

**МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ  
И ХИМИЧЕСКИЕ  
ПРОЦЕССЫ ДЕСТРУКЦИИ  
ОРГАНИЧЕСКОГО  
ВЕЩЕСТВА В ВОДОЕМАХ**



**ЛЕНИНГРАД  
«НАУКА»  
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
1979**

Сборник включает 16 оригинальных статей, посвященных проблеме деструкции органического вещества. Половина из них касается микробиологических процессов деструкции в воде и донных отложениях водоемов разного типа. В них приведены данные по численности, формам и видовому составу олигокарбофильных бактерий, первичной продукции органического вещества в процессе фотосинтеза фитопланктона в умеренных и тропических широтах в пресных и речных водоемах, фиксации азота. Во второй части описаны эксперименты по разложению органического вещества водорослей и извлеченных частиц, собранных в водоемах. В результате выведены и уточнены константы скоростей распада органического вещества в зависимости от его состояния и температуры.

Книга рассчитана на научных работников гидробиологов, микробиологов, химиков и студентов биологических факультетов.

Ответственные редакторы:

В.И. Романенко, Б.А. Скопинцев

Настоящее издание включает статьи, касающиеся процессов деструкции органического вещества и изменения химического состава воды при распаде планктонных организмов. Это работы, выполненные на водоемах разного типа, и экспериментальные исследования, проведенные в лабораторных условиях. Все они объединяются вокруг проблемы разрушения органического вещества, и касаются интенсивности данного процесса в зависимости от численности бактерий, температуры, времени и других факторов. Большое внимание уделено определению констант скорости распада устойчивых и неустойчивых фракций органического вещества, включающих и гуминовые компоненты, разложению взвесей, содержащихся в водоемах, и изменению химического состава воды.

В настоящее время этим вопросам придается особое значение, к ним приковано внимание многих исследователей в связи с проблемой чистой воды. Качество ее зависит от биологических процессов фотосинтеза, бактериальных процессов деструкции и последующих биохимических превращений отдельных компонентов. Исследование данных процессов, познание закономерностей трансформации органического вещества — проблема чрезвычайно важная и тесным образом связана с качеством воды. В общих чертах эти вопросы начали изучаться около 50 лет назад, но сейчас к ним обращаются все большее количество исследователей в связи с важностью указанной проблемы.

Как и с какой скоростью в зависимости от реальных условий разрушаются водоросли, какие продукты метаболизма при этом образуются, через какие стадии проходит деструкционный процесс, сколько при этом образуется трудноусвояемых продуктов, которые длительное время могут присутствовать в воде, и как протекают эти процессы в конкретных условиях и водоемах — все эти вопросы еще не ясны до конца и требуют своего разрешения.

Процессы деструкции органических и минеральных веществ теснейшим образом связаны с интенсивностью фотосинтеза населяющих водоемы растений. В свою очередь последние определяется химическим составом и физическими условиями окружающей среды: прозрачностью воды, температурой, кислотностью, перемешиванием, содержанием биогенных элементов и прочими факторами. При всем многообразии живых организмов все это вместе взятое составляет ту единую ячейку, которая именуется экосистемой. Поэтому ис-

исследование деструкционных процессов как одной из важнейших функций этой системы - вопрос чрезвычайно важный и имеет большое значение в практике оценки качества воды и полезной продукции водоемов.

В сборник входят статьи по продукции и деструкции органического вещества, численности бактерий и скорости их размножения в Рыбинском водохранилище и рапных водоемах Крыма. Одна из работ выполнена в комплексной экспедиции сотрудниками Института биологии внутренних вод АН СССР и АН Кубы и посвящена фотосинтезу фитопланктона в водохранилищах тропического пояса. Вскрытые здесь закономерности имеют принципиальное значение для общей теории процессов фотосинтеза в тропиках. В следующей работе описана автохтонная микрофлора водоемов, которая развивается на питательных средах, близких по своему составу к натуральной воде. В ней приведены снимки бактерий под электронным микроскопом и их видовой состав.

В ряде работ описаны деструкционные процессы в донных отложениях, прямое определение интенсивности фиксации азота, в одной из них дано описание экологии тионовых бактерий.

Серия статей посвящена процессам распада водорослей и взвешенных частиц, собранных в водоемах, в лаборатории в аэробных и анаэробных условиях. Этим экспериментам предшествует статья по химическому составу водорослей. В ходе опытов определялись скорости разрушения органического вещества, изменение его химического состава и химических параметров воды. В результате были выведены и уточнены константы скоростей деструкции органического вещества.

Первые 8 работ выполнены в лаборатории микробиологии и отредактированы В.И. Романенко, остальные - в химической лаборатории ИБВВ АН СССР под общей редакцией Б.А. Скопинцева.



**ХАРАКТЕРИСТИКА ЧИСЛЕННОСТИ БАКТЕРИЙ  
И МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ КРУГОВОРОТА  
ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА  
В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ В 1975 Г.**

Изучение микробиологических процессов, связанных с круговоротом органического вещества, проводилось, как и в предыдущие годы, на 6 стандартных станциях: 1 - бывшее с. Коприно, 2 - у затопленного г. Мологи, 5 - к юго-западу от с. Измайлова, 6 - у затопленного с. Средний Двор, 7 - в центре водохранилища, у затопленного с. Наволок, 9 - к северо-востоку от с. Брейтова. Пробы для анализа отбирались в стандартных рейсах 2 раза в месяц.

По данным Рыбинской гидрометеорологической обсерватории, поступление воды в водохранилище достигло своего максимума (7695 млн м<sup>3</sup>) в апреле (рис. 1). Наиболее высокий уровень воды в 1975 г. наблюдался в конце мая и не достигал нормального подпорного горизонта на 0,85 м. Равномерное падение уровня началось в июне и продолжалось до января 1976 г.

Максимальная площадь водного зеркала в этом году была 15 мая и равнялась 4225 км<sup>2</sup>, а к декабрю уменьшилась до 2800 км<sup>2</sup>. Объем водохранилища в мае достиг 22,6 км<sup>3</sup> и к концу года снизился до 11,6 км<sup>3</sup>.

Всего в водохранилище в 1975 г. поступило 21,954 км<sup>3</sup> воды, сброшено через плотину 24,311 км<sup>3</sup> (табл. 1). Иными словами, без учета испарения с площади водного зеркала, которое близко к количеству выпавших осадков, водный баланс был отрицательным и равнялся (-) 2,3 км<sup>3</sup>.

Ранее обычного (в конце апреля) водохранилище уже очистилось ото льда и прогрев воды в районе Коприна достиг 9°, у затопленного г. Мологи 8,6°, у Брейтова 7°. В открытой части водохранилища температура воды колебалась от 3,7 до 5,6° (табл. 2). Во второй половине мая вода прогрелась по всему водохранилищу в среднем до 15°. В первой декаде июня наблюдалось снижение температуры воды до 11-12°, а 18 июня она повысилась до 16°, а июле прогрев воды достиг максимума 22°. Резкое похолодание воды началось в середине октября.

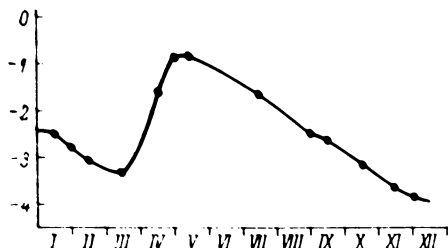


Рис. 1. Изменение уровня воды в водохранилище в 1975 г.

По оси ординат – уровень воды в условных отметках; по оси абсцисс – месяцы.

Прозрачность воды по диску Секки была ниже, чем в предыдущие годы, и колебалась от 70 до 180 см; наибольшие величины ее наблюдались в июле и августе в открытой части водохранилища у с. Средний Двор и Измайлова (табл. 3).

Электропроводность воды была наиболее высокой до поступления талых вод – 229 мкСм, что характерно для зимнего периода (табл. 4). Во время наибольшего наполнения водоема в середине июня электропроводность понизилась до 190 мкСм. Затем произошло быстрое перемешивание вод по всей акватории, и осенью наблюдалось снижение электропроводности в связи с выпадением дождей, достигшей в сентябре 181 мкСм.

Определение суточной интенсивности фотосинтеза производилось по методу В.И. Романенко [2]. В определенный объем интегрированных по глубине проб воды добавлялся раствор меченого  $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$  с активностью под счетчиком Гейгера  $1 \cdot 10^6$  имп/мин. Пробы экспонировались 1 ч при постоянном освещении 2500 лк, продукция органического вещества выражалась в  $\text{мкг С л/ч}^{-1}$ . На ст. 1, кроме того, определялась суточная величина с экспонированием параллельных проб в течение 24 ч в аквариуме при естественном освещении. Для всех остальных пунктов продукция за сутки была рассчитана путем умножения результатов, полученных в люминистате, на коэффициент, выведенный из соотношения суточной к часовой продукции на первой станции.

Продукция фитопланктона под  $1 \text{ м}^2$  поверхности водоема рассчитывалась исходя из связи между фотосинтезом и прозрачностью воды по диску Секки [3].

Если принять, что интенсивность фотосинтеза при стандартных условиях пропорциональна количеству живого фитопланктона, то по приведенным данным (табл. 5) можно судить о распределении фитопланктона в течение летнего сезона по акватории. В течение лета распределение фитопланктона по отдельным станциям было

Т а б л и ц а 1

Водный баланс, млн м<sup>3</sup>

| Составляющие баланса                   | Январь | Февраль | Март  | Апрель | Май  | Июнь | Июль  | Август | Сентябрь | Октябрь | Ноябрь | Декабрь | Сумма за год |
|--|--------|---------|-------|--------|------|------|-------|--------|----------|---------|--------|---------|--------------|
| Водоизнос притоков вместе с р. Малогой | 770    | 515     | 1168  | 4464   | 866  | 431  | 286   | 273    | 241      | 263     | 312    | 251     | 9940         |
| Приток через Угличский гидроузел       | 629    | 815     | 1550  | 2328   | 477  | 362  | 280   | 159    | 91       | 188     | 100    | 377     | 7356         |
| Приток через Шахтинский гидроузел      | 388    | 242     | 221   | 788    | 238  | 83   | 67    | 62     | 206      | 291     | 211    | 133     | 2930         |
| Осадки на площадь водного зеркала      | 143    | 74      | 63    | 115    | 140  | 253  | 259   | 272    | 42       | 143     | 120    | 200     | 1824         |
| Суммарный приток                       | 1930   | 1643    | 3002  | 7695   | 1721 | 1139 | 892   | 766    | 580      | 885     | 743    | 958     | 21954        |
| Сброс через Рыбинский гидроузел        | 3121   | 2901    | 1499  | 798    | 2311 | 2068 | 2243  | 2171   | 1663     | 2198    | 1907   | 1431    | 24311        |
| Аккумуляция                            | -1191  | -1258   | +1503 | +6897  | -590 | -929 | -1351 | -1405  | -1083    | -1313   | -1164  | -473    | -2361        |

Т а б л и ц а 2

Температура воды, °С

| Станция      | 28 IV | 21 V | 5 VI | 18 VI | 7 VII | 23 VII | 30 VII | 18 VIII | 2 IX | 22 IX | 2 X  | 15 X | 29 X | Средняя |
|--------------|-------|------|------|-------|-------|--------|--------|---------|------|-------|------|------|------|---------|
| Коприно      | 9,0   | 16,6 | 12,0 | 17,0  | 20,0  | 20,2   | 21,5   | 15,0    | 15,2 | 13,8  | 12,4 | 5,8  | 4,2  | 14,5    |
| Мокшга       | 8,6   | 15,8 | 11,8 | 16,2  | 20,0  | 20,6   | 21,0   | 14,4    | 15,0 | 13,4  | 11,4 | 5,2  | 3,0  | 13,3    |
| Ныльдино     | 5,6   | 15,5 | 10,8 | 16,2  | 19,2  | 20,8   | 22,0   | 11,4    | 14,6 | 13,4  | 11,6 | 5,6  | -    | 10,5    |
| Средний Двор | 3,7   | 15,4 | 10,8 | 16,2  | 18,9  | 20,0   | 22,0   | 11,0    | 14,4 | 13,8  | 11,8 | 6,0  | 3,4  | 13,2    |
| Нелюбова     | 5,0   | 13,8 | 11,6 | 15,4  | 20,0  | 19,7   | 21,2   | 14,8    | 14,0 | 13,4  | 10,6 | 5,4  | 2,4  | 13,0    |
| Бредого      | 7,0   | 13,7 | 12,0 | 15,6  | 20,4  | 20,4   | 22,7   | 13,2    | 14,6 | 13,4  | 11,6 | 5,4  | 3,2  | 13,5    |
| Средняя      | 6,5   | 15,1 | 11,5 | 16,1  | 19,7  | 20,2   | 21,7   | 13,1    | 14,6 | 13,4  | 11,6 | 5,6  | 3,2  | -       |

Примечание. Значения в последующих таблицах прогрева - анализ по провозимости.

Т а б л и ц а 3

Прозрачность воды по диску Секки, см

| Станция      | 28 IV | 21 V | 5 VI | 18 VI | 7 VII | 23 VII | 30 VII | 18 VIII | 2 IX | 22 IX | 2 X | 16 X | 20 X | Средняя |
|--------------|-------|------|------|-------|-------|--------|--------|---------|------|-------|-----|------|------|---------|
| Коприно      | 120   | 150  | 160  | 150   | 130   | 120    | 100    | 120     | 110  | 130   | 110 | 120  | 80   | 134     |
| Молога       | 110   | 180  | 120  | 130   | 120   | 130    | 120    | 130     | 100  | 130   | 100 | 100  | 80   | 122     |
| Измайлово    | 170   | 175  | 70   | 170   | 180   | 170    | 160    | 140     | 50   | 130   | 50  | 80   | -    | 135     |
| Средняя Двор | 190   | 180  | 170  | 160   | 180   | 180    | 170    | 180     | 90   | 180   | 90  | 90   | 50   | 147     |
| Новоох       | 190   | 200  | 100  | 180   | 130   | 170    | 140    | 140     | 90   | 100   | 90  | 90   | 80   | 131     |
| Брейтово     | 140   | 150  | 120  | 140   | 140   | 150    | 120    | 110     | 90   | 130   | 90  | 100  | 70   | 123     |
| Средняя      | 150   | 172  | 123  | 155   | 146   | 153    | 135    | 137     | 88   | 132   | 88  | 96   | 72   | -       |

Т а б л и ц а 4

Электропроводность воды, мксм

| Станция      | 28 IV | 5 V | 18 VI | 7 VII | 23 VII | 30 VII | 18 VIII | 2 IX | 22 IX | 2 X | 16 X | 20 X | Средняя |
|--------------|-------|-----|-------|-------|--------|--------|---------|------|-------|-----|------|------|---------|
| Коприно      | 177   | 195 | 183   | 212   | 212    | 220    | 201     | 187  | 194   | 208 | 213  | 197  | 200     |
| Молога       | 257   | 212 | 190   | 222   | 229    | 228    | 204     | 188  | 176   | 188 | 196  | 168  | 205     |
| Измайлово    | 252   | 208 | 195   | 245   | 229    | 229    | 198     | 171  | 188   | -   | 187  | -    | 210     |
| Средняя Двор | 220   | 206 | 184   | 223   | 223    | 233    | 199     | 183  | 181   | 184 | 182  | 162  | 199     |
| Новоох       | 264   | 216 | 195   | 226   | 218    | 236    | 195     | 183  | 179   | 185 | 199  | 162  | 205     |
| Брейтово     | 208   | 219 | 191   | 225   | 222    | 218    | 207     | 190  | 180   | 185 | 190  | 166  | 200     |
| Средняя      | 229   | 209 | 190   | 226   | 223    | 227    | 201     | 181  | 183   | 190 | 195  | 171  | -       |

песыма неравномерным, особенно ранней весной и в конце июля. Наиболее сильное цветение как обычно наблюдалось в южной части водохранилища в районе Коприна и Мологи. Резкое уменьшение фитопланктона произошло в начале июня, когда снизились температура воды и электропроводность. В среднем развитие фитопланктона в 1975 г. было вдвое слабее, чем в 1971 г. Величины фотосинтеза усреднены для каждого рейса, средние показатели пересчитаны в г/м<sup>2</sup> и в т С на все водохранилище в сутки (табл. 6).

Как при постоянном освещении за один и тот же рейс, так и в разные периоды лета величины интенсивности фотосинтеза фитопланктона колебались в заметных пределах: в среднем от 38 до 270 при максимальной величине в районе Коприна 465 мкг С/л·сутки<sup>-1</sup>. В этот же срок (30 июля) средняя величина в столбе воды под 1 м<sup>2</sup> соответствовала 0,567 г С/л·сутки<sup>-1</sup>. Средняя продукция фитопланктона за все лето равнялась 0,226 г С/м<sup>2</sup>·сутки<sup>-1</sup>.

Интенсивность деструкции органического вещества в водохранилище в летний период определялась по снижению содержания кислорода при инкубации изолированного объема воды в течение суток в темноте при температуре водоема. Анализы производились в интегрированных пробах по глубине эвфотической зоны и пересчитывались на весь столб воды до дна водоема. Пересчет от потребленного кислорода на углерод проводился путем умножения на коэффициент  $K=0.375 \times 0.9=0.3$ , где 0.8 – дыхательный коэффициент.

Наибольшая суточная интенсивность деструкции органического вещества наблюдалась 23 июля: у Коприна 0,26, в районе Мологи 0,24 мг С/л·сутки<sup>-1</sup>. Очень малые величины ее были и в конце октября в открытой части водохранилища – 0,005 мг С/л·сутки<sup>-1</sup> (табл. 7).

Подобно продукции наибольшие средние величины скорости деструкции были обнаружены в южной части водохранилища. Интенсивность деструкции органического вещества протекала в июле и равнялась 0,09 мг С/л·сутки<sup>-1</sup>, но в абсолютных величинах была значительно меньше, чем в предыдущие годы. В иловых отложениях в 1975 г. деструкция органического вещества не определялась.

Анализ общей численности бактерий проводился путем учета их на мембранных фильтрах методом А.С. Разумова (табл. 8).

1975 г. был вторым подряд годом с более или менее нормальным наполнением водохранилища. По сравнению с маловодным 1973 г. общая численность бактерий в этом году была значительно выше. Максимальное количество бактерий, в среднем 2 млн в 1 мл, было в конце мая–начале июня, когда началась депрессия развития фитопланктона. Летний минимум – 1,27–1,39 млн бактерий в 1 мл – наблюдался в конце августа, когда развитие фитопланктона достигало максимума. Осенняя вспышка численности бактерий, до 3 млн в 1 мл, была отмечена в конце сентября в районе Измайлова, когда началось отмирание фитопланктона. Средняя численность бактерий за весь сезон соответствовала 1,67 млн в 1 мл.

Таблица 5

## Интенсивность фотосинтеза фитопланктона при постоянном

| Станция      | 28 IY | 21 Y | 5 YI | 18 YI | 7 VII | 23 VII |
|--------------|-------|------|------|-------|-------|--------|
| Коприно      | 1.2   | 6.5  | 1.4  | 6.6   | 7.4   | 10.8   |
| Молога       | 14.8  | 4.1  | 2.0  | 8.7   | 5.7   | 5.2    |
| Измайлово    | 2.2   | 1.8  | 0.8  | 3.4   | 3.2   | 4.4    |
| Средний Двор | 1.8   | 2.1  | 0.7  | 6.0   | 1.8   | 5.0    |
| Наволоч      | 3.9   | 1.4  | 0.8  | 5.3   | 4.2   | 3.4    |
| Брейтово     | 2.7   | 2.9  | 0.7  | 2.1   | 4.6   | 7.4    |
| Средняя      | 4.43  | 3.13 | 1.07 | 5.35  | 4.48  | 6.03   |

Темновая ассимиляция углекислоты состоит из интенсивности процессов хемосинтеза и гетеротрофной ассимиляции. Для ее определения склянки объемом около 60 мл заполнялись испытуемой водой из эвфотической зоны. В них вносился 1 мл раствора  $\text{Na}_2^{14}\text{CO}_3$  с радиоактивностью около  $1 \cdot 10^6$  имп/мин/мл. Инкубация проб производилась 24 ч в темноте при температуре водоема [4]. В среднем за весь сезон (табл. 9) темновая ассимиляция равнялась  $1.5 \text{ мкг С/л·сутки}^{-1}$ , что примерно соответствует средним годовым величинам гетеротрофной ассимиляции углекислоты с бактериальным населением 1–2 млрд и такой же продукцией в 1 л воды за 1–2 суток. Крайние величины не превышали 2.5–3.0 мкг  $\text{С/л·сутки}^{-1}$ , за исключением 3.9 мкг над бывшим руслом Мологи и 6.76 мкг в открытой части водохранилища.

С целью выяснения вопроса о зависимости величины гетеротрофной ассимиляции углекислоты от физиологического состояния бактерий величины темновой ассимиляции на разных станциях и в разное время вегетационного периода были пересчитаны на 1 млрд бактерий в соответствующих образцах воды (табл. 10). Интересно отметить, что весной и осенью при низкой температуре гетеротрофная ассимиляция  $\text{CO}_2$  при пересчете на 1 млрд бактерий была меньше  $1 \text{ мкг С/л·сутки}^{-1}$  (рис. 2), а в летние месяцы составляла 2–3 мкг С. Процесс этот, очевидно, связан с экологией автохтонной микрофлоры, со сменой видового состава и с быстротой размножения бактерий при разных температурах.

По численности бактерий была рассчитана их средняя биомасса, принимая, что средний объем 1 бактерии равен  $0.5 \text{ мкм}^3$ , влажность 85%, содержание углерода в сухой биомассе 50%.

Продукция бактериальной биомассы определялась радиоуглеродным методом исходя из гетеротрофной ассимиляции углекислоты.

освещении 2500 лк, мкг С/л·ч<sup>-1</sup>

| 30 VII | 18 VIII | 2 IX | 22 IX | 2 X  | 16 X | 29 X | Средняя |
|--------|---------|------|-------|------|------|------|---------|
| 9.8    | 2.6     | 6.1  | 4.2   | 3.9  | 5.6  | 9.5  | 6.08    |
| 7.6    | 5.0     | 6.4  | 3.1   | 1.4  | 1.7  | 6.4  | 5.59    |
| 3.1    | 3.8     | 3.1  | 3.0   | 2.2  | 1.9  | -    | 2.65    |
| 4.1    | 3.8     | 4.0  | 1.8   | 1.9  | 1.2  | 1.1  | 2.63    |
| 4.1    | 2.5     | 6.1  | 5.0   | 4.3  | 1.7  | 1.3  | 3.46    |
| 5.5    | 2.4     | 11.2 | 3.2   | 2.5  | 1.3  | 2.7  | 3.90    |
| 5.7    | 3.35    | 6.15 | 3.38  | 2.70 | 2.23 | 4.20 | -       |

Последняя была принята равной 6% от продукции. Расчет произво-  
дился по формуле [4]:

$$P_c = \frac{C_a \cdot 100}{6},$$

где  $P_c$  - продукция, мкг С/л·сутки<sup>-1</sup>,  $C_a$  - гетеротрофная асси-  
милляция  $CO_2$ , мкг С/л·сутки<sup>-1</sup>.

В течение вегетационного периода продукция биомассы бакте-  
рий в отдельные периоды сезона и по отдельным станциям колеба-  
лась в пределах от 1.5 до 112 мкг С/л·сутки<sup>-1</sup> (табл. 11). Наи-  
большая продукция наблюдалась начиная со второй половины июля  
вплоть до конца июля, наименьшая глубокой осенью при низкой  
температуре. Если же сопоставить бактериальную продукцию по от-  
дельным станциям водохранилища, то средние суточные величины  
прироста гетеротрофных бактерий были близкими и укладывались  
в пределы 20-30, в среднем составляя 25.2 мкг С/л·сутки<sup>-1</sup>.

Исходя из данных биомассы бактерий и их продукции было  
рассчитано время удвоения числа бактерий (табл. 12). Биомасса  
рассчитывалась из общей численности бактерий, а прирост ее за  
время опыта по гетеротрофной ассимиляции  $CO_2$ .

$$D = \frac{t \cdot \lg 2}{\lg(b_0 + P_c) - \lg b_0},$$

где  $D$  - время удвоения, ч,  $t$  - длительность опыта, ч,  $b_0$  - ис-  
ходная биомасса, мкг С/л,  $P_c$  - продукция бактерий, мкг С/л за  
время  $t$ .

