

УДК 754.5

А. Г. БЕНЖИЦКИЙ, А. П. ГОРДИЕНКО

ХЕМИЛЮМИНЕСЦЕНТНЫЙ АНАЛИЗ АТФ В ИССЛЕДОВАНИЯХ МОРСКОГО МИКРОПЛАНКТОНА

Приведен обзор литературных и полученных авторами данных о применении биолюминесцентного анализа АТФ в исследованиях морского микропланктона. На основании обширного материала о пространственно-временной структуре АТФ микропланктона в Атлантическом, Индийском океанах и Средиземном море уточнены зоны дивергенции и конвергенции в динамически активных районах, определены границы вихревых образований, выявлены апвеллинги и подтемы вод над вершинами подводных гор, подповерхностные линзы распределенных вод.

Биологическая продуктивность водоема определяется жизнедеятельностью мельчайших планктонных форм, являющихся энергетической основой для последующих звеньев пищевой цепи. Количественная оценка живой компоненты микропланктона (бактерии, фито- и микрозоопланктона, науплиусов, инфузорий, бесцветных жгутиконосцев и т. д.) служит важным показателем уровня продуктивности водоема. Подобную характеристику до недавнего времени получали с помощью традиционных гидробиологических методов (прямого микроскопирования, измерения концентрации пигментов, скорости роста и т. п.) [24, 30]. Внедрение в практику биоокеанографических исследований высокочувствительного хемилюминесцентного анализа, основанного на определении аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ), присущей только живым организмам, позволило резко увеличить объем получаемой научной информации об экспресс-оценке продуктивности акваторий открытого океана [1, 5, 7, 9, 10, 12, 23, 27—30, 34, 57, 61]. Специфическая реакция АТФ, способная вызвать *in vitro* световое излучение при добавлении аденозинтрифосфата к водным экстрактам светоносных органов светляков, открыта в 1946 г. Это легло в основу метода количественного определения АТФ [79]. Принцип метода определения АТФ заключается в измерении интенсивности светового потока, возникающего при добавлении к раствору препарата люциферин-люциферазы пробы, содержащей аденозинтрифосфат. Под влиянием энзима люциферазы АТФ образует с люциферинном аденил-люциферин, окисление которого кислородом до аденил-оксильюциферина сопровождается испусканием световой энергии, т. е. хемилюминесценцией, а количество квантов световой энергии пропорционально концентрации аденозинтрифосфата.

В практику морских биологических исследований количественный метод определения АТФ впервые внедрен в 1966 г. [57]. За прошедшие десятилетия этот метод подвергался совершенствованию и модификации целым рядом исследователей [2, 12, 17, 22, 51, 61, 63, 65, 68]. В описанную ниже методику определения АТФ микропланктона и его размерных групп включены все основные изменения, предложенные указанными авторами. Пробы морской воды для определения содержания аденозинтрифосфата отбирают с помощью батометров и для удаления мезопланктона профильтровывают через газ с размером ячеек 80 мкм. Вслед за этим проводят фракционирование и концентрирование микропланктона одновременной и последовательной фильтрацией на мем-

© А. Г. Бенжицкий, А. П. Гордиенко, 1992

Институт

Биологический институт РАН

2-2059 ISSN 0203-4646. Экология моря. 1992. Вып. 41.

БИБЛИОТЕКА

№ 19К

бренные ультрафильтры различной пористости. Тем самым осуществляют концентрирование суммарного микропланктона (0,4—80,0 мкм) и разделение его на размерные группы 0,2—2,5 (пико-) и 2,5—80,0 мкм (нанопланктон). Объем профильтрованной воды в различных районах океана колебался от 0,5 до 1,5 л.

Сразу после фильтрации проводят экстрагирование АТФ кипящим раствором ацетатного трис-буфера (0,02 М; рН 7,75) с 0,002 М раствором ЭДТА. Определение концентрации АТФ в экстракте осуществляют по хемилюминесцентной реакции. Регистрация светового потока возможна с помощью различных типов АТФ-фотометров (хемилюминометр ХЛМИЦ-01 фирмы «Свет» (СССР), Пико-АТФ фирмы «Джобин Явон» (Франция), Люминометр-1250 фирмы ЛКБ «Приборы» (Швеция), «Биокоунтер» фирмы «Люмак» (Швейцария) и т. п.). Указанные приборы предназначены для измерений сверхслабого свечения биопроб в области спектра 400—600 нм, возникающего в результате хемилюминесцентной реакции. Выходящая информация представляется на цифровом табло счетчика и на ленте цифropечатного устройства. Чувствительность указанных приборов колеблется от $1 \cdot 10^{-6}$ до $1 \cdot 10^{-9}$ г АТФ на 1 мл. Используют очищенные препараты люциферин-люциферазы фирмы ЛКБ «Приборы» (Швеция) и «Кальбиокем» (США). В качестве стандартного раствора применяют «АТФ-стандарт фирмы ЛКБ «Приборы» (Швеция).

Расчет концентрации АТФ проводят несколькими способами. При условии, если между содержанием АТФ стандартного раствора и сигналом наблюдается прямая зависимость, применяют расчетный метод (по площади под кривой на ленте самописца, по высоким пикам на кривой или по данным цифropечати за стандартный промежуток времени). Калибровочную кривую используют только при криволинейной зависимости между концентрацией АТФ и сигналом.

