} \approx \frac{17}{g(7)}, \quad (2)$$

где P_t - продукция за время t (сут); $\bar{B}$ - средняя биомасса вида или сообщества (одного трофического уровня); C - суточная удельная продукция; g - время генерации (время между последовательными делениями клеток).

Конкретная схема метода Т. М. Кондратьевой для фитопланктона весьма трудоемка и практически не нашла последователей, поскольку существует широко применимый радиоуглеродный метод, но для бентических микроводорослей использование меченого углерода не является обычным. Поэтому различные методы хотя бы приблизительной оценки продукции донных микроводорослей могут оказаться полезными на данной стадии исследований.

Т а б л и ц а. Время генерации (τ) и удельная продукция (C , сут⁻¹) донных диатомовых в Черном море

Вид	Время генерации		C_{max}	$\bar{C}$
	в среде Ал-лена-Нельсона	в морской воде		
<i>Melosira moniliformis</i>	12 - 48	28 - 60	1,4	0,4
<i>Grammatofora marina</i>	20 - 48	-	0,8	0,4
<i>Licmophora ehrenbergii</i>	28 - 48	24 - 36	0,7	0,5
<i>Navicula pennata</i> var. <i>pontica</i>	14	-	1,2	1
<i>Licmophora flabellata</i>	23 - 48	-	0,7	0,5
<i>Striatella unipunctata</i>	17 - 48	23 - 32	1	0,6
<i>S. interrupta</i>	36 - 60	60 - 63	0,5	0,3
<i>Rhabdonema adriaticum</i>	40 - 96	96 - 120	0,4	0,2
<i>Achnantes longipes</i>	21 - 36	-	0,8	0,6
<i>Amphora hyalina</i>	21 - 48	-	0,8	0,4
<i>A. ostreala</i>	21 - 23	-	0,8	0,6
<i>Amphiprora paludosa</i>	12	-	1,4	1
<i>Nitzschia longissima</i>	22	-	0,7	0,5
<i>N. closterium</i>	12 - 41	-	1,4	0,7
<i>Pleurosigma elongatum</i>	48 - 96	-	0,3	0,2
<i>Bacillaria paradoxa</i>	23 - 60	-	0,7	0,4
<i>Actinocyclus ehrenbergii</i>	28 - 48	28 - 40	0,6	0,5

Л.А.Ланская в результате проведенных опытов изучила скорость размножения основных видов черноморских донных диатомовых водорослей. Опыты были проведены в разные сезоны и только при комнатной температуре.

Используя данные по времени генерации, мы рассчитали значения C . Результаты приведены в таблице. Первые 4 вида являются наиболее многочисленными в Черном море. Сравнивая время генерации в разных экспериментальных условиях (в среде Аллена-Нельсона и в морской воде), можно видеть, что в морской воде скорость клеточного деления обычно в 1,5 - 2 раза ниже. Поэтому после расчета величин максимальной удельной продукции (по данным о минимальном времени генерации) мы использовали приведенное отношение для приблизительной оценки средних значений C для каждого вида (см. таблицу).

Из приведенных материалов видно, что удельная продукция донных диатомовых не очень высока. Для сравнения можно привести величины C_{max} для 11 видов черноморских планктонных диатомовых, рассчитанные по данным о числе клеточных делений в культурах (/11/, табл. 10, естественное освещение):

<i>Skeletonema costatum</i>	2,3	<i>Chaetoceros curvisetus</i>	1,7
<i>Ditylum brightwellii</i>	1,9	<i>Ch. pseudocurvisetus</i>	1,6
<i>Asterionella japonica</i>	1,7	<i>Ch. affinis</i>	2,1
<i>Coscinodiscus granii</i>	1,0	<i>Biddulphia mobiliensis</i>	0,8
<i>Thalassiosira</i> sp.	1,4	<i>Cerataulina bergonii</i>	2,0
<i>Phaeodactylum tricornutum</i>	6,3		

Более данные Л.А.Ланской (/8/, табл. 3) подтверждают заключение о том, что большинство планктонных диатомовых в Черном море имеют в весенне-летний период минимальное время генерации, не превышающее 12 ч. Приняв, что среднее время генерации в естественных условиях в 2 раза больше, чем минимальное $\bar{g}$ в культуре, среднюю удельную продукцию можно оценить величинами 0,7 – 0,8.

Интересно также сравнить полученные сведения об удельной продукции донных диатомовых с данными по первичной продукции микрофитобентоса. Рассмотрим наивысшие значения первичной продукции и соответствующие величины хлорофилла а, приведенные в статье Планта-Куни. При этом, принимая 1 мг хлорофилла соответствующим 50 мгС, оценим приблизительно значения биомассы и рассчитаем среднюю удельную продукцию как отношение суточной продукции к биомассе. Получаем следующие результаты:

Первичная продукция ($\text{гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}$)	267	106	66-150
Хлорофилл а ($\text{мг} \cdot \text{м}^{-2}$)	58-100	200-980	44
Биомасса ($\text{гС} \cdot \text{м}^{-2}$)	2,9-5	10-49	2,2
Среднее суточное $\bar{C}$ (сут^{-1})	0,15-0,25	0,006-0,03	0,1-0,2

На основе приведенных материалов можно заключить, что планктонные черноморские диатомовые имеют среднее $\bar{C} = 0,7 \pm 0,8$; бентосные черноморские диатомовые – $0,4 \pm 0,5$; природные сообщества морского микрофитобентоса – $0,05 \pm 0,1$ или менее.