В 1975 г. среднее время генерации по каждому рейсу  
(табл. 12) было значительно большим, чем в предыдущие годы,  
только в середине июля и в июле приближалось к 1 суткам. Начи-

Таблица 6

Интенсивность фотосинтеза фитопланктона при естественном освещении

| Станция  | 28 IV | 21 V  | 5 VI  | 18 VI | 7 VII | 23 VII |  |
|--|-------|-------|-------|-------|-------|--------|--|
| Коприно  | 26,0  | 210   | 49,0  | 18,3  | 213   | 310    |  |
| Молога   | 320   | 132   | 70    | 241   | 164   | 149    |  |
| Измайлово  | 48    | 58    | 28    | 94    | 92    | 126    |  |
| Средний Двор   | 39    | 68    | 25    | 166   | 52    | 144    |  |
| Наволоч  | 84    | 45    | 28    | 147   | 121   | 98     |  |
| Брейтово   | 58    | 94    | 25    | 58    | 132   | 212    |  |
| Средняя  | 95,8  | 101   | 38    | 148   | 129   | 173    |  |
| Средняя,<br>г С/м <sup>2</sup> -сут-<br>ки-1                                     | 0,172 | 0,253 | 0,079 | 0,310 | 0,270 | 0,363  |  |
| г С на весъ<br>водоем-сут-<br>ки-1   | 868   | 878   | 324   | 1251  | 1053  | 1370   |  |
| Коэффициент<br>отношения<br>фотосинтеза<br>на ст. 1 су-<br>точного к<br>часовому | 21,6  | 32,3  | 35,0  | 27,7  | 28,8  | 28,7   |  |

Таблица 7

Интенсивность деструкции органического вещества в воде водохранилища,

| Станция                            | 28 IV | 21 V   | 5 VI  | 18 VII | 7 VII  | 23 VII |  |
|------------------------------------|-------|--------|-------|--------|--------|--------|--|
| Коприно                            | 0,018 | 0,142  | 0,027 | 0,216  | 0,190  | 0,262  |  |
| Молога                             | 0,074 | 0,095  | 0,021 | 0,174  | 0,213  | 0,237  |  |
| Измайлово                          | 0,047 | 0,033  | 0,030 | 0,190  | 0,166  | 0,113  |  |
| Средний Двор                       | 0,024 | 0,054  | 0,015 | 0,190  | 0,190  | 0,195  |  |
| Наволоч                            | 0,042 | 0,033  | 0,027 | 0,047  | 0,213  | 0,163  |  |
| Брейтово                           | 0,038 | 0,030  | 0,002 | 0,094  | 0,158  | 0,166  |  |
| Средняя                            | 0,041 | 0,065  | 0,022 | 0,152  | 0,188  | 0,189  |  |
| г С на весъ<br>водоем-сут-<br>ки-1 | 917,6 | 1429,6 | 464   | 3120   | 3705,6 | 3536,8 |  |



у поверхности в интегрированных пробах зафотической зоны, мкг С/г-сухого<sup>-1</sup>

| 30 VII | 18 VIII | 2 IX  | 22 IX | 2 X   | 16 X  | 29 X  | Сред-<br>няя |
|--------|---------|-------|-------|-------|-------|-------|--------------|
| 488    | 99      | 170   | 79    | 52    | 36    | 63    | 180          |
| 360    | 187     | 178   | 58    | 18,6  | 10,9  | 42    | 148          |
| 147    | 141     | 86    | 56    | 29    | 12.1  | -     | 78,4         |
| 194    | 144     | 111   | 34    | 25    | 8,0   | 7.3   | 78,3         |
| 194    | 95      | 170   | 94    | 57    | 10,9  | 8,6   | 88,7         |
| 261    | 90      | 311   | 60    | 33    | 8,3   | 18,0  | 108          |
| 270    | 126     | 171   | 64    | 35,6  | 14,3  | 27,8  | -            |
| 0.567  | 0.265   | 0.358 | 0.134 | 0.070 | 0.030 | 0.059 | -            |
| 2100   | 246     | 1238  | 447   | 243   | 94    | 178   | -            |
| 47.4   | 37.6    | 27.8  | 18.8  | 13.3  | 6.4   | 6.6   | -            |

мг С/г-сухого<sup>-1</sup>

| 30 VII | 18 VIII | 2 IX   | 22 IX | 2 X   | 16 X  | 29 X  | Сред-<br>няя |
|--------|---------|--------|-------|-------|-------|-------|--------------|
| 0.207  | 0.163   | 0.216  | 0.024 | 0.047 | 0.042 | 0.022 | 0.122        |
| 0.190  | 0.190   | 0.219  | 0.047 | 0.030 | 0.004 | 0.025 | 0.117        |
| 0.118  | 0.101   | 0.169  | 0.024 | 0.036 | 0.016 | -     | 0.087        |
| 0.094  | 0.142   | 0.122  | 0.036 | 0.018 | 0.007 | 0.022 | 0.086        |
| 0.071  | 0.094   | 0.047  | 0.024 | 0.038 | 0.009 | 0.008 | 0.062        |
| 0.163  | 0.125   | 0.122  | 0.024 | 0.036 | 0.009 | 0.030 | 0.077        |
| 0.141  | 0.136   | 0.149  | 0.030 | 0.034 | 0.014 | 0.021 | -            |
| 2558.2 | 2325.6  | 2407.2 | 452.0 | 512   | 200   | 273.6 | -            |

Таблица 8

Общее количество бактерий в воде водохранилища, млн/мл

| Станция      | 28 IV | 21 V | 5 VI | 18 VI | 7 VII |  |
|--------------|-------|------|------|-------|-------|--|
| Коприно      | 1,69  | 2,09 | 1,78 | 1,59  | 1,49  |  |
| Молога       | 1,79  | 2,56 | 1,39 | 1,56  | 1,62  |  |
| Измайлово    | 1,35  | 2,69 | 2,74 | 1,72  | 1,62  |  |
| Средний Двор | 1,36  | 1,84 | 1,62 | 1,39  | 1,21  |  |
| Наволок      | 1,25  | 1,94 | 2,49 | 1,18  | 2,02  |  |
| Брейтово     | 2,25  | 1,32 | 1,66 | 1,36  | 2,59  |  |
| Среднее      | 1,62  | 2,07 | 1,95 | 1,47  | 1,76  |  |

Таблица 9

Темновая ассимиляция  $CO_2$  микрофлорой в воде водохранилища,

| Станция                                   | 28 IV | 21 V | 5 VI | 18 VI | 7 VII | 23 VII |  |
|---|-------|------|------|-------|-------|--------|--|
| Коприно                                   | 0,42  | 1,22 | 0,61 | 2,15  | 3,46  | 3,15   |  |
| Молога                                    | 1,72  | 1,47 | 0,50 | 3,90  | 1,47  | 2,32   |  |
| Измайлово                                 | 1,18  | 0,80 | 0,71 | 1,89  | 2,12  | 2,74   |  |
| Средний Двор                              | 0,59  | 0,79 | 0,33 | 3,11  | 1,28  | 2,78   |  |
| Наволок                                   | 1,0   | 0,54 | 0,64 | 6,76  | 1,67  | 2,75   |  |
| Брейтово                                  | 0,94  | 0,56 | 0,22 | 1,02  | 2,44  | 3,40   |  |
| Средняя                                   | 0,98  | 0,89 | 0,50 | 3,13  | 2,07  | 2,86   |  |
| т С на весь<br>водоем-сутки <sup>-1</sup> | 22    | 20,0 | 11,0 | 64    | 41    | 54     |  |

Таблица 10

Гетеротрофная ассимиляция  $CO_2$  в пересчете на 1 млрд бактерий,

| Станция      | 28 IV | 21 V | 5 VI | 18 VI | 7 VII |  |
|--------------|-------|------|------|-------|-------|--|
| Коприно      | 0,25  | 0,58 | 0,34 | 1,35  | 2,32  |  |
| Молога       | 0,96  | 0,70 | 0,36 | 2,50  | 0,91  |  |
| Измайлово    | 0,87  | 0,30 | 0,26 | 1,10  | 1,31  |  |
| Средний Двор | 0,43  | 0,43 | 0,2  | 2,24  | 1,06  |  |
| Наволок      | 0,80  | 0,28 | 0,26 | 5,73  | 0,83  |  |
| Брейтово     | 0,42  | 0,42 | 0,13 | 0,75  | 0,94  |  |
| Средняя      | 0,60  | 0,43 | 0,26 | 2,13  | 1,18  |  |

| 23 VII | 30 VII | 18 VIII | 2 IX | 22 IX | 2 X  | 16 X | C, еднее |
|--------|--------|---------|------|-------|------|------|----------|
| 1.54   | 1.74   | 1.98    | 1.53 | 1.45  | 1.65 | 1.41 | 1.66     |
| 1.43   | 1.13   | 1.57    | 1.37 | 1.58  | 1.65 | 1.26 | 1.58     |
| 1.18   | 1.22   | 1.00    | 1.12 | 3.02  | 3.14 | 2.09 | 1.90     |
| 1.27   | 1.03   | 1.19    | 1.36 | 1.48  | 0.92 | 1.62 | 1.36     |
| 1.15   | 1.68   | 2.93    | 0.94 | 1.72  | 1.09 | 2.05 | 1.70     |
| 1.06   | 1.56   | 1.91    | 1.69 | 1.44  | 1.03 | 1.39 | 1.61     |
| 1.27   | 1.39   | 1.76    | 1.34 | 1.78  | 1.58 | 1.64 | -        |

мкг C/л·сутки<sup>-1</sup>

| 30 VII | 18 VIII | 2 IX | 22 IX | 2 X  | 16 X | 29 X | Средняя |
|--------|---------|------|-------|------|------|------|---------|
| 2.40   | 2.04    | 1.53 | 1.87  | 0.58 | 0.22 | 0.18 | 1.53    |
| 2.23   | 2.26    | 1.04 | 1.54  | 0.59 | 0.09 | 0.22 | 1.49    |
| 2.12   | 1.68    | 0.74 | 1.21  | 0.86 | 0.23 | -    | 1.36    |
| 3.33   | 2.47    | 1.0  | 0.87  | 0.40 | 0.16 | 0.22 | 1.33    |
| 2.51   | 1.27    | 1.4  | 1.67  | 0.91 | 0.20 | 0.14 | 1.65    |
| 3.80   | 2.13    | 0.95 | 1.24  | 0.84 | 0.23 | 0.18 | 1.38    |
| 2.73   | 1.98    | 1.11 | 1.40  | 0.69 | 0.19 | 0.18 | -       |
| 50     | 54      | 18   | 21    | 10   | 2.6  | 2.4  | -       |

мкг C·сутки<sup>-1</sup>

| 23 VII | 30 VII | 18 VIII | 2 IX | 22 IX | 2 X  | 16 X |
|--------|--------|---------|------|-------|------|------|
| 2.04   | 1.38   | 1.03    | 1.00 | 1.29  | 0.35 | 0.16 |
| 1.62   | 1.97   | 1.44    | 0.76 | 0.97  | 0.36 | 0.07 |
| 2.32   | 1.74   | 1.68    | 0.66 | 0.40  | 0.27 | 0.11 |
| 2.19   | 3.23   | 2.06    | 0.74 | 0.59  | 0.43 | 0.10 |
| 2.39   | 1.49   | 0.43    | 1.50 | 0.97  | 0.83 | 0.10 |
| 3.21   | 2.44   | 1.12    | 0.56 | 0.86  | 0.82 | 0.16 |
| 2.25   | 1.96   | 1.12    | 0.83 | 0.79  | 0.44 | 0.12 |

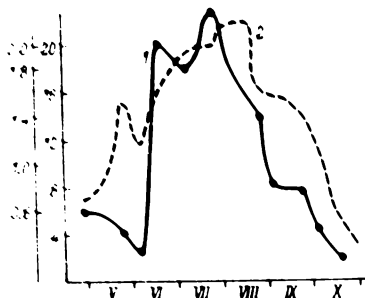


Рис. 2. Связь между интенсивностью темновой ассимиляции  $\text{CO}_2$  (1) и температурой воды в водохранилище (2).

По оси ординат: слева — темновая ассимиляция  $\text{CO}_2$  в расчете на 1 млрд исходного количества бактерий, мкг С, справа — температура,  $^{\circ}\text{C}$ ; по оси абсцисс — месяцы.

ла сентября, в начале июля достигла 3706 т С в сутки и резко упала в октябре до 200–275 т С в сутки из расчета на все водохранилище. Продукция бактериальной биомассы за счет использования растворенных в воде органических веществ была примерно вдвое ниже продукции фитопланктона, но все же в середине июня достигала 100 т С в сутки.

Продукция бактериальной биомассы, интенсивность фотосинтеза фитопланктона и деструкции органического вещества в воде за вегетационный период 1975 г. были определены графическим методом по площадям, ограниченным осью абсцисс и кривыми динамики процессов (рис. 3) за 187 дней. Были получены следующие величины:

|  | На все водохранилище, т С | Под 1 м <sup>2</sup> , г С |
|--|---------------------------|----------------------------|
| Интенсивность фотосинтеза фитопланктона                | 163700                    | 48                         |
| Интенсивность деструкции органического вещества в воде | 340000                    | 99                         |
| Продукция бактериальной биомассы                       | 87420                     | 25                         |
| Гетеротрофная ассимиляция $\text{CO}_2$                | 5270                      | 1.53                       |

ная с конца августа даже при достаточно высокой температуре воды оно увеличилось вплоть до 90 ч в порвых числах октября.

Вышеприведенные данные по интенсивности продукции и деструкции органического вещества, хотя и носят ориентировочный характер, позволили сделать пересчет на весь объем водохранилища (табл. 13). В течение летнего периода первичная продукция органического вещества в процессе фотосинтеза фитопланктона была меньше деструкции в водной массе и довольно равномерно повышалась вплоть до конца июля, когда достигла 2100 т С в сутки.

Минерализация органического вещества проходила на высоком уровне до нача-

Прирост бактериальной биомассы в воде водохранилища, мкг С/л-сутки-1

| Станция                        | 28 IV | 21 V | 5 VI | 18 VI | 7 VII | 23 VII | 30 VII | 18 VIII | 2 IX | 22 IX | 2 X  | 16 X | 29 X | Средняя |
|--------------------------------|-------|------|------|-------|-------|--------|--------|---------|------|-------|------|------|------|---------|
| Коприно                        | 6.9   | 20.0 | 10.0 | 36.0  | 57    | 52     | 40     | 34      | 25   | 31    | 9.6  | 3.7  | 2.9  | 25.2    |
| Молога                         | 28    | 24.0 | 8.3  | 65.0  | 24    | 39     | 37     | 38      | 17   | 26    | 9.8  | 1.5  | 3.7  | 30.5    |
| Измайлово                      | 20    | 13   | 12   | 31.0  | 35    | 45     | 35     | 28      | 12   | 20    | 14   | 3.8  | -    | 22.4    |
| Средний Двор                   | 9.8   | 13   | 5.5  | 52.0  | 21    | 46     | 55     | 41      | 17   | 14    | 6.6  | 2.7  | 3.7  | 22.9    |
| Наволоки                       | 17    | 8.9  | 10   | 112   | 28    | 46     | 42     | 21      | 23   | 28    | 15   | 3.3  | 2.3  | 27.4    |
| Брейтово                       | 16    | 9.3  | 3.7  | 17.0  | 41    | 56     | 63     | 35      | 16   | 21    | 14   | 3.8  | 2.9  | 22.9    |
| Средняя                        | 16.3  | 14.7 | 8.3  | 52.1  | 34.3  | 47.3   | 45.3   | 32.8    | 18.3 | 23.3  | 11.0 | 3.1  | 3.1  | -       |
| т.е. все водохранилище-сутки-1 | 366   | 324  | 178  | 1069  | 676   | 886    | 823    | 560     | 296  | 356   | 164  | 43   | 41   | -       |

Т а б л и ц а 12

Среднее время генерации бактерий в воде водохранилища

| Показатель                                  | 28 IV | 21 V | 5 VI | 18 VI | 7 VII | 23 VII | 30 VII | 18 VIII | 2 IX | 22 IX | 2 X  | 16 X |
|---|-------|------|------|-------|-------|--------|--------|---------|------|-------|------|------|
| Среднее время генерации бактерий за рейс, ч | 72    | 90   | 144  | 25    | 39    | 24     | 26     | 40      | 54   | 55    | 92   | 288  |
| Число генераций в сутки                     | 0.38  | 0.27 | 0.17 | 0.96  | 0.62  | 1.0    | 0.92   | 0.60    | 0.45 | 0.44  | 0.26 | 0.08 |

Таблица 13

Суммарные величины продукции и деструкции органического вещества

| Показатель  | 28 IV | 21 V  | 5 VI  | 18 VI | 7 VII |
|---|-------|-------|-------|-------|-------|
| Площадь водохранилища, км <sup>2</sup>  | 4210  | 4160  | 4095  | 4027  | 3883  |
| Продукция фитопланктона,<br>т С на весь водоем за<br>сутки                    | 868   | 878   | 324   | 1251  | 1053  |
| Объем водохранилища, км <sup>3</sup>  | 22.50 | 22.07 | 21.51 | 20.93 | 19.7  |
| Деструкция, т С/сутки<br>на весь водоем                                       | 918   | 1430  | 464   | 3120  | 3706  |
| Продукция бактериальной<br>биомассы, т С на весь<br>водоем за сутки           | 366   | 324   | 178   | 1069  | 676   |
| Гетеротрофная ассимиляция<br>CO <sub>2</sub> , т С на весь водоем<br>за сутки | 22    | 20.0  | 11.0  | 64    | 41    |

Таблица 14

Эффективность использования солнечной энергии фитопланктоном

| Показатель  | Май    | Июнь   | Июль   |
|---|--------|--------|--------|
| Суммарная поглощенная<br>солнечная энергия,<br>ккал/м <sup>2</sup> за месяц | 143000 | 139000 | 131000 |
| Валовая продукция фито-<br>планктона, ккал/м <sup>2</sup><br>за месяц       | 110    | 103    | 178    |
| Эффективность использо-<br>вания водорослями солнеч-<br>ной энергии, %      | 0.08   | 0.07   | 0.14   |

| 23 VII | 30 VII | 18 VIII | 2 IX  | 22 IX | 2 X   | 16 X  | 29 X  |
|--------|--------|---------|-------|-------|-------|-------|-------|
| 3766   | 3703   | 3573    | 3451  | 3334  | 3280  | 3146  | 3034  |
| 1370   | 2100   | 946     | 1238  | 447   | 243   | 94    | 178   |
| 18.71  | 18.18  | 17.10   | 16.18 | 15.31 | 14.90 | 13.89 | 13.16 |
| 353    | 2559   | 2326    | 2407  | 452   | 512   | 200   | 274   |
| 886    | 823    | 560     | 296   | 356   | 164   | 43    | 41    |
| 54     | 50     | 34      | 18    | 21    | 10    | 2.6   | 2.4   |

| Август | Сентябрь | Октябрь | Сумма и средняя |
|--------|----------|---------|-----------------|
| 94000  | 59000    | 27000   | 593000 ккал     |
| 169    | 94       | 20      | 674 ккал        |
| 0.18   | 0.16     | 0.07    | Средняя 0.12%   |

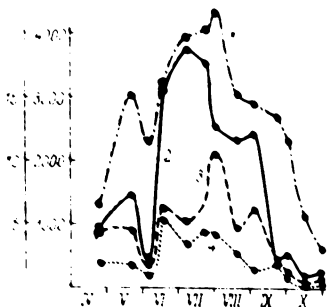


Рис. 3. Динамика микробиологических процессов в водохранилище в 1975 г.

1 - температура воды, 2 - интенсивность деструкции органического вещества, 3 - продукция фитопланктона, 4 - продукция бактериальной биомассы. По оси ординат: слева - температура, °C, справа - органическое вещество, т С; по оси абсцисс - месяцы.

Использование солнечной энергии в процессе фотосинтеза летом колебалось от 0,08 до 0,18% в августе. В среднем за вегетационный период эта величина равнялась 0,12% и была близка к использованию солнечной энергии в предыдущие годы.

#### Л и т е р а т у р а

1. Романенко В.И. Сравнение кислородного и радиоуглеродного методов определения интенсивности фотосинтеза фитопланктона. - В кн.: Микрофлора, фитопланктон и высшая растительность внутренних водоемов. Л., 1967, с. 54-60.
2. Романенко В.И. Величины суточного и кратковременного фотосинтеза фитопланктона при определении с помощью  $^{14}\text{C}$ . - Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1970, № 5, с. 18-22.
3. Романенко В.И. Связь между интенсивностью фотосинтеза при равномерном распределении водорослей в толще воды и прозрачностью по диску Секки. - Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1973, № 19, с. 15-18.
4. Романенко В.И., Кузнецов С.И. Экология микроорганизмов пресных водоемов (лабораторное руководство). 1974, Л. 193 с.

Средняя площадь водохранилища за сезон - 3433 км<sup>2</sup>, средний объем водохранилища - 17,98 км<sup>3</sup>.

Данные солнечной радиации в районе водохранилища за вегетационный период 1975 г. были нам любезно предоставлены Рыбинской гидрометеорологической обсерваторией и пересчитаны нами в ккал на 1 м<sup>2</sup> за месяц. Исходя из них было рассчитано количество солнечной энергии, использованной фитопланктоном в процессе фотосинтеза (табл. 14). Последний был пересчитан на величину валовой продукции путем умножения на 1,54 [1].

С мая по октябрь солнечная радиация колебалась в мае от 143000 ккал на 1 м<sup>2</sup> за месяц до 27000 ккал в октябре. Из сопоставления этой величины и месячной валовой продукции фитопланктона были рассчитаны величины использования солнечной радиации фитопланктоном.

Использование солнечной энергии



## ИНТЕНСИВНОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА ФИТОПЛАНКТОНА В ВОДОХРАНИЛИЩАХ КУБЫ

Куба находится в тропическом поясе между 20 и 23° с.ш. Протяженность острова 1250 км, наибольшая ширина 191 км, площадь 105 007 км<sup>2</sup>. Средняя годовая температура воздуха 25°C (с колебанием от 10 до 35°). Год подразделяется на сухой (ноябрь–апрель) и дождливый (май–октябрь) периоды. Средняя годовая норма осадков 1380 мм. Годовая солнечная радиация 80 ккал/см<sup>2</sup>.

Куба имеет 563 речных бассейна, но большинство рек, как правило, короткие и имеют длину в несколько десятков километров. Самая длинная р. Кауто – 370 км. Водные ресурсы страны, которые могут быть использованы в настоящее время, составляют 22 млрд м<sup>3</sup> [5].

Водному хозяйству на Кубе в настоящее время придается особое значение. В 1962 г. был создан „Национальный институт водных ресурсов“, который в 1969 г. преобразован в „Водную группу“ при ДАП (организация сельскохозяйственного развития страны). Эта группа ведаёт всеми водными ресурсами. Общий объем водохранилищ после победы революции увеличился почти в 30 раз. Было создано 60 новых водохранилищ, в том числе такие громадные для Кубы как Карлос Мануэль де Сеспедес (200 млн м<sup>3</sup>) и Анабанилья (286 млн м<sup>3</sup>). Подавляющее большинство водохранилищ Кубы используется для орошения, питьевого водоснабжения, электроэнергетики. При этом большое внимание уделяется во всех водохранилищах развитию рыбного промысла.

Для успешного решения проблем, связанных с созданием и эксплуатацией водохранилищ, необходимо развитие гидробиологических исследований. В последнее время этим исследованиям во всех странах придается особое значение в связи с проблемой загрязнения воды.

Ранее на Кубе биологические исследования проводились главным образом на море. На суше были тщательно обследованы лишь подземные источники с точки зрения использования их в медицинских целях. Гидробиологические работы велись несистематически. Можно указать лишь на данные по фауне водоемов [14] и фитопланкtonу [24]. Значительно лучше изучена ихтиофауна [17].

В настоящее время лимнологические исследования на Кубе сосредоточены в 2 учреждениях: в Национальном центре разведения рыб в пресных водах от кубинского Института рыбного хозяйства и в Институте экологии леса Академии наук, который изучает пресные воды с целью разработки теории для оптимального использования водохранилищ.

Первичная продукция органического вещества в процессе фотосинтеза фитопланктона в водоемах тропического пояса вообще изучена несравненно слабее, чем в умеренном. Ряд работ проведен в Африке [18, 30, 37, 38] и в Индии [19, 20, 32]. На Кубе первые работы по продукции фитопланктона были произведены около 10 лет назад [27-29]. Серия анализов проделана в 1966 г. на ряде водохранилищ участниками Кубинско-Чехословацкой экспедиции [35].

Представленные в этой статье материалы собраны во время работы Кубинско-Советской экспедиции в 1973 г.

### М е т о д и к а

Водоемы тропической зоны отличаются высокой температурой воды, достигающей 25-30°. При этом обменные процессы у гидробионтов протекают исключительно интенсивно. Это заставляет исследователей относиться к скляночным методам с определенной осторожностью, так как остается неясным вопрос, как сказывается на биологических процессах заключение проб воды в склянки при высокой температуре. Поэтому многие исследователи проводят экспонирование проб воды при определении интенсивности фотосинтеза в тропиках в короткие промежутки времени [21, 22, 23], но это вызывает значительные трудности при расчетах суточной продукции фитопланктона. Толлинг и Хефер [21, 36] установили, что в тропическом поясе интенсивность фотосинтеза за 1 ч в середине дня (в интервале от 10 до 14 ч) составляет 1/9 от суточной величины.

В экспедиции 1973 г. для определения продукции фитопланктона нами был использован радиоуглеродный метод Стимана Нильсена [33] в модификации Ю.И. Сорокина [12] с поправками и изменениями [7].

Опробовано суточное экспонирование склянок с пробями воды непосредственно в водоеме. Параллельно интенсивность фотосинтеза определялась в пробах воды через каждые 2 ч, начиная с утренних сумерек и до темноты. Последние опыты были произведены в 2 вариантах. В одном отобранная в склянку проба воды после внесения меченого  $^{14}\text{C}$  карбоната экспонировалась в водоеме в покое в течение дня; из нее через каждые 2 ч отбиралось по 50 мл воды и профильтровывалось через мембранные фильтры № 5, на которых и определялась радиоактивность водорослей. В другом (к сожалению, таких анализов было проведено мало) пробы из водоема

отбирались в течение дня через каждые 2 ч и после внесения меченого карбоната экспонировались 2 ч. Суточная продукция фитопланктона в этом случае рассчитывалась как сумма кратковременных величин. Параллельно с помощью люксметра определялись величины освещенности, которые использовались для сравнения с динамикой интенсивности фотосинтеза.

Сравнивая результаты, полученные разными методами, и анализируя динамику прироста органического вещества в процессе фотосинтеза в течение дня, можно было в первом приближении решить вопрос, происходят ли резкие изменения в функционировании фитопланктона при длительном содержании его в склянках. Для расчета продукции фитопланктона под 1 м<sup>2</sup> определялись распределение водорослей по глубине и влияние изменений солнечной радиации в толще воды на интенсивность фотосинтеза. В первом случае пробы воды отбирались в склянки с разных глубин через 0,5–1 м, в них добавлялся меченый карбонат. Затем пробы экспонировались при дневном освещении в поверхностном слое воды в течение 1–2 ч, после чего фиксировались формалином и профильтровывались через мембранные фильтры № 5 (СССР). По радиоактивности после подсчета под счетчиком Гейгера судили о распределении живых водорослей в толще воды. Во втором случае пробы воды из поверхностного горизонта наливались в серию склянок, далее специальными зажимами прикреплялись к дюралевой, свинчивающейся из отдельных полутораметровых звеньев штанге. После внесения меченого карбоната пробы опускались в водоем и экспонировались сутки. Штангу удерживали 2 поплавка из пенопласта, расположенных на некотором расстоянии от нее. Затем пробы фиксировались и обрабатывались как и предыдущие.

Параллельно в водоемах определялись глубина, прозрачность воды по диску Секки, температура, содержание кислорода, карбонатов, электропроводность, а также интенсивность деградации органического вещества [1], численность бактерий и интенсивность ряда бактериальных процессов [4].

Результаты бактериальных анализов в этом сообщении приводятся частично, но они были использованы при расчетах корреляционных связей на ЭВМ. Описание некоторых специальных анализов приводятся в тексте.

## Результаты

В двух поездках (в марте–апреле и в мае–июне) было обследовано 12 водохранилищ в разных провинциях Кубы (рис. 1). На каждом водохранилище работы проводились в течение 6–8 дней, при этом на некоторых как в сухой, так и в дождливый периоды года.

Как известно, водоемы северных и умеренных широт в 30–х годах были упорядочены Тинеманом и Науманом по степени трофии;

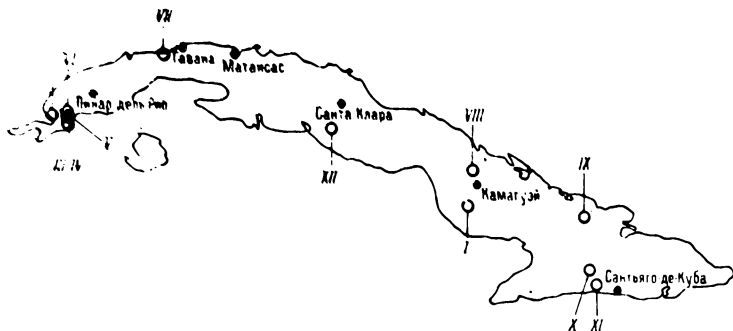


Рис. 1. Схематическая карта Кубы.

Обследованные водохранилища: I - Химагуаю, II - Лагуна Гранде, III - Алькатрас Гранде, IV - Алькатрас Чико, V - Санта Барбара, VI - Эль Пескерио, VII - Рио Москито, VIII - Понтесуела, IX - Ольгин, X - Карлос Мануэль де Сеспедес, XI - Гиберт, XII - Ана-банилья.

элиготрофные, мезотрофные, евтрофные, дистрофные. Это наилучшая типизация водоемов, которая широко используется гидробиологами. Одним из главнейших интегрирующих показателей трофии водоема авторы считали распределение кислорода в толще воды. Но в тропиках проблема типизации водоемов по степени трофии осложняется.

Многие исследователи, работающие здесь, заметили несоответствие между типами водоемов в умеренном и тропическом поясе при использовании критериев Тинемана и Наумана. Главнейшее из них состоит в том, что даже в олиготрофных по всем другим показателям водоемах тропического пояса в гипolimнии наблюдается дефицит кислорода.

Руттнер [31] отмечает, что в тропических озерах с высокой температурой воды и скоростью метаболизма у организмов в гипolimнии образуется анаэробная зона. Маршалл с соавторами [26], изучая оз. Мазое и водохранилище Мвенхи в Родезии, отметили, что летом в гипolimнии обоих водоемов кислород отсутствует. В то время как оз. Мазое по всем другим показателям мезотрофное, водохранилище Мвенхи - олиготрофное. Это противоречит типизации Тинемана и Наумана, так как один из основных показателей олиготрофии водоема, по их мнению, - постоянное присутствие кислорода от поверхности до дна.

Подобное явление было отмечено Коче [16] для оз. Кариба в Африке, Брезоник и Фокс [15] для озер Гватемалы. По мнению Маршалла и Фалькнера [25], при одинаковой концентрации биогенных элементов в озерах тропических и средних широт в первых из

них продукция значительно выше. Например, в оз. Ильване (Родония) и в оз. Гурон (США) содержание биогенных элементов почти одинаково, в то время как оз. Ильване евтрофное, а оз. Гурон олиготрофное [13].

Поэтому обследованные водохранилища мы подразделили пока чисто формально по высоте расположения над уровнем моря (табл. 1).

В задачу наших исследований входило определить уровень первичной продукции органического вещества в процессе фотосинтеза фитопланктона в разных водохранилищах, установить характер распределения водорослей и интенсивность фотосинтеза на разных глубинах эвфотической зоны, динамику продукции органического вещества в течение суток, связь между прозрачностью воды и интенсивностью фотосинтеза, а также между уровнем продукции и интенсивностью микробиологических процессов. Попутно решались методические вопросы: возможность экспонирования слянок в течение суток, влияние на фотосинтез фитопланктона затенения воды листьями высших водных растений и др.

