

*Известия
Академии наук СССР*

ISSN 0002-3329



**серия
БИОЛОГИЧЕСКАЯ**

1990 **3**

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеева Т. А. Изменение интенсивности дыхания в онтогенезе дрозофил//Онтогенез. 1985. Т. 16. № 2. С. 177—180.
- Алексеева Т. А., Зотин А. И., Владимирова И. Г. Влияние температуры на дыхание в разные периоды онтогенеза дрозофил//Онтогенез. 1985. Т. 16. С. 247.
- Алексеева Т. А. Влияние температуры на энергетический обмен пойкилотермных животных в разные периоды онтогенеза: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1987. 24 с.
- Бауэр Э. С. Теоретическая биология. М.; Л.: ВИЭМ, 1935. 206 с.
- Бызова Ю. Б. Траты на обмен и продолжительность жизни при разной температуре имаго *Tenebrio molitor* L. (*Tenebrionidae*, *coleoptera*)//Докл. АН СССР, 1978. Т. 239. № 4. С. 1002.
- Ермаков С. П., Гаврилова Н. С. Первичная статистическая обработка данных по выживаемости организмов//Итоги науки и техники. Общие проблемы биологии. М., ВИНТИ, 1987. Т. 6. С. 230.
- Щербаков А. П. Интенсивность обмена и продолжительность жизни *Drosophila melanogaster* при разных температурах//Архив биол. наук. 1937. Т. 45. № 3. С. 73.
- Bozzuk A. N. Ageing and the life span of various *Drosophila* mutants//Haceteppe Bull. Natur. Sci. and Eng. 1983. V. 12. P. 1.
- Lints F. A., Bourgois M. A. Does the female life span exceed?//Gerontology. 1983. V. 29. № 5. P. 336.
- McArthur J. W., Baillie W. H. T. Metabolic activity and duration of life//J. exp. Zool. 1929. V. 53. № 2. P. 221.
- Pearl R. The biology of death. J. B. Lippincott. Philadelphia; London, 1922. P. 275.
- Pearl R. The Rate of living. A. A. Knopf. N. Y., 1928. P. 116.
- Rubner M. Das Problem der Lebensdauer und seine Beziehungen zu Wachstum und Ernährung. München; Oldenbourg, 1908. 208 s.

Институт биологии развития
им. Н. К. Кольцова АН СССР, Москва

Поступила в редакцию
30.III.1989

T. A. ALEKSEEVA, I. G. VLADIMIROVA, A. I. ZOTIN

LIFE SPAN AND RUBNER CONSTANT IN *DROSOPHILA MELANOGASTER* AT DIFFERENT TEMPERATURES

*Institute of Developmental Biology, USSR Academy
of Sciences, Moscow*

According to the Rubner's hypothesis, the total amount of oxygen consumed during life is constant for animals. This value is designated as the Rubner constant. Experimental data on the energetic exchange and life span in *D. melanogaster* allowed to conclude that the total oxygen consumption during the imaginal stage and during the whole ontogeny was not constant and changed under the influence of environmental temperature factor.

УДК 551.464.618.577.475

© 1990 г.

Д. К. КРУПАТКИНА

ВКЛАД ПИКОПЛАНКТОНА В СУММАРНУЮ ПЕРВИЧНУЮ ПРОДУКЦИЮ И СКОРОСТЬ ПОТОКА БИОГЕНОВ В ЭКОСИСТЕМАХ РАЗНОГО ТИПА

Рассматривается сходство между пространственными и временными изменениями (1) структуры вод и (2) вклада пикопланктона в первичную продукцию.

