

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ЮЖНЫХ МОРЕЙ ИМ. А. О. КОВАЛЕВСКОГО

ISSN 0203—4646

ЭКОЛОГИЯ МОРЯ

1871



33

1989

от них питательные соли, что немаловажно в олиготрофных условиях. Таким образом, радиолярии мало зависят от первичной продукции «осадочного» фитопланктона, но поставляют органическое вещество в пищевые цепи пелагиали, иногда в существенных количествах. Игнорирование роли фототрофных симбионтов при энергетических расчетах для пелагических экосистем способствует появлению кажущегося дисбаланса.

Наконец, водоросли микрообоста и плавающие макрофиты должны приниматься во внимание, по крайней мере, в тех биотопах, где они достигают высокой биомассы.

1. Бенжицкий А. Г., Заика В. Е., Лапушкин Н. А. Нефтяные агрегаты и полимерные материалы в Средиземном море / Ин-т биологии юж. морей АН УССР. — Севастополь, 1986. — 12 с. — Деп. в ВИНТИ 30.07.86, № 5543 — В. 86.
2. Заика В. Е. Заключение // Биологическая структура и продуктивность планктонных сообществ Средиземного моря. — Киев: Наук. думка, 1975. — С. 201—204.
3. Заика В. Е. Вертикальное распределение автотрофного пикопланктона в Индийском океане и Средиземном море // Океанология. — 1986. — 26, вып. 2. — С. 291—296.
4. Заика В. Е., Яшин В. А. Люминесцирующая пиковзвесь (0,2—2,0 мкм) в олиготрофных водах Средиземного и Черного морей // Докл. АН СССР. — 1984. — 275, № 6. — С. 1514—1516.

Ин-т биологии юж. морей
им. А. О. Ковалевского АН УССР, Севастополь

Получено 10.02.88

V. E. ZAIKA

AUTOTROPHIC PLANKTON COMPONENTS IN THE EASTERN PART OF THE MEDITERRANEAN SEA

Summary

The amount of picoalgae, cyanobacteria, abundance of autotrophic symbionts in planktonic animals, plant microfouling on pelagic substrates (copepods, polyethylene balls, oil lumps) are studied. Picophytoplankton in oligotrophic waters is abundant. Chlorophyll of all symbiotic algae amounts to 0.5% of its total content in water. Periphyton algae in the studied water areas have made no marked contribution to the total chlorophyll mass as well.

УДК 551.464.618.577.475

Д. К. КРУПАТКИНА, Б. Р. БЕРЛЯН, С. И. МАЙСТРИНИ ПРОБЛЕМЫ ПРИМЕНЕНИЯ РАДИОУГЛЕРОДНОГО МЕТОДА ДЛЯ ОЦЕНКИ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ОЛИГОТРОФНЫХ ВОД

Достоверность величин первичной продукции, измеренных стандартным радиоуглеродным методом, вызывает серьезные сомнения [1, 6]. Данные, полученные другими методами [10, 13, 15], позволяют предположить, что они занижены, а погрешности оценки первичной продукции радиоуглеродным методом, возможно, будут неодинаковы в районах разной трофности. Такое предположение основывается на различных структурных характеристиках фитопланктона этих районов. В олиготрофных водах, где преобладает нанно- и ультрананнопланктон (так называемый пикопланктон), погрешности скорее всего будут значительными.

По немногочисленным данным, основная роль в создании органического вещества в океане принадлежит ультрананнопланктону, или пикопланктону, размером 0,2—2 мкм [14]. Пикопланктон олиготрофных вод характеризуют высокие скорости роста (1,3—2,5 деления·сут⁻¹) и на его долю здесь приходится до 70% биомассы и 80% хлорофилла [8, 17, 20]. Обнаружено также, что вклад пикопланктона в первичную продукцию весьма значителен — 20—80% суммарной величины. При-

чем особенно велик (50—80%) оказался этот вклад в нижних слоях евфотической зоны [16, 19].