При сравнении полученных данных мы исходили из того, что в тропическом поясе интенсивность биологических процессов в разных водохранилищах колеблется во много раз больше, чем в одном водоеме в течение года.

#### Краткая характеристика водохранилищ

Обследованные водохранилища находятся в разных провинциях и отличаются по площади водного зеркала, объему, глубинам, интенсивности зарастания прибрежной зоны и другим показателям. В целом водохранилища Кубы небольшие, но резко отличаются по размеру: самое маленькое по площади Алькатрас Чико - 0,7 км<sup>2</sup>, самое большое Анабанилья - 18,7 км<sup>2</sup> (табл. 1).

Равнинные водохранилища чаще всего неглубокие с медленной сработкой уровня. Прибрежная зона в большинстве случаев покрыта высшей водной растительностью. Вода имеет низкую прозрачность, донные отложения богаче, чем в горных и предгорных водохранилищах.

По химическому составу воды все обследованные водоемы относятся к карбонатно-кальциевому типу. Лишь в водохранилище Ольгин и Понтесуэла  $Mg^{++}$  содержится больше, чем  $Ca^{++}$ , их воды относятся к карбонатно-магниевому типу (табл. 2). Из катионов на втором месте после  $Ca^{++}$  по содержанию преобладает  $Na^{+}$ , а на анионов после  $HCO_3^{-}$  преобладает  $Cl^{-}$ . Меньше содержится  $K^{+}$ ,  $Mn^{++}$ ,  $SO_4^{--}$ . Средняя сумма ионов по всем водохранилищам равна 213,8 мг/л с колебанием от 48,1 (Лагуна Гранде) до 500,5 (Ольгин). Средняя величина электропроводности воды составляет 283,9 мкСм. В горных водохранилищах в целом меньше хлоридов, сульфатов, кальция и натрия. Два водохранилища явно выделяются по химическому составу воды из общего ряда: Лагуна Гранде с наиболее мягкими водами, Ольгин с наиболее минерализованными.

Т а б л и ц а 1

Гидрологическая характеристика водохранилищ

| Провинция                  | Водохранилища         | Высота над уровнем моря, м | Расстояние от моря, км | Площадь, км <sup>2</sup> | Объем, х10 <sup>6</sup> м <sup>3</sup> | Глубина в период наводнения, м | Прозрачность по диску Секки, м | Температура воды, °С |
|----------------------------|-----------------------|----------------------------|------------------------|--------------------------|--|--------------------------------|--------------------------------|----------------------|
| Камагуэй<br>Пикар-дель-Рио | Равнины:              |                            |                        |                          |  |                                |                                |                      |
|                            | Хамагуаю              | 5                          | 35                     | 35.0                     | 200.0                                  | 9.0                            | 2.5-1.9                        | 30.2-28.6            |
|                            | Лагуна Гранде         | 10                         | 9                      | 2.0                      | 23.3                                   | 5.0                            | 1.2-1.1                        | 25.0                 |
|                            | Алькатрас Гранде      | 20                         | 9                      | 2.0                      | -                                      | 4.0                            | 1.1-1.0                        | 26.0                 |
|                            | Алькатрас Чико        | 20                         | 9                      | 0.7                      | -                                      | 4.0                            | 1.1-1.0                        | 26.0                 |
|                            | Санта Барбара         | 20                         | 9                      | 1.0                      | -                                      | 4.5                            | 2.2                            | 26.0                 |
| Камагуэй<br>Орьенте        | Эль Пескero           | 20                         | 9                      | 18.5                     | 54.6                                   | 4.0                            | 1.1-1.0                        | 27.0-26.0            |
|                            | Рио Москито           | 34                         | 4                      | 1.5                      | 3.8                                    | 9.5                            | 0.9-0.6                        | 26.0-25.0            |
|                            | Предгорные:           |                            |                        |                          |  |                                |                                |                      |
|                            | Понтесуела            | 70                         | 66                     | 2.0                      | 7.0                                    | 10.0                           | 1.5                            | 28.2-27.6            |
|                            | Ольгин                | 70                         | 25                     | 2.0                      | 3.6                                    | 8.0                            | 0.6                            | 29.8-28.8            |
|                            | Горные:               |                            |                        |                          |  |                                |                                |                      |
| Орьенте                    | Карлос М. де Сеспедес | 115                        | 22                     | 17.9                     | 200.6                                  | 22.0                           | 3.5-2.8                        | 29.5-28.4            |
|                            | Гиберт                | 191                        | 12                     | 5.0                      | 42.5                                   | 31.0                           | 2.8-1.8                        | 30.4-29.0            |
| Санта Клара                | Анабанилья            | 400                        | 19                     | 18.7                     | 286.0                                  | 22.0                           | 5.5-5.0                        | 27.9-27.4            |

Т а б л и ц а 2

Химический состав воды водохранилищ, мг/л

| Водохранилища            | Р <sub>общ</sub> | Ca <sup>++</sup> | Mg <sup>++</sup> | Na <sup>+</sup> | K <sup>+</sup> | HCO <sub>3</sub> ' | SO <sub>4</sub> <sup>''</sup> | Cl'  | Сумма<br>ионов | Общая<br>жест-<br>кость,<br>мг-<br>экв/л | Бихро-<br>матная<br>про-<br>екция,<br>мг O <sub>2</sub> /л | Элек-<br>тро-<br>про-<br>екция,<br>мг O <sub>2</sub> /л |
|--------------------------|------------------|------------------|------------------|-----------------|----------------|--------------------|-------------------------------|------|----------------|--|--|---|
| <b>Резервуары:</b>       |                  |                  |                  |                 |                |                    |                               |      |                |  |  |   |
| Хивитугуло               | -                | 32.0             | 14.50            | 29.0            | 3.2            | 189.1              | 5.4                           | 55.7 | 309.0          | 2.79                                     | 21.5   | 345   |
| Лагуна Гранде            | -                | 5.60             | 2.00             | 4.4             | 1.7            | 23.2               | 6.0                           | 5.2  | 48.1           | 0.44                                     | 14.2   | 61  |
| Алматырас Гранде         | -                | 23.50            | 5.30             | 14.0            | 3.0            | 91.0               | 10.5                          | 21.2 | 168.8          | 1.59                                     | 31.2   | 209   |
| Алматырас Чико           | -                | 24.70            | 5.80             | 17.1            | 3.3            | 98.2               | 7.3                           | 23.4 | 180.8          | 1.71                                     | 41.8   | 217   |
| Санта Барбара            | -                | 22.90            | 5.00             | 10.2            | 2.0            | 83.5               | 10.4                          | 11.5 | 145.6          | 1.55                                     | 17.7   | 174   |
| Эль Паскерио             | -                | 41.30            | 6.40             | 9.7             | 1.9            | 142.7              | 17.2                          | 12.4 | 231.7          | 2.58                                     | 14.2   | 250   |
| Рио Мисагито             | 0.048            | 36.70            | 12.70            | 31.6            | 3.4            | 193.4              | 23.5                          | 19.9 | 321.7          | 2.88                                     | 16.3   | 325   |
| <b>Предгорья:</b>        |                  |                  |                  |                 |                |                    |                               |      |                |  |  |   |
| Потресуела               | 0.025            | 2.8              | 12.9             | 6.0             | 0.9            | 66.5               | 12.5                          | 7.7  | 103.8          | 1.20                                     | 17.6   | 122   |
| Омгун                    | 0.158            | 25.0             | 53.9             | 23.7            | 2.4            | 360.0              | 6.8                           | 28.0 | 500.5          | 5.68                                     | 25.1   | 510   |
| <b>Горные:</b>           |                  |                  |                  |                 |                |                    |                               |      |                |  |  |   |
| Карлос М. де<br>Сесведес | 0.057            | 33.6             | 5.8              | 12.0            | 2.1            | 139.0              | 7.0                           | 11.7 | 210.6          | 2.15                                     | 11.6   | 220   |
| Гиберт                   | 0.034            | 25.1             | 7.5              | 12.7            | 1.9            | 123.8              | 5.9                           | 12.1 | 189.0          | 1.87                                     | 18.4   | 204   |
| Амбалилья                | 0.038            | 31.5             | 2.9              | 4.6             | 1.3            | 104.9              | 5.1                           | 6.1  | 156.3          | 1.80                                     | 8.0  | 170   |

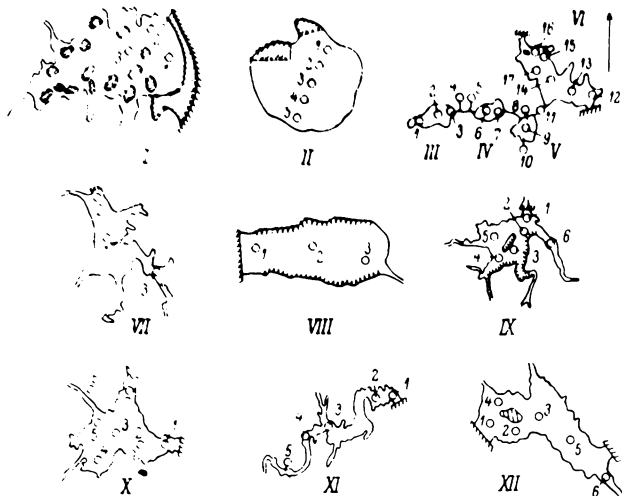


Рис. 2. Конфигурация площади и расположение станций на отдельных водохранилищах (I-XII — см. рис. 1).

Цифры в кружках — номера и расположение станций. Заштрихованные площади — заросли эйхории и рдестов.

Горные водохранилища, как правило, более глубокие (до 31 м), так как созданы в долинах горных рек. Эти же водохранилища отличаются и наибольшей прозрачностью воды по диску Секки (в среднем 3.0 м при максимуме 5.5 м), в то время как в предгорных и равнинных прозрачность в 2-3 раза меньше (табл. 1). Прибрежная зона в горных водохранилищах зарастает слабо.

Температура воды очень высокая — в среднем 27.7° с колебанием от 25 до 30.4°. В глубоких водохранилищах, как правило, хорошо выражен температурный перепад от поверхности до дна в 4-6°. Лишь в мелких водоемах кислород доходит до дна, в глубоких в гипolimнионе нет кислорода, при этом как в водохранилищах с высокой, так и с низкой первичной продукцией.

Водохранилище Хилмагуаю (рис. 2) создано в 1970 г. на р. Педро для полива полей риса. Ложе его не было очищено, вся растительность залита водой, вследствие чего в грунтах настолько интенсивны процессы редукции сульфатов, что над всем водоемом (1973 г.) чувствуется запах сероводорода, а в воде, выходящей через водоспуск, содержится около 1 мг/л  $H_2S$ . Водоем имеет округлую форму с большим количеством заливов и рукавов. Поверхность озера на 1/3 покрыта зарослями эйхорнии.



Водохранилище Лагуна Гранде (рис. 2) создано на месте небольшого озера, которое было обвалено в 1969 г. дамбой для полива citrusовых. Донные отложения состоят из силикатного песка, на берегу густые заросли *Scothrinae miraguana* и *Casuarina* sp. Прибрежная полоса покрыта высшей водной растительностью (*Eleocharis* sp., *Juncus repens*, *Ju. articulatus*, *Eragrostis ellioti*). После создания водохранилища вода из хлоридно-кальциевой стала карбонатно-кальциевой.

Система водохранилищ Куягуате-хе образовалась на месте пониженных участков после подпора реки того же названия в районе Гуане. Она состоит из 4 водохранилищ: Алькатрас Гранде, Алькатрас Чико, Санта Барбара, Эль Пескерио (рис. 2). Из них наименьшее Алькатрас Чико — 0,7 км<sup>2</sup>, наибольшее Эль Пескерио — 18,5 км<sup>2</sup>. Между собой они соединяются узкими протоками. Водоемы мелководные. В Алькатрас Чико и Гранде донные отложения представлены силикатными песками, в более глубоких местах песок покрыт остатками растительности, попадающими сюда во время ливней. Санта Барбара расположено в 200 м от Алькатрас Чико. На берегу его расположена утиная ферма, поэтому этот водоем наиболее евтрофизирован, в нем обильно развивается высшая водная растительность (*Potamogeton lucens* и *Panicum* sp.), а местами нитчатые водоросли. В Алькатрас Чико и Санта Барбара листья рдестов покрыты коркой  $\text{CaCO}_3$ . Водохранилище Эль Пескерио в этой системе самое крупное (табл. 1). Часть территории его покрыта полуразложившимися стволами пальм. В места, где было много затоплено кустарников и деревьев и где вследствие этого затруднено движение воды, в большом количестве развивается эйхорния, в то время как в других водохранилищах этой системы ее нет.

По берегам водохранилища растет *Eleocharis interstingta* (Wahl.), в прибрежном песке — *Utricularium cornuta*.

Водохранилище Рио Москито создано в 1965 г. для снабжения водой цементной фабрики. Вода имеет желтый оттенок и содержит массу взвешенных органо-минеральных частиц с признаками коллоида, фильтруется с трудом и осадок на фильтре вскипает при подкислении. Прозрачность воды низкая. Перед затоплением ложе было очищено от деревьев. В этом водоеме никогда не наблюдалось развития эйхорнии, но в 1967-1968 гг. произошла сильнейшая вспышка развития *Najas flexilis*, почти вся поверхность воды была покрыта ею. Подобное явление отмечено во многих тропических водоемах. Например, Литтл [23] сообщает, что в водохранилище Кариба в Африке также сильно развивалась *Salvinia*. По сравнению с другими водохранилищами в водоем Рио Москито содержится наибольшее количество сульфатов — 23,5 мг/л  $\text{SO}_4^{--}$  (табл. 2).

Водохранилище Понтесуэла создано в 1908 г. для снабжения водой г. Камагуей, оно реконструировано

и устроено в 1932 г. Это одно из старейших водохранилищ Кубы. Поверхность водного зеркала имеет конфигурацию несколько суженного в одну сторону параллелограмма (рис. 2). Берега вблизи водоема пологие, заросшие кустарником и травами, местность полупустынная. Прибрежные почвы песчаные с примесью гальки, которая находится и на дне. Прибрежная полоса воды шириной 2-3 м покрыта высшей водной растительностью (*Panicum dichotomifolium* и *Panicum sp.*). Вода карбонатно-магниевого типа, отношение ионов  $Mg^{++}/Ca^{++}=4,6$ , мягкая - сумма ионов 103,8 мг/л.

**Водохранилище Ольгин** (рис. 2) расположено в восточной части Кубы. Это старый уже сформировавшийся водоем создан в 1955 г. на р. Какоюгвин с целью снабжения водой г. Ольгин. Оно мелководное, в сухой период года глубины не превышают 2,5-4,0 м, но в дождливый достигают 19 м. Водосборная площадь его равна 68,7 км<sup>2</sup>. Прибрежная зона заросла высшей водной растительностью (*Potamogeton sp.* и *Poligonum portorricense*). Вода содержит наибольшее количество солей (сумма ионов равна 500,5 мг/л) и большое количество общего фосфора - 0,158 мг/л Р.

**Водохранилище Карлос Мануэль де Сеспедес** расположено в горах (рис. 2). Оно создано в 1964 г. с целью ирригации. Это одно из крупнейших водохранилищ (табл. 1). Наибольшая обнаруженная нами в мае 1973 г. глубина 31 м. Ложе расположено в карбонатных породах, берега в южной и юго-восточной части крутые, обрывистые, сразу же у берега находятся большие глубины. Водоем пополняется водой 3 рек - Контрамаестре, Моготе, Биахака. По конфигурации площади водного зеркала оно озеровидное с рядом больших вытянутых рукавов. Вода карбонатно-кальциевого типа с небольшим содержанием хлоридов и сульфатов. Высшая водная растительность развита лишь у кромки воды да по берегам рек. Прозрачность воды 24-28 мая 1973 г. колебалась на разных станциях от 2,8 до 3,8 м. У поверхности температура воды в среднем равнялась 29,1, на глубине 9-10 м наблюдался температурный скачок и у дна температура была 27,6°. Ниже температурного перепада вода содержит большое количество каких-то желтых пигментов, которые остаются на мембранных фильтрах после фильтрации.

**Водохранилище Гиберт** создано в 1963 г. на р. Кауто с целью снабжения водой главного города провинции Орьенте Сантьяго де Куба. Оно расположено на высоте 191 м над уровнем моря. Вокруг водоема находятся окультуренные земли, берега крутые. На водосборной площади водохранилища распространены кусты, что вообще характерно для кубинского архипелага. Вода бикарбонатно-кальциевого типа с небольшим содержанием хлоридов. По конфигурации водного зеркала водохранилище вытянутое с несколькими широкими рукавами (рис. 2). Наибольшая глубина была отмечена у плотины - 31 м. По гидрологическим и химическим показателям воды этот водоем похож на Карлос Мануэль де

Сесепедес. В гипolimнионе здесь также в большом количестве содержится желтый пигмент. Изменение температуры на станции у плотины происходило плавно от поверхности до дна, возможно, вследствие подтягивания воды в результате стока ее у плотины. В металимнионе наблюдалось резкое снижение кислорода, с 3 до 6 м перепад его составил 7 мг/л, т.е. 2,8 мг/л на 1 м глубины.

Водохранилище Анабаилья находится в провинции Лас Вильяс в горах Гуамуя на высоте 400 м над уровнем моря. Это самое крупное водохранилище Кубы (табл. 1). Оно создано в 1961 г. для получения электроэнергии на горной реке. Берега крутые, скально-известняковые, поросшие пальмами и кустарником. Высшая водная растительность ютится в прибрежной зоне полосами шириной 5-7 м и представлена в основном рдестами, стебли и черешки листьев которых опускаются на большую глубину. Прозрачность в этом водохранилище была самой большой - 5-5,5 м. В 1966 г. водное зеркало было почти сплошь покрыто зарослями эйхорнии, а в 1973 г. ее не было совсем. Снижение температуры начинается на большой глубине - с 7 м и идет постепенно до 15 м. Содержание кислорода почти повторяет температурную кривую: до 7 м концентрация колебалась в пределах 7-8 мг/л, с 7 до 15 м происходит медленное понижение и лишь с этой отметки и до 20 м его количество близко или равно нулю.

#### Основные группы водорослей

Параллельно с анализом интенсивности фотосинтеза была определена численность, биомасса и выявлены доминирующие по численности виды водорослей. В обследованных водохранилищах чаще других встречались синезеленые, диатомовые и протококковые водоросли. Из 14 проб из разных водоемов в 6 доминировали виды родов *Oscillatoria*, в 4 *Chlorella* и в 4 *Microcystis*; в 2 случаях обильно была представлена *Merismopedia*. По встречаемости на первом месте находились *Oscillatoria* и *Chlorella*, затем *Microcystis* и *Navicula*. Приуроченность отдельных видов к равнинным или горным водохранилищам из наших данных установить не удалось.

Количество клеток водорослей в разных водохранилищах колеблется в широких пределах - от  $133 \cdot 10^3$  до  $15900 \cdot 10^3$  в 1 л. Наименьшее их количество было в Лагуне Гранде и системе Куягуатехе - от 133 до 490 тыс./л (табл. 3). Большая численность и высокая биомасса отмечены в водохранилищах Ольгин, Химагуаю, Карлос М. де Сесепедес. Хотя нет прямой пропорциональности, но, как увидим далее, в водоемах с большой биомассой интенсивность фотосинтеза намного выше.

Т а б л и ц а 3

Содержание водорослей в водохранилищах

| Водохранилища                       | Доминирующие виды | Другие виды           | Среднее количество, в $10^3$ кл./л | Средняя сырая биомасса, г/м <sup>3</sup> |
|-------------------------------------|-------------------|-----------------------|------------------------------------|--|
| <b>Разливные:</b>                   |                   |                       |                                    |  |
| Хмыгуло                             | Anabaena sp.      | Melosira granulata    | 7420                               | 11.6                                     |
| Лагуна Гранде                       | Chlorella sp.     | Ceratium hirundinella | 133                                | 0.79                                     |
| Алькатрас Гранде                    | Mougeotia sp.     | Staurastrum sp.       |                                    |  |
|                                     | Oscillatoria sp.  | Pediastrum sp.        |                                    |  |
|                                     | Merismopedia sp.  | Peridinium sp.        | 380                                | 0.96                                     |
| Алькатрас Чико                      | Coelastrum sp.    | Gloenodinium sp.      |                                    |  |
|                                     | Oscillatoria sp.  | Amphora sp.           | 490                                | 1.39                                     |
|                                     | Merismopedia sp.  | Navicula sp.          |                                    |  |
| Санта Барбара<br>(в открытой части) | Chlorella sp.     | Chlorella sp.         | 223                                | 0.85                                     |
|                                     | Chrisophyta sp.   | Coelastrum sp.        |                                    |  |
|                                     | Chlorella sp.     | Closterium sp.        | 390                                | 0.96                                     |
| Эль Паскери                         | Melosira sp.      | Navicula sp.          |                                    |  |
|                                     | Chlorella sp.     | Amphora sp.           | 161                                | 0.84                                     |

|                            |                        |                          |       |      |
|----------------------------|------------------------|--------------------------|-------|------|
| Р-во Мокшато<br>(в центре) | Closterium sp.         | Staurastrum sp.          | 1210  | 1.62 |
| То же (у берега)           | Oscillatoria agarophii | Phacotus sp.             | -     | -    |
| Предгорья:                 | Microcystis aeruginosa | Chroococcus sp.          | -     | -    |
| Полесье                    | Gimnodinium sp.        | Merismopedia sp.         | -     | -    |
| Озари                      | Oscillatoria sp.       | Pteridinium sp.          | 300   | 0.74 |
| Горы                       | Anabaena sp.           | Navicula sp.             | 15900 | 4.9  |
| Карас М. де<br>Сестрелес   | Oscillatoria sp.       | Microcystis aeruginosa   | -     | -    |
| Габорт                     | Myrocystis sp.         | Merismopedia tenuisima   | 2210  | 2.6  |
| Амбания                    | Oscillatoria sp.       | Pteridinium sp.          | -     | -    |
|                            | Microcystis aeruginosa | Gimnodinium sp.          | 4430  | 3.4  |
|                            | Microcystis pulverea   | Gimnodinium sp.          | 4620  | 1.0  |
|                            |                        | Coenocystis planctonica  | -     | -    |
|                            |                        | Gleocapsa sp.            | -     | -    |
|                            |                        | Coenococcus planctonicus | -     | -    |

В ясные безоблачные дни освещенность на Кубе стремительно возрастает с утра до середины дня от нескольких десятков до 100 000–150 000 лк, а после полудня с возрастающей скоростью уменьшается. Графически это выражается почти равнобедренным треугольником с вершиной в середине дня. В те периоды, когда в первую или во вторую половину дня был дождь, соответственно снижалась и освещенность. Во время ливня при работах на водохранилище Понтесуэла освещенность в начале второй половины дня за 1 ч уменьшилась от 150 000 до 10 000 лк.

Для получения общего графика динамики интенсивности фотосинтеза в водоемах за каждые 2 ч была выражена в процентах по отношению к дневной величине. Затем результаты за каждые 2 ч в течение дня для всех водохранилищ были суммированы (табл. 4) и по ним построен общий график (рис. 3). Также получен и график по величинам освещенности.

В общих чертах динамика прироста органического вещества в течение дня согласуется с инсоляцией, но, как и в умеренных широтах, в середине дня фотосинтез угнетается. С 4 до 6 ч утра происходит, и то лишь в предрассветное время, слабая ассимиляция  $^{14}\text{CO}_2$ , с 6 до 8 ч она заметно возрастает, с 8 до 10 ч происходит резкий скачок ассимиляции, а затем она ослабевает и во второй половине дня подобна зеркальному отображению процесса в первой половине. В сумерках с 18 до 20 ч наблюдается еще заметная продукция фитопланктона.

Таким образом, суточная динамика интенсивности фотосинтеза выражается графиком с 2 максимумами в 10 и 16 ч, при этом второй из них больше. Эти максимумы видны и на большинстве графиков, вычерченных для отдельных водохранилищ (здесь не приводятся), но в каждом случае они имеют индивидуальные особенности, которые зависят от интенсивности инсоляции, а возможно, и от состава фитопланктона. В часы ливня в соответствии с уменьшением освещенности снижалась и продукция фитопланктона.

Из осредненного графика следует, что на Кубе (в период наших работ) в результате фотосинтеза в первую половину дня образовалось 37,5% органического вещества, во вторую 62,5%, т.е. в 1,5 раза больше. В то время как в СССР на широте 58° в Рыбинском водохранилище в первую и вторую половину суток образуются почти равные величины органического вещества – 52 и 48% [10].

В водохранилище Анабанилья эксперименты по динамике продукции органического вещества в течение суток были произведены в 3 вариантах. В одном из них вода была налита в склянки большого объема (1 л) и внесен меченый карбонат. Затем склянки экспонировались в водоеме, через каждые 2 ч из них брались пробы на анализ. Во втором варианте вода по 100 мл была разлита в серию маленьких склянок, в каждую был внесен меченый карбонат и через каждые 2 ч из водоема вынимали 2 склянки на анализ. В данном

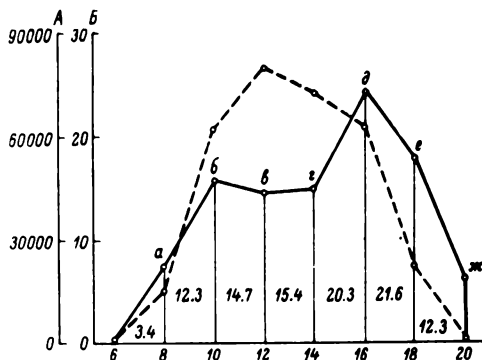


Рис. 3. Суточная динамика продукции органического вещества в процессе фотосинтеза фитопланктона, осредненная по всем водохранилищам (сплошная линия), и средняя величина освещенности за период работы на водоемах (пунктирная линия).

По оси ординат: А — освещенность на поверхности водоема, лк, Б — продукция фитопланктона, % от дневной величины; по оси абсцисс — время суток, ч. Площади между цифрами по оси абсцисс и буквенными обозначениями на кривой — продукция за каждые 2 ч, цифры — ее выражение в % от дневной величины.

случае решался вопрос влияния исходного объема воды на динамику фотосинтеза. В третьем варианте по 100 мл воды отбирали в 2 склянки из водоема через каждые 2 ч, вносили меченый карбонат и пробы экспонировали всего 2 ч.

Из графиков (рис. 4) видно, что кривые продукции фитопланктона в общем повторяют одна другую. Идентичные результаты были получены в 1-м и 3-м вариантах, т.е. в больших бутылках и в пробах воды, отбираемых через каждые 2 ч в водоеме. В варианте с малыми склянками результаты были несколько занижены. Несомненно, что этих данных для окончательных выводов мало, но совместно с другими результатами они свидетельствуют о том, что динамика прироста органического вещества в процессе фотосинтеза в склянках и в водоеме протекает почти идентично.

Здесь необходимо отметить одну особенность. По мнению Стимана Нильсена [34], за короткие промежутки времени при использовании изотопного метода полученные показатели соответствуют такосым валовой продукции, а при длительном наблюдении — чистой. Правда, различия эти невелики. Тем не менее возникает любопытная ситуация: в первую половину дня при использовании первого и второго вариантов анализа на график наносятся величины, близкие к валовой продукции, а во вторую — к чистой.