В тропических и субтропических широтах Мирового океана независимо от времени года наибольший вклад пикопланктона (0,2—2 мкм) в первичную продукцию приходится на олиготрофные воды, а наименьший — на эвтрофные (Stockner, Antia, 1986). В то же время в умеренных широтах наибольший вклад пикопланктона приходится на лето, а наименьший — на зиму (Joint et al., 1986). Связав эти пространственные и

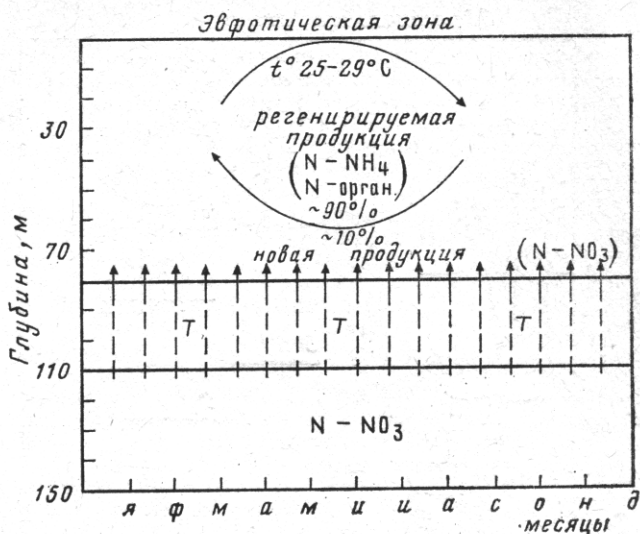


Рис. 1. Влияние гидрологической структуры вод на образование «новой» и регенерируемой первичной продукции в олиготрофных водах тропических широт океана (схема). Т — глубина залегания постоянного термоклина

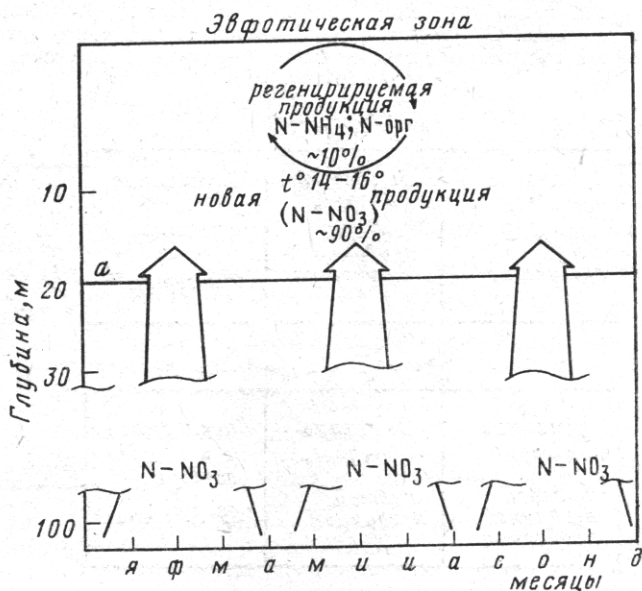


Рис. 2. Влияние гидрологической структуры вод на образование «новой» и регенерируемой первичной продукции в эвтрофных водах тропических широт (район апвеллинга) (схема); а — глубина эвфотической зоны

временные изменения попытаемся выяснить некоторые общие закономерности вклада пикопланктона в первичную продукцию. Начнем с пространственных изменений.

Эвфотическая зона олиготрофных вод, охватывающих тропические и субтропические широты, отличается высокой температурой воды (25–29°), большой глубиной (120–150 м) и резкой температурной стратификацией в термоклин (от 1–3 до 10°), который круглогодично разделяет зону на верхний (до 80–110 м) и нижний слой (рис. 1). Температурная стратификация препятствует притоку биогенов из глубинных вод, поэтому концентрация $N-NO_3$ практически равна аналитическому нулю. Зато в верхнем слое обнаруживаются регенерируемые $N-NH_4$ и органические формы азота (Jackson, Williams, 1985; Smith et al., 1986), причем концентрации последних бывают значительно выше, чем концентрации минеральных форм. Основной вклад (30–