Поскольку органическое вещество олиготрофных вод является, вероятно, в основном продукцией пикопланктона, возникла необходимость выяснить возможные погрешности при оценке первичной продукции радиоуглеродным методом, что и составило задачу настоящей работы.

Методика. Воду отбирали 100-литровым батометром из органического стекла с 5—7 горизонтов, выбранных таким образом, чтобы возможно полнее обследовать слои максимальных градиентов температуры. Перед отбором проб воду фильтровали через газ с ячейей 150 мкм для удаления крупных зоопланктеров. Во время отбора проб батометр укрывали от прямого солнечного света. В зависимости от задач эксперимента воду разливали в бутылки разного объема (2,3 и 0,25 л). Кроме того, бутылки были изготовлены из полиэтилена, поликарбона и стекла.

Первичную продукцию определяли стандартным радиоуглеродным методом [3, 5] и его модифицированным вариантом, который состоял в использовании больших бутылей (2,3 л), короткой экспозиции (3 ч) проб сразу после их отбора, низкой концентрации $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ ($111 \cdot 10^4$ Бк $\cdot 0,5 \text{ мл}^{-1} \times \text{л}$), экспозиции проб при низких освещенности (10—12 тыс. лк) и температуре ($\sim 20^\circ\text{C}$). После экспозиции пробы фильтровали через фильтры марки „Sartorius“ (ФРГ) с порами 0,45 мкм при вакууме 10,1—20,2 кПа.

Фабричный препарат $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ растворяли в бидистилляте, подщелачивали до pH 8,5—9,0. Полученный рабочий раствор освобождали от бактерий и других взвешенных частиц путем фильтрации через прокипяченный мембранный фильтр с порами 0,2 мкм. Затем раствор фасовали в ампулы по 15—20 мл, которые запаивали. Раствор стерилизовали нагреванием в термостате до 120°C в течение 3—4 ч. Фабричный препарат очищали на модифицированном приборе, предложенном Ю. И. Сорокиным для определения эффективности усвоения меченого корма [2]. В результате отработки методики очистки (условий перегонки, pH среды, температуры в реакторе и приемнике) получили выход чистого изотопа 60—80% исходного количества.

Одновременное разделение на размерные группы 0,23—20 мкм проведено путем фильтрации морской воды через каскад фильтров и нейлоновых сит, названный «этажеркой». Диаметры пор фильтров составляли от 20 либо 10 мкм на верхнем фильтре до 0,45 либо 0,23 мкм на нижнем. Фильтрацию начинали при слабом вакууме (0,1—0,2 ат), а затем продолжали за счет перепада высоты.

Результаты и обсуждение. Исследования в олиготрофных водах проводили по двум направлениям: первичную продукцию измеряли по общепринятой схеме [3, 5] и использовали модифицированный вариант метода.

При определении величин первичной продукции по общепринятой схеме Ю. И. Сорокина получены крайне низкие величины как в поверхностном слое ($0,24\text{—}0,50 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$), так и под 1 м^2 ($13\text{—}25 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$). In situ установлены следующие значения первичной продукции: в поверхностном слое — $0,56 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$, под 1 м^2 — $46,3 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$.

В методических экспериментах выявлены факторы, понижающие величину первичной продукции. Так, раствор неочищенного изотопа $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ оказывает ингибирующее влияние на первичную продукцию (рис. 1). Поскольку продукцию олиготрофных вод считали низкой, то для получения достоверных результатов обычно использовали относительно высокую концентрацию изотопа ($74\text{—}111 \cdot 10^4$ Бк на 0,25 л воды). Однако нами обнаружено, что при такой концентрации первичная продукция недооценивалась на 30—40%. И в этом, вероятно, сказывается присутствие тяжелых металлов в изотопе [7, 9]. Это предположение подтвердилось при сопоставлении величин первичной продукции,