Т а б л и ц а 4

Динамика интенсивности фотосинтеза в течение дня в водохранилищах в 1973 г.,  
% от дневной величины

| Часы  | Лагуна<br>Гранде | Аль-<br>катрас<br>Гранде | Санта<br>Барбара | Эль Пескero |      | Понтесуела |      | Карлос<br>М. де<br>Сес-<br>педес | Гиберт | Анабилья |      |      | Среднее |
|-------|------------------|--------------------------|------------------|-------------|------|------------|------|----------------------------------|--------|----------|------|------|---------|
|       |                  |                          |                  | (а)         | (б)  | (а)        | (б)  |                                  |        | (а)      | (б)  | (в)  |         |
| 4-6   | 0                | 0                        | 0                | 0           | 0    | 0          | 0    | 0                                | 0      | 0        | 0    | 0    | 0       |
| 6-8   | 6.4              | 5.8                      | 11.8             | 4.2         | 4.2  | 5.2        | 3.2  | 7.1                              | 7.8    | 10.1     | 10.0 | 3.5  | 7.37    |
| 8-10  | 12.2             | 39.9                     | 30.7             | 20.2        | 19.4 | 3.7        | 6.9  | 9.1                              | 12.0   | 13.5     | 12.2 | 8.0  | 15.82   |
| 10-12 | 8.3              | 14.1                     | 11.1             | 4.0         | 39.7 | 7.1        | 4.3  | 7.7                              | 21.8   | 11.9     | 22.2 | 13.0 | 14.25   |
| 12-14 | 23.9             | 6.5                      | 10.5             | 1.4         | 8.9  | 8.9        | 32.9 | 12.0                             | 17.3   | 21.1     | 18.2 | 19.0 | 14.65   |
| 14-16 | 17.7             | 21.4                     | 17.0             | 44.0        | 22.0 | 22.1       | 17.6 | 31.4                             | 16.2   | 25.4     | 17.2 | 24.4 | 24.10   |
| 16-18 | 14.4             | 12.3                     | 19.0             | 26.3        | 2.9  | 26.4       | 12.6 | 32.7                             | 23.9   | 12.5     | 15.2 | 24.0 | 17.63   |
| 18-20 | 17.1             | 0                        | 0                | 0           | 2.9  | 26.4       | 12.9 | 0                                | 0      | 5.5      | 5.0  | 8.0  | 6.14    |



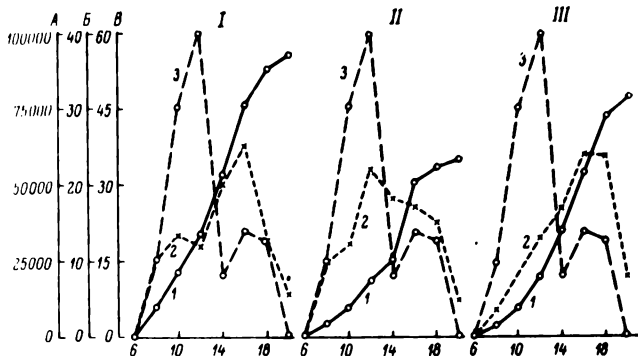


Рис. 4. Динамика образования органического вещества в процессе фотосинтеза в водохранилище Анабанилья в течение дня при разных условиях анализа.

I – в больших бутылках объемом 1 л, II – в малых склянках объемом 100 мл, III – в малых склянках в пробах воды, отбираемых из водоема через каждые 2 ч и при экспонировании в течение 2 ч. А, 3 – интенсивность освещения, лк, Б, 2 – образование органического вещества за каждые 2 ч, % от дневной величины, В, 1 – постоянный прирост органического вещества в течение дня, мкг С/л. По оси абсцисс – время суток, ч.

По данным Толлинга и Хефера [21, 36], в тропических водоемах за 1 ч в середине дня продукция фитопланктона равна 1/9 (11%) от дневной величины. Исходя из этих представлений, на основании полученного нами графика (рис. 3) мы рассчитали, что на Кубе в промежутке между 10 и 16 ч за 1 ч образуется 1/11 (8,8%) часть органического вещества от дневной продукции. Таким образом, нами были получены почти такие же данные<sup>1</sup>. Толлинг и Хефер экспонировали пробы в течение короткого промежутка времени, мы – весь день.

Эти расчеты также подтверждают наше мнение о том, что в тропическом поясе в воде, заключенной в склянки, за сутки не происходит резких изменений функционирования фитопланктона. Дневная динамика интенсивности фотосинтеза в склянках совпадает с динамикой в водоеме. Поэтому можно рекомендовать при определении

<sup>1</sup> М. Перес Еярис и М. Аврора Публиенес продолжали эти эксперименты на водохранилище Сьерра дель Розарио в течение года и получили коэффициент продукции фитопланктона за 1 ч, полностью совпадающий с данными Толлинга и Хефера (1/9).

продукции фитопланктона с помощью  $^{14}\text{C}$  в тропическом поясе аккомпанирование проб в течение светлого времени суток, что позволяет водорослям уловить все изменения инсоляции за это время.

#### Распределение водорослей и изменение интенсивности фотосинтеза по глубине

На характер распределения водорослей в толще воды накладывают отпечаток глубина водоема, температурная стратификация, ветровое перемешивание и прочие факторы.

В неглубоких водоемах (Алькатрас Чико, Алькатрас Гранде, Эль Пескero и др.) водоросли чаще всего распределены равномерно или слегка хаотично от поверхности до дна (рис. 5), что свидетельствует о перемешивании воды. В глубоких стратифицированных водоемах (Карлос Мануэль де Сеспедес, Гиберт, Анабанилья) максимальная масса водорослей сосредоточена в эпилимнионе над слоем температурного скачка. Это накладывает отпечаток на химический состав воды по глубине и функционирование всего сообщества организмов. Над слоем температурного скачка наблюдаются максимальная концентрация кислорода, наибольшее количество бактерий и наиболее интенсивно протекают процессы разрушения органического вещества. В этом же слое активно протекают процессы гетеротрофной ассимиляции  $\text{CO}_2$ . Например, в водохранилище Карлос Мануэль де Сеспедес в самом поверхностном слое она была равна  $2-3 \text{ мкг С/л}\cdot\text{сутки}^{-1}$ , а на глубине температурного скачка  $16 \text{ мкг С/л}\cdot\text{сутки}^{-1}$  (рис. 6). Этот слой, особенно в тропических водоемах с высокой температурой, функционирует как биологический „реактор“. Быстрая регенерация биогенных элементов, постоянная подача кислорода в результате фотосинтеза, близкая к оптимальной для организмов температура настолько активизируют микробиологические процессы, что все органические вещества очень быстро „сгорают“. Действительно, донные отложения в водохранилищах Карлос Мануэль де Сеспедес, Анабанилья и др. очень бедны, несмотря на высокую продукцию фитопланктона. Об этом свидетельствуют и высокие величины окислительно-восстановительного потенциала в эпилимнионе и в донных отложениях. В водохранилище Анабанилья при большой прозрачности и медленном градиенте температуры воды живые водоросли рассредоточены по всей толще воды.

В целом из всех данных следует, что водоросли предпочитают скапливаться на некоторой глубине, но, является ли это результатом избегания высокой инсоляции в поверхностных слоях воды или развитием в оптимальных условиях освещения и регенерации биогенных элементов, ответить трудно. Во всяком случае они распределяются почти так же, как и в водоемах умеренного пояса. Мы склоняемся к тому мнению, что это скорее результат несбалансированного переноса биогенных элементов с отмирающими водорослями в зону температурного скачка и в более глубокие слои воды — „выгорание“ биогенных элементов.

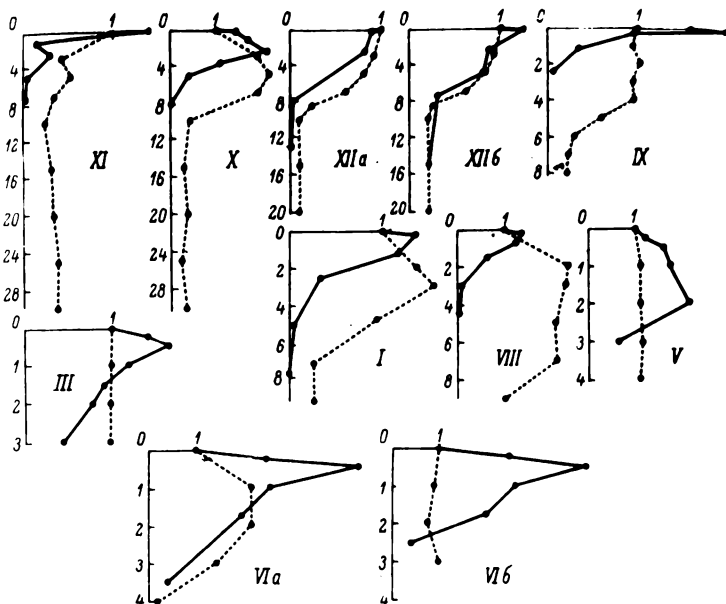


Рис. 5. Интенсивность фотосинтеза и распределение водорослей по глубине в разных водохранилищах.

I - Химагуаю, III - Алькатрас Гранде, V - Санта Барбара, VIa - Эль Пескero (первый день), VIb - Эль Пескero (второй день), VII - Понтесуела, IX - Ольгин, X - Карлос Мануэль де Сеспедес, XI - Гиберт, XIa - Анабанилья (первый день), XIb - Анабанилья (второй день). По оси ординат - глубина, м; по оси абсцисс - относительные единицы.

На некоторых водоемах нами определялось относительное распределение функционирующих водорослей по акватории. Для этого был использован способ, описанный в работе Б.И. Романенко и др. [11]. Собранные в течение нескольких часов пробы воды после внесения  $^{14}\text{C}$  экспонировались на одной из станций в течение 1 ч. По радиоактивности водорослей на мембранных фильтрах определялось обилие их на той или иной станции по отношению к ближайшей к лагерю станции, которая считалась основной. Чаше всего в одном и том же водоеме обилие фотосинтезирующих водорослей от станции к станции изменялось не более чем в 1,5-3 раза (табл. 5).

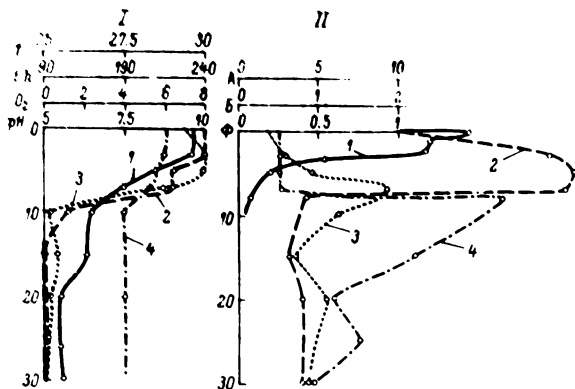


Рис. 6. Взаимосвязь микробиологических процессов продукции и деструкции органического вещества в толще воды водохранилища Карлос Мануэль де Сеспедес.

I – физические параметры: 1 – температура, °С, 2 – кислород, 3 – О-В потенциал (Еh), 4 – рН. II – биологические параметры: 1 – световая кривая фотосинтеза (Φ), 2 – распределение водорослей в относительных единицах (Φ), 3 – количество бактерий, млн/мл (Б), 4 – гетеротрофная ассимиляция  $\text{CO}_2$ , мкг С/л·сутки<sup>-1</sup> (А). По оси ординат – глубина, м.

Это позволяет говорить о довольно равномерном распределении альгофлоры по акватории почти всех водохранилищ, что в свою очередь свидетельствует об единообразии экологических условий в отдельных водоемах: освещенности, содержании биогенных элементов, прозрачности воды, рН, бактериальной регенерации элементов, выедании животными, скорости воспроизводства водорослей. Исключение могли составить микрoэкологические условия (в зарослях, на мелководье, у кромки берега и пр.).

Подобным же приемом мы пытались определить концентрируются ли водоросли в куртинах и вокруг куртин высшей водной растительности. Оказывается (табл. 6), что в зарослях растительности в поверхностном слое между листьями водорослей, как правило, больше, но ненамного. У края островков высшей растительности их меньше, а на некотором расстоянии больше.

При прочих равных условиях продукция фитопланктона в разных слоях трофогенного слоя определяется 2 важнейшими факторами – распределением фитопланктона в толще воды и проникновением световой энергии. Последнее в свою очередь зависит от содержания в ней органо-минеральных частиц, задерживающих и рассеивающих световые волны.

Т а б л и ц а 5

Относительное обилие живых водорослей  
в разных пунктах водохранилищ

| Водохранилище                 | Номер станции |      |      |      |      |
|-------------------------------|---------------|------|------|------|------|
|                               | 1             | 2    | 3    | 4    | 5    |
| Химагуау                      | 1             | 0.78 | 0.27 | 0.66 | 0.63 |
| Лагуна Гранде                 | 1             | 0.80 | 0.65 | 0.49 | 0.51 |
| Алькатрас Гранде              | 1             | 0.90 | 0.64 | 1.73 | -    |
| Санта Барбара                 | 1             | 0.94 | 0.66 | 0.71 | 1.00 |
| Рио Москито                   | 1             | 1.07 | 0.80 | 0.94 | 1.20 |
| Понтесуела                    | 1             | 0.51 | 0.40 | -    | -    |
| Ольгин                        | 1             | 0.26 | 0.59 | 0.70 | 0.34 |
| Карлос Мануэль де<br>Сеспедес | 1             | 0.69 | 0.79 | 0.84 | 1.19 |
| Гиберт                        | 1             | 0.26 | 0.59 | 0.70 | 0.34 |
| Анабанилья                    | 1             | 1.26 | 1.09 | 1.14 | 1.29 |

Т а б л и ц а 6

Распределение водорослей  
у куртин высшей водной растительности,  
относительные единицы

| Водохранилище | Заросли   | В куртине,<br>0.5 м | Расстояние от куртин, м |      |      |      |
|---------------|-----------|---------------------|-------------------------|------|------|------|
|               |           |                     | 1                       | 3    | 5    | 10   |
| Химагуау      | Эйхонория | 1                   | 0.42                    | 0.43 | 1.01 | 1.34 |
| Анабанилья    | Рдесты    | 1                   | 1.03                    | -    | -    | 0.93 |

Влияние на фотосинтез фитосинтетической активной проникающей солнечной радиации может быть определено скляночным методом с помощью  $^{14}\text{C}$  в пробах, экспонируемых на разных глубинах при одинаковом содержании в них водорослей, для чего вода в склянки наливается из одной пробы после тщательного перемешивания. Выраженные в относительных единицах по отношению к

поверхностной пробе и нанесенные в системе координат такие графики названы Ю.Н. Сорокиным [2] для краткости „световыми кривыми“.

Было установлено [8], что световые кривые в разных водоемах относятся между собой в большинстве случаев как подобные геометрические фигуры, т.е. различаются только размерами. Кроме того, между интенсивностью фотосинтеза под 1 м<sup>2</sup> поверхности водоема и прозрачностью воды по диску Секки в различных водоемах связь выражается одним и тем же коэффициентом. Приступая к исследованиям продукции фитопланктона в водоемах Кубы, при определении световых кривых мы распределяли склянки с пробами в толще воды на определенных глубинах, исходя из прозрачности по диску Секки, имея в виду выяснить в дальнейшем подчиняется ли фотосинтез такой же закономерности, как в умеренных широтах. В зависимости от толщи трофогенного слоя в разных водохранилищах световые кривые отличаются размерами. В водохранилищах с малой прозрачностью они маленькие, в высокопрозрачных водах — большие. Когда мы приступили к этой работе, то заранее предполагали, что в тропическом поясе при высокой инсоляции в поверхностных слоях воды будет наблюдаться исключительно интенсивное подавление фотосинтеза, поскольку это довольно часто происходит в умеренных широтах [9]. Но оказалось, что это не так.

Угнетение фотосинтезирующей функции водорослей действительно имеется, но не более, чем на других широтах. Это еще раз подтверждает мнение, что в тропическом поясе фитопланктон приспособлен и хорошо переносит высокую инсоляцию и температуру, поэтому возможно длительное экспонирование проб воды в склянках при определении фотосинтеза.

Все полученные нами световые кривые были представлены затем по глубине не в метрах, а в единицах прозрачности воды по диску Секки. Напротив соответствующих глубин по ординате были сняты показания интенсивности фотосинтеза в относительных единицах (табл. 7). Результаты для всех водоемов суммировались затем на заданных глубинах и по ним построен один общий график (рис. 7). Отношение площади, ограниченной кривой, доведенной до глубины тройной прозрачности воды по диску Секки, и осями ординат (01А3) к масштабу системы координат (01Б3), равно 0,7, т.е. коэффициент идентичен полученному для Рыбинского водохранилища в СССР [8]. Из этого следует, что интенсивность фотосинтеза под 1 м<sup>2</sup> поверхности водоема ( $Fm^2$ ) может быть выражена формулой  $Fm^2 = F \cdot 0,7 \cdot 3 \cdot 1000$ , где  $F$  — интенсивность фотосинтеза в 1 л интегрированной по глубине до тройной прозрачности по диску Секки пробе воды, г С/л·сутки<sup>-1</sup>, 0,7 — рассчитанный коэффициент,  $\lambda$  — прозрачность воды по диску Секки м. Таким образом, интенсивность фотосинтеза в толще воды тропических водоемов в зависимости от проникающей солнечной радиации протекает так же, как и в умеренных широтах. Между продукцией фитопланктона и прозрачностью воды при нормальном распределении водорос-

Т а б л и ц а 7

Относительные единицы интенсивности фотосинтеза фитопланктона на разных глубинах в зависимости от прозрачности воды по диску Секки при заданном равномерном распределении водорослей в разных водохранилищах (световых кривые)

| Доля прозрачности | Химагуаю | Лагуна Гранде | Алькатрас Гранде | Санта Барбара | Эль Пескero | Рио Москито | Почтесуэла | Ольгин | Карлос М. де Сесепедес | Гиберт | Анхелилья |      | Средняя |
|-------------------|----------|---------------|------------------|---------------|-------------|-------------|------------|--------|------------------------|--------|-----------|------|---------|
|                   |          |               |                  |               |             |             |            |        |                        |        | (а)       | (б)  |         |
| 0                 | 1        | 1             | 1                | 1             | 1           | 1           | 1          | 1      | 1                      | 1      | 1         | 1    | 1       |
| 0.5               | 1.06     | 2.60          | 1.55             | 1.60          | 1.80        | 2.70        | 0.80       | 1.35   | 1.20                   | 0.54   | 0.9       | 0.97 | 1.42    |
| 1.0               | 0.26     | 1.60          | 1.15             | 1.90          | 1.30        | 2.40        | 0.32       | 0.96   | 0.96                   | 0.30   | 0.54      | 0.48 | 1.01    |
| 1.5               | 0.10     | 1.00          | 0.90             | 0.35          | 0.56        | 1.80        | 0.10       | 0.60   | 0.30                   | 0.10   | 0.10      | 0.25 | 0.51    |
| 2.0               | 0.10     | 0.80          | 0.80             | 0.10          | 0.10        | 1.10        | 0.04       | 0.32   | 0.10                   | 0.10   | -         | -    | 0.36    |
| 2.5               | 0.06     | 0.60          | 0.64             | -             | -           | 0.80        | -          | 0.20   | 0.06                   | 0.05   | -         | -    | 0.34    |
| 3.0               | 0.06     | 0.40          | 0.50             | -             | -           | 0.40        | -          | 0.10   | -                      | 0.05   | -         | -    | 0.25    |
| Прозрачность, м   | 2.5      | 1.2           | 1.0              | 2.2           | 1.8         | 0.9         | 1.5        | 0.6    | 3.0                    | 2.8    | 5.0       | 5.0  | -       |

Примечание. Прочерк - процесс не идет.

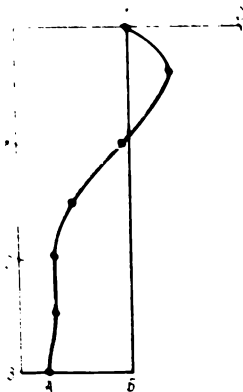


Рис. 7. Осредненный график интенсивности фотосинтеза водорослей по глубине при их равномерном распределении.

01БЗ - масштаб, 01АЗ - площадь графика. По оси ординат - глубина, доли прозрачности по диску Секки; по оси абсцисс - относительные единицы.

лей связь выражается коэффициентом 0.7. В дальнейшем использование его может значительно облегчить анализ продуктивности в водоемах.

В некоторых водохранилищах было определено, насколько интенсивно листья высшей водной растительности задерживают солнечную радиацию. Для этого идентичные пробы воды в склянках после внесения  $^{14}\text{C}$  экспонировались на глубине 0,5 м в открытой воде и под слоем листьев (табл. 8).

Листья эйхнории и рдеста при густом покрытии ослабляют процесс фотосинтеза у фитопланктона, находящегося под листьями, в 6-18 раз. Они сильно отражают и поглощают инсоляцию. Несомненно, что это один из сильных факторов, отрицательно воздействующих на планктонные водоросли.

Т а б л и ц а 8

Влияние листьев высшей водной растительности на ослабление солнечной радиации в воде

| Водохранилище | Растительность | Радиоактивность водорослей, имп/мин |                   | Ослабление фотосинтеза |
|---------------|----------------|-------------------------------------|-------------------|------------------------|
|               |                | в открытой воде                     | под слоем листьев |                        |
| Химагуаю      | Эйхнория       | 513                                 | 28                | 18 раз                 |
| Анабанилья    | Рдест          | 196                                 | 34                | 6 раз                  |

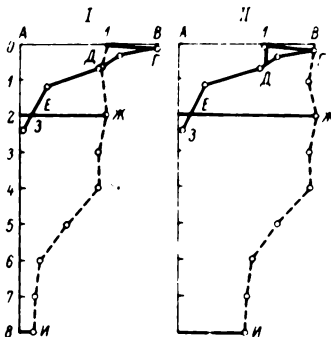
Фотосинтетическое состояние водорослей в толще воды

В водохранилищах Кубы водоросли распределены во всей толще воды, поскольку водоемы неглубокие. Эвфотическая зона занимает глубину, равную утроенной прозрачности по диску Секки.



Рис. 8. Действительная и потенциальная возможность продукции фитопланктона в водохранилище Ольгин.

• I – потенциальная способность к фотосинтезу при освещении у поверхности воды (А1В8), П – то же при оптимальном освещении. А1ГДЕЗ – действительная продукция, 1ВГ – подавление фотосинтеза под влиянием избыточной инсоляции, ДЕЖ – частичное световое голодание водорослей в эвфотической зоне, ЕЖИС – полное световое голодание водорослей, 2ЕЖ – глубина утроенной прозрачности воды по диску Секки.



Состояние водорослей может быть выражено по отношению к поверхностной или к оптимальной инсоляции при прочих равных условиях (рис. 8). При этом в качестве масштаба нами взята площадь, ограниченная осями координат, с одной стороны, и кривой потенциальной способности фитопланктона к фотосинтезу с разных глубин при данной инсоляции – с другой.

В поверхностном слое водоросли испытывают световое угнетение, optimum световой энергии они находят на некоторой глубине. По мере заглубления фитопланктон испытывает все большее и большее световое голодание, которое может быть определено путем сравнения площадей реальной продукции и потенциальной. Недостаток света сказывается уже в эвфотической зоне, но небольшая интенсивность фотосинтеза обнаруживается глубже эвфотической зоны. Ниже все водоросли испытывают полное световое голодание.

Как видно (табл. 9), 30% водорослей дают реальную продукцию, 2% подвержены угнетению от избыточной инсоляции, 6,3% находятся в оптимальных условиях, 63% испытывают полное световое голодание с колебанием от 31 до 89%. При этом в одних водохранилищах (например, Анабанилья) с большой прозрачностью воды оно невелико, в других, чаще всего с малой прозрачностью воды, область голодания занимает существенную часть графика.

### Продукция фитопланктона

Во всех водохранилищах параллельно производились анализы ассимиляции  $\text{CO}_2$  на свету и в темноте. Темновая (гетеротрофия) ассимиляция  $\text{CO}_2$  составляла во всех пробах воды очень небольшую долю от интенсивности фотосинтеза в поверхностной пробе воды (табл. 10).

Самой маленькой она была в водохранилище Карлос М. де Сеспедес – 0,3%, самой большой в водохранилище Гиберт – 6,5%.

Т а б л и ц а 9

Состояние водорослей в толще воды в пологих и крутых лиманах, %

| Водохрани-<br>лище | По отношению к поверхностной миксону |      |      |      | Вся толща воды    |      |      |      | По отношению к оптической миксону |     |      |      | Вся толща воды    |     |      |      |
|--------------------|--------------------------------------|------|------|------|-------------------|------|------|------|-----------------------------------|-----|------|------|-------------------|-----|------|------|
|                    | Эвфотическая зона                    |      |      |      | Эвфотическая зона |      |      |      | Эвфотическая зона                 |     |      |      | Эвфотическая зона |     |      |      |
|                    | I                                    | II   | III  | IV   | I                 | II   | III  | IV   | I                                 | II  | III  | IV   | I                 | II  | III  | IV   |
| Химугау            | 66,2                                 | 0,5  | 3,7  | 29,6 | 62,2              | 0,5  | 3,7  | 29,6 | 29,3                              | 0,3 | 3,3  | 67,8 | 25,3              | 0,2 | 2,9  | 71,6 |
| Алькатрас          |                                      |      |      |      |                   |      |      |      |                                   |     |      |      |                   |     |      |      |
| Гранде             | 75,9                                 | 3,5  | 10,2 | 10,2 | 75,9              | 3,5  | 10,2 | 10,2 | 53,6                              | 2,1 | 6,0  | 53,5 | 53,6              | 2,1 | 6,0  | 53,5 |
| Санта              |                                      |      |      |      |                   |      |      |      |                                   |     |      |      |                   |     |      |      |
| Барбара            | 61,7                                 | 10,5 | 18,6 | 9,2  | 61,7              | 10,5 | 18,6 | 9,2  | 46,0                              | 7,9 | 15,1 | 31   | 46,0              | 7,9 | 15,1 | 31,0 |
| Эль Пескере        |                                      |      |      |      |                   |      |      |      |                                   |     |      |      |                   |     |      |      |
| (а)                | 67,1                                 | 6,8  | 13,3 | 12,8 | 67,1              | 6,8  | 13,3 | 12,2 | 34,1                              | 4,4 | 16,7 | 44,8 | 34,1              | 4,3 | 16,7 | 44,8 |
| (б)                | 58,6                                 | 6,3  | 32,8 | 2,3  | 58,6              | 6,3  | 32,8 | 2,3  | 34,2                              | 5,1 | 18,4 | 42,3 | 34,2              | 6,1 | 18,4 | 42,3 |
| Понтеуела          | 24,2                                 | 9,6  | 3,0  | 72,2 | 13                | 0,3  | 1,6  | 85,1 | 30,3                              | 0,8 | 4,3  | 64,6 | 10,7              | 0,3 | 1,5  | 87,5 |
| Ольгин             |                                      |      |      |      |                   |      |      |      |                                   |     |      |      |                   |     |      |      |
| Карлос М.          | 65,0                                 | 4,4  | 13,5 | 17,2 | 24,1              | 1,5  | 4,6  | 69,8 | 37,4                              | 1,0 | 5,0  | 56,6 | 11,7              | 0,3 | 1,4  | 86,8 |
| де Сеспе-          |                                      |      |      |      |                   |      |      |      |                                   |     |      |      |                   |     |      |      |
| дес                | 42,9                                 | 5,7  | 10,2 | 41,2 | 29,2              | 3,9  | 8,3  | 58,6 | 41,9                              | 2,3 | 11,8 | 44,3 | 20,6              | 1,4 | 5,4  | 72,8 |
| Гиберт             | 36,5                                 | 0,6  | 2,4  | 60,5 | 14,4              | 0,2  | 0,9  | 84,5 | 37,9                              | 0,9 | 1,4  | 59,8 | 10,3              | 0,2 | 0,5  | 89,0 |
| Амбанья            |                                      |      |      |      |                   |      |      |      |                                   |     |      |      |                   |     |      |      |
| (а)                | 71,3                                 | 0    | 0    | 28,7 | 51,5              | 0    | 0    | 48,5 | 67,4                              | 0   | 0    | 32,6 | 48,1              | 0   | 0    | 51,9 |
| (б)                | 68,6                                 | 0    | 0,2  | 31,2 | 48,4              | 0    | 0,1  | 51,5 | 55,4                              | 0,3 | 2,7  | 41,6 | 35,4              | 0,2 | 1,7  | 62,7 |
| Среднее            | 58                                   | 3,5  | 9,8  | 25,9 | 46,0              | 3,0  | 8,6  | 42,0 | 42,5                              | 2,3 | 7,7  | 48,9 | 30,0              | 2,0 | 6,3  | 63,0 |

П р и м е ч а н и е. I - реальная продукция, II - угнетение избыточной миксону, III - перебои в слое оптической миксону, IV - световое голодание.