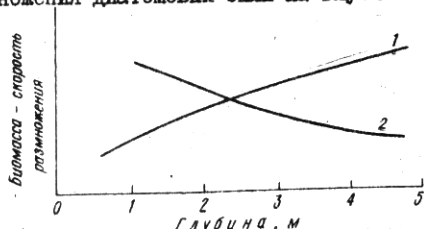
Необходимы дополнительные сведения о продуктивности микрофитобентоса. Однако и сейчас сопоставления, подобные приведенным выше, дают определенную основу для обсуждения различий в продуктивности микроводорослей в разных морских биотопах, вероятных пределов продукции, роли отдельных групп и адекватности методов, используемых для продукционных расчетов.

Мы считаем, что комбинация радиоуглеродного метода определения общей первичной продукции с методами анализа удельной продукции, основанными на привлечении данных по скорости размножения отдельных видов и групп, дает возможность перехода от регистрации явлений к их прогнозу.

Численность черноморского микрофитобентоса в связи с глубиной

З.С.Кучерова [5, 6] обнаружила, что диатомовые наиболее обильны в Черном море вблизи берегов, тем не менее на глубине 45 м преимущественно на створках мидий ею обнаружено 42 вида диатомовых, на глубине 60 м – 37 видов. В этих же работах описаны результаты

опытов со стеклянными пластинами, экспонированными на тресе на глубинах от 0 до 14 м в Севастопольской бухте. После 1 сут экспозиции численность диатомовых на пластинах была приблизительно одинаковой на разных глубинах, но через 3-е сут экспозиции максимальная численность была найдена главным образом на глубинах 0 - 2 м (в 55% случаев), 3 - 4 м (33%), 5 - 6 м (11%). Мы предполагаем, что эти максимумы являются результатами неодинаковой скорости размножения клеток на разных глубинах, т.е. наиболее благоприятные условия для размножения диатомовых были на глубине 0 - 2 м.



Характер изменения биомассы (1) и скорости размножения клеток донных диатомовых (2) с глубиной в Черном море

Приведенные данные интересно сравнить с материалами Е.Б.Маккавеевой [9], показавшей, что биомасса диатомовых на zostере близ Севастополя на глубине 5 м в 3 раза превышает таковую на глубине 1 м (рисунок). Причины таких отношений пока не известны. Если приведенная картина типична для прибрежной зоны в Черном море, то она приводит к выравниванию уровня продукции на глубинах 0 - 5 м, несмотря на различия в биомассе.

Продукция микроводорослей по сравнению с таковой макрофитобентоса

По данным Н.М.Куликовой [7], продукция *Z. marina* составляет около $0,5-2,5 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2} \text{ год}^{-1}$; максимальная суточная продукция равна $47 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$; биомасса - $300 - 700 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$; $P/B (\text{год}) = 1,2 + 3,7$. Биомасса бентосных диатомовых на zostере близ Севастополя составляет 61 г/кг zostеры на глубине 1 м, 106 - на глубине 3 м, 332 г/кг⁻¹ - на глубине 5 м [10]. Средняя биомасса диатомовых на глубинах 0 - 5 м составляет 170 г/кг zostеры.

Е.Б.Маккавеева [10] оценивает продукцию микроводорослей величиной $200 - 370 \text{ г} \cdot \text{сут}^{-1}$ на 1 кг zostеры, основываясь на условно принятом значении $C = 1,2 + 2,2$. Мы считаем эту величину C явно завышенной и, принимая $C = 0,1 + 0,2$ (в качестве средней для года),

оцениваем продукцию диатомовых на zostере величиной $6 - 12 \text{ кг} \cdot \text{год}^{-1}$ на 1 кг (или $17 - 34 \text{ г} \cdot \text{сут}^{-1}$), что соответствует $3 - 6 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$.

Основываясь на этих данных для сообщества zostеры, среднее отношение биомассы диатомовых к биомассе zostеры оценивается величиной около $0,3$; среднее отношение годовой продукции диатомовых к продукции zostеры составляет около 3 . По данным, приведенным Планта-Куни, отношение продукции микрофитобентоса к таковой макрофитобентоса в соленых озерах составляет около 10 .

Базируясь на регистрации потерь отмирающих частей талломов, А.А.Калугина-Гутник [2, 3] нашла, что различные виды и экологические формы цистозир в Черном море дают продукцию $3 - 17 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$ или $27 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ (сырая масса); отношение годовой продукции к биомассе равно $1,6 - 6,1$ (в среднем $2,2$).