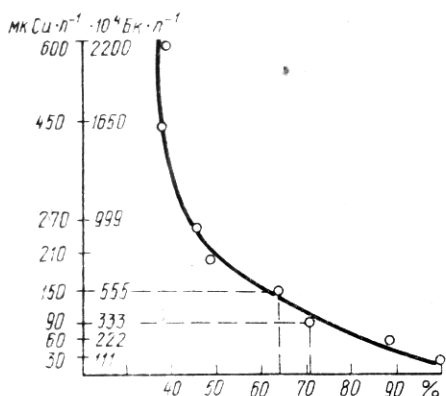
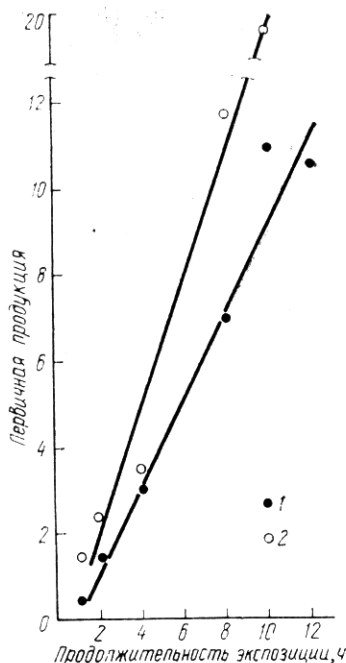


Рис. 1. Влияние неочищенного ^{14}C на первичную продукцию олиготрофных вод в зависимости от уменьшения (%) первичной продукции. Пунктиром обозначены концентрации ^{14}C .

Рис. 2. Первичная продукция олиготрофных вод (0 м) при использовании $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ при различной экспозиции (ч). Здесь и на рис. 3 продукция в относительных единицах:

1 — неочищенный; 2 — очищенный изотоп



полученных в результате использования очищенного и неочищенного изотопов. Первичная продукция неочищенного изотопа (рис. 2) значительно недооценивалась (как результат увеличения счета темных проб).

Обнаружено влияние загрязнения изотопа на суммарную первичную продукцию и продукцию разных размерных фракций фитопланктона (табл. 1). Первичная продукция оказалась на 54—75% выше в случае использования очищенного изотопа. После 2 ч экспозиции наибольшее увеличение первичной продукции при очищенном изотопе обнаружено для мельчайшей фракции ($>0,45$ — $<0,85$ мкм). Вероятно, загрязнение изотопа оказывает максимальное влияние на эту фракцию в первые часы экспозиции.

В результате исследования поглощения ^{14}C разными размерными фракциями фитопланктона в течение светового дня показано, что наибольший вклад в суммарную первичную продукцию в первые 1—4 ч приходится на мельчайшую фракцию: $>0,45$ мкм (рис. 3). Доля более крупных фракций начинает сказываться лишь спустя 8 ч экспозиции. Как видно из данных, полученных нами, вклад мельчайшей фракции в суммарную продукцию разных глубин составил 30—80% (рис. 4).

Таблица 1. Влияние загрязнения изотопа $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ (%) на суммарную первичную продукцию разных размерных фракций фитопланктона (0 м) олиготрофных вод Атлантического океана

Экспозиция проб, ч	Суммарный фитопланктон	Размерная фракция, мкм			
		$>0,45$ — $<0,85$	$>0,85$ — $<2,5$	$>2,5$ — <4	>4
2	165,5	179,6	93,9	113,0	143,0
4	154,5	127,8	240,7	177,6	100,0
8	175,2	161,0	166,8	189,2	190,5

Примечание. За 100% принята величина первичной продукции при использовании неочищенного изотопа.

Отмечена тенденция увеличения этого вклада с глубиной (рис. 4, а). Доля остальных не превышала 25%. При экспонировании проб в темноте (рис. 4, б) установлено, что все фракции внесли примерно одинаковый вклад в суммарную величину продукции (15—30%).

Величина первичной продукции (табл. 2) в больших склянках (1 л) примерно на 30% выше, чем в малых (0,25 л).