Т а б л и ц а 10

Соотношение между гетеротрофной ассимиляцией  
и интенсивностью фотосинтеза в различных водохранилищах

| Водохранилище            | Интенсивность фотосинтеза у поверхности по $^{14}\text{C}$ , мкг С/л в сутки (А) | Гетеротрофная ассимиляция $\text{CO}_2$ , мкг С/л в сутки (В) | % В от А |
|--------------------------|--|---|----------|
| Химагуау                 | 446  | 6.00  | 1.3      |
| Лагуна Гранде            | 47   | 2.01  | 4.2      |
| Алькатрас Чико           | 109  | 6.12  | 5.9      |
| Алькатрас Гранде         | 93   | 5.72  | 6.1      |
| Санта Барбара            | 75   | 4.78  | 6.3      |
| Эль Пескерио             | 47   | 3.01  | 6.4      |
| Понтесуела               | 142  | 2.31  | 1.6      |
| Ольгин                   | 1260   | 28.80   | 2.2      |
| Карлос М.<br>де Сеспедес | 740  | 2.50  | 0.3      |
| Гиберт                   | 74   | 4.84  | 6.5      |
| Анабанилья               | 150  | 1.45  | 0.9      |
| Среднее:                 | -  | -   | 3.8      |

Средняя величина равнялась 3.8%. Все эти величины настолько малы, что поправки на них в цифры продукции фитопланктона не вносились.

В одном водоеме на разных глубинах отношение темновой ассимиляции  $\text{CO}_2$  к фотосинтетической колеблется значительно больше, чем в разных водоемах в поверхностном слое воды (табл. 11).

В эвфотической зоне темновая ассимиляция  $\text{CO}_2$  обычно намного меньше фотосинтетической, лишь в самом нижнем слое этой зоны она резко возрастает. В металимнионе и гиполимнионе гетеротрофная ассимиляция  $\text{CO}_2$  равна, а иногда и выше ассимиляции  $\text{CO}_2$  за счет фотосинтеза. На этих глубинах необходимо вносить на темновую ассимиляцию поправки, так как она становится соизмеримой с продукцией водорослей в абсолютных величинах.

При расчетах (табл. 10, 11) нами были взяты величины ассимиляции  $\text{CO}_2$  на свету, полученные непосредственно по  $^{14}\text{C}$ , т.е. соответствующие чистой продукции. От валовой продукции темновая ассимиляция  $\text{CO}_2$  должна быть еще меньше в 1.5-1.8 раз.

Таблица 11

Соотношение между гетеротрофной ассимиляцией  
и интенсивностью фотосинтеза в 3 водохранилищах  
на разных глубинах

| Водохранилище        | Параметры   | Результаты |      |      |      |
|----------------------|---|------------|------|------|------|
|                      |   | 0          | 3 м  | 5 м  | 10 м |
| Карлс-Медер-Сеепедес | Интенсивность фотосинтеза, $\text{мкг С/л в сутки}^{-1}$ (А)                | 445        | 480  | 178  | 44.5 |
|                      | Гетеротрофная ассимиляция $\text{CO}_2$ , $\text{мкг С/л в сутки}^{-1}$ (В) | 2.4        | 2.6  | 2.5  | 16.6 |
|                      | % В от А  | 0.5        | 0.5  | 1.4  | 37   |
| Анабанилья           | А   | 1200       | 972  | 516  | 18   |
|                      | В   | 1.06       | 0.82 | 0.61 | 0.92 |
|                      | % В от А  | 0.09       | 0.09 | 0.11 | 5.1  |
| Гиберт               | А   | 119        | 34   | 5    | -    |
|                      | В   | 9.09       | 1.23 | 1.25 | -    |
|                      | % В от А  | 7.6        | 3.6  | 25   | -    |

Ниже (табл. 12) подведены итоги по продукции и деструкции органического вещества, полученные в экспедиции 1973 г. В одной из колонок представлены результаты интенсивности продукции органического вещества фитопланктона, полученные непосредственно по  $^{14}\text{C}$ , во все остальные цифры внесена поправка для приведения результатов к валовой продукции. Принимая во внимание, что при высокой температуре метаболизм у организмов протекает интенсивно, нами был введен максимальный поправочный коэффициент — результаты умножались на 1,9 [6].

Продукция фитопланктона в пробе со стандартного гидробиологического горизонта 0,5 м при экспонировании на глубине 15 см в обследованных нами водоемах колебалась от 0,089 в Лагуна Гранде до 2,394  $\text{мг С/л·сутки}^{-1}$  в Ольгии. Для всех водоемов в среднем она равна 0,583, для равнинных 0,358, предгорных 1,332 и горных 0,610  $\text{мг С/л·сутки}^{-1}$ . Эти величины соответствуют продукции в мезотрофных и евтрофных водоемах умеренных широт в середине лета.

Довольно высоких величин достигает продукция фитопланктона под 1 м<sup>2</sup> поверхности водоема - от 0,215 до 9,0 г С/сутки<sup>-1</sup>. Средняя продукция органического вещества по всем показателям (табл. 12) равна 1,81 г С/м<sup>2</sup>·сутки<sup>-1</sup>, в равнинных 1,41, предгорных 0,90, в горных 3,37 г С/м<sup>2</sup>·сутки<sup>-1</sup>. Последняя цифра чрезмерно большая из-за исключительно высокой продукции в водохранилище Карлос Мануэль де Сеспедес - 9,0 г/м<sup>2</sup>·сутки<sup>-1</sup>. Правда, в высокоэвтрофных озерах Латвии [2] вследствие поступления биогенных элементов со сточными водами наблюдались еще более высокие цифры.

В тропическом поясе нет такой резкой смены времен года, как на других широтах, и вегетационный период длится круглый год. Произведенные М. Перес Ейрис и М. Аврора Пубиенес в течение года анализы интенсивности фотосинтеза на 2 водохранилищах показали, что годичная динамика процесса варьирует мало. В дождливый период вследствие притока биогенных элементов с паводковыми водами продукция фитопланктона несколько возрастает, но не более чем в 1,5-2 раза. На этом основании нами были произведены приблизительные расчеты продукции и деструкции органического вещества в обследованных водоемах за год. Для этого данные за сутки умножались на 365 (табл. 12). Для разных водохранилищ среднее значение продукции было получено равным 663 с колебаниями от 79 до 3285 г С/м<sup>2</sup>·год<sup>-1</sup>. При этом в 8 водохранилищах продукция колебалась от 79 до 329, в среднем 182 г С/м<sup>2</sup>·год<sup>-1</sup>. Только за счет 3 водохранилищ средняя была завышена почти в 3 раза.

Возьмем, например, типично мезотрофный водоем умеренного пояса - Рыбинское водохранилище. Средняя многолетняя продукция фитопланктона в нем равна 76 г С/м<sup>2</sup>·год<sup>-1</sup>. Средняя многолетняя динамика продукции органического вещества фитопланктона за вегетационный период в общем имеет вид равнобедренного треугольника, растянутого от мая к октябрю с вершиной в июле-августе. За 2-2,5 месяца в период максимального прогрева образуется 2/3 органического вещества, т.е. 56 г/м<sup>2</sup>.

Из этого следует, что при вегетировании фитопланктона в течение года с такой же интенсивностью как в июле-августе при температуре 20-24° и колебании интенсивности фотосинтеза в течение года в 1,5-2 раза продукция фитопланктона составила бы в этом водоеме 270±72 г С/м<sup>2</sup>·год<sup>-1</sup>, что близко к ряду полученных нами величин. Производя аналогичный расчет для эвтрофных Цимлянского и Каховского водохранилищ, мы получили 900-1200 г С/м<sup>2</sup>·год<sup>-1</sup>, что также совпадает с рядом рассчитанных нами величин.

Как было отмечено выше, продукция фитопланктона в водохранилище Карлос Мануэль де Сеспедес, по всей вероятности, завышена.

Годовая суммарная солнечная радиация на Кубе равна 0,8·10<sup>6</sup> ккал/м<sup>2</sup>, откуда следует, что эффективность использования солнеч-

Таблица 12

Продукция и деградация органического вещества в толще

| Водохранилище            | Площадь,<br>км <sup>2</sup> | Объем,<br>км <sup>3</sup> | Продукция у<br>поверхности,<br>мг С/л·сутки <sup>-1</sup> |              | Валовая<br>продук-<br>ция,<br>г С/м <sup>2</sup> .<br>·сутки <sup>-1</sup> |
|--------------------------|-----------------------------|---------------------------|---|--------------|--|
|                          |                             |                           | по <sup>14</sup> С  | вало-<br>вая |  |
| Равнинные:               |                             |                           |   |              |  |
| Химатуаю                 | -                           | -                         | 0.446   | 0.847        | 2.500  |
| Лагуна Граиде            | 2.0                         | 23.3                      | 0.047   | 0.089        | 0.513  |
| Алькатрас<br>Граиде      | 2.0                         | -                         | 0.093   | 0.176        | 0.580  |
| Алькатрас Чико           | 0.7                         | -                         | 0.109   | 0.207        | 0.904  |
| Санта Барбара            | 1.0                         | -                         | 0.075   | 0.143        | 0.774  |
| Эль Пескеро              | 18.5                        | 54.6                      | 0.047   | 0.099        | 0.589  |
| Рио Москито              | 1.5                         | 3.8                       | 0.504   | 0.957        | 4.020  |
| Предгорные:              |                             |                           |   |              |  |
| Понтесуела               | 2.0                         | 7.0                       | 0.142   | 0.269        | 0.422  |
| Ольгин                   | 2.0                         | 3.6                       | 1.260   | 2.394        | 1.380  |
| Горные:                  |                             |                           |   |              |  |
| Карлос М. де<br>Сеспедес | 17.9                        | 200.6                     | 0.740   | 1.406        | 9.000  |
| Гиберт                   | 5.0                         | 42.5                      | 0.074   | 0.141        | 0.215  |
| Алабанилья               | 18.7                        | 286.0                     | 0.150   | 0.285        | 0.910  |

Примечание. Звездочкой отмечены данные, вызывающие сомнение.

воды водохранилища

| Валовая<br>продук-<br>ция на<br>весь<br>водоем,<br>т С/сут-<br>ки <sup>-1</sup> | Прибли-<br>зитель-<br>ная ва-<br>ловая<br>продук-<br>ция за<br>год,<br>г С/м <sup>2</sup> | Дест-<br>рукция<br>у по-<br>верх-<br>ности,<br>мг С/л,<br>сутки <sup>-1</sup> | Дест-<br>рукция<br>в аз-<br>робной<br>зоне,<br>г С/м <sup>2</sup> ,<br>сут-<br>ки <sup>-1</sup> | Дест-<br>рукция<br>в аз-<br>робной<br>зоне на<br>весь<br>водоем,<br>т С/сут-<br>ки | Прибли-<br>зитель-<br>ная де-<br>струкция<br>за год,<br>г С/м <sup>2</sup> |
|---|---|---|---|--|--|
| -   | 912   | 0.48  | 4.08  | -  | 1486   |
| 1.026   | 187   | 0.16  | 0.60  | 1.60   | 219  |
| 1.160   | 212   | 0.31  | 1.08  | 2.16   | 394  |
| 0.634   | 329   | 0.33  | 1.15  | 0.81   | 420  |
| 0.774   | 282   | 0.12  | 0.54  | 0.54   | 197  |
| 10.767  | 215   | 0.24  | 0.82  | 15.2   | 299  |
| 6.030   | 1467 <sup>*</sup>   | 0.24  | 1.20  | 1.80   | 438  |
| 0.844   | 154   | 0.080   | 0.42  | 0.84   | 153  |
| 2.760   | 504   | 1.05  | 3.20  | 6.40   | 1168   |
| 158.4   | 3285 <sup>*</sup>   | 0.80  | 4.83  | 86.5   | 1766   |
| 1.075   | 79  | 0.55  | 3.07  | 15.4   | 1120   |
| 17.017  | 332   | 0.04  | 0.86  | 16.1   | 314  |

Таблица 13

Примечательно: величина эффективности использования  
солнечной энергии фитопланктоном в водооципниках

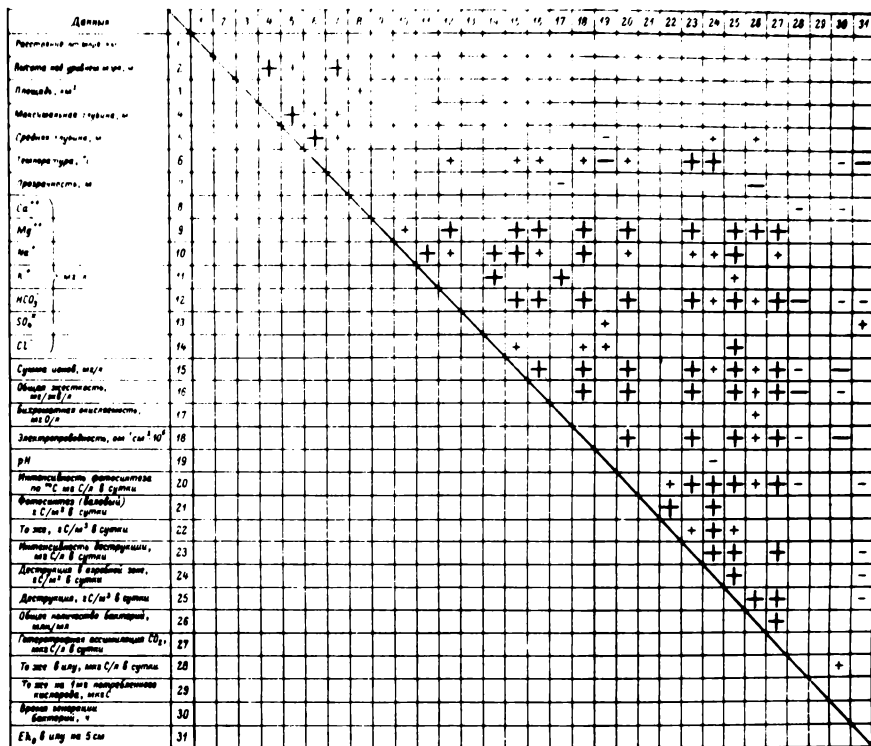
| Продукция<br>фитопланктона                  | Продукция фото-<br>синтеза за год |                     | Суммарная<br>солнечная<br>радиация за<br>год, $\times 10^6$ | Эффективность<br>использования<br>солнечной<br>энергии, % |
|---|-----------------------------------|---------------------|---|---|
|   | г $\text{C}/\text{м}^2$           | млмг/м <sup>2</sup> |   |   |
| Средняя для всех<br>водооципников           | 66,4                              | 6358                | 0,8   | 0,8   |
| Средняя для<br>большинства<br>водооципников | 280                               | 2688                | 0,8   | 0,3   |
| Максимальная                                | 78                                | 758                 | 0,8   | 0,1   |
| Минимальная                                 | 3,85                              | 31536               | 0,8   | 3,9   |

или энергии при средней продукции  $66,4 \text{ г C}/\text{м}^2\text{год}^{-1}$  равна 0,8% с колебаниями от 0,1 до 3,9% (табл. 13), что также не противоречит литературным данным. Например, в Рыбинском водохранилище при сезонной динамике продукции, характерной для водоемов умеренной зоны, эффективность использования солнечной энергии за год равна 0,12%, а в середине лета 0,3–0,4%. В евтрофном озере За год она равна 0,36% [3], но при максимальной температуре в середине лета (при условиях, более близких Кубе) достигает 0,5%. В водохранилищах Индии эффективность использования энергии достигает 0,94–1,05% [32].

Интенсивность деструктивных процессов близка к продукции фитопланктона.

Среднее значение деструкции для всех водооципников оказалось равным  $66,4 \text{ г C}/\text{м}^2\text{год}^{-1}$  (совпадение с продукцией). За исключением некоторых водохранилищ (табл. 12) деструкция в большинстве случаев была больше продукции органического вещества фитопланктона. Расчет деструкции произведен только для аэробной зоны, но часть органического вещества разрушается в гипоперимиконе и также в донных отложениях, которые нами не могли быть в ряде случаев определены, но которые могут играть существенную роль в балансе органического вещества. В некоторых мелководных водоемах было определено потребление кислорода грунтами. Как правило, оно совпало, что согласуется с тем выводом, что грунты в тропических водохранилищах обеднены органическим веществом и бактериальный метаболизм здесь замедлен. Это не подтверждается и высокими положительными показателями Eh.





☐ нет связи   
 ☐ + слабая положительная   
 ☐ + сильная положительная   
 ☐ - слабая отрицательная   
 ☐ - сильная отрицательная

Рис. 9. Корреляция между различными параметрами в водохранилищах Кубы. Обьяснено в тексте.

Продукция органического вещества фитопланктона под 1 м<sup>2</sup> поверхности – одна из весьма важных величин для характеристики водоемов, но в ряде случаев этого явно недостаточно. Одна и та же продукция может образоваться в мезотрофном водоеме с небольшой прозрачностью воды, в олиготрофном с прозрачностью в несколько десятков метров. Поэтому важно знать удельную величину первичной продукции для всего трофического слоя, а иногда и для всей толщи воды. Только при рассмотрении этого вопроса всесторонне можно понять сущность последующих явлений в водоемах, так как зачастую тонкая поверхностная „пленка“ (трофогенный слой) кормит все живое население и предопределяет направленность процессов, кислородный режим, pH и пр.

Во многих работах приводятся величины продукции в поверхностном слое воды, но вследствие угнетения фотосинтеза избыточной инсоляцией и неравномерности распределения фитопланктона этот показатель также несовершенен при сравнении водоемов между собой.

Удельная величина продукции фитопланктона в трофогенном слое в ряде случаев заметно отличается от продукции в поверхностном слое (табл. 14). При этом цифры даже для сильно различающихся по толщине трофогенного слоя водоемов становятся более однородными.

Любопытно, что под 1 м<sup>2</sup> площади водоема продукция больше, чем в 1 л интегрированной пробы в 3–4 тыс. раз, а в горных водоемах с большой прозрачностью воды в 10–15 тыс. раз.

#### Корреляция между различными параметрами

Параллельно с первичной продукцией органического вещества определялись прозрачность, температура, электропроводность, химический состав воды и интенсивность ряда микробиологических процессов. Эти данные были обработаны на ЭВМ „Минск-22“, в которую было введено 30 параметров для нахождения величин корреляции. Несмотря на небольшое количество обследованных водохранилищ [12], связи между отдельными параметрами проявляются очень четко, так как и сами они сильно изменяются от водоема к водоему. Результаты представлены на рис. 9. Знаком (+) обозначена положительная связь, знаком (–) – отрицательная. Большой значок указывает на тесную связь ( $r$  – коэффициент корреляции намного  $> r_{\text{min}}$ ), маленький значок соответствует умеренной связи ( $r =$  или чуть  $> r_{\text{min}}$ ). Пустые клетки означают, что ее нет ( $r < r_{\text{min}}$ ).

Отдельные связи представляются нам весьма банальными, другие же весьма интересные и потребуются время, чтобы их объяснить. Тесная положительная корреляция установлена между прозрачностью воды и высотой водоема над уровнем моря, между температурой и интенсивностью деструкционных процессов, между пер-

Т а б л и ц а 14

Валовая суточная продукция фитопланктона в водохранилищах в разных выражениях

| Водохранилища              | Под 1 м <sup>2</sup> ,<br>мг С/л (А) | У поверхности,<br>мг С/л | Интегрированная<br>по эффузивской<br>зоне, мг С/л (В) | Для всей<br>толщи воды,<br>мг С/л | А/В   |
|----------------------------|--------------------------------------|--------------------------|---|-----------------------------------|-------|
| Равнинные:                 |                                      |                          |   |                                   |       |
| Хиमाгуаю                   | 2500                                 | 0.847                    | 0.378   | 0.278                             | 6610  |
| Лагуна Гранде              | 513                                  | 0.089                    | 0.115   | 0.103                             | 4486  |
| Алькатрас Гранде           | 580                                  | 0.176                    | 0.184   | 0.145                             | 3150  |
| Алькатрас Чико             | 904                                  | 0.207                    | 0.284   | 0.225                             | 3205  |
| Санта Барбара              | 774                                  | 0.143                    | 0.172   | 0.172                             | 4500  |
| Эль Пескеро                | 589                                  | 0.089                    | 0.187   | 0.147                             | 3149  |
| Рио Москито                | 4020                                 | 0.957                    | 1.914   | 0.423                             | 2100  |
| Предгорные:                |                                      |                          |   |                                   |       |
| Понтесуела                 | 422                                  | 0.269                    | 0.093   | 0.042                             | 4537  |
| Ольгин                     | 1320                                 | 2.394                    | 0.766   | 0.172                             | 1801  |
| Горные                     |                                      |                          |   |                                   |       |
| Карлос Мануэль де Сеследес | 9000                                 | 1.406                    | 0.857   | 0.409                             | 10501 |
| Гиберт                     | 215                                  | 0.141                    | 0.093   | 0.007                             | 2311  |
| Анабанилья                 | 910                                  | 0.285                    | 0.058   | 0.041                             | 15689 |

вичной продукцией и общей минерализацией, электропроводностью, деструкцией и общей численностью бактерий. Тесной отрицательной выражается связь между прозрачностью воды и численностью бактерий, т.е. чем прозрачнее вода, тем меньше бактерий, что вполне естественно. Со многими биологическими процессами коррелирует содержание ионов  $Mg^{++}$ . Возможно, что это один из лимитирующих факторов в водоемах Кубы.

Многие положительные связи являются опосредственными. Например, гетеротрофная ассимиляция  $CO_2$  тесно увязана с первичной продукцией, электропроводностью и прочими показателями (рис. 9), в то время как в действительности она зависит только от деятельности бактерий.

## В ы в о д ы

1. В водоемах на Кубе доминируют диатомовые, синезеленые и протокковые водоросли. Валовая продукция фитопланктона в обследованных нами в 1973 г. водохранилищах была равна в среднем 0.58 с колебаниями от 0.089 до 2.39 мг С/л·сутки<sup>-1</sup> в поверхностном слое воды, 0.42 с колебаниями от 0.058 до 1.93 мг С/л·сутки<sup>-1</sup> в эвфотическом слое или 1.81 с колебаниями от 0.22 до 9 г С/м<sup>2</sup>·сутки<sup>-1</sup>. При экстраполировании на год это соответствует приблизительно продукции 663 г С/м<sup>2</sup>·год<sup>-1</sup> органического вещества с колебаниями от 79 до 3285 г С/м<sup>2</sup>·год<sup>-1</sup> и величинами для большинства водохранилищ 200-300 г С/м<sup>2</sup>·год<sup>-1</sup>.

При условиях соответствующих вегетированию в умеренном климате эти водоемы дали бы продукцию органического вещества в 4-5 раз меньшую, т.е. она была бы равной в среднем 130-160, а для большинства водохранилищ 50-70 г С/м<sup>2</sup>·год<sup>-1</sup>. Это соответствует продукции мезотрофных и умеренно евтрофных водоемов средних широт.

2. Суточная динамика продукции органического вещества описывается двувершинной кривой с 2 максимумами в 10 и 16 и перепадом в середине дня в период максимальной инсоляции. Во вторую половину дня образуется в 1.5-2 раза больше органического вещества, чем в первую.

Потери свежеинтегрированного органического вещества за ночь в процессе выделения из клеток и при дыхании составляют 10-20% от продукции за день.

3. В середине дня с 10 по 16 ч интенсивность фотосинтеза фитопланктона за 1 ч соответствует 8.8% от суточной величины.

4. В каждом водохранилище по акватории водоросли распределены более или менее равномерно. В толще воды они чаще всего концентрируются на некоторой глубине, часто над слоем температурного скачка. Угнетение в поверхностном слое под воздействием избыточной инсоляции не столь велико и соответствует таковому в средних широтах.

Около 30% водорослей обеспечены световой энергией и дают реальную продукцию, 2% испытывают угнетение под воздействием избыточной насыщенности в самом поверхностном слое воды, 6,3% находятся в условиях оптимального освещения, 63% испытывают полное световое голодание.

5. Между интенсивностью фотосинтеза фитопланктона под 1 м<sup>2</sup> водоема при равномерном (или заданном) распределении водорослей и прозрачностью воды по диску Секки имеется тесная связь, которая выражается коэффициентом 0,7 в равенстве  $Fm^2 = F_i \cdot 0,7 \cdot 31 \cdot 1000$ , где  $Fm^2$  — продукция фитопланктона под 1 м<sup>2</sup>, г С/сутки,  $F_i$  — продукция фитопланктона в интегрированной в трофическом слое пробе воды, г С/сутки, 0,7 — коэффициент, 31 — прозрачность воды по диску Секки, м, 1000 л в 1 м<sup>3</sup>.

Под слоем листьев высшей водной растительности (эйхорния, рдесты) интенсивность фотосинтеза снижается в 6-18 раз по сравнению с открытой водой.

6. Темновая ассимиляция CO<sub>2</sub> в поверхностном слое воды составляет 1,8% (0,15-3,2) от валового фотосинтеза. Над слоем температурного скачка и в гипolimнионе она достигает 37% от фотосинтеза.

7. Деструкция органического вещества под 1 м<sup>2</sup> поверхности водохранилища, как правило, несколько превышает продукцию. Исключительно интенсивно процессы продукции и деструкции протекают при температуре 25-39° над слоем температурного скачка.

Одна из особенностей деструкции органического вещества в тропических водоемах состоит в том, что она протекает при более низкой общей численности бактерий 1,4 млн/мл (в среднем) при интенсивной скорости их размножения.

8. Критерии типизации водоемов по Тинеману и Науману не подходят для водоемов тропического пояса. В глубоких водоемах, олиготрофных по разным признакам (высокая прозрачность воды, низкая первичная продукция и деструкция, малое количество фитопланктона, зоопланктона и бактерий) в гипolimнионе, как правило, наблюдается дефицит кислорода, но эта типизация может быть использована в дальнейшем при изучении комплекса показателей (первичная продукция, интенсивность деструкции, количество бактерий и пр.).

9. Между интенсивностью фотосинтеза, общей минерализацией, содержанием карбонатов, магния, активностью бактерий и скоростью деструкции органического вещества имеется теснейшая положительная корреляция.

10. В водоемах тропического пояса при использовании <sup>14</sup>C для определения интенсивности фотосинтеза фитопланктона возможно экспонирование проб воды в склянках в течение суток или дня, как в средних и северных широтах.

1. Винберг Г.Г. Опыт изучения фотосинтеза и дыхания в водной массе озера. К вопросу о балансе органического вещества. Сообщ. I. - Тр. Лимнол. ст. в Косине, 1934, вып. 18, с. 5-24.
2. Даукшта А.С. Микробиологическая характеристика Латвийских озер различных типов. Автореф. канд. дис., Вильнюс, 1969, 23 с.
3. Ковалевская Р.З. Первичная продукция оз. Дривяты. - В кн.: Биологическая продуктивность эвтрофного озера, 1970, М., с. 14-31.
4. Кузнецов С.И., Романенко В.И. Микробиологическое изучение внутренних водоемов, 1963, М.-Л. 129 с.
5. Национальный атлас Кубы, 1970. Гавана, 143 с.
6. Романенко В.И. Сравнение кислородного и радиоуглеродного методов определения интенсивности фотосинтеза фитопланктона. - В кн.: Микрофлора, фитопланктон и высшая водная растительность внутренних водоемов, Л., 1967, с. 54-60.
7. Романенко В.И. Определение фотосинтеза фитопланктона во внутренних водоемах. - В кн.: Биология и продуктивность пресноводных организмов, Л., 1971, с. 234-240.
8. Романенко В.И. Связь между интенсивностью фотосинтеза при равномерном распределении водорослей в толще воды и прозрачностью по диску Секки. - Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1973, № 19, с. 15-18.
9. Романенко В.И., Даукшта А.С. Влияние света на интенсивность фотосинтеза фитопланктона в поверхностных слоях воды. - Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1969, № 3, с. 10-12.
10. Романенко В.И., Кудрявцев В.М. Суточная динамика продукции органического вещества фитопланктона в Рыбинском водохранилище. - Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1970, № 7, с. 10-13.
11. Романенко В.И., Кузнецов С.И., Даукшта А.С. Микробиологические процессы в озерах Латвии. - В кн.: Биология и продуктивность пресноводных организмов, Л., 1971, с. 31-42.
12. Сорокин Ю.И. Первичная продукция органического вещества в водной толще Рыбинского водохранилища. - Тр. биол. ст. „Борок“, 1958, вып. 3, с. 66-88.
13. Veetion A.M. Eutrophication of St. Lawrence Great Lakes. - Limnol. Oceanogr., 1965, vol. 10, N 2, p. 240-254.
14. V r e h m V. Datos para la fauna de agua dulce de Cuba. - Pub. Inst. Biol. Apl. Barcelona, 1932, vol. 5, p. 95-112.