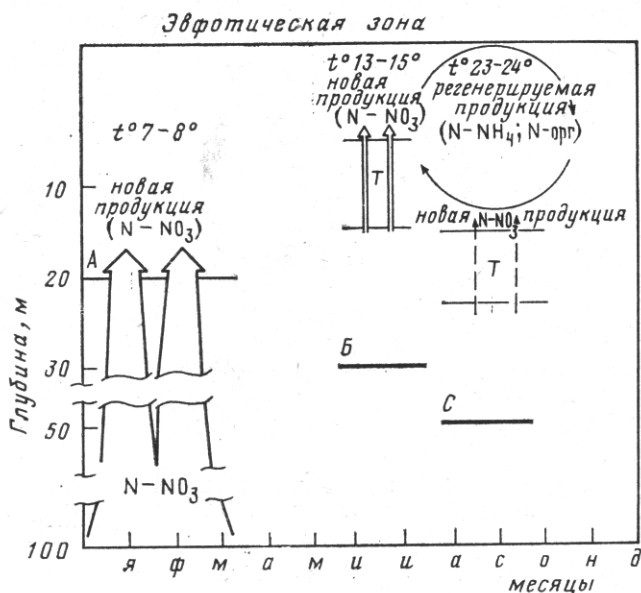


Рис. 3. Влияние гидрологической структуры вод на образование «новой» и регенерируемой первичной продукции Черного моря, эвтрофных зимой и олиготрофных летом (умеренные широты) (схема): А — глубина эвфотической зоны, зима; В — глубина эвфотической зоны, раннее лето; С — глубина эвфотической зоны, позднее лето; Т — глубина залегания сезонного термоклина

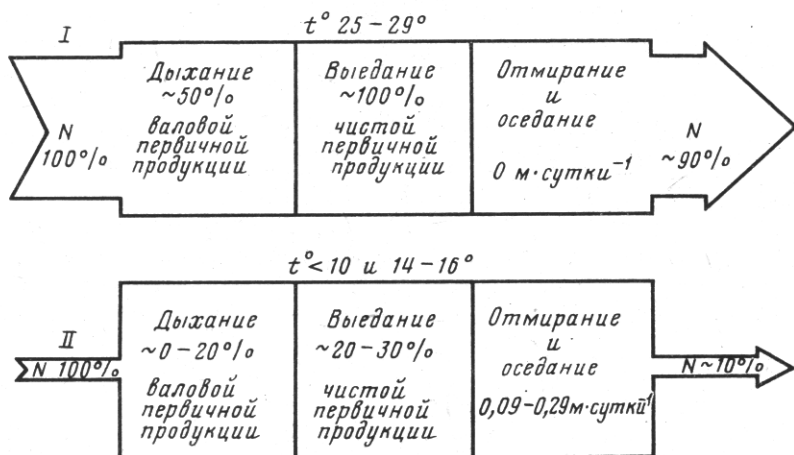


Рис. 4. Скорость потока азота (N) между средой и клеткой фитопланктона в олиготрофных (регенерируемая первичная продукция, I) и эвтрофных («новая» продукция, II) водах (схема)

80%) пикопланктона (главным образом цианобактерий) в первичную продукцию приходится именно на олиготрофные воды. Поскольку биогены верхнего слоя представлены в основном регенерируемыми формами фосфора и азота, то возникать они могут только в виде дискретных микропятен и могут быть усвоены фитопланктоном в весьма короткие сроки — прежде чем начнется диффузия пятна. Естественно, что в таком случае наиболее приспособлены для усвоения мелкие клетки пикопланктона, ибо 1) они усваивают биогены наиболее быстро и 2) регенерируемые формы азота являются для них предпочтительными (Крупаткина, 1988; Le Bouteiller, 1986).

Эвфотическая зона эвтрофных вод (например, районов апвеллинга или фронтальных зон) отличается низкой температурой ($14-16^{\circ}$), малой глубиной (15–20 м) и отсутствием температурной стратификации (рис. 2). Благодаря беспрепятственному поступлению холодных глубинных вод эвфотическая зона богата здесь минеральными

формами азота. В то же время присутствуют и относительно высокие концентрации регенерируемых форм азота (Minas, 1982). Продукция, обеспечиваемая за счет минеральных форм азота, называется «новой», а за счет регенерируемых форм — регенерируемой. Примерно $\frac{2}{3}$ поглощаемого фитопланктоном азота приходится на минеральный азот, так что основная масса первичной продукции является «новой». В этих условиях вклад пикопланктона в первичную продукцию оказывается минимальным. Основная доля продукции ($\sim 50\%$) приходится на более крупные формы (одиночные и колониальные диатомеи). Естественно полагать, что именно эти формы и обеспечивают «новую» продукцию.