Модификация радиоуглеродного метода состояла в использовании бутылей большого объема (2, 3 л), низкой концентрации изотопа ($111 \cdot 10^4 \text{ Бк} \cdot \text{л}^{-1}$) и короткой экспозиции.

зиции (3—4 ч) проб воды сразу после их отбора в условиях слабой освещенности и низкой температуры. В результате измерения первичной продукции, проведенного нами в том же районе с помощью модифицированного варианта радиоуглеродного метода, получены величины $200\text{--}300 \text{ мг С} \times \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$.

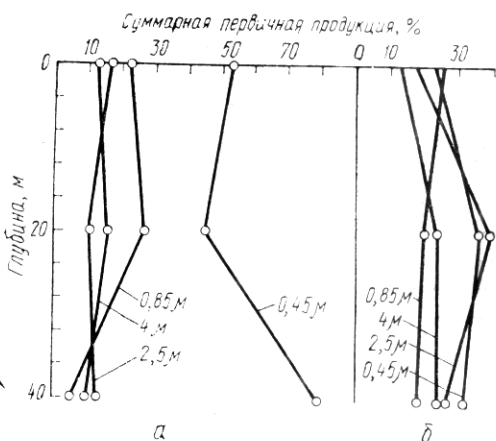
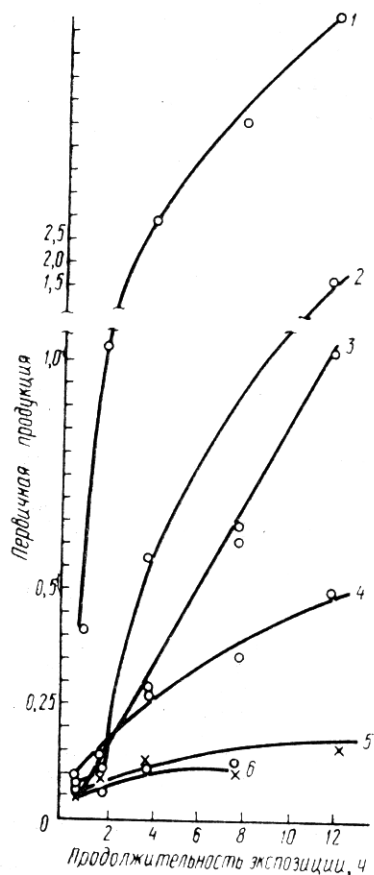
Как известно, радиоуглеродный метод измерения первичной продукции состоит из четырех этапов: отбора воды с разных глубин и разлива ее в инкубационные бутылки; добавления в них ^{14}C в виде раствора $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$; экспозиции бутылей на свету и фильтрации воды под низким вакуумом. На наш взгляд, особенно значительную роль в недооценке первичной продукции играют, вероятно, прямые потери мельчайшей фракции фитопланктона из-за использования на четвертом этапе фильтров с большими порами (0,85 мкм). Эти потери в олиготрофных водах могут привести к значительному (20—80%) занижению величин первичной продукции. Возможно, эти потери увеличивались еще потому, что при фильтрации часто применяли высокий вакуум, достигавший 60,6—80,8 кПа.

Погрешности в оценке первичной продукции связаны также с косвенными потерями в результате гибели или ухудшения состояния пико-

Таблица 2. Влияние большого (2, 3 л) и малого (0,25 л) объемов инкубационных бутылей на первичную продукцию ($\text{мг С} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$) олиготрофных вод Средиземного моря

Глубина, м	Объем бутыли	Объем бутыли (малой/большой), %	Первичная продукция
0	Большой		1,99
	Малый	62,3	1,26
20	Большой		0,51
	Малый	72,5	0,37
0	Большой		1,86
	Малый	58,8	1,30

Примечание. Большие бутылки изготовлены из полиэтилена, а малые из поликарбона. Объем пробы (1 л). Фильтруемой на один фильтр, был одинаков для большой (2,3 л) и малой (0,25 л $\times 4$) бутылей.