На основе АТФ-метода предложен расчет биомассы микроорганизмов (бактерий и водорослей), представляющий собой произведение величины концентрации АТФ в объеме пробы на 250. Последнее значение является величиной постоянной, соответствующей отношению содержания клеточного углерода к концентрации АТФ и равной 0,4 процента [45, 54—56]. Определены пересчетные коэффициенты для чистых культур бактерий (500) и для монокультур микрозоопланктона (пределы колебаний 50—100) [68]. Для суммарного микропланктона, состоящего из бактерий, фито- и микрозоопланктона, был принят пересчетный коэффициент, равный 250 [17, 23, 30, 31, 66]. При таком расчете получают величину, близкую к биомассе микропланктона, выраженную в миллиграммах углерода (мг С). Для пересчета концентрации АТФ микропланктона на сырую биомассу принят коэффициент 3000 [26].

Использование данных, полученных АТФ-методом для расчета суммарной биомассы микропланктона, встретило следующие возражения: 1) в силу того, что концентрация АТФ различна не только у разных таксономических групп организмов, но даже у организмов одного и того же вида, вариации пересчетного коэффициента могут быть значительными, поэтому оценка биомассы микропланктона будет статистически недостоверной [25]; 2) оценка суммарной биомассы микропланктона зачастую не представляет большого интереса, так как не позволяет судить о представителях разных трофических уровней, необходимых для планктонных сообществ [30]. Тем не менее хемилюминесцентный анализ АТФ является в настоящее время признанным экспресс-методом оценки обилия живого вещества в морской среде и служит также для расчета биомассы микропланктона при условии введения поправочных коэффициентов [24, 30, 68]. Для различных по трофности районов Мирового океана путем установления соотношений между биомассой, рассчитанной по АТФ, и величиной биомассы, определенной методом прямого микроскопирования, получены соответствующие поправочные коэффициенты [30]. Например, в эвфотической зоне района апвеллинга

эти соотношения в среднем составляют 1—1,5, в эвфотической зоне умеренной продуктивности — 2,3, а вне эвфотической зоны — 4—7.

Обширные исследования пространственного распределения АТФ микропланктона в различных районах Мирового океана позволили выявить следующие закономерности (табл. 1): 1) максимальные величины живой компоненты микропланктона приурочены к высокопродуктивным районам прибрежных апвеллингов, возникающих под действием сгонных пассатных ветров [7, 35, 40], к водным массам океанических апвеллингов, появляющихся в результате дивергенций или поперечных циркуляций зональных потоков [6, 7, 24, 28, 30, 33, 66], и центральным водным массам теплых рингов Гольфстрима [49, 77, 78]; 2) минимальные концентрации АТФ микропланктона отмечены в малопродуктивных водах центральных районов халистатик океанических круговоротов [7, 44, 78, 83]; 3) концентрации АТФ микропланктона более $500 \text{ нг} \cdot \text{л}^{-1}$ соответствуют эвтрофным водным массам (концентрации этого параметра в пределах $100\text{—}500 \text{ нг} \cdot \text{л}^{-1}$ характерны для мезотрофных районов океана, а в олиготрофных зонах содержание АТФ составляет менее $100 \text{ нг} \cdot \text{л}^{-1}$) [69].

При анализе вертикальных профилей АТФ микропланктона кроме характерного уменьшения ее концентрации с глубиной обнаружены и другие особенности: максимальные величины аденозинтрифосфата отмечены в эвфотическом слое; на глубине $200\text{—}400 \text{ м}$ содержание АТФ составляет менее 10% поверхностной ее концентрации; минимальные величины ($0,5\text{—}2,0 \text{ нг} \cdot \text{л}^{-1}$) наблюдались в промежуточном слое $400\text{—}1000 \text{ м}$. В открытых районах океана в слое $0\text{—}200 \text{ м}$ отмечено бимодальное распределение максимумов АТФ микропланктона [5, 6, 24]. По мере удаления от берега в вертикальном распределении АТФ наблюдается постепенное «заглубление» ее максимумов. Например, в районе перуанского апвеллинга максимум АТФ находился в слое $0\text{—}20 \text{ м}$, водах континентального склона — $0\text{—}50 \text{ м}$, а в Перуано-Чилийской впадине — в слое $0\text{—}200 \text{ м}$ [24].

В ряде районов Мирового океана установлены некоторые особенности в вертикальной стратификации АТФ. Например, в бескислородных водах термальных эмонаций в районе Галапагосского рифта на глубине 2550 м выявлены повышенные ($500 \text{ нг} \cdot \text{л}^{-1}$) уровни АТФ, связанные с явлением хемосинтеза. Обнаруженные концентрации АТФ в 334 раза выше по сравнению с содержанием этого параметра в «контроле» — глубоководных пробах (2400 м), отобранных в кислородной зоне [69]. В Черном море и во впадине Кариак (Венесуэла) содержание АТФ в сероводородной зоне в $5\text{—}10$ раз выше, чем на тех же глубинах в кислородной зоне. Отмечаются также пики концентраций АТФ в редокс-зоне и постепенное увеличение аденозинтрифосфата с глубиной в сероводородной толще [62, 67]. В районах поднятий океанического дна наблюдались локальные зоны повышенных концентраций АТФ микропланктона, связанные с так называемым островным эффектом — подъемом глубинных богатых питательными солями вод. Показано, что все подводные возвышенности, имеющие высоту над дном более 1000 м , существенно влияют на увеличение содержания АТФ в локальных зонах [9].