15. Brezonik P.Z., Fox L. The limnology of selected Guatemala lakes. - *Hydrobiologia*, 1974, vol. 45, N 4, p. 467-487.
16. Cochle A.G. Description of the physico-chemical aspects of lake Kariba an impoundment in Rhodesia-Zambia. - *Fish. Res. Bull. Zambia*, 1968, N 5, p. 200-267.
17. Corral J.L. Nuevos peces cubanos de agua dulce. - *Revista Geografica de Cuba*, 1936, N 9, p. 23-30.
18. Entz B. Comparison of the physical and chemical environment of Volta Lake and Lake Nasser. - In: *Productivity problems in freshwater ecosystems*. Warszawa, 1972, p. 883-891.
19. Ganapati S.V., Pathak C.H. Photosynthetic productivity in Ajwa reservoir at Barodi, West India. - In: *Productivity problems in freshwater ecosystems*. Warszawa, 1972, p. 685-692.
20. Ganapati S.V., Sreenivasan A. Energy flows in aquatic ecosystems in India. - In: *Productivity problems in freshwater ecosystems*. Warszawa, 1972, p. 457-476.
21. Hephher B. Primary production in fishponds and its application to fertilization experiments. - *Limnol. Oceanogr.*, 1962, vol. 7, N 2, p. 131-136.
22. Lewis W.M. Jr. Primary production in the plankton community of a tropical lake. - *Ecological monograph.*, 1974, N 44, p. 377-409.
23. Little E.C.S. The invasion of man-made lakes by plants. - In: *Man-made lakes. Their problems and environmental effects*. Geophysical Monographs, 1966, N 17, p. 75-85.
24. Margaleff R. Algas de agua dulce de la laguna de Ariguanabo (isla de Cuba). - *Pub. Inst. Biol. Apl. Barcelona*, 1948, N 4, p. 79-89.
25. Marshall B.E., Falconer A.C. Physico-chemical aspects of Lake Mc. Ilwaine (Rhodesia). A eutrophic tropical impoundment. - *Hydrobiologia*, 1973, vol. 42, N 1, p. 45-62.
26. Marshall B.E., Mitchell D.S., Falconer E.C. Comparative hydrobiology of three Rhodesian reservoirs. A preliminary report. - Paper presented at the 2<sup>nd</sup> Rhodesian Sci. Congress, Sept. 1971, p. 3-10.
27. Perez Eiriz M. Algunos aspectos limnológicos de un estanque artificial in Cuba. - *Serie Forestal, Academia de Ciencias de Cuba*, 1973, N 17, p. 1-35.

28. P e r e z E i r i z M., M o n c a d a M.  
Algunos aspectos sobre la ecología de un estanque. - Serie Forestal, Academia de Ciencias de Cuba, 1974, N 19, p. 1-48.
29. P e r e z E i r i z M., M o n c a d a M.  
Informe preliminar sobre las variaciones estacionales in un embalse antiguo en las estaciones de lluvia y seca (Embalse de Holguín, Cuba). - Serie Forestal, Academia de Ciencias de Cuba, 1975, N 20, p. 1-15.
30. P r o w s e G.A., T a l l i n g G.F. The seasonal growth and succession of phytoplankton algae in the White Nile. - Limnol. Oceanogr., 1958, vol. 3, p. 223-238.
31. R u t t n e r F. Fundamentals of limnology. University Toronto Press, Toronto, 1963, 295 p.
32. S r e e n i v a s a n A. Energy transformations through primary productivity and fish production. - In: Productivity Problems in Freshwater ecosystems. Warszawa, 1972, p. 505-514.
33. S t e e m a n N i e l s e n E. The use of radioactive  $^{14}\text{C}$  for measurement of organic production in the sea. - J. Conseil Expl. Mer., 1952, vol. 18, N 2, p. 118-140.
34. S t e e m a n N i e l s e n E. Recent advances in measuring and understanding marine primary production. - Brit. Ecol. Soc. Jubilee Sympos. London, 1963, 1964, p. 119-130.
35. S t r a s k r a b a M., L e g n e r M., F o t t J., H o l c i k J., H o l c i k o v a K., P e r e z E i r i z M. Primera contribucion al conocimiento limnológico de las lagunas y embalses de Cuba. - Serie Biologica, Academia de Ciencias de Cuba, 1969, N 4, p. 1-34.
36. T a l l i n g J.F. Comparative problems in tropical and temperate lakes. - Mem. Ist. Ital. Idrobiol. 18 suppl., 1965, p. 399-424.
37. T h o m a s J.D., R a t c l i f f e P.J. Observations on the limnology of a man made lake in the west african savanna. - Freshwater Biol., 1974, vol. 3, N 6, p. 573-612.
38. V i n i e r A.B. Hydrobiology of lake Volta, Ghana. II. Some observations of biological features associated with the morphology and water stratification. - Hydrobiology, 1970, vol. 35, N 2, p. 230-248.



# ХАРАКТЕРИСТИКА КРУГОВОРОТА ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В ГИПЕРГАЛИННЫХ ВОДОЕМАХ КРЫМА

Озера с высокой концентрацией растворенных солей распространены в степных и полупустынных районах по всему миру. Хорошо известны такие большие соленые водоемы, как Мертвое море на Ближнем Востоке или Великое соленое озеро в штате Юта (США). Кроме пустынь Ближнего Востока, северной Африки, южной части северо-американского континента соленые озера широко распространены также в пустынной части Австралии и в северном Китае. На территории СССР соленые водоемы вполне обычны на севере Казахстана, в Туркмении и в степной части Крыма. Для районов распространения соленых водоемов характерны высокая инсоляция, малое количество осадков в летнее время и сильные сухие ветры. Эти климатические особенности приводят к интенсивному испарению воды, что в свою очередь является причиной высоких, достигающих до насыщения концентраций солей в рапе таких озер.

Изучение микрофлоры соленых водоемов до конца 60-х годов практически проводилось лишь на соленых лиманах юга Украины Л.Н. Рубенчиком [8]. Исследовалась также галофильная микрофлора Мертвого моря [10]. В последние годы началось изучение биологических процессов в соленых озерах Советского Союза, США, Австралии. Обследуя в мае-июне 1966 г. соленые водоемы Крыма, С.И. Кузнецов и В.И. Романенко [4] обнаружили чрезвычайно высокую продукцию органического вещества (до 1880 мкг С/л·сутки<sup>-1</sup>) в результате фотосинтеза фитопланктона в рапе с большой концентрацией солей. Более высокие величины были найдены нами в водоемах Крыма в августе-сентябре 1972 г. — до 4130 мкг С/л·сутки<sup>-1</sup> [3]. По данным Вильямса [14], первичная продукция в соленых озерах Австралии колебалась в пределах от 25 до 17500 мкг С/м<sup>2</sup>·сутки<sup>-1</sup>. При изучении продукции фитопланктона Великого Соленого озера [13] установлено, что фотосинтез в этом озере протекал крайне неравномерно и в течение года изменялся от 0.01 до более чем 6 г С/м<sup>2</sup>·сутки<sup>-1</sup> с максимальной продукцией в мае.

Еще более отрывочны данные о скорости распада органического вещества в соленых озерах. В упомянутой работе [4] найдено,

что величины деструкции органического вещества лежали в пределах от 0,02 до 4,17 мг  $O_2$ /л·сутки<sup>-1</sup> или от 2 до 380 мг С/м<sup>2</sup>·сутки<sup>-1</sup>. В одной трети проб интенсивность деструкции органического вещества была ниже продукции фитопланктона. По данным автора [3], деструкция органического вещества составляла 0,32–2,62 мг  $O_2$ /л·сутки<sup>-1</sup> и в водоемах с высокой интенсивностью фотосинтеза также была заметно меньше продукции органического вещества.

Изучение как общей численности, так и активности микроорганизмов соленых водоемов исчерпывается названными работами [3, 4]. Этими авторами обнаружена высокая численность бактерий в рапе соленых озер Крыма, достигавшая 60 млн/мл.

Таким образом, мы вынуждены отметить, что изучение биологических процессов в гипергалинных водоемах ограничено. Имеющиеся сведения крайне отрывочны, несмотря на широкое распространение водоемов этого типа и их огромное значение как источников получения ценнейшего микробиологического продукта – каротина.

С целью изучения круговорота органического вещества в соленых водоемах с мая по октябрь 1974 г. был обследован ряд водоемов Крыма: Сакское, Сасык и Чокракское озера, испарительные бассейны Евпаторийского соляпрома, западная часть Сиваша у Красноперекопска. Конкретная задача состояла в определении интенсивности фотосинтеза фитопланктона, выявлении его сезонной динамики, изучении скорости деструкции органического вещества, численности бактерий и их активности в гипергалинных водоемах.

Все обследованные водоемы расположены в степной части Крыма. Сакское и Сасык озера находятся на западном берегу Крымского полуострова близ Евпатории, Чокракское озеро на севере Керченского полуострова и отделено от Азовского моря песчаной косой шириной около 100 м. Испарительные бассейны представляют собой ограниченные дамбами мелководные пруды, расположенные цепью длиной около 7 км. Первоначально рапа поступает из Сасык озера, по мере испарения воды рассолы концентрируются и подаются в следующий бассейн. Проходя через длинную цепь таких бассейнов, рапа практически нацело освобождается от ионов  $Cl^-$  и  $SO_4^{2-}$ , обогащается хлоридами натрия и в меньшей степени магния. Концентрация солей в конечных подготовительных бассейнах, на одном из которых мы проводили работу, достигала 150–180 г/л. Рапа из конечных подготовительных бассейнов подавалась порциями в садочные. Соленость в последних поддерживалась на уровне 210–250 г/л, здесь происходило накопление слоя  $NaCl$ . Некоторые гидрологические и гидрохимические характеристики обследованных водоемов приведены ниже (табл. 1).

Увеличение солености при испарении воды в различных водоемах происходило неодинаково (табл. 2). В Сакском и Сасык озерах соленость рапы весной была относительно невелика – 58 и 77 г/л соответственно. Прозрачность по диску Секки в указанных водоемах до дна. В течение лета концентрация солей резко

Т а б л и ц а 1

Гидрологическая и гидрохимическая характеристики  
некоторых соленых водоемов

| Показатель                 | Сакское озеро | Сасык озеро | Подготовитель-<br>ный бассейн |
|----------------------------|---------------|-------------|-------------------------------|
| Площадь, га                | 160           | 4700        | 12                            |
| Глубина, см                | 50            | 70          | 40                            |
| Температура, °C            | 21-30,5       | 18-31       | 28-31                         |
| Содержание $O_2$ ,<br>мг/л | 2,75-5,80     | 1,60-5,10   | 2,05-4,20                     |
| $HCO_3 + CO_2$ ,<br>мг С/л | 48,0-86,4     | 33,6-105,2  | 76,8-100,8                    |

Т а б л и ц а 1 (продолжение)

|                            | Садочный<br>бассейн | Зап. Сиваш | Чокракское<br>озеро |
|----------------------------|---------------------|------------|---------------------|
| Площадь, га                | 12                  | 58100      | 500                 |
| Глубина, см                | 40                  | 100        | 40                  |
| Температура, °C            | 22-30               | 17-32      | 19-34               |
| Содержание $O_2$ ,<br>мг/л | 1,90-2,80           | 1,20-2,65  | 0,40-3,10           |
| $HCO_3 + CO_2$ ,<br>мг С/л | 48,0-177,6          | 46,8-81,6  | 73,0-132,0          |

возросла и в сентябре-октябре она была в 2,5-3 раза выше, чем в мае. Осаждения  $NaCl$  в этих озерах не происходит, поэтому осенне-зимние атмосферные осадки приводят к снижению солености весной. Сакское и Сасык озера в дальнейшем изложении мы будем называть солеными. В водоемах другой группы (осадочные бассейны, Зап. Сиваш, Чокракское оз.) концентрация солей весной составляла около 180 г/л, а в течение лета увеличивалась до 230-250 г/л. В таких водоемах с высокой и относительно постоянной соленостью уже с начала лета шло осаждение  $NaCl$ . Образующийся к осени пласт соли, при растворении его осенне-зимними осадками, поддерживает соленость рапы на

Т а б л и ц а 2

Концентрация солей в рапе гипергалинных водоемов  
в мае-октябре 1974 г., г/л

|          | Сакское озеро | Сасык озеро | Подготовительный бассейн | Садочный бассейн | Зап. Сиваш | Чокракское озеро |
|----------|---------------|-------------|--------------------------|------------------|------------|------------------|
| Май      | 58            | 77          | 145                      | 187              | 200        | -                |
| Июнь     | 68            | 86          | 165                      | 208              | 215        | 228              |
| Июль     | 90            | 130         | 172                      | 220              | 221        | 259              |
| Август   | 110           | 156         | 165                      | 240              | 222        | -                |
| Сентябрь | 140           | -           | -                        | 256              | -          | -                |
| Октябрь  | 126           | 203         | -                        | -                | 228        | 229              |

высоком уровне, играя таким образом роль „солевого буфера”. Нике мы называем эти водоемы рапными.

Соленость рапы рассчитывали по плотности, измеренной до третьего знака. Первичную продукцию фитопланктона определяли радиоуглеродным методом по описанию В.И. Романенко и С.И. Кузнецова [7]. Отличие состояло в том, что высокая плотность рапы позволяла профильтровать только 10 мл пробы. Карбонаты определяли прямым титрованием 100 мл рапы 0.1-м раствором HCl с индикатором метилрот. Вследствие малых глубин фотосинтез шел во всей водной массе, первичную продукцию под 1 м<sup>2</sup> рассчитывали как произведение ее величины в поверхностном слое на глубину водоема. Деструкцию органического вещества определяли кислородным методом [7]. В ходе работы выяснилось, что для успешного анализа содержания O<sub>2</sub> необходимо прибавлять тройное количество против прописи растворов MnCl<sub>2</sub> и KJ. Для прямого подсчета бактерий воду профильтровывали через мембранный фильтр „Синпор” с диаметром пор 0.4 мкм. Еще влажный фильтр помещали на 40 с на поверхность дистиллированной воды с формалином для дилации растворенных солей, которые крайне затрудняют подсчет бактерий на фильтре после высыхания. Окраску, подсчет и измерение размеров бактерий делали по описаниям техники этих определений в руководстве [7]. В соответствии с этим же руководством определяли гетеротрофную (темную) ассимиляцию CO<sub>2</sub>, при этом также фильтровали по 10 мл соленой воды. При расчете бактериальной биомассы удельный вес сухих бактериальных клеток принят равным 1.6 [6]. Продукцию бактериальной биомассы рассчитывали по формуле, предложенной Г.Г. Винбергем [1]:  $P = K \cdot B_n$ , где

Т а б л и ц а 3

Интенсивность фотосинтеза в соленых озерах в Мисс-октябре 1974 г.

| Озеро   | Интенсивность фотосинтеза               | 15 V | 2 V I | 15 V I | 2 V II | 18 V II | 5 V III | 20 V III | 1 X  | 15 X | 20 X | Среднее |
|---------|---|------|-------|--------|--------|---------|---------|----------|------|------|------|---------|
| Сакское | мг С/сутки <sup>-1</sup>                | 1.78 | -     | -      | 10.92  | 0.26    | 0.22    | 0.60     | 0.66 | 0.21 | 0.49 | 1.91    |
|         | г С/м <sup>2</sup> -сутки <sup>-1</sup> | 0.89 | -     | -      | 5.46   | 0.13    | 0.11    | 0.30     | 0.33 | 0.10 | 0.25 | 0.95    |
| Сасык   | мг С/л-сутки <sup>-1</sup>              | 0.12 | 0.16  | 0.97   | -      | -       | 1.16    | 3.32     | -    | -    | 0.52 | 1.12    |
|         | г С/м <sup>2</sup> -сутки <sup>-1</sup> | 0.08 | 0.11  | 0.68   | -      | -       | 0.81    | 1.10     | -    | -    | 0.36 | 0.78    |

$$K = \frac{0.693}{g} (B_a - \text{численность или,}$$

биомасса микроорганизмов в конце опыта,  $g$  - время генерации бактерий, сутки).

Как уже сказано, обследованные гипергалинные водоемы распадаются на 2 группы в соответствии с динамикой их солевого режима. Разный характер изменений основного экологического фактора в этих водоемах - солёности, оказывает влияние и на биологические процессы в них. Поэтому мы рассматриваем отдельные процессы круговорота органического вещества отдельно в солёных и рапных водоемах.

#### Продукция фитопланктона в солёных озерах

Сакское озеро разделено дамбой на 2 части. Одна из них является сырьевой базой Сакского химического завода, туда же поступают его производственные стоки. Другая часть (площадью 160 га) используется только как источник лечебной грязи для санатория и не подвержена посторонним воздействиям. Работа проводилась в этой части озера.

Продукция фитопланктона в Сакском озере (табл. 3) достигала высоких величин весной и в начале лета. Это обусловлено появлением в планктоне в больших количествах нитчатых водорослей. С.И. Кузнецов и В.И. Романенко [4] описали такое же явление в Восточном Сиваше. Они обнаружили, что переход нитчатой водоросли *Cladophora sivashensis* из прикрепленного состояния в планктон происходит при солёности около 50 г/л. Такая концентрация солей в рапе Сакского озера существовала уже к началу наших наблюдений. Максимальная продукция планктонных нит-

чатых водорослей ( $10.9 \text{ мг С/л}\cdot\text{сутки}^{-1}$ ) отмечена в середине июня при солености 70 г/л. При повышении концентрации солей до 80 г/л *Cl. sivaslensis* практически вся отмерла и интенсивность фотосинтеза уменьшилась почти в 40 раз. В течение июля продукция фитопланктона находилась на низком уровне, но в августе при солености 105 г/л она вновь возросла. С повышением концентрации солей до 140 г/л в середине сентября произошло заметное снижение продукции фитопланктона. Последующее разбавление рапы осенними дождями до 126 г/л вновь привело к повышению интенсивности фотосинтеза в октябре, причем последнее произошло при осеннем понижении температуры до  $20^{\circ}$ .

К началу наблюдений (13 мая) рапа Сасык озера имела соленость 77 г/л, равную той, при которой произошло отмирание нитчатых водорослей в Сакском озере. Поэтому в мае-начале июня в озере был отмечен самый низкий уровень первичной продукции (табл. 3). В июне-июле интенсивность фотосинтеза повышалась, достигнув максимума ( $3.32 \text{ мг С/л}\cdot\text{сутки}^{-1}$ ) в начале августа. Высокая интенсивность фотосинтеза длилась недолго и в узком интервале солености рапы — от 140 до 150 г/л. Дальнейшее повышение концентрации солей привело к уменьшению продукции фитопланктона в озере.

#### Продукция фитопланктона в рапных водоемах

Продукция фитопланктона в рапе подготовительного бассейна была высокой в мае, лишь немного снизилась в июне, но наибольших величин достигла в конце июля-августе. Колебания интенсивности фотосинтеза в бассейне были небольшими — крайние значения различались всего в 2-2.5 раза (табл. 4).

Рапа подготовительного бассейна с содержанием солей 160-170 г/л поступала порциями в садочный, соленость в котором поддерживалась в пределах 210-250 г/л. Первичная продукция в садочном бассейне оказалась заметно меньше, чем в подготовительном (табл. 4). Для размножения и фотосинтетической активности основного пропукента органического вещества в гипергалинных водоемах *Dunaliella salina* оптимальная соленость лежит в пределах 120-150 г/л [9]. Фитопланктон с рапой подготовительного бассейна попадал в садочный бассейн в условия с более высокой (выше 200 г/л) и соответственно с менее благоприятной концентрацией солей, что сильно сказалось на его активности. Повышение интенсивности фотосинтеза в садочном бассейне в августе было связано таким образом не с адаптацией *D. salina* к высокой солености или с интенсивным размножением, а с большим накоплением клеток водорослей — до 13-15 млн/л [2] — по сравнению с 3-5 млн/л в подготовительных бассейнах.

Фитопланктон естественных рапных водоемов Западного Сиваша и Чокракского озера, как и испарительных бассейнов, практи-

Таблица 4

Интенсивность фотосинтеза в рапе  
испарительных бассейнов Евпаторийского сольпрома

| Бассейн          | Интенсивность фотосинтеза               | Май  | Июнь | Июль | Август | Сентябрь | Среднее |
|------------------|---|------|------|------|--------|----------|---------|
| Подготовительный | мг С/л·сутки <sup>-1</sup>              | 2,73 | 1,64 | 3,73 | 2,68   | -        | 2,48    |
|                  | г С/м <sup>2</sup> ·сутки <sup>-1</sup> | 1,09 | 0,66 | 1,49 | 1,07   | -        | 0,99    |
| Садочный         | мг С/л·сутки <sup>-1</sup>              | 0,72 | 1,15 | 1,36 | 2,16   | 1,16     | 1,33    |
|                  | г С/м <sup>2</sup> ·сутки <sup>-1</sup> | 0,29 | 0,46 | 0,55 | 0,87   | 0,47     | 0,53    |

чески нацело состоял из клеток *D. salina*, которых в Зап. Сиваше в июле-августе было около 5 млн/л, а в Чокракском озере около 2 млн/л [2]. Эти величины, вероятно, занижены, так как от сбора проб до их анализа материал в течение 3-5 дней находился в нефиксированном состоянии при довольно высокой температуре.

Интенсивность фотосинтеза в Зап. Сиваше и Чокракском озере (табл. 5) была высокой в течение всего периода обследования.

В естественных рапных водоемах, как и в испарительных бассейнах, продукция фитопланктона в течение лета характеризовалась лишь небольшими колебаниями.

#### Деструкция органического вещества

Бактериопланктон, разрушающий органическое вещество в гипергалинных водоемах, представлен микроорганизмами различной степени галофилии. Группу слабых галофилов составляют микроорганизмы с оптимальной для их развития концентрацией солей 50-80 г/л. Оптимум солености среднегалофильных бактерий лежит в пределах 120-150 г/л. Строгие галофилы - третья группа - могут интенсивно развиваться при концентрации NaCl в среде 180 г/л и выше. Галофильные микроорганизмы любой группы сохраняют свою жизнеспособность далеко за пределами оптимальных концентраций солей, но обладают при этом значительно меньшей активностью [11]. Изменения солености рапы Сакского и Сасык озер охватывали оптимальные уровни всех 3 групп. Довольно равномерная интенсивность разрушения органического вещества при всех значениях солености рапы заставляет предположить, что бактериопланктон этих озер представлен микроорганизмами всех степеней галофилии. По мере увеличения концентрации солей в рапе деструкцию органического вещества, очевидно, осуществляют бактерии возрастающей степени галофильности.

Данные по интенсивности де-  
струкции в рапе обследованных во-  
доемов приведены ниже (табл. 6).

Деструкция органического ве-  
щества в Сасык озере нарастала в  
течение мая-июня, затем постепенно  
уменьшилась по мере увеличения со-  
лености рапы. Наиболее интенсивно  
деструкция протекала при concentra-  
ции солей около 90 г/л. Колебания  
интенсивности деструкции в большей  
части остальных водоемов не были  
значительными и не обладали какой-  
либо тенденцией.

Очень высокая деструкция -  
2.95 мг  $O_2$ /л·сутки<sup>-1</sup> - была в  
Чокракском озере в июне. В июле  
деструкция уменьшилась, наименьшие  
ее значения были обнаружены в ок-  
тябре. Этот случай закономерного  
снижения интенсивности разрушения  
органического вещества не может  
быть объяснен изменениями общей  
солености, которая колебалась в пре-  
делах 230-250 г/л. Угнетение ак-  
тивности микрофлоры произошло, оче-  
видно, вследствие некоторого сниже-  
ния температуры в октябре и глав-  
ным образом в результате установ-  
ления неблагоприятного для разви-  
тия бактерий соотношения разных  
солей в рапе при выпадении в осад-  
ок  $NaCl$  и обогащения рапы соля-  
ми, содержащимися в ней ранее в  
небольших количествах.

Наличие растворенного кисло-  
рода в придонных слоях рапы обес-  
печивало участие иловых отложений  
в деструкции органического веществ-  
а. Интенсивность этого процесса в  
илах (табл. 7) была подвержена  
значительным колебаниям во всех  
обследованных водоемах. Средние  
величины потребления кислорода ило-  
выми отложениями гипергалинных  
водоемов вызывают несколько боль-  
шую деструкцию в илах соленых озер  
по сравнению с речными.

Т а б л и ц а 5

Продукция фитопланктона (Ф) в Зап. Сиваше и Чокракском озере

| Показатель                        | Зап. Сиваш |      |      |        |         | Чокракское озеро |      |      |         |
|-----------------------------------|------------|------|------|--------|---------|------------------|------|------|---------|
|                                   | Май        | Июнь | Июль | Август | Октябрь | Среднее          | Июнь | Июль | Октябрь |
| Соленость, г/л                    | 200        | 215  | 221  | 222    | 222     | -                | 228  | 259  | 229     |
| Ф, мг $C/l$ ·сутки <sup>-1</sup>  | 0.94       | 1.83 | 1.87 | 1.45   | 1.87    | 1.60             | 4.89 | 5.49 | 5.25    |
| Ф, г $C/m^2$ ·сутки <sup>-1</sup> | 0.94       | 1.83 | 1.87 | 1.45   | 1.87    | 1.60             | 1.96 | 2.20 | 2.10    |



Т а б л и ц а 6

Деструкция органического вещества  
в рапе гипергалинных водоемов, мг  $O_2$ /л·сутки<sup>-1</sup>

| Водоем                   | Май  | Июнь | Июль | Август | Сен-<br>тябрь | Ок-<br>тябрь | Среднее |
|--------------------------|------|------|------|--------|---------------|--------------|---------|
| Сакское озеро            | 0,85 | 1,05 | 0,65 | 0,63   | 0,80          | 0,66         | 0,77    |
| Сасык озеро              | 0,30 | 1,55 | 0,95 | 0,55   | -             | 0,40         | 0,75    |
| Подготовительный бассейн | 1,05 | 1,02 | -    | 1,95   | -             | -            | 1,34    |
| Садочный бассейн         | 0,23 | 1,15 | 0,95 | 1,10   | 0,80          | -            | 0,85    |
| Зап. Сиваш               | 0,75 | 0,45 | 1,50 | 0,35   | -             | 1,25         | 0,86    |
| Чокракское озеро         | -    | 2,95 | 1,45 | -      | -             | 0,30         | 1,57    |

П р и м е ч а н и е. В каждой графе приведены средние из 2 анализов. Прочерк - отсутствие анализа вследствие пересыхания водоема.

Т а б л и ц а 7

Деструкция органического вещества  
в иловых отложениях, мг  $O_2$ /м<sup>2</sup>·сутки<sup>-1</sup>

| Водоем           | Май   | Июнь  | Июль  | Август | Среднее |
|------------------|-------|-------|-------|--------|---------|
| Сакское озеро    | 383,8 | 112,8 | 457,5 | 430,4  | 350,0   |
| Сасык озеро      | 168,4 | 284,0 | 144,0 | 307,2  | 225,9   |
| Зап. Сиваш       | 76,8  | 209,6 | 73,6  | 135,4  | 123,8   |
| Чокракское озеро | -     | 100,3 | 209,9 | -      | 155,1   |

Соотношение минерализации в рапе и иловых отложениях с продуцированием органического вещества за счет фотосинтеза (табл. 8) показывает, что, несмотря на малую высоту столба рапы, большую роль в деструкции органического вещества во всех обследованных водоемах играют бактерии, находящиеся во взвешенном состоянии в рапе. Полная аэробная деструкция в рапе и илах гипергалинных водоемов втрое, а в Чокракском озере в 7 раз меньше продукции органического вещества.