планктона. Одна из причин этого — малый объем используемых по стандартной методике бутылей (0,25 л). Нами установлено, что в больших бутылках (1 л) ее величина примерно на 30% выше, чем в малых. Это явление связано с тем, что в замкнутом малом объеме пикопланктон, вероятно, очень быстро отмирает [7, 10]. По стандартной методике пробы морской воды выставлялись на свет на 6 ч и более. Нами показано, что при экспозиции более 3—4 ч величина первичной продукции уменьшается на 20—40%. И в этом, по-видимому, сказывается максимальный вклад в первые 4 ч мельчайшей фракции ($>0,45$ мкм). Наконец, по стандартной методике обычно использовалась относительно высокая концентрация неочищенного изотопа ($74-111 \cdot 10^4$ Бк на 0,25 л воды). Но в наших экспериментах при указанных концентрациях величина первичной продукции уменьшалась на 30—40%, вероятно, из-за присутствия тяжелых металлов [11, 12], а возможно, и других примесей в самом изотопе, определяющих как понижение собственно первичной продукции, так и повышение уровня счета темных проб. В результате первичная продукция, измеренная стандартным радиоуглеродным методом, составляла ≥ 50 мг С·м⁻²·сут⁻¹. При измерении продукции с помощью модифицированного варианта метода показаны величины 200—300 мг С·м⁻²·сут⁻¹.

Радиоуглеродный метод, появившись в 1951 г., очень быстро получил широкое признание. В настоящее время следует, однако, признать, что его использование в условиях олиготрофных вод ведет к недооценке величин первичной продукции, поскольку не учитывается продукция пикопланктона. Многие из недостатков радиоуглеродного метода были названы более 10 лет назад Ю. И. Сорокиным [4], по методике которого с 50-х годов работают советские гидробиологи. Радиоуглеродный метод нуждается в серьезной модификации. Совершенствование методики позволит получить надежные величины продукции олиготрофных вод и сопоставить более ранние данные с результатами, полученными в последние годы. Однако скорее всего радиоуглеродный метод при любом совершенствовании не способен измерить валовую первичную продукцию, поскольку лежащие в его основе представления о структуре потока ¹⁴С слишком просты [18]. Наряду с радиоуглеродным методом, безусловным достоинством которого являются относительная простота, быстрота измерений и высокая чувствительность, первичная продукция должна измеряться другими методами, в частности по скорости деления клеток, поглощению света хлорофиллом, количеству детрита, оседающего из эвфотической зоны, а также по скорости потока биогенных элементов и деструкции органического вещества.

1. Грезе В. Н. Экосистема Южной Атлантики и проблема энергетического баланса пелагического сообщества океана // Океанология. — 1982. — 22, вып. 6. — С. 996—1002.
2. Руководство по методам биологического анализа морской воды и донных отложений. — Л.: Гидрометеоиздат, 1980. — 50 с.
3. Сорокин Ю. И. О применении радиоактивного углерода ¹⁴С для изучения первичной продукции водоемов // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. — 1956. — 7. — С. 271—287.
4. Сорокин Ю. И. О применении радиоактивного углерода при изучении питания и пищевых связей водных животных // Планктон и бентос внутренних вод. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. — С. 75—120.
5. Сорокин Ю. И. Первичная продукция органического вещества в водной толще Рыбинского водохранилища // Тр. биол. станции «Борок». — 1958. — 4. — С. 76—81.
6. Сорокин Ю. И. Количественная оценка роли бактериопланктона в биологической продуктивности тропических вод Тихого океана // Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. — М.: Наука, 1971. — С. 99—122.
7. Шушкина Э. А., Виноградов М. Е., Востоков С. В. Оценка первичной продукции и гетеротрофной деструкции в эпипелагиали океана // Океанология. — 1984. — 24, вып. 1. — С. 130—139.
8. Bienfand P. K., Takahashi M. Ultraplankton growth rates in a subtropical ecosystem // Mar. Biol. — 1983. — 76. — P. 213—218.
9. Carpenter E. J., Lively J. S. Review of estimates of algal growth using ¹⁴C tracer