В связи с «проблемой дефицита первичной продукции» [16] возник интерес к изучению мельчайших фотосинтезирующих организмов размером $0,2\text{—}2,0 \text{ мкм}$ — пикопланктону [19, 20, 25]. Наряду с подсчетом биомассы пикопланктона, определением вклада его в общее содержание органического вещества, измерением в нем содержания пигментов проводили определение концентрации АТФ пикопланктона (табл. 2) [29, 34, 72]. Исследования в различных по трофности районах Атлантического и Тихого океанов позволили установить вклад АТФ пикопланктона в общий пул аденозинтрифосфата. Доля АТФ пикопланктона в общем пуле АТФ микропланктона колебалась от 20 до 48% [7, 29, 34, 46, 47, 76]. На основании проведенного кластерного анализа, вклю-

Таблица 1. Концентрация АТФ микропланктона в различных районах Мирового океана

Район исследований	АТФ, нг·л ⁻¹			Источ- ник
	0—100 м	400—600 м	1000 м и более	
Атлантический океан				
Апвеллинг в районе Кап Блан	110—789			[7]
Ринг Гольфстрима				
82-Б	568—1908			[49]
81-Ф	610—1730			[78]
Район мыса				
Лукоут	125—182			[42]
Гетерас	500	16—25		[50]
Намибийский прибрежный район	100—675	5—100	2—4	[64]
Побережье Новой Шотландии	85—680			[64]
Срединно-Атлантический хребет	400	3—5	0,5—1	[66]
Абиссальная равнина Нерис	182	40	0,5—1	[66]
Западная часть Гольфстрима	100—700			[35]
Поднятия океанического дна				
банки				
Джорджес	120—400	60		[64]
Девис	12—20			[4—9]
Модельная	7—31			[4—9]
Вальдивия	4—124	1,5—5		[4—9]
Удачная	1—95	0,6—3		[4—9]
горы				
Добрая, Сложная,				
Майская	4—274	1—4	0,7—3	[9]
Хекате	5—255	2—5	2—3	[9]
Эрвинг	5—28	1—2	0,3	[9]
Метеор	4—40	1—3	1—6	[9]
поднятие Сьера-Леоне	5—57	1—6		[9]
Саргассово море				
Западный район	39—79	2—5		[50]
Центральная часть	12—29	1,2—7	0,4—7	[44]
Мексиканский залив				
Западное побережье Флориды	150—1300			[64]
Бухты				
Темпле	180—420			[71]
Мобиле	350—2000			[71]
Поднятие Дестин	90—230			[71]
Карибское море				
Впадина Кариако, Венесуэла	80—300	10—15	5—10	[67]
Бухта Колумбия	10—30	4—6	1	[63]
Средиземное море				
Побережье Тулона	10—40	5—20	1—2	[38]
Марсельская бухта	160—800			[38]
Апвеллинг вблизи Керри де Руэ	3—1195			[70]
Северная часть моря Леванта	0,4—6			[5]
Крито-Африканский район	4—17	0,4—1	0,7—1,5	[5]
Южная часть Алжиро-Прованского бас- сейна	5—23	0,1—2	0,3—1,4	[5]
Северная часть Ионического моря	0,1—5,4	0,02	0,01	[5]
Черное море				
Юго-западная часть	34,4—260	10—15	5—15	[62]
Севастопольская бухта	15—266			[10]
Разрез Батуми — Бургас	70—200	5—6	9—11	[21]
Норвежское море				
Тронхейм-Фьорд	310—2250			[48]
Тихий океан				
Южная часть Калифорнийского залива	500—1110			[65]
	500—1500			[40]
Побережье Южной Калифорнии	40—67	3—10	1—2	[53]

Район исследований	АТФ, нг·л ⁻¹			Источ- ник
	0—100 м	400—600 м	1000 и более	
Восточный район океана вблизи Кали-форнии	44—213	2—9		[41]
Бухты				
Лос-Анжелес	1962—5506			[76]
Ковичен	300—1800			[80]
Шимода	100—600			[84]
Перуанский апвеллинг	24—3623			[1]
	40—464	2,4		[30]
Прибрежные воды Перу	55—400	4—6	1—2	[55]
Район Галапагосского рифа	75—150	4—10	1—2	[69]
Впадина Сан Диего	88—96	4—8		[58]
Район Гавайских островов	60—90		0,2—1,5	[58]
	50—76			[72]
	19—37	2—2,4	1,3	[80]
Прибрежные воды Коста-Рики	30			[39]
Восточная часть открытого океана	8—21	1—5	0,4—1,5	[64]
	50—125	10—20	2	[24]
Северотихоокеанский круговорот	20—115			[74]
	35—110	8—12	1,5	[54]
Экваториальная дивергенция	6—560	2,4—4		[30]
Алеутская впадина	100—400	11—15	0,2—0,8	[60]
Моря Банда и Арафутское	50—330	3	1	[82]

Индийский океан

Персидский залив	140—230			[27]
Оманский залив	0—20	0	0	[27]
Район экватора	220		10	[27]
Южная часть тропической зоны	30—250		30	[27]
Разрез по 65°20' з. д.	3—56			[2]
Поднятия океанического дна				
банки				
Сая-де-Малья	1—216			[9]
Сентьюрион	1—56			[9]
Спикерс	1,5—87			[9]
гора Экватор	0,1—69			[3, 9]

Аравийское море

Полигоны				
1	0,1—21			[2]
2	0,6—57			[2]
3	0,3—22			[2]

Северный Ледовитый океан

Гудзонов залив	90—120			[73]
Гренландское море	8—80			[37]

Южный океан

Районы				
Хелд Айленд	100			[60]
Кап Шоколате	200			[60]
Нью Харбор	200—400			[60]
Вейш Айленд	300			[60]
Море Росса	0,04—0,6			[32]

чающего более 20 различных параметров, в верхнем 100-метровом слое Атлантического океана обнаружена тесная корреляция между содержанием АТФ в пикофракции и цианобактериями [18, 20].