В гипергалинных водоемах с мая по октябрь 1974 г. аэробной деструкции подверглось 15-46% синтезированного фитопланктонном органического вещества за этот период (табл. 9).

Т а б л и ц а 8

Интенсивность фотосинтеза и деструкция  
органического вещества в рапе и иловых отложениях  
гипергалинных водоемов, г С/м<sup>2</sup>·сутки<sup>-1</sup>

| Показатель                         | Сакское<br>озеро | Сасык<br>озеро | Зап. Сиваш | Чокракское<br>озеро |
|------------------------------------|------------------|----------------|------------|---------------------|
| Продукция фитопланктона            | 0.96             | 0.70           | 1.37       | 2.06                |
| Деструкция в рапе                  | 0.14             | 0.23           | 0.33       | 0.26                |
| Деструкция в илах                  | 0.13             | 0.09           | 0.05       | 0.05                |
| Суммарная деструкция<br>(рапа+илы) | 0.27             | 0.32           | 0.38       | 0.31                |

Т а б л и ц а 9

Продуцирование и деструкция органического вещества  
в гипергалинных водоемах Крыма,  
т С за вегетационный период

| Показатель  | Сакское<br>озеро | Сасык<br>озеро | Зап. Сиваш | Чокракское<br>озеро |
|---|------------------|----------------|------------|---------------------|
| Синтезировано органического вещества фитопланктоном (Р) | 276              | 5922           | 143274     | 1236                |
| Подверглось аэробной деструкции (Д)                     | 78               | 2707           | 39740      | 186                 |
| Д/Р, %  | 28               | 46             | 28         | 15                  |

П р и м е ч а н и е. В расчетах по Чокракскому озеру исключены август и сентябрь, так как озеро в этот период пересохло.

Большое превалирование продукции органического вещества над его деструкцией выявлено нами для летних месяцев. Зимой это отношение может уменьшаться или даже быть обратным.

Общее количество бактерий в рапе обследованных водоемов было очень высоким и достигало 70 млн/мл (табл. 10). В соленом Сасык озере увеличение численности бактерий до 35–38 млн/мл в июне–июле против 24–27 млн/мл в мае происходило параллельно повышению интенсивности фотосинтеза, а в Сакском озере сразу после максимума продукции фитопланктона. Но даже при высокой первичной продукции в обоих озерах в августе увеличение концентрации солей в Сасык озере до 170 г/л, а в Сакском до 120 г/л привело к резкому снижению численности бактерий. Общее количество бактерий в рапе подготовительного бассейна было выше, чем в Сасык озере, откуда рапа, постепенно концентрируясь, попадала в бассейны. Поступившая в конечный подготовительный бассейн рапа в мае была в 1,82 раза концентрированнее, чем в озере, в июне в 1,78, в июле в 1,32 раза. Численность бактерий в бассейне в эти месяцы была выше, чем в озере в 1,59, 1,61 и 1,83 раз соответственно. Сравнивая повышение концентрации рапы и численности бактерий, можно прийти к выводу, что увеличение общей численности бактерий в рапе подготовительного бассейна вполне могло быть пассивным в мае и июне, но в июле оно было в большей мере обусловлено размножением микрофлоры. Общее количество бактерий в рапе садочного бассейна было меньше, чем в подготовительном. Произошло это, вероятно, вследствие установления неблагоприятного соотношения солей при осаждении  $\text{NaCl}$  и обогащения рапы солями, содержащимися в ней ранее в небольших количествах. Как показали Мор и Ларсен [12], наличие небольших количеств ионов  $\text{J}^+$  и  $\text{Br}^+$  приводило к лизису клеток галофильной *Halobacterium salinarum* даже при достаточном осмотическом давлении  $\text{NaCl}$ . В естественных рапных водоемах – Зап. Сиваше и Чокракском озере – концентрация солей была такой же, как и в осадочных бассейнах Сольпрома. Численность бактерий в них была относительно невелика и колебалась около 20 млн/мл.

При расчетах биомассы бактериопланктона отдельно учитывали кокки и палочки. Средний объем кокков был равен  $0,11 \text{ мкм}^3$ , доля в биомассе бактериопланктона 25,3%. Средний объем палочковидных клеток равнялся  $0,24 \text{ мкм}^3$ , а в бактериопланктоне они составляли 74,7%. Биомасса бактерий в обследованных водоемах колебалась от 0,4 до 1,7 мг С/л (табл. 10).

Важным показателем активности бактериопланктона служит гетеротрофная (темновая) ассимиляция  $\text{CO}_2$ . В наших водоемах она колебалась в широких пределах – от 1,6 до 134 мкг С/л·сутки<sup>-1</sup> (табл. 11). Повышенные величины темновой ассимиляции совпадали во времени с периодами высокой интенсивности фотосинтеза, но наибольших значений она достигала в летние месяцы в Зап. Сиваше и Чокракском озере. Гетеротрофная ассимиляция  $\text{CO}_2$  в пересчете на 1 млрд бактерий в большинстве обследованных водоемов ко-

Т а б л и ц а 10

Общее количество (N, млн/мл) и биомасса (B, мгг C/n) бактерий в ряде гипергалинных водоемов

|          | Саянск озеро |       | Саянское озеро |       | Подготовительный бассейн |        | Садочный бассейн |        | Зап. Сиваш |       | Чокракское озеро |       |
|----------|--------------|-------|----------------|-------|--------------------------|--------|------------------|--------|------------|-------|------------------|-------|
|          | N            | B     | N              | B     | N                        | B      | N                | B      | N          | B     | N                | B     |
| Май      | 27.1         | 682.9 | 24.2           | 611.8 | 43.2                     | 1092.2 | 23.8             | 601.6  | 16.7       | 422.2 | -                | -     |
| Июнь     | 35.3         | 892.3 | 36.8           | 930.2 | 56.8                     | 1435.8 | 33.7             | 852.0  | 20.0       | 505.6 | 17.7             | 447.5 |
| Июль     | 38.3         | 984.2 | 38.6           | 975.8 | 70.0                     | 1769.6 | 31.4             | 793.8  | 19.6       | 495.2 | 25.8             | 652.2 |
| Август   | 25.2         | 637.1 | 21.2           | 536.0 | -                        | -      | 66.2             | 1673.6 | 16.0       | 404.5 | -                | -     |
| Сентябрь | -            | -     | 18.0           | 455.0 | -                        | -      | 38.6             | 975.8  | -          | -     | -                | -     |
| Октябрь  | 28.5         | 672.5 | 18.6           | 470.2 | -                        | -      | -                | -      | 21.2       | 536.0 | 15.7             | 396.8 |

Т а б л и ц а 11

Темповая ассимиляция  $\text{CO}_2$  ( $\mu$ , мгг C/n-сутки<sup>-1</sup>), темповая ассимиляция  $\text{CO}_2$  на 1 млрд (б) и отношение темповой ассимиляции к биомассе бактериопланктона ( $\mu$ , %)

|          | Саянск озеро |      | Саянское озеро |       | Подготовительный бассейн |     | Садочный бассейн |      | Зап. Сиваш |      | Чокракское озеро |      |
|----------|--------------|------|----------------|-------|--------------------------|-----|------------------|------|------------|------|------------------|------|
|          | а            | б    | а              | б     | а                        | б   | а                | б    | а          | б    | а                | б    |
| Май      | 6.2          | 0.22 | 0.9            | 2.3   | 0.10                     | 0.4 | 3.2              | 0.07 | 0.2        | 22.7 | 1.36             | 5.4  |
| Июнь     | 17.0         | 0.48 | 1.9            | 119.9 | 0.81                     | 3.2 | 14.6             | 0.44 | 1.7        | 90.1 | 4.50             | 17.8 |
| Июль     | 14.8         | 0.39 | 1.5            | 24.0  | 0.65                     | 2.4 | 45.5             | 0.72 | 2.9        | 33.7 | 1.72             | 6.8  |
| Август   | 16.4         | 0.65 | 2.6            | 17.6  | -                        | 3.3 | -                | 0.36 | 1.4        | 57.7 | 3.61             | 14.2 |
| Сентябрь | -            | -    | -              | 16.9  | -                        | 3.6 | -                | 31.8 | 0.82       | 3.2  | -                | -    |
| Октябрь  | 32.4         | 1.14 | 4.5            | 15.2  | -                        | 3.3 | -                | -    | -          | 60.8 | 2.87             | 11.3 |
|          |              |      |                |       |                          |     |                  |      |            |      | 98.2             | 6.25 |
|          |              |      |                |       |                          |     |                  |      |            |      | 24.6             |      |

колебалась от 0,41 до 0,48 мкг С/млрд·сутки<sup>-1</sup>, что значительно ниже аналогичных показателей для бактериопланктона пресных водоемов [5]. Но темновая ассимиляция  $\text{CO}_2$  в Зап. Сиваше и Чокракском озере оказалась равной 2,8 и 6,2 мкг С/млрд·сутки<sup>-1</sup> соответственно. В лабораторных экспериментах с выделенной из рапы Чокракского озера культурой *Halobacterium halobium* на среде с 21% NaCl величина гетеротрофной ассимиляции равнялась 19 мкг С/млрд·сутки<sup>-1</sup>. Сравнимые величины гетеротрофной ассимиляции в пересчете на 1 млрд бактерий были найдены для бактериопланктона Чокракского озера и Зап. Сиваша, тогда как активность микрофлоры в остальных обследованных водоемах была много ниже. Отношение ассимилированной в темноте углекислоты к биомассе бактерий также было наибольшим в Зап. Сиваше и Чокракском озере.

В обследованных гипергалинных водоемах установлено, что время генерации бактерий (табл. 12) колебалось от 54 до 120 ч даже в периоды с высокими величинами темновой ассимиляции в Чокракском озере и Зап. Сиваше. Очевидно, в этих водоемах часть бактериопланктона обладала высокой активностью, но большое количество мертвых клеток могло внести ошибку при расчетах, увеличивая время генерации бактерий. Продукция бактериальной биомассы как в соленых, так и в рапных водоемах колебалась примерно в одном и том же интервале — от 90 до 280 мкг С/л·сутки<sup>-1</sup>. Отношение продукции к биомассе бактерий колебалось в пределах 0,15–0,30 (в западной части Сиваша 0,52). Эти величины указывают на низкую удельную интенсивность бактериальных процессов в гипергалинных водоемах Крыма.

Таким образом, в результате проведенного обследования выявлена высокая (в среднем 1120–5100 мкг С/л·сутки<sup>-1</sup>) продукция фитопланктона в гипергалинных водоемах. Интенсивность фотосинтеза в соленых озерах характеризовалась большими колебаниями в течение периода обследования. Очевидно, изменения солености в столь широком интервале, характерные для Сакского и Сасык озер, приводят к сменам форм фитопланктона в них и периодам адаптации клеток водорослей к возрастающей солености. Постоянно высокий уровень концентрации солей в рапных водоемах обеспечивал развитие в них практически только водорослей *Dunaliella salina*. Продукция фитопланктона в рапных водоемах характеризовалась за вегетационный период относительно малыми изменениями. В целом интенсивность фотосинтеза в рапных водоемах выше, чем в соленых озерах. Высокая средняя величина продукции фитопланктона в Сакском озере обусловлена кратковременным (около 2 недель), но мощным развитием в планктоне нитчатых водорослей. Большие значения продукции фитопланктона в единице объема обусловили довольно высокие величины первичной продукции и под 1 м<sup>2</sup>, несмотря на малые глубины водоемов. Аэробное разрушение органического вещества в гипергалинных водоемах осуществлялось как бактериопланктоном, так и микрофлорой донных отложений. Интен-

Т а б л и ц а 12

Время генерации бактерий ( $g$  - часы),  
 продукция бактериальной биомассы  
 ( $P$  - мкг С/л·сутки<sup>-1</sup>) и  $P/V$  коэффициенты

|      | Сасык озеро |       |       | Сакское озеро |       |       | Подготовительный бассейн |       |       |
|------|-------------|-------|-------|---------------|-------|-------|--------------------------|-------|-------|
|      | $g$         | $P$   | $P/V$ | $g$           | $P$   | $P/V$ | $g$                      | $P$   | $P/V$ |
| Июнь | 54.0        | 274.6 | 0.31  | 76.8          | 201.4 | 0.22  | 83.0                     | 287.7 | 0.20  |
| Июль | 57.6        | 279.7 | 0.29  | 114.2         | 142.1 | 0.15  | -                        | -     | -     |

Т а б л и ц а 12 (продолжение)

|      | Садочный бассейн |       |       | Зап. Сиваш |       |       | Чокракское озеро |       |       |
|------|------------------|-------|-------|------------|-------|-------|------------------|-------|-------|
|      | $g$              | $P$   | $P/V$ | $g$        | $P$   | $P/V$ | $g$              | $P$   | $P/V$ |
| Июнь | 120.7            | 117.4 | 0.14  | 32.0       | 262.8 | 0.52  | 85.0             | 87.6  | 0.20  |
| Июль | 84.7             | 155.9 | 0.20  | 53.4       | 154.3 | 0.31  | 102.5            | 105.7 | 0.16  |

сивность распада органического вещества была намного ниже, чем продукция фитопланктона, что свидетельствует о том, что поступление аллохтонного органического вещества в них невелико. Хотя наши наблюдения относились лишь к летнему периоду, можно полагать, что мощные, иногда многометровой толщины донные отложения образовались именно благодаря столь большому превалированию продукции органического вещества над его деструкцией.

В обследованных гипергалинных водоемах обнаружены большие величины (до 70 млн/мл) общей численности бактерий. В течение мая-июня в подготовительных бассейнах (очевидно, и в соленых озерах) было вполне возможно пассивное накопление бактериальных клеток при концентрации рапы.

Интенсивность микробиологических процессов в гипергалинных водоемах оказалась низкой. Несколько большей активностью по сравнению с другими обследованными водоемами обладал бактериопланктон Чокракского озера и Зап. Сиваша.

1. В и н б е р г Г.Г. Некоторые распространенные методы расчета бактериальной продукции. - Гидробиол. журн., 1971, т.7, № 4, с. 86-96.
2. Г о р я ч е в а Н.В. *Dunaliella salina* Teod. в рапных водоемах Крыма. - Информ. бюл. „Бюл. внутр. вод“, 1977, № 35, с. 18-20.
3. Д о б р ы н и н Э.Г. Микробиологическая характеристика Сиваша и некоторых соляных промыслов Крыма. - Информ. бюл. „Бюл. внутр. вод“, 1974, № 22, с. 4-7.
4. К у з н е ц о в С.И., Р о м а н е н к о В.И. Микрофлора Сиваша и испарительных бассейнов соляных промыслов. - Микробиология, 1968, т. 37, № 6, с. 1104-1108.
5. Л а п т е в а Н.А., М о н а к о в а С.В. Микробиологическая характеристика озер Ярославской области. - Микробиология, 1976, т. 45, № 4, с. 717-723.
6. Р о м а н е н к о В.И., Д о б р ы н и н Э.Г. Определение удельного веса сухих бактериальных клеток. - Информ. бюл. „Бюл. внутр. вод“, 1972, № 16, с. 6-8.
7. Р о м а н е н к о В.И., К у з н е ц о в С.И. Экология микроорганизмов пресных водоемов, Л., 1974. 196 с.
8. Р у б е н ч и к Л.И. Микроорганизмы и микробиальные процессы в соляных водоемах УССР. Киев, 1948. 108 с.
9. B r o s k T.D. *Dunaliella salina* Teod. in Great Salt Lake. Ecology and salinity. - J. Gen. Microbiol., 1975, vol. 89, p. 285-292.
10. E l a z a r i - V o l c a n i. Studies on the Microflora of the Dead Sea. Thesis. Hebrew. Univ. Jerusalem, 1940. 59 p.
11. L a r s e n H. Halophilism in „The Bacteria“. New York-London, 1962, vol. 4. 352 p.
12. M o h r V., L a r s e n H. On the Structural transformations and Lysis of *Halobacterium salinarum* in Hypotonic and Isotonic Solutions. - J. Gen. Microbiol., 1963, vol. 31, p. 267-280.
13. S t e p h e n s D.W., G i l l e s p i e D.M. Phytoplankton production in the Great Salt Lake, Utah and a laboratory study of algal response to enrichment. - Limnol. a. Oceanogr., 1976, vol. 21, N 1, p. 74-87.
14. W i l l i a m s W.D. The uniqueness of salt lake ecosystems. Prod. Probl. Freshwaters Proc. IBP-UNESCO Symp. Kazimerz Dolny 1970. Warszawa-Krakow, 1972, p. 349-361.

## АВТОХТОННАЯ МИКРОФЛОРА ПРЕСНЫХ ВОДОЕМОВ

Применение прямых микроскопических методов для подсчета бактерий в водной среде, а также для изучения микробного перифитона позволило выявить большую численность и разнообразие форм микроорганизмов в водоемах. Но систематика и физиология большинства из них остались не изученными. Причиной этого является то, что подавляющее большинство бактерий не растет на лабораторных питательных средах. Такую микрофлору принято называть автохтонной, т.е. истинно водной. Это понятие было введено впервые С.Н. Виноградским [2] применительно к почвенной микрофлоре. По его определению, автохтонная микрофлора постоянно присутствует в почве и ведет процессы разрушения трудноусвояемого органического вещества – почвенного гумуса. Те микроорганизмы, которые попадают в почву вместе с разлагающимися органическими веществами, С.Н. Виноградский назвал зимогенными. Бактерии, относящиеся к зимогенной микрофлоре, очень бурно развиваются и разлагают органические вещества, с которыми они поступили в почву. Как только эти вещества исчерпаны, бактерии переходят в состояние покоя.

В последующие годы автохтонной микрофлоре приписывались самые различные свойства. Основное различие между зимогенной и автохтонной микрофлорой сводилось к тому, что первая представлена обычными формами и составляет меньшую часть почвенных микроорганизмов. Автохтонная же микрофлора является в почве доминирующей и состоит из новых и редких видов.

Исследуя водную микрофлору, А.С. Разумов [13] пришел к выводу, что микробный планктон в водоемах состоит из автохтонных и аллохтонных организмов. Аллохтонная микрофлора попадает в водоем извне с водосборной площади: из почвы, воздуха и с растительными остатками и т.п. Эта микрофлора наименее специфична и составляет лишь небольшую часть от общего количества микробного планктона. Так как большая ее часть не приспособлена к экологическим условиям водоема, то она обречена на отмирание или во всяком случае не может длительно развиваться в таких условиях. Основное же население в водоемах представлено автохтонными микроорганизмами, к которым принадлежат автотрофные и гетеротрофные бактерии. К гетеротрофным бактериям относятся сапрофитные и миксотрофные формы. Наиболее полное представление



исследователями имеют в группе сапрофитных бактерий, так как они хорошо выявляются на обычных питательных средах (МПА). Но эти микроорганизмы составляют лишь небольшую часть от числа бактерий, учитываемых под микроскопом. Изучая причины, ограничивающие эти различия, А.С. Разумов [13] пришел к выводу, что подавляющее большинство автохтонных микроорганизмов составляют бактерии, способные использовать растворенные органические вещества в минимальных концентрациях. Некоторые из них удалось охарактеризовать под световым микроскопом на основании только морфологических признаков. Оказалось, что в определенных условиях численность редких форм превышает число сапрофитных бактерий. Но непосредственное микроскопическое изучение не дает возможности идентифицировать их до вида и даже до рода. Именно эта многочисленная группа микроорганизмов и имеет большое значение в минерализации органического вещества в водоемах, но систематика и физиология их изучены недостаточно из-за отсутствия методов культивирования массовых микроорганизмов.

Таким образом, вопрос о качественном составе основного микробного населения водоемов после работ А.С. Разумова встал очень остро.

Но, несмотря на такие казалось бы убедительные аргументы, трудно разграничить аллохтонные микроорганизмы от автохтонных. До настоящего времени не было выделено ни одного организма, который был бы строго почвенным или водным. Да, вероятно, такие организмы и невозможно будет выделить. Поэтому в литературе идет дискуссия о том, какие же микроорганизмы можно отнести к автохтонной микрофлоре. Так, Г.А. Заварзин считает [6], что значительную часть автохтонной микрофлоры представляют микроорганизмы, относящиеся к „микрофлоре рассеяния“. Основное свойство ее – способность бактерий улавливать органические вещества из рассеянного состояния. К таким веществам он относит продукты анаэробного распада, которые передаются к вторичным анаэробам – сульфатвосстанавливающим и метанобразующим бактериям, а также и к аэробным организмам. Помимо этого микрофлора рассеяния собирает вещества из аэробной зоны, которые образуются в результате гидролиза сложных полимеров внеклеточными гидролазами других бактерий. К таким микроорганизмам принадлежат некоторые формы нитчатых бактерий, спираиллы, почкующиеся цистостекатные формы и т.п.

Таким образом, Г.А. Заварзин делает вывод о том, что автохтонная микрофлора представляет собой обычную физиологическую группу бактерий, отличительное свойство которой – способность улавливать органический субстрат в низких концентрациях. Однако эта формулировка характеризует лишь определенную часть бактерий, но никак не может заменить понятия автохтонной микрофлоры. Автохтонный микробный планктон, который характеризовал А.С. Разумов, наиболее полно охватывает все существующие микроорганизмы в водоеме, которые играют основную роль в процессах круго-

порота не только углерода, но и азота, серы, железа и т.п. Интенсивность развития той или иной группы автохтонных микроорганизмов определяется физико-химическими факторами. Например, в гипolimнионе меромиктических и димиктических водоемов в период стагнации развиваются в массовых количествах фототрофные и хемотрофные организмы, численность которых может значительно превышать гетеротрофные микроорганизмы.

Основные же население водоемов относится к олигокарбофильным гетеротрофным бактериям, которые используют готовое органическое вещество, образовавшееся в процессе фотосинтеза фитопланктона или поступившее в водоем извне с водосборной площади. Поэтому в водоемах идут процессы минерализации как растворенного органического вещества, так и остатков макрофитов и водорослей. При этом микроорганизмы, использующие сложные полимеры органических веществ, активизируются в период отмирания водорослей и растений.

Постоянно же в значительных количествах в водоемах присутствуют бактерии, использующие растворенные органические вещества. Они живут и активно размножаются даже при незначительном его содержании в водоемах, порядка 1-10 мг С/л.

Из всего изложенного очевидно, что автохтонная микрофлора многочисленна по своим морфологическим и биохимическим свойствам. К ней следует отнести те микроорганизмы, которые постоянно присутствуют в водоемах в значительных количествах или по крайней мере достигают массового развития в периоды, благоприятные для их жизнедеятельности.

Результаты электронномикроскопического исследования показали, что автохтонная микрофлора может быть представлена как редкими формами, так и банальными. Многие из необычных форм, такие как почкующиеся, простекающие, стебельковые и т.д., выделены в чистые культуры, исследованы их биохимические свойства. Те бактерии, которые не культивируются на искусственных питательных средах, идентифицируются по одним морфологическим признакам. Но подавляющее большинство микроорганизмов в водоеме представлено палочковидными и кокковидными формами, систематика и физиология которых недостаточно изучена. Причина этого - крайнее однообразие морфологии их клеток и отсутствие роста на питательных средах, применяемых обычно для изолирования бактерий в чистые культуры.

В связи с этим одна из основных задач водной микробиологии состоит в выяснении того, что представляет собой та основная часть автохтонной микрофлоры, которая дает такой большой разрыв между общей численностью бактерий, учитываемой при непосредственном микрофотографировании на мембранных фильтрах, и тем небольшим количеством, которое вырастает на искусственных питательных средах. Необходимо изучить их систематику и экологические особенности распространения в водоемах. Выяснению этих вопросов и посвящена данная работа.

Вопрос о качественном составе микробного планктона не может иметь одного общего решения, поскольку различны водоемы, различны в них и микробный планктон. Поэтому к исследованию водной микрофлоры мы подошли с экологических позиций. Прежде всего нам казалось, что для выделения микроорганизмов необходимо в качестве питательной среды употребить воду того же водоема, из которого выделяем организмы. Эта среда, по мнению В.И. Романенко [14], ближе всего воспроизводит условия, в которых обитают водные микроорганизмы.

Очень важным моментом при исследовании бактерий является и то, что изучать следует ту часть автохтонной микрофлоры, которая составляет подавляющее большинство в водоемах и которой принадлежит основная роль в трансформации органического вещества. Для этого необходимо было разработать новые принципы выделения бактерий, так как применяемые классические методы мало пригодны для исследования доминирующих гетеротрофных бактерий. В связи с этим В.И. Романенко [14, 15] предложил использовать для подсчета и изолирования доминирующих микроорганизмов способ предельных разведений, где в качестве питательной среды применяется стерильная природная вода исследуемых водоемов. Метод заключается в следующем. Производится посев естественной воды с десятикратным разведением в пробирки со стерильной природной водой. После определенного периода микроорганизмы, рост которых был обнаружен в самом крайнем разведении, выделяли в чистую культуру путем посева на агаризованные среды. Необходимо иметь в виду, что не все бактерии были способны развиваться, даже если для посева применялась среда с низким содержанием органического вещества естественного происхождения. Однако в определенные периоды года или в специфических экологических нишах число таких микроорганизмов могло достигать более половины от общей численности бактерий. Большинство из них имеет специфическую морфологию клеток. Поэтому для изучения тех организмов, которые хорошо идентифицируются по одним только морфологическим признакам, наиболее перспективно применять электронный микроскоп.

Только при сопоставлении всей совокупности свойств выделенных микроорганизмов с физико-химическими условиями окружающей среды их обитания можно сделать более полное представление о роли бактерий в круговороте органического вещества в пресных водоемах.

Все озера по характеру микрофлоры можно подразделить на 2 основные группы. Это озера, где при наличии значительного содержания сульфатов идут процессы их редукции с образованием сероводорода, и безсульфатные. В первой группе озер широко распространены микроорганизмы, участвующие в круговороте серы. Численность автотрофных и фотоавтотрофных бактерий, как показали В.М. Горленко и др. [3], достигает нескольких миллионов в 1 мл воды, а их видовой состав весьма разнообразен.

В качестве объектов наших исследований были выбраны озера, которые отличались друг от друга по степени трофии, наличию гуминовых веществ, температурному и кислородному режимам и были расположены в разных географических зонах. Но все они не содержали значительного количества растворенных сульфатов. Бактерии круговорота серы для них были мало характерны, и на изучении этой микрофлоры мы не останавливаемся умышленно.

Евтрофные озера находились на территории Ярославской обл., здесь же расположены почти все водоемы мезотрофного типа, за исключением оз. Пункус-Ярви (Красное) на Карельском перешейке. Озера олиготрофного типа преобладали в Латвийской ССР, дистрофного — в основном в Карельской АССР.

Обследование этих озер производили во время летних экспедиций в июле-августе. Подробные их характеристики (гидрологическая, гидрохимическая, микробиологическая) даны в предыдущих работах [11, 12]. Помимо этого были проведены исследования видового состава основной массы гетеротрофной микрофлоры в Рыбинском водохранилище [9, 17], которое относится к мезотрофному типу.

Исследования микрофлоры этого водоема мы проводили в течение годового цикла 1973 г. на 5 стандартных станциях, которые хорошо характеризуют открытую часть водохранилища. Нами была показана приуроченность отдельных видов бактерий к определенным участкам водохранилища [10].

Пробы воды для анализа бактерий отбирали стерильно. В водоемах с полной гомотермией отбор их производили только с поверхностного горизонта (с глубины 0.5 м), а в стратифицированных еще из термоклина и гипolimниона. Для выделения бактерий использовали в качестве питательной среды природную воду исследуемого водоема. Для удаления консументов воду предварительно отфильтровывали через мембранный фильтр № 2 и разливали по 9 мл в пробирки. Профильтрованную воду стерилизовали в аппарате Коха в течение 2 дней по 20 мин. Поскольку вода при стерилизации подщелачивается, то реакцию среды доводили до нейтральной путем помещения пробирок с водой в герметический шкаф в атмосферу углекислоты. В первую пробирку со средой вносили 1 мл свежесобранной воды, далее велись разведения десятикратно после перенесения 1 мл среды из одной пробирки в другую до 8-го разведения. После 7 дней инкубирования посевов при температуре воздуха (20-25°) из всех разведений делали рассев на разведенный в 10 раз рыбо-пептонный агар (РПА:10) и на более бедную среду — голодный агар, приготовленный на природной воде с добавлением 50 мг/л дрожжевого экстракта.