Итак, фитопланктон олиготрофных вод обитает при высокой температуре и усваивает в основном регенерируемые формы биогенов. Напротив, фитопланктон эвтрофных вод обитает при относительно низкой температуре и усваивает в основном минеральные формы биогенов. Можно думать, что именно эти различия являются ответственными за то, что продукция олиготрофных вод является низкой и обеспечивается в основном мелкими формами, тогда как продукция эвтрофных является высокой и обеспечивается в основном крупными формами.

Как видим, при движении в *пространстве* — от олиготрофных вод к эвтрофным глубина эвфотической зоны уменьшается, термоклин в большинстве случаев практически исчезает, а концентрация биогенных элементов резко возрастает, при этом мелкие формы вытесняются крупными и первичная продукция увеличивается на один-два порядка. Но подобные же изменения отмечены также *во времени*, а именно от лета к зиме во всех районах океана, где есть сезонные изменения.

Эти временные изменения мы покажем на примере Черного моря.

Эвфотическая зона Черного моря зимой и ранней весной отличается низкой температурой воды ($5,0-8,5^\circ$), небольшой глубиной (~ 20 м) и отсутствием температурной стратификации, что определяет высокие концентрации фосфатов, высокие величины первичной продукции ($10-100 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$), сходные с известными для эвтрофных вод (Крупаткина и др., 1987); причем, основной вклад ($40-80\%$) в суммарную продукцию приходится на крупные формы. Ранним летом глубина эвфотической зоны увеличивается (~ 35 м) и в верхних слоях формируется сезонный термоклин, а поздним летом она становится максимальной (~ 50 м), и вся зона разделяется термоклином (градиенты в котором достигают от 3 до 10°) на верхний (до $17-23$ м) и нижний слои. Концентрация минеральных форм фосфора и азота практически равна аналитическому нулю, продукция характеризуется крайне низкими значениями, которые обычны для олиготрофных вод. В районах с максимально прогретой водой (24°) основная доля вклада в продукцию верхнего слоя приходилась на мелкие формы (до 80%).

Таким образом, от зимы к лету увеличивается глубина эвфотической зоны, формируется термоклин и концентрация биогенных элементов понижается до равной или близкой аналитическому нулю. Первичная продукция уменьшается на один-два порядка и резко изменяется размерный состав фитопланктона: крупные формы вытесняются мелкими. С учетом сходства между пространственными и временными изменениями можно предположить, что поскольку первые из них сопровождаются сменой «новой» продукции на регенерируемую, то скорее всего это должно проследиваться и в случае вторых (рис. 3).

Сходные изменения первичной продукции, наблюдаемые при смене условий среды как в пространстве, так и во времени свидетельствуют о том, что фундаментальные законы существования экосистем не отличаются большим разнообразием. В таком случае закономерности, полученные в тропических широтах, могут при составлении прогнозов в определенной мере учитываться для умеренных широт.

Сказанное позволяет по-новому истолковать скорость потока биогенов в экосистемах разного типа. В олиготрофных водах, где доминирует регенерируемая продукция, высокая скорость потока азота между клеткой и средой обеспечивается благодаря тому, что на дыхание пикоформ расходуется примерно 50% валовой продукции (Smith et al., 1986), выделение суточной чистой продукции является, по-видимому, полным (King, 1986), а отмирающие клетки практически не оседают (Bienfang, Takahashi, 1983), долго остаются в верхнем слое и быстро минерализуются бактериями. В эвтрофных водах (рис. 4, II*), где доминирует «новая» продукция, низкая скорость того же потока азота объясняется тем, что на дыхание диатомей расходуется от 0 до 20% валовой продукции (Bell, Kuparinen, 1984; Smith et al., 1986; Kuparinen, 1987), выделение суточной чистой продукции, согласно косвенным данным, достигает $20-30\%$ (Minas, 1982; Bell, Kuparinen, 1984), а отмирающие клетки оседают (Bienfang, Takahashi, 1983) из эвфотической зоны прежде, чем могут минерализоваться бактериями. Совершенно ясно, что различия в скорости потока биогенов, полученные в тропических водах, могут иметь место и при сезонной смене «новой» и регенерируемой продукции.