Определена временная (суточная) изменчивость в распределении АТФ пико- и нанопланктона: размах варьирования концентрации АТФ составил от 18 до 68% и от 52 до 84% ее среднесуточных значений для пико- и нанопланктона соответственно [6, 13—15]. Полученные данные хода среднесуточной динамики содержания АТФ мельчайшего планктона (так называемый тренд) позволили реально оценить пространственную неоднородность его распределения. При вычтенном

**Т а б л и ц а 2. Концентрация АТФ пико- и нанопланктона в 100-метровом слое
Атлантического и Тихого океанов**

Район исследований	АТФ, нг·л ⁻¹ *		Источник
	П	Н	
Атлантический океан			
Саргассово море	68—209		[47]
Холодный ринг «Р»			
Гольфстрим	138—309	1100	[47]
Разрез Азорские острова — Испания	15—34	30—195	[29]
Прибрежные воды Северной Атлантики	12—219	16—1186	[34]
Открытые районы Северной Атлантики	6—73	6—296	[34]
Северное Пассатное течение	2—137	7—370	[7]
Межпассатное противотечение	40—329	57—1004	[7]
Южное Пассатное течение	17—322	21—425	[7]
Бразильское течение	0,5—61	0,1—125	[7]
Фронтальная зона Фолкледского и Бразильского течений	2—554	12—450	[7]
Апвеллинг в районе Кап Блан	34—288	71—510	[7]
Центральная часть Южно-атлантического антициклонного круговорота	0—12	0,5—15	[7]
Западная часть трансатлантического полигона	0—53	0,1—88	[6]
Тихий океан			
Пролив Дрейка	6,7	21,7	[46]
Восточная часть океана	2,4	22,4	[46]
Бухта Лос-Анжелес	308,6	1543	[46]

* П и Н — соответственно пико- и нанопланктон.

тренде распределение АТФ пико- и нанопланктона имело четко выраженную пятнистую структуру. Анализ данных о пространственном распределении показал несовпадение локальных зон максимумов АТФ пико- и нанопланктона. Очевидно, по мере формирования сообщества микропланктона происходит изменение его различных структурных характеристик. На первых этапах развиваются мельчайшие водоросли и цианобактерии, составляющие основу пикопланктона. Затем, по мере старения этого сообщества, возникают условия (выделение РОВ, выедание пикопланктона микрозоофлагеллатами), пригодные для развития более крупных форм микропланктона [6]. Анализ вертикального распределения пиков концентрации АТФ пико- и нанопланктона в Атлантическом океане позволил установить, что максимум пикопланктона располагался ниже максимума нанопланктона на 60—90% станций [6, 29, 34]. Совпадение максимумов АТФ двух размерных групп микропланктона отмечали на 10—40% станций [6, 34]. В целом максимумы АТФ двух размерных групп микропланктона разобщены по глубине — в верхнем 0—50-метровом слое располагался максимум нанопланктона, а в слое 40—100 м — пикопланктона. Полученные данные хорошо согласуются с результатами исследований, показавших приуроченность пикофитопланктона к нижней части эвфотического слоя океана [18].

В последнее время хемилюминесцентный анализ АТФ используется для расчета доли живого вещества в суммарном органическом веществе экосистемы [26]. Проведенные измерения концентрации АТФ и $C_{орг}$ взвеси позволили оценить долю живого и мертвого ВОВ в различных по трофности районах Атлантического [10—12, 44] и Тихого [40, 41, 43, 83] океанов (табл. 3). Показано, что содержание живого вещества во взвеси варьирует в широких пределах — от 0,1 и 90%. Наиболее высокие величины концентрации живого вещества (80—90%) установлены в верхнем 50-метровом слое олиготрофных вод в районе Гавайских островов [40], минимальные (0,1—0,25%) — в фотическом слое Антарктического сектора Тихого океана [43]. Доля живого вещества во

**Таблица 3. Содержание взвешенного органического вещества
Сорг и живой фракции ВОВ (АТФ) в Атлантическом и Тихом океанах**

Горизонт, м	ВОВ, мкг С·л ⁻¹	Биомасса (АТФ×250), мкг С·л ⁻¹	Живая фрак- ция ВОВ, %	Горизонт, м	ВОВ, мкг С·л ⁻¹	Биомасса (АТФ×250), мкг С·л ⁻¹	Живая фрак- ция ВОВ, %
Тихий океан (район Гавайских островов) [83]				50	82,2	32,0	39
				100	66,0	11,0	17
5	39,9	4,7	11,8	150	32,0	7,75	24
50	30,8	9,4	30,5	200	31,0	6,0	19
75	75,4	6,7	8,9	250	53,0	3,5	7
100	35,7	8,3	23,2	300	32,0	2,2	7
110	32,4	7,5	23,1	500	35,0	1,38	4
120	32,0	7,5	23,4	Атлантический океан и Саргассово море [44]			
150	21,8	3,1	14,2	10	15,9	5,6	35,2
Тихий океан (северо-восточный район) [41]				25	18,3	4,8	26,4
				50	16,5	7,4	44,8
1	158,0	51,3	32	100	17,8	5,1	28,8
10	183,6	53,3	29	250	22,8	1,7	7,4
25	139,2	53,3	38	500	8,0	0,3	3,9
				1000	6,7	0,1	1,4

взвеси сравнительно устойчива в масштабах светлого времени суток [83], но имеет тенденцию снижения с глубиной [43]. Установлено также, что концентрация живого вещества во взвеси изменяется ежедневно [83].