- techniques // Primary productivity in the sea / Ed. by P. G. Falkovskii. — New York; London: Plenum press, 1980. — P. 161—178.
10. *Eppley R. W.* Primary productivity in the sea / Ed. by P. G. Falkovskii. — New York; London: Plenum press, 1980. — P. 231—242.
 11. *Fitzwater S. E., Knauer G., Martin J.* Metal contamination and its effect on primary production measurements // *Limnol. and Oceanogr.* — 1982. — 27, N 3. — P. 544—551.
 12. *Gieskes W. W. C., Kraay G. W., Baars M. A.* Current ^{14}C -methods for measuring primary production: gross underestimates in oceanic waters // *Neth. J. Sea Res.* — 1979. — 13, N 1. — P. 58—78.
 13. *Jenkins W. J.* Oxygen utilization rates in North Atlantic subtropical gyre and primary production in oligotrophic systems // *Nature.* — 1982. — 300, N 5889. — P. 246—248.
 14. *Johnson P. N., Sieburth J. Mc. N.* Chroococcoid cyanobacteria in the sea: a ubiquitous and diverse phototrophic biomass // *Limnol. and Oceanogr.* — 1979. — 24, N 5. — P. 928—935.
 15. *Kerr R. A.* Are the Ocean's deserts blooming? // *Science.* — 1983. — 220, N 4595. — P. 397—398.
 16. *Li W. K. W., Subba Rao D. V., Harrison W. G. et al.* Autotrophic picoplankton in the tropical ocean // *Ibid.* — 219, N 4582. — P. 292—295.
 17. *Morris J., Glover H.* Physiology of photosynthesis by marine coccoid cyanobacteria: Some ecological implications // *Limnol. and Oceanogr.* — 1981. — 26, N 5. — P. 957—981.
 18. *Peterson B. J.* Aquatic primary productivity and the $^{14}\text{C}=\text{CO}_2$ -method: a history of the productivity problem // *Ann. Rev. Ecol. System.* — 1980. — 11. — P. 369—385.
 19. *Platt F., Subba Rao D. V., Irwin B.* Photosynthesis of picoplankton in the oligotrophic ocean // *Nature.* — 1983. — 301, N 5902. — P. 702—704.
 20. *Takahashi M., Bienfand P. K.* Size structure of phytoplankton biomass and photosynthesis in subtropical Hawaiian waters // *Mar. Biol.* — 1983. — 76. — P. 203—211.

Ин-т биологии юж. морей

им. А. О. Ковалевского АН УССР, Севастополь

Получено 10.02.88

D. K. KRUPATKINA, B. R. BERLAND,
S. MAESTRINI

PROBLEMS OF THE RADIOCARBON METHOD APPLICATION FOR ESTIMATING THE PRIMARY PRODUCTION OF OLIGOTROPHIC WATERS

Summary

Possible errors in estimation of the primary production by the radiocarbon method are elucidated in oligotrophic waters of the Mediterranean Sea where organic matter is probably the picoplankton product. Investigations have been conducted in two directions: measurement of the primary production by the conventional scheme and measurement using a modified variant of the method. The primary production measured by the standard radiocarbon method amounts to $\geq 50 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$. Measurement of the production by the modified variant of the method has shown values of 200–300 $\text{mg C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{day}^{-1}$. Modification consists in use of large-volume bottles (2,3 l) of polyethylene, low concentration of purified isotope ($111 \cdot 10^4$ per 1 l of water) and a short exposition (3–4 h) right away after water sampling under conditions of low illuminance (10–11 thous. lx) and temperature ($\sim 20^\circ\text{C}$).

Perfection of the radiocarbon method permits obtaining more reliable values of the primary production. As a whole measurement errors of the primary production in oligotrophic waters can be most likely explained by methodical error, rather than by methodological ones.