Е.Б.Маккавеева [9] близ Севастополя определила биомассу диатомовых равной $280 - 742 \text{ г}$ на 1 кг цистозир. Принимая, как и выше, удельную продукцию диатомовых равной $0,1 - 0,2$, получаем, что их продукция составляет около $20 - 35 \text{ кг} \cdot \text{год}^{-1}$ на 1 кг цистозир. Отсюда отношение продукции диатомовых к таковой цистозир равно 12 .

Приведенные данные показывают высокую роль диатомовых в энергетике прибрежных донных сообществ, так как микроводоросли дают основной вклад в первичную продукцию.

1. Заика В.Е. Удельная продукция водных беспозвоночных. - Киев : Наук. думка, 1973. - 147 с.
2. Калугина-Гутник А.А. Биология и продуктивность массовых видов фитобентоса Черного моря. - Киев : Наук. думка, 1974. - с. 29 - 42.
3. Калугина-Гутник А.А. Фитобентос Черного моря. - Киев : Наук. думка, 1975. - 246 с.
4. Кондратьева Т.М. Размерная и качественная характеристика продукции фитопланктона в Средиземном море. - В кн.: Биологическая продуктивность и структура планктонных сообществ Средиземного моря. Киев : Наук. думка, 1975, с. 164 - 175.
5. Кучерова З.С. Диатомовые обрастания некоторых моллюсков и крабов в Черном море. - Тр. Севастоп. биол. ст., 1960, 13, с. 39 - 48.
6. Кучерова З.С. Вертикальное распределение диатомовых обрастаний в Севастопольской бухте. - Тр. Севастоп. биол. ст., 1961, 14, с. 64 - 78.
7. Куликова Н.М. Продукция наземной фитомассы морских цветковых растений в Черном море. - В кн.: Биологическая продуктивность южных морей. Киев : Наук. думка, 1974, с. 51 - 57.
8. Ланская Л.А. Культивирование водорослей. - В кн.: Экологическая физиология морских планктонных водорослей. Киев : Наук. думка, 1971, с. 5 - 21.
8. Маккавеева Е.Б. К экологии и сезонным изменениям диатомовых обрастаний на цистозире. - Тр. Севастоп. биол. ст., 1960, 13, с. 27 - 38.
10. Маккавеева Е.Б. Динамика популяций массовых видов биоценоза zostеры. - Биология моря, 1976, вып. 36, 25 - 39.

- II. Финенко З.З., Ланская Л.А. Рост и скорость деления водорослей в лимитированных объемах воды. - В кн.: Экологическая физиология морских планктонных водорослей в условиях культур. Киев : Наук. думка, 1971, с. 22 - 50.
12. Finenko Z.Z. Production in plant populations. - Mar.Ecol., 1978, 4, p. 13-87.

УДК 577.473:591.13(26)

Ж.М.Перес

Морская станция в Андуме, I3007, Марсель, Франция

ТРОФИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ МИКРО-, МЕЙО- И МАКРОБЕНТОСОМ

Первоначальная цель Советско-французского симпозиума - это обсуждение первичной и вторичной продукции в пелагической области

Мне показалось логичным воспользоваться этой встречей также для рассмотрения в общем плане микро-и бейобентоса, которые образуют 3 экосистемы (псаммическую, или интерстициальную, фреатическую и тиобиос), так как виды, составляющие эти экосистемы, могут быть близки к планктону по малому размеру и краткому биологическому циклу. Поскольку это предложение было принято советской стороной, то один день был посвящен обсуждению данных по перечисленным экосистемам.

Среди еще недостаточно решенных проблем, которые выдвигает псаммическая экосистема, особенно привлекли мое внимание проблемы энергетических взаимоотношений с макробентической экосистемой, особенно в аспекте, касающемся трофических связей мейобентос - макробентос, и я сначала напому общие черты вариации биомассы этих двух фракций бентического населения в зависимости от глубины.

На континентальном плато отношение $M/\bar{m}$ биомасс мейобентоса ($\bar{m}$) и макробентоса (M) обычно варьирует между 10 и 50 в зависимости от биотопа, хотя иногда оно может достигать 90 (в Гельголандской бухте [12]). Обычно отношение $M/\bar{m}$ уменьшается с возрастанием глубины, как приблизительно показано в таблице. Это уменьшение объясняется уменьшением общих трофических ресурсов, которое постепенно элиминирует макробентические виды, а также постепенным уменьшением среднего размера седентарных или прикрепленных видов. В Средиземном море, где уровень трофических ресурсов особенно низок, отношение $M/\bar{m}$ не более 1,2 даже в относительно поднятых горизонтах батии [4]. В дополнение можно заметить, что уменьшение размера, очевидно, влечет за собой редукцию и упрощение органов, которым подверглись некоторые роды различных групп (например, изоподы,