Полученные при использовании хемилюминесцентного анализа величины концентрации АТФ служат для расчета ряда экологически важных индексов. Например, индекс АТФ/хлорофилл *a* дает представление о продукции пигмента на единицу биомассы при различных условиях среды. Этот индекс используется также для оценки качества воды, подвергшейся антропогенному эвтрофированию. При условии, когда указанный индекс меньше 10, в водоеме преобладают автотрофные условия, переходные условия от авто- к гетеротрофным имеют место при индексе, равном 10—20, а при значении индекса более 20 в водоеме развиваются типично гетеротрофные условия [26, 36]. Отношение пула аденилатов АТФ, АДФ, АМФ к концентрации хлорофилла *a*, получившее название «гетеротрофно-автотрофный индекс», позволяет судить о соотношении гетеротрофов и фотоавтотрофов в популяциях морского планктона. При гетеротрофно- и фотоавтотрофном индексе, равном менее 3, в естественной популяции микропланктона преобладает активная фотоавтотрофная биомасса. Популяция микропланктона с индексом, равным 4—8, имеет приблизительно равную гетеротрофно-фотоавтотрофную биомассу. Индекс, имеющий значение более 10, характеризует доминирование гетеротрофной биомассы [35].

В заключение следует подчеркнуть, что полученные в настоящее время обширные материалы о пространственно-временной структуре АТФ мельчайшего планктона в Атлантическом, Индийском океанах и в Средиземном море, одновременно с океанографическими данными позволили уточнить зоны дивергенции и конвергенции в динамически активных районах, определить границы вихревых образований, выявить апвеллинги и подъемы вод над вершинами подводных гор, подповерхностные линзы распресненных вод [85]. Таким образом, изучение закономерностей распределения АТФ микропланктона равно важно не только для биологической маркировки водных масс и океанографических условий, но и для выяснения энергетики и продуктивности пелагических экосистем.

1. Авилова С. Д. Аденозинтрифосфат в водах Перуанского апвеллинга // Океанология. — 1984. — 24, вып. 4. — С. 616—623.
2. Бенжицкий А. Г. Опыт определения аденозинтрифосфата в микропланктоне Аравийского моря // Экология моря. — 1983. — Вып. 13. — С. 22—26.