По-видимому, существует прямая зависимость скорости потока азота от вклада пикопланктона в суммарную продукцию. Это значит, что высокая скорость потока в олиготрофных водах связана с большим вкладом пикопланктона. А низкая скорость

* Разная ширина стрел «входа» азота определяется неодинаковым поглощением Р, N крупными (II) и мелкими (I) клетками. А именно крупные поглощают биогены значительно (примерно на порядок) медленнее (Nalewajko, Garside, 1983).

потока в эвтрофных водах связана с малым вкладом пикопланктона. Таким образом, вклад пикопланктона можно рассматривать как важный фактор скорости потока биогенов в экосистемах разного типа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Крупаткина Д. К., Лопухин А. С., Каменир Ю. Г.* Размерная структура фитопланктона олиго- и эвтрофных вод и ее влияние на оценку первичной продукции и хлорофилла *a*//Океанология. 1987. Т. 2. С. 27.
- Крупаткина Д. К.* Оценка первичной продукции олиготрофных вод и метаболизм пикопланктона//Журн. общ. биологии. 1988. Т. 49. № 4. С. 618.
- Bell R. T., Kuparinen J.* Assessing phytoplankton and bacterioplankton production during early spring in lake Erken, Sweden//Applied and Environmental Microbiol. 1984. P. 1221.
- Bienfang P. K., Takahashi N.* Ultraplankton growth rates in a subtropical ecosystem//Mar. Biol. 1983. V. 76. P. 213.
- Jackson G. A., Williams P. M.* Importance of dissolving//Deep-Sea Res. 1985. V. 32. № 2. P. 223.
- Joint J. R., Owens N. J. P., Pomroy A. I.* Seasonal production of photosynthetic picoplankton and nanoplankton in the Celtic Sea//Mar. Ecol. Prog. Ser. 1986. V. 28. № 3. P. 251.
- King F. D.* The dependence of primary production in the mixed layer of the eastern tropical Pacific on the vertical transport of nitrate//Deep-Sea Res. 1986. V. 32. № 6. P. 733.
- Kuparinen J.* Production and respiration of overall plankton and ultraplancton communities at the entrance to the Gulf of Finland in the Baltic Sea//Mar. Biol. 1987. V. 93. P. 591.
- Le Bouteiller A.* Environmental control of nitrate and ammonium uptake by phytoplankton in the Equatorial Atlantic Ocean//Mar. Ecol. Prog. Ser. 1986. V. 30. № 2—3. P. 167.
- Minas H. J., Cadispoli L. A., Dugdale R. C.* Nutrients and primary production in the upwelling region off Northwest Africa//Rapp. P.-V. Reun. Cons. internat. Explor. Mer. 1982. V. 108. P. 148—183.
- Nalewajko C., Garside C.* Methodological problems in the simultaneous assesment of photosynthesis and nutrient uptake in phytoplankton as functions of light intensity and cell size//Limnol. and Oceanogr. 1983. V. 28. № 3. P. 591.
- Smith S. V., Kimmerer T. W., Walsh T. W.* Vertical flux and biogeochemical turnover regulate nutrient limitation of net organic production in the North Pacific Gyro//Limnol. and Oceanogr. 1986. V. 31. № 1. P. 161.
- Stockner J., Antia N. J.* Algal picoplankton from marine and freshwater ecosystems: a multidisciplinary perspective//Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1986. V. 43. P. 2472.

Институт биологии Южных морей
АН УССР, Севастополь

Поступила в редакцию
9.VIII.1988

D. K. KRUPATKINA

INPUT OF PICOPLANKTON INTO TOTAL PRIMARY PRODUCTION AND BIOGEN FLOW RATE IN DIFFERENT ECOSYSTEMS

*Institute of Biology of the Southern Seas, Academy
of Sciences of the Ukrainian SSR, Sevastopol*

The similarity between spatial and temporal changes in structure of waters and the input of picoplankton into primary production has been considered.