3. Бенжицкий А. Г. Концентрация АТФ микропланктона над подводной горой Экватор в Индийском океане // Там же. — 1987. — Вып. 27. — С. 12—15.
4. Бенжицкий А. Г., Лопухин А. С. Содержание АТФ микропланктона в районах поднятий дна Южной Атлантики // Гидробиол. журн. — 1986. — 22, № 1. — С. 23—29.
5. Бенжицкий А. Г., Лапушкин Н. Е., Бурлакова З. П. Распределение АТФ микропланктона в Средиземном море // Экология моря. — 1987. — Вып. 25. — С. 17—21.
6. Бенжицкий А. Г., Гордиенко А. П. Изучение мезомасштабного распределения полей АТФ пико- и нанопланктона в динамически активных зонах тропической Атлантики // ИнБЮМ АН УССР. — Севастополь, 1987. — 16 с. — Деп. в ВИНТИ 22.04.1987, № 2831—В87.
7. Бенжицкий А. Г., Гордиенко А. П. Концентрация АТФ пико- и нанопланктона в различных районах Атлантического океана // Экология моря. — 1988. — Вып. 28. — С. 8—14.
8. Бенжицкий А. Г., Гордиенко А. П. Изучение пространственно-временной структуры полей АТФ пико- и нанопланктона в тропической Атлантике // III Всесоюз. конф. по морской биологии: Тез. докл. — Киев, 1984. — Ч. 1. — С. 106—107.
9. Бенжицкий А. Г., Лопухин А. С. Распределение концентрации АТФ микропланктона в районах подводных возвышенностей // Биоокеанографическая структура вод в районах подводных возвышенностей. — Киев: Наук. думка, 1988. — С. 96—115.
10. Гордиенко А. П. Об оценке соотношения различных размерных групп планктона по содержанию АТФ // Экология моря. — 1980. — Вып. 3. — С. 8—12.
11. Гордиенко А. П. Содержание живого вещества в водах различной продуктивности // Биология моря. — 1988. — № 5. — С. 20—25.
12. Гордиенко А. П., Ерохин В. Е. Использование биолюминесцентного анализа АТФ в морской планктонологии // Там же. — 1985. — № 1. — С. 5—13.
13. Гордиенко А. П., Бенжицкий А. Г. Изучение суточной динамики концентрации АТФ пико- и нанопланктона в Атлантическом океане // ИнБЮМ АН УССР. — Севастополь, 1987. — 9 с. — Деп. в ВИНТИ 14.07.1987, № 5054—В87.
14. Гордиенко А. П., Бенжицкий А. Г. Суточная динамика содержания АТФ пикопланктона *in situ* в различных по трофности районах Атлантического океана // III съезд сов. океанологов. Секция Биология океана: Тез. докл. — Л.: Гидрометеоздат, 1987. — Ч. 1. — С. 130—131.
15. Гордиенко А. П., Бенжицкий А. Г. К методике изучения суточной динамики АТФ пикопланктона *in situ* // Гидробиол. журн. — 1989. — 25, № 5. — С. 72—74.
16. Грезе В. Н. Экосистемы Южной Атлантики и проблема энергетического баланса пелагического сообщества океана // Океанология. — 1982. — 22, вып. 5. — С. 966—1001.
17. Єрохін В. Е., Гордієнко А. П. Фотометр для визначення біомаси мікроорганізмів по кількості АТФ // Мікробіол. журн. — 1976. — 38, № 4. — С. 508—511.
18. Заика В. Е. Вертикальное распределение автотрофного пикопланктона в Индийском океане и Средиземном море // Океанология. — 1986. — 26, вып. 2. — С. 282—287.
19. Заика В. Е., Яшин В. Н. Люминесцирующая пиковзвесь 0,2—2,0 мкм в олиготрофных водах Средиземного и Черного морей // Докл. АН СССР. — 1989. — 275, № 6. — С. 1514—1516.
20. Заика В. Е., Швеценко В. А., Булатов К. В. Экология морского фототрофного пикопланктона. — М.: Науч. центр биол. исслед. АН СССР, 1989. — 168 с.
21. Лопухин А. С. Распределение микропланктона в Черном море по результатам определения аденозинтрифосфата // Современное состояние экосистем Черного моря. — М.: Наука, 1987. — С. 139—143.
22. Луцик Н. В. Определение аденозинтрифосфорной кислоты в планктоне и грунтах // Методы химического анализа в гидробиологических исследованиях. — Владивосток: АН ДВНЦ, 1979. — С. 117—122.
23. Мельников И. А. Характеристика органических компонентов океанического сестона: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 1974. — 25 с.
24. Мельников И. А. Сравнение величин биомассы микропланктона, определенных по АТФ и методом прямого микроскопирования // Океанология. — 1976. — 16, вып. 2. — С. 324—328.
25. Мельников И. А. Пикопланктон // Природа. — 1984. — № 6. — С. 112—113.
26. Мельников И. А., Сорокин Ю. А. Определение биомассы планктона по АТФ аденозинтрифосфату // Современные методы количественной оценки распределения морского планктона. — М.: Наука, 1983. — С. 145—152.
27. Миркина С. Д. Ферментативная активность и АТФ в водах северо-западной части Индийского океана // Океанология. — 1979. — 19, вып. 4. — С. 621—626.
28. Миркина С. Д. Биохимическая характеристика вод тропической зоны восточной части Тихого океана // Биология моря. — 1982. — № 3. — С. 51—57.
29. Сибурт Дж. М., Лавуа Д. Т. Нестандартный подход к оценке продукции гетеротрофов // Человек и биосфера. — М.: МГУ, 1979. — Вып. 3. — С. 43—50.
30. Сорокин Ю. И., Люцарев С. В. Сравнительная оценка двух методов определения биомассы планктонной микрофлоры // Океанология. — 1978. — 18, вып. 2. — С. 358—364.

31. *Сорокин Ю. А., Павельева Е. Б., Васильева М. И.* Продуктивность и трофическая роль бактериопланктона в районе экваториальной дивергенции // Экосистемы пелагиали Тихого океана. — М., Наука, 1975. — 102. — С. 184—198.
32. *Azam F., Beers R., Campbell L. et al.* Occurrence and metabolic activity of organisms under the Rose Ics Shelf, Antarctica at Station J 9 // Science. — 1979. — 203. — P. 451—459.
33. *Bronsink S. H.* Microplankton ATP-biomass and GTP-productivity associated with upwelling of Pt Sur, California // Naval Postgraduate School Monterey. — California, 1980. — 67 p.
34. *Burney C. M., Johnson K. M., Lovcie D. L., Sieburth J. McN.* Dissolved carbohydrate and microbial ATP in the North Atlantic: concentrations and interaction // Deep-Sea. Res. — 1979. — 26, N 11A. — P. 1267—1290.
35. *Campbell W. B., Jacobsen T. R., Pomeroy L. R.* Heterotrophic-photoautotrophic index: A qualitative parameter of microbial interactions applied to a Gulf Stream intrusion // Mar. Sci. Comm. — 1979. — 5, N 6. — P. 383—398.
36. *Chindani G., Pognoita R.* Ratio ATP/chlorophyll as an index of rivers water quality // Verh. Internat. Verein. Limnol. — 1978. — 20, N 30. — P. 1897—1901.
37. *Dahiback B., Gunnarsson L., Hermansson M., Kjelleberg S.* Microbial investigation of surface microlayers waters column, ice and sediment on the Arctic Ocean // Mar. Ecol. Progr. Ser. — 1982. — 9, N 1. — P. 101—109.
38. *Daumas R., Fiala M.* Evaluation de la matiere organique vivant dans les eaux marines par la mesure de l'adenosine triphosphate // Mar. Biol. — 1969. — 3. — P. 243—246.
39. *Devol A. H., Packard T. T., Holm-Hansen O.* Respiratory electron transport activity and adenosine triphosphate in the oxygen minimum of the eastern tropical North Pacific // Deep-Sea Res. — 1976. — 23, N 9. — P. 963—973.
40. *Eppley R. W., Harrison W. G., Chisholm S. W., Stewart E.* Particulate organic matter in surface waters of Southern California and its relationship to plancton // Mar. Res. — 1977. — 35, N 4. — P. 671—696.
41. *Fellows D. A., Karl D. M., Khaner G. A.* Large particle fluxes and the vertical transport of living carbon in the upper 1500 m of the northeast Pacific Ocean // Deep-Sea Res. — 1981. — 28A, N 9. — P. 921—936.
42. *Ferguson R. L., Buble R.* Contribution of bacteria to standing crop of coastal plankton // Limnol. Oceanogr. — 1976. — 21, N 1. — P. 141—145.
43. *Fujita N., Nishierawa S.* Distribution of POC, DOC and ATP in the Pacific sector of the Atlantic Ocean in summer 1980—1981 // Trans. Tokyo Univ. Fish. — 1982. — N 5. — P. 53—63.
44. *Gordon D. C., Wangersky P. J., Sheldon R. W.* Detailed observations on the distribution and composition in the Sargasso Sea // Deep-Sea Res. — 1979. — 26A, N 9A. — P. 1083—1093.
45. *Hamilton R. D., Holm-Hansen O.* Adenosine triphosphate content of marins: bacteria // Limnol. Oceanogr. — 1967. — 12, N 2. — P. 319—324.
46. *Hanson R. B., Lowery H. K.* Spatial distribution structure, biomass and physiology of microbial assemblages across the Southern Ocean frontal zones during the late-Austral winter // App. Environ. Microbiol. — 1985. — 49, N 5. — P. 1029—1039.
47. *Hanson R. B., Pomeroy L. R., Murray R. E.* Microbial growth rates in a cold-core Gulf Stream Eddy of the northwestern Sargasso Sea // Deep-Sea Res. — 1986. — 33, N 4A. — P. 427—446.
48. *Hegseth E. N.* Chemical and species composition of the phytoplankton during the first spring bloom in Trondheimsfjorder, 1975 // Sarcia. — 1982. — 67, N 2. — P. 131—141.
49. *Hitchcock G. L., Langdon C., Smayda T. J.* Seasonal distribution in the phytoplankton biomass and productivity of a warm-core Gulf Stream ring // Deep-Sea Res. — 1985. — 32, N 11. — P. 1287—1300.
50. *Hobbie J. E., Holm-Hansen O., Packard T. T. et al.* A study of the distribution and activity of microorganisms in ocean water // Limnol. Oceanogr. — 1972. — 17, N 4. — P. 544—555.
51. *Hodson R. E., Holm-Hansen O., Azam F.* Improved methodology for ATP determination in marine environments // Mar. Biol. — 1976. — 34, N 2. — P. 143—149.
52. *Hodson R. E., Azam F., Carlucci A. F.* Microbial uptake of dissolved organic matter in McMurdo sound, Antarctica // Ibid. — 1981. — 61, N 2—3. — P. 89—94.
53. *Holm-Hansen O.* Determination of microbial biomass in ocean profiles // Limnol. Oceanogr. — 1969. — 14, N 5. — P. 740—747.
54. *Holm-Hansen O.* ATP levels in algal cells as influenced by environmental conditions // Plant. Cell. Physiol. — 1970. — 11. — P. 689—700.
55. *Holm-Hansen O.* Microbial distribution in ocean water relative to nutrients and food source // Proceedings of an international symposium on biological sound seathering in the ocean. Maury Center for Ocean Sci. Depart. Navy. — Washington, D. C., 1970. — P. 147—155.
56. *Holm-Hansen O.* Carbon/ATP ratios in microbial cultures and algae in natural populations // ATP methodology seminar (ed. G. A. Borum) SAJ Tech. Co San Diego. — California, 1974. — P. 441—478.
57. *Holm-Hansen O., Booth C. R.* The measurement of adenosine triphosphate in the

- ocean and its ecological significance // *Limnol. Oceanogr.* — 1966. — 11, N 4. — P. 510—519.
58. *Holm-Hansen O., Paerl H. W.* The applicability of ATP determination for estimation of microbial biomass and metabolic activity // *Mem. Ist. Ital. Hidrobiol. Dott Marco de Marchi Pallanza Italy.* — 1972. — 29. — P. 149—168.
 59. *Holm-Hansen O., Hodson R., Azam F.* Application of adenine nucleotide measurements in oceanography // *Analytical applications of bioluminescence and chemiluminescence.* NASA SP—388. — Washington, D. C., 1975. — P. 75—87.
 60. *Holm-Hansen O., Azam F., Campbell L. et al.* Microbial distribution and activity in and around McMurdo Sound // *Antarct. J. U. S.* — 1977. — N 12. — P. 29—32.
 61. *Holm-Hansen O., Karl D. M.* Biomass adenilate energy change determination in microbial cell extracts and environmental sample // *Methods in enzymology. Bio- and chemiluminescence.* — 1978. — 57. — P. 73—85.
 62. *Karl D. M.* Distribution abundance and metabolic states of microorganisms in the water column and sediments of the Black Sea // *Limnol. Oceanogr.* — 1979. — 23, N 5. — P. 936—949.
 63. *Karl D. M.* Measurement of microbial activity and growth in the ocean by rates of stable ribonucleic acid synthesis // *App. Environ. Microbiol.* — 1979. — 38, N 5. — P. 850—860.
 64. *Karl D. M.* Cellular nucleotide measurements and applications in marine ecology // *Microbiol. Rev.* — 1980. — 44, N 4. — P. 738—796.
 65. *Karl D. M., Holm-Hansen O.* Methodology and measurement of adenylate energy charge ratios in environmental samples // *Mar. Res.* — 1978. — 48, N 2. — P. 185—197.
 66. *Karl D. M., LaRock P. A., Morsc J. W., Starges W.* Adenosine triphosphate in the North Atlantic ocean and its relationships to the oxygen minimum // *Deep-Sea Res.* — 1976. — 23, N 1. — P. 81—83.
 67. *Karl D. M., LaRock D. J.* Adenosine triphosphate and organic carbon in the Cariaco Trench // *Ibid.* — 1977. — 24, N 2. — P. 105—113.
 68. *Karl D. M., Haugsness J. A., Campbell L., Holm-Hansen O.* Adenine nucleotide extraction from multicellular organisms and beach sand: ATP recovery charge ratios and determination of carbon/ATP ratios // *Exp. Biol. Ecol.* — 1978. — 34. — P. 163—181.
 69. *Karl D. M., Wirsén C. O., Jannasch H. W.* Deep Sea primary production at the Galapagos hypothermal vents // *Science.* — 1980. — 207, N 4437. — P. 1345—1347.
 70. *Ki-Tai-Kim.* Contribution à l'étude de l'écosystème pélagique dans les parages de Carry-le-Rouet (Méditerranée nord-occidentale). 2. ATP, pigments phytoplanctoniques et poids sestonique // *Tethys.* — 1980. — 9, N 3. — P. 215—233.
 71. *LaRock P. A., Karl D. M.* Applications of ATP biomass estimates in several marine ecosystems // *ATP Methodology seminar SAJ Technology San Diego.* — California, 1975. — P. 563—583.
 72. *Laws E. A., Redalje D. E., Haas L. W. et al.* High phytoplankton growth and production rates in oligotrophic Hawaiian coastal waters // *Limnol. Oceanogr.* — 1984. — 29, N 6. — P. 1161—1169.
 73. *Legender L., Simard Y.* Oceanographic biologique estivale et phytoplancton dans le sud-est de la baie d'Hudson // *Mar. Biol.* — 1979. — 52, N 1. — P. 11—22.
 74. *Mague T. H., Weare N. M., Holm-Hansen O.* Nitrogen fixation in the North Pacific Ocean // *Ibid.* — 1974. — 24, N 2. — P. 109—119.
 75. *Maita Y., Shimoto A., Odate T.* Studies on primary production in the northwestern Pacific Ocean // *Primary report of the Hakuho-Maru cruises KH-83-3 and KH-85-2.* The western North Pacific Ocean Res. Inst. Univ. of Tokyo, 1986. — P. 103—108.
 76. *McGrath S. M., Sullivan C. W.* Community metabolism of adenylates by microheterotrophs from the Los Angeles and Southern California coastal waters // *Mar. Biol.* — 1981. — 62, N 2—3. — P. 217—226.
 77. *Nelson D. M., Ducklow H. W., Hitchcock C. L. et al.* Distribution and composition of biogenic particulate matter in a Gulf Stream warm-core ring // *Deep-Sea Res.* — 1985. — 32, N 11. — P. 1347—1369.
 78. *Peele E. R., Murray R. E., Hanson R. B. et al.* Distribution of microbial biomass and secondary production in a warm-core Gulf Stream ring // *Ibid.* — P. 1393—1403.
 79. *Strehler B. L., Totter G. K.* Determination of ATP and related compound firefly luminescence and other methods // *Methods and biochem. analysis.* — 1952. — 1, N 3. — P. 341—356.
 80. *Sibert J., Brown T. J., Kask B. A., Fulton J. D.* Observations on the lower trophic levels of the Cowichan Estuary, Vancouver Island B. C. // *Manuscript report series no 1394* // *Fisheries Research Board of Canada Pacific Biol. St., Nanaimo, British Columbia,* 1976. — 25 p.
 81. *Vosjan J. H., Nieuwland G.* Microbial biomass and respiratory activity in the surface waters of the east Banda Sea and Northernwest Arafura Sea (Indonesia) at the time of the southeast monsoon // *Limnol. Oceanogr.* — 1987. — 32, N 3. — P. 767—775.
 82. *Vosjan J. H., Nieuwland G., Ernst W., Bluszczyk T.* Sipbord comparison of two methods of extraction and measurements of ATP applied to Antarctic water samples // *Netherlands J. R Sea Res.* — 1987. — 21, N 2. — P. 107—112.
 83. *Winn C. D., Karl D. M.* Microbial productivity and community growth rate estimates in the tropical Pacific Ocean // *Biol. Oceanogr.* — 1984. — 3, N 2. — P. 123—145.

84. Yamaguchi Y., Seki H. Microbial biomass in the eutrophic Bay of Shimosa as compared by estimations of several biomass parameters // J. Oceanogr. Soc. Jap. — 1977. — 33. — P. 38—44.
85. Zaika V., Benzhitsky A. Abundance of the smallest plankton as marker of oceanographic processes // Joint Oceanogr. Assemb., Acapulco. — Mexico, 1988. — 147 p.

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

Получено
11.02.91

A. G. BENZHITSKY | A. P. GORDIENKO

CHEMILUMINESCENT ANALYSIS OF ATP IN THE STUDIES OF MARINE MICROPLANKTON

Summary

The paper presents a review of data from literature and those obtained by the authors on application of bioluminescent analysis of ATP in the studies of marine microplankton. Proceeding from comprehensive data on the space-time structure of microplankton ATP in the Atlantic and Indian Oceans and in the Mediterranean Sea the divergence and convergence zones in dynamically active regions are specified, boundaries of the vortex formations are determined, upwellings and uplifts of waters over peaks of the underwater mountains as well as the subsurface lenses of defreshened waters are found.