Поскольку на обеих средах росло одинаковое количество колоний, но на бедной агаризованной среде они были едва заметны и давали слабый рост после пересева на косячки с этой же средой, то мы для выделения бактерий, размножавшихся на стерильной природной воде, использовали посев в чашки Петри на разведенный агар

(РПА:10). При этом отсев на косяки производили с тех чашек, в которых была предельная граница развития бактерий. Таким образом, мы считали, что были выделены в основном те виды бактерий, которые составляют подавляющее большинство в водоемах.

После того как культуры выросли на косяках, их рассевали на органические и минеральные среды (бедные и обогащенные) с целью получения чистых культур бактерий. Чистоту культуры контролировали также под микроскопом. Убедившись, что культуры чистые, мы изучили их морфологические и культурально-физиологические признаки по методам, описанным Скерманом [32]. Были изучены форма клеток, их расположение, окраска по Граму, подвижность, наличие жгутиков, спор, капсул. Помимо этого у бактерий рода *Arthrobacter* исследовали цикл развития на МПА и МПА:10 на минеральной среде Оувенса [29].

Для выделения бактерий из водоемов мы использовали в качестве среды воду с более низким содержанием органического вещества по сравнению с природной водой. Такая среда была получена путем облучения естественной воды ультрафиолетом – по В.И. Романенко и Н.А. Лаптевой [16]. Содержание органического вещества в облученной воде составило 0,5 мг С/л. Такую среду также разводили в пробирки, стерилизовали и посев пробами воды из водоемов производили по методу титров. Выделяли бактерии в чистую культуру по тому же принципу, что и на природной воде. Идентификацию чистых культур бактерий производили по определителям Берджи [22], Н.А. Красильникова [7] и по Пойнджестер [31].

Видовой состав автохтонных микроорганизмов и их распределение в водоемах определяются рядом факторов. Это прежде всего наличие усвояемого органического вещества и биогенных элементов. Из физико-химических факторов определенный отпечаток на характер микрофлоры накладывают температурный и кислородный режимы в водоеме, а также присутствие в нем закисного железа и марганца. Рассмотрим влияние этих факторов на развитие и распространение гетеротрофных бактерий в различных водоемах.

**Олиготрофные озера.** Группа исследованных озер в основном имеет хорошо выраженный температурный скачок, и растворенный кислород в них распространяется до дна. Содержание усвояемого органического вещества, судя по величине перманганатной окисляемости, колебалось в пределах 2 мг С/л, продукция фитопланктона составляла меньше 0,1 мг С/л·сутки<sup>-1</sup>.

Видовой состав бактерий свидетельствует, что большинство из них относится к сем. *Sorynobacteriaceae* (табл. 1). Численность этих бактерий в олиготрофных озерах достигала 10 тыс. в 1 мл воды. Зона же локализации находилась в поверхностном слое эпилимниона, а также в термоклине и гипolimнионе. В слое температурного скачка были обнаружены бактерии, принадлежащие к роду *Brevibacterium*. Их количество колебалось в пределах от 10 до 100 тыс. в 1 мл воды. Бактерии из сем. *Micrococcaceae* преобладали в поверхностном горизонте эпилимниона. Одним видом



Рис. 1.  
(Подпись см. на обороте).



Рис. 2. Морфологическая характеристика бактерий, неспособных к росту на питательных средах.

а — нить, состоящая из отдельных палочковидных клеток и окруженная мощной капсулой, б — нитчатая ожелезненная форма, в — микоплазменные организмы рода *Siderococcus*, паразитирующие на клетках других бактерий, г — бактерии, наполненные газовыми вакуолями.

←

Рис. 1. Морфологическая характеристика бактерий, неспособных к росту на питательных средах.

а — микоплазменные организмы сферической формы, расположенные на бактериальных клетках, б — микоплазменные нитчатые формы, в — нитчатые формы, г, д — бактерии рода *Planctotus*, е — спираллюподобные формы бактерий со стеблевыми выростами, ж — нитчатые микоплазмы.

Т а б л и ц а 1

## Видовой состав бактерий в олиготрофных озерах

| Вид бактерий                        | Численность, тыс./мл | Озеро    | Экологическая ниша развития бактерий |
|-------------------------------------|----------------------|----------|--------------------------------------|
| <i>Corynebacterium nephridii</i>    | 10                   | Резнас   | Поверхностный слой                   |
| <i>Coryneb. michiganense</i>        | 10                   | Дридзас  | Термоклин                            |
| <i>Coryneb. vesiculare</i>          | 10                   | Бригенес | Гиполимнион                          |
| <i>Arthrobacter simplex</i> , 62    | 10                   | Дридзас  | Термоклин                            |
| <i>Arthrob. pascens</i> , 61        | 10                   | "        | "                                    |
| <i>Arthrob. pascens</i> , 81        | 10                   | Бригенес | Гиполимнион                          |
| <i>Arthrob. pascens</i> , 80        | 10                   | "        | "                                    |
| <i>Arthrob. simplex</i> , 82        | 10                   | "        | "                                    |
| <i>Pseudomonas cohaerens</i>        | 10                   | Дридзас  | Термоклин                            |
| <i>Brevibacterium insectiphilum</i> | 10                   | "        | "                                    |
| <i>Brev. minutiferula</i>           | 100                  | Бригенес | "                                    |
| <i>Achromobacter</i> sp.            | 1.0                  | Дридзас  | Гиполимнион                          |
| <i>Sarcina flava</i>                | 10                   | "        | Поверхностный слой                   |
| <i>Micrococcus aurantiacus</i>      | 10                   | Бригенес | То же                                |

П р и м е ч а н и е. Здесь и далее за поверхностный слой принята глубина 0,5 м.

представлены микроорганизмы из родов *Pseudomonas* и *Achromobacter*. Они были выделены из термоклина и гиполимниона оз. Дридзас (Латвия).

Необходимо отметить, что некоторые микроорганизмы, развивающиеся в массовых количествах в этих озерах, не росли ни на стерильной природной воде, ни на обедненной натуральной. Это в основном микоплазмоподобные бактериальные клетки сферической и нитчатой формы (рис. 1, а, б), а также нитчатые бактерии (рис. 1, в).

М е з о т р о ф н ы е в о д р е м ы. Для водоемов этого типа характерно полное перемешивание всей массы, поэтому кислород в первую половину лета присутствовал в них до дна. Перманганатная окисляемость в пересчете на углерод колебалась в



пределах 4 мг С/л, лишь в озерах с признаками олиготрофии ее величины были равны 1 мг С/л. Величины первичной продукции органического вещества за счет фотосинтеза фитопланктона варьировали в пределах 0,3-1,0 мг С/л-сутки<sup>-1</sup>.

Некоторые озера относятся к переходному типу трофии. Так, оз. Рюминское с признаками олиготрофного, оз. Чашинское ближе к эвтрофному типу. В воде мезотрофного оз. Красное в значительных количествах присутствуют закисные соединения железа и марганца [18].

Видовой состав микроорганизмов в водоемах мезотрофного типа был более разнообразен, нежели в олиготрофных (табл. 2). Здесь доминировали бактерии из родов *Pseudomonas* и *Caulobacter*. Бактерии этих родов оказались наиболее распространенными в Рыбинском водохранилище. Численность *Pseudomonas*, которые были выделены на природной воде, была равна 10-1000 тыс. в 1 мл воды. Число тех же бактерий, которые были выделены на среде с минимальным содержанием органического вещества (0,5 С мг/л), составило лишь 1,0 тыс./мл. Виды бактерий рода *Caulobacter* преобладали в центральной части Рыбинского водохранилища. В летние сезоны на глубине 0,5 м их численность достигала 100 тыс./мл. Это свидетельствует о их большой активности и участии в круговороте органического вещества в водохранилище. С.С. Беляев [1], изучая распространение бактерий рода *Caulobacter* в водохранилищах Волго-Дона, отмечал, что численность их может достигать 10 тыс. в 1 мл воды лишь в поверхностной пленке, а в водной толще их содержалось чаще всего от 10 до 1000 кл./мл.

В мезотрофных водоемах значительная часть микроорганизмов представлена видами сем. *Corynebacteriaceae*, родов *Corynebacterium* и *Arthrobacter*. Их содержание может колебаться в пределах от 10 до 1000 тыс. в 1 мл воды. Эти бактерии, как и *Pseudomonas*, составляют подавляющее большинство в водоемах.

В воде Рыбинского водохранилища и оз. Красное присутствуют бактерии из рода *Flavobacterium*, которые представлены 6 видами. Микобактерии в основном встречаются в Рыбинском водохранилище.

В единичных случаях в водоемах мезотрофного типа обнаружены бактерии, относящиеся к родам *Micrococcus*, *Alcaligenes*, *Brevibacterium*, *Achromobacter*.

Помимо указанных организмов здесь развивались в массовых количествах почкующиеся бактерии рода *Planctomyces*, которые не культивировались в искусственных условиях (рис. 1, г, д). Выявлены и микроорганизмы, которые развивались в 4-5-м разведении при непосредственном посеве пробы на стерильной природной воде, но после вторичного пересева на эту же среду и на агаризованные среды они не развивались. Это в основном спириллоподобные бактерии со стеблевыми выростами (рис. 1, е) и микоплазмы (рис. 1, ж).

Таблица 2

## Цидовой состав бактерий в мезотрофных водоемах

| Виды бактерий                          | Численность, тыс./мл | Водоем                  |
|--|----------------------|-------------------------|
| <i>Pseudomonas taetrolens</i>          | 10                   | Рыбинское водохранилище |
| <i>Ps. fluorescens</i>                 | 1000                 |                         |
| <i>Ps. pseudomallei</i>                | 100                  |                         |
| <i>Ps. mira</i>                        | 10                   |                         |
| <i>Ps. species</i>                     | 10                   |                         |
| <i>Ps. oleovorans</i>                  | 10                   |                         |
| <i>Ps. cruciviae</i> *                 | 0.1                  |                         |
| <i>Ps. ambigua</i> *                   | 0.1                  |                         |
| <i>Ps. fairmontensis</i> *             | 1.0                  |                         |
| <i>Ps. reptilivora</i> *               | 1.0                  |                         |
| <i>Ps. cohaerens</i>                   | 1.0                  | Оз. Красное             |
| <i>Ps. translucida</i> *               | 1.0                  | То же                   |
| <i>Ps. putrefaciens</i> *              | 1.0                  | Оз. Сомино              |
| <i>Ps. erithra</i>                     | 10                   | Оз. Рюмникское          |
| <i>Corynebacterium rathayi</i>         | 100                  | Рыбинское водохранилище |
| <i>Coryneb. pleiomorvis</i> sp. n.     | 100                  | То же                   |
| <i>Coryneb. humiferum</i>              | 1.0                  | Оз. Рюмникское          |
| <i>Coryneb. paurometabolum</i>         | 100                  | Оз. Сомино              |
| <i>Coryneb. bovis</i>                  | 1000                 | Оз. Чашническое         |
| <i>Arthrobacter simplex</i>            | 10                   | Оз. Плещеево            |
| <i>Arthrob. simplex</i> *              | 10                   | То же                   |
| <i>Arthrob. species</i> *              | 1.0                  | Рыбинское водохранилище |
| <i>Caulobacter bacteroides creteus</i> | 100                  | То же                   |
| <i>Caulob. henricii aurantiacus</i>    | 100                  | Рыбинское водохранилище |
| <i>Caulob. bacteroides</i>             | 100                  | То же                   |

Т а б л и ц а 2 (продолжение)

| Виды бактерий                        | Численность, тыс./мл | Водоем                  |
|--------------------------------------|----------------------|-------------------------|
| <i>Caulob. tusiformis</i>            | 1.0                  | Рыбинское водохранилище |
| <i>Caulob. subvibrioides albus</i>   | 0.1                  | Оз. Чашинское           |
| <i>Flavobacterium harrisonii</i>     | 10                   | Рыбинское водохранилище |
| <i>Flavob. rhenanum</i>              | 1.0                  | То же                   |
| <i>Flavob. breve</i>                 | 10                   | " "                     |
| <i>Flavob. solare</i>                | 10                   | " "                     |
| <i>Flavob. peregrinum</i>            | 10                   | Оз. Красное             |
| <i>Flavob. lutescens</i>             | 10                   | То же                   |
| <i>Mycobacterium phlei</i>           | 10                   | Рыбинское водохранилище |
| <i>Mycob. oligonitrophilum</i>       | 1.0                  | То же                   |
| <i>Mycob. licheniforme</i>           | 10                   | " "                     |
| <i>Mycob. hyalinum</i>               | 10                   | Оз. Плещеево            |
| <i>Achromobacter butyri</i>          | 10                   |                         |
| <i>Alcaligenes faecalis</i>          | 10                   |                         |
| <i>Micrococcus roseus</i>            | 1.0                  | Рыбинское водохранилище |
| <i>Micr. candidus</i>                | 1.0                  |                         |
| <i>Brevibacterium tequimenticola</i> | 1.0                  |                         |

**П р и м е ч а н и е.** Здесь и далее звездочкой отмечены бактерии, выделенные на среде с содержанием органического вещества 0,5 мг С/л.

**Е в т р о ф н ы е о з е р а.** Нами были обследованы озера Неро и Савельевское, которые отличаются друг от друга по содержанию органического вещества. В оз. Неро его концентрация составила 4 мг С/л, в Савельевском 9 мг С/л. Величины продукции фитопланктона соответственно были равны 0,24 и 1,0 мг С/л·сутки<sup>-1</sup>. В оз. Неро большая площадь занята макрофитами. В оз. Савельевское поступают стоки с животноводческой фермы, а также его частично питает ручей болотного происхождения. Поэтому вода в нем с повышенной цветностью (67°) по хромово-

Т а б л и ц а 3

## Видовой состав бактерий в евтрофных озерах

| Виды бактерий                     | Численность,<br>тыс./мл | Озера        |
|-----------------------------------|-------------------------|--------------|
| <i>Arthrobacter citreus</i>       | 10                      | Неро         |
| <i>Corynebacterium hoagii</i>     | 10                      |              |
| <i>Pseudomonas ambigua</i>        | 0.1                     |              |
| <i>Ps. erythra</i>                | 10                      | Савельевское |
| <i>Flavobacterium arborescens</i> | 10                      |              |
| <i>Arthrobacter species</i> , 20  | 1.0                     |              |

кобальтовой шкале. Вода оз. Неро наиболее минерализована, чем в Савельевском.

Такое различие в экологических условиях, вероятно, определяет видовой состав микрофлоры (табл. 3). Так, в оз. Неро основная масса бактерий относится к сем. *Corynebacteriaceae*, их численность составила 10 тыс. в 1 мл воды.

В таких же количествах в оз. Савельевском присутствовали микроорганизмы из родов *Flavobacterium* и *Pseudomonas*. Результаты исследований микрофлоры обрастания электрохимическими сеточек, помещенных в оз. Савельевское, показали, что здесь в громадных количествах обитают нитчатые бактерии, состоящие из отдельных палочковидных клеток и окруженные мощной капсулой, в слизи которой находятся другие более мелкие бактериальные клетки (рис. 2, а). Но в чистую культуру их выделить не удалось из-за отсутствия роста в лабораторных условиях. Подобные организмы не были обнаружены в оз. Неро.

Весьма примечателен тот факт, что бактерии, выделенные на среде с минимальным содержанием органического вещества, принадлежат к родам *Pseudomonas* и *Arthrobacter*. Как уже было показано, на такой среде они выделялись и из мезотрофных водоемов.

**Дистрофные озера.** В зависимости от степени трофики и поступления гуминовых веществ из окружающих болот дистрофные озера делятся на хтониомезотрофные, хтониоевтрофные и хтониоолиготрофные. Первичная продукция в них невелика: в хтониоолиготрофных и хтониомезотрофных озерах соответственно 0.02 и 0.2, в хтониоевтрофных 0.6 мг С/л·сутки<sup>-1</sup>. В период стагнации в озерах четко выражены 3 зоны – эпиплинион, термоклин и гипоплинион. Эти озера находятся в Карелии, их особенностью является то, что в период стагнации кислород в гипоплинионе отсутствует,

а из донных отложений поступает значительное количество закисных соединений железа или марганца. Это накладывает отпечаток и на качественный состав микрофлоры, обитающей в водоемах. В массовых количествах здесь развиваются железобактерии или фототрофные серные бактерии. Железобактерии были подробно изучены Г.А. Дубининой [4]. Основная их часть представлена видами из родов *Ochrobium*, *Planctomyces*, *Arthrobacter* и микоплазменными организмами из рода *Siderococcus*. Некоторые из них не растут в лабораторных условиях, следовательно их невозможно выделить в чистую культуру. Но под электронным микроскопом эти бактерии можно характеризовать по морфологическим признакам. Они представляют собой различные нитчатые формы, большинство из которых ожелезненные (рис. 2, б) микоплазменные организмы рода *Siderococcus*, паразитирующие на клетках других бактерий (рис. 2, в). Помимо этого в гипolimнионе развивалось большое количество микроорганизмов с газовыми вакуолями (рис. 2, г). По данным Г.А. Дубининой [4], их число составило 2/3 от общего количества бактерий. Но как известно, они также не культивируются в лабораторных условиях [34]. По этим причинам мы определяли и выделяли те гетеротрофные микроорганизмы, которые используют растворенные органические вещества и способны к росту на агаризованных средах без внесения каких-либо дополнительных факторов роста.

Необходимо отметить, что было исследовано еще одно дистрофное озеро, существенно отличающееся от вышеописанных. Оз. Медведевское расположено на Карельском перешейке. Вода этого озера характеризуется низкой цветностью и кислой реакцией ( $pH = 4.0$ ) и перемешивается до дна.

Исследование микрофлоры дистрофных озер показало, что видовой состав ее весьма разнообразен (табл. 4). Здесь присутствуют организмы тех же родов, которые встречались в водоемах других типов, — *Arthrobacter* и *Pseudomonas*. При этом они выделены в основном на обедненной природной воде. Бактерии рода *Arthrobacter* преобладают чаще всего в поверхностном слое эпилимниона, *Pseudomonas* распределены по всем экологическим нишам. Многочисленную группу в озерах представляют бактерии рода *Brevibacterium*, их численность равна 10 тыс./мл. Локализуются они главным образом в придонных слоях; до этого были обнаружены в слое термоклина олиготрофных озер.

Из придонных слоев гипolimниона на среде с 0,5 мг С/л выделены бактерии рода *Acinetobacter*. Долгое время они входили в род *Moraxella* и известны были только патогенные их виды. Лишь Бауман [19, 20] показал, что *Acinetobacter* обитают как в воде, так и в иловых отложениях. То, что они распространены в илах, отметили Белл и Журкович [21]. Нами эти организмы были обнаружены только в озерах с подтоком болотных вод. Из таких водоемов нам удалось выделить на обедненной среде и простейшие формы бактерий, принадлежащие к роду *Asticcacaulis*. Их

число составило 1000 кл. в 1 мл воды. Экология и видовой состав этих бактерий практически не изучены. Известны лишь 2 вида - *Asticcacaulis excentricus* [31] и *A. biprosthecum* [30]. Это палочковидные бактерии, имеющие простеки, которые расположены или перпендикулярно оси клетки, или выходят не из главной ее оси, а асимметрично. Простеки в отличие от стебельков выполняют не прикрепительную функцию, а обеспечивают питание клетки в средах с незначительным содержанием органического вещества.

Выделенная нами культура рода *Asticcacaulis* по характеру расположения простек относится к *A. biprosthecum*, но отличается от типового вида [22] наличием пигмента, способностью потреблять в качестве источника углерода углеводы, некоторые спирты. Поэтому мы выделили его в самостоятельный новый вид - *A. fulvus* n.sp. Более подробные описания этого вида будут опубликованы позднее.

Из термоклина хтониоолиготрофной Раяламбы была выделена на среде с содержанием органического вещества 0,5 мг С/л культура бактерий рода *Caulobacter*. По морфологии клеток и расположению стебелька она близка к *C. bacterioides*, но отличается от типового вида некоторыми культурально-физиологическими признаками. Это позволило нам выделить ее в новый вид - *C. humosus*. Другой вид *Caulobacter* был выделен на природной стерильной воде из дистрофного оз. Медвежьего. По форме клеток он также стоит ближе к *C. bacterioides*, но по многочисленным морфолого-культуральным и некоторым физиологическим свойствам сильно отличается от этого вида. По интенсивному выделению слизи мы дали новой культуре видовое название *C. mucigenus*. Описание новых видов *Caulobacter* также будет сообщено в отдельных статьях. Численность новых видов *Caulobacter* составила 1,0 тыс. в 1 мл воды.

Необходимо отметить, что бактерии родов *Corynebacterium* и *Flavobacterium* в дистрофных озерах не были обнаружены, в то время как в олиготрофных, мезотрофных и евтрофных они широко распространены и составляют основную массу автохтонной микрофлоры. Некоторые же группы бактерий - *Acinetobacter* и *Asticcacaulis* - обнаружены только лишь в дистрофных водоемах. Это свидетельствует о том, что видовой состав в определенной степени обуславливается наличием усвояемых форм растворенного органического вещества, на что ранее указывал и С.И. Кузнецов [8] при исследовании сапробной микрофлоры в водоемах разной степени трофии.

Таким образом, применение бедных питательных сред для исследования видового состава микрофлоры озер и водохранилищ приблизило нас к понятию, что же представляет собой автохтонная микрофлора водоемов. Наиболее распространенными оказались бактерии из семейств *Pseudomonadaceae*, *Achromobacteraceae*, *Corynebacteriaceae*.

Т а б л и ц а 4

Видовой состав бактерий в цистрофных водоемах

| Виды бактерий                            | Численность вида, тыс./мл | Водоем                    | Экологическая ниша развития бактерий | Примечание                                |
|--|---------------------------|---------------------------|--------------------------------------|---|
| <i>Arthrobacter tumescens</i>            | 1.0                       | Оз. Заболотнику           | Поверхностный слой                   | Хтоиолиготрофный                          |
| + <i>Arthrob. aureescens</i>             | 1.0                       | Глухая ламба              | То же                                | "   |
| + <i>Arthrob. sp.</i> , 12               | 10.0                      | Раяламба                  | "                                    | Хтониолиготрофный с $Fe^{2+}$ и $Mn^{2+}$ |
| <i>Arthrob. ureafaciens</i>              | 0.1                       | Лесная ламба              | Гиполимнион                          | Хтониомезотрофный с $Fe^{2+}$ и $Mn^{2+}$ |
| <i>Achromobacter parvulus</i>            | 1.0-100                   | Раяламба, оз. Заболотнику | "                                    |   |
| <i>Achrom. pestifer</i>                  | 1.0                       | Лесная ламба              | Термоклин                            |   |
| <i>Achrom. stenohalis</i>                | 10.0                      | Глухая ламба              | Поверхностный слой                   |   |
| + <i>Acinetobacter calcoaceticus</i> , 8 | 1.0                       | Лесная ламба              | Гиполимнион                          |   |
| + <i>Acinet. calcoaceticus</i> , 34      | 1.0                       | Корбламба                 | То же                                | Хтониоэотрофный с $Fe^{2+}$ и $Mn^{2+}$   |
| + <i>Acinet. calcoaceticus</i> , 37      | 1.0                       | Лесная ламба              | "                                    |   |
| <i>Brevibacterium ammoniagenes</i>       | 100                       | Оз. Заболотнику           | Термоклин                            |   |
| <i>Brevib. minutiferula</i>              | 10.0                      | Лесная ламба              | Гиполимнион                          |   |

|                             |      |                  |                                   |                   |
|-----------------------------|------|------------------|-----------------------------------|-------------------|
| Brevib. tequenticola        | 10.0 | Оз. Медведевское | Поверхностный и<br>придонный слой | Хтониемезотрофный |
| Brevib. maris               | 10.0 | То же            | Придонный слой                    |                   |
| +Brevib. erythrogenes       | 1.0  | " "              | То же                             |                   |
| Pseudomonas oleovorans      | 10.0 | Оз. Заболотнику  | Гиполимнион                       |                   |
| Ps. ambigua                 | 10.0 | Оз. Медведевское | Поверхностный слой                |                   |
| +Ps. ambigua                | 1.0  | Разламба         | Термоплин                         |                   |
| Ps. oleovorans              | 1.0  | То же            | Гиполимнион                       |                   |
| Ps. reptilifera             | 1.0  | Оз. Медведевское | Поверхностный слой                |                   |
| Ps. rubra                   | 1.0  | Лесная ламба     | Термоплин                         |                   |
| Micrococcus varians         | 1.0  | Разламба         | "                                 |                   |
| +Microc. cinnabareus        | 1.0  | Лесная ламба     | Поверхностный слой                |                   |
| Chromobacterium rubidum     | 1.0  | Оз. Заболотнику  | Термоплин                         |                   |
| Caulobacter humosus n.sp.   | 1.0  | Разламба         | "                                 |                   |
| Asticcacaulis fulvus n.sp.  | 1.0  | Корбламба        | "                                 |                   |
| Caulobacter mucigenus n.sp. | 1.0  | Оз. Медведевское | Поверхностный слой                |                   |



При изучении сапрофитной микрофлоры некоторые авторы [5, 35] также указывали на постоянное присутствие представителей родов *Pseudomonas* и *Flavobacterium*. Но, используя метод непосредственного высева воды на питательные среды, как богатые, так и бедные, исследователи не могли получить даже приближенного представления о их численности в водоемах.

Применив новый способ выделения бактерий, мы смогли судить не только о наличии той или иной группы микроорганизмов, но и насколько она многочисленна. Оказалось, что в отдельных случаях *Pseudomonas* и *Caulobacter* могут достигать 0,1-1,0 млн/мл. Это свидетельствует о их огромной роли в круговороте органического вещества в водоемах.

Распространение микроорганизмов из сем. *Corynebacteria*-семее также служит доказательством их роли в процессах минерализации органического вещества в водоемах. На то, что данные микроорганизмы представляют значительную часть водной микрофлоры, указывал и Турнер [33] при изучении видового состава гравийных карьеров, залитых водой. На многочисленность бактерий рода *Arthrobacter* в гумифицированных водоемах обратила внимание Г.А. Дубинина [4]. В основном же коринебактерии считались почвенными организмами [25, 28] или были выделены из пищевых продуктов. Соответственно в определителях Берджи были описаны именно такие виды. Наши исследования показали, что бактерии рода *Arthrobacter* присутствуют в водоемах разной степени трофи. Но при идентификации мы смогли лишь приближенно отнести их к видам, описанным в определителях Берджи. В основном они отличаются по биохимическим свойствам. Два из них не подходят к ранее известным видам. Возможно, что более подробное изучение свойств бактерий даст возможность характеризовать их как новые виды.

Как наши исследования, так и работы других авторов [23, 24, 28] показали, что особенность этой группы бактерий заключается в том, что они имеют простой цикл развития - кокки-палочки-кокки. Но при определенных условиях культивирования некоторые из них образуют нити. Эти морфологические изменения осуществляются в зависимости от состава питательных сред в течение 24-96 ч.

По своему циклу развития бактерии рода *Arthrobacter* очень сходны с микроорганизмами рода *Mycobacterium*. Очевидно, большинство исследователей принимали бактерии, принадлежащие к роду *Arthrobacter*, за *Mycobacterium*. Тем не менее более тщательное изучение цикла развития и морфологии позволяет эти бактерии отличить друг от друга. Цикл развития у *Arthrobacter* на бедных питательных средах осуществляется быстрее, чем у *Mycobacterium*. *Arthrobacter* воспринимают окраску по Граму различно: грамвариабельные, отрицательные с грамположительными гранулами и отрицательные. Бактерии рода *Mycobacterium* только грамположительные, и их восприимчивость к

окраске не зависит от возраста культуры. Многие организмы *Arthrobacter* могут быть подвижными, тогда как *Mycobacterium* только неподвижные.

Исходя из этого, мы можем утверждать, что только тщательное изучение на разных фазах развития помогло нам выявить значительное количество бактерий *Arthrobacter*. Микроорганизмы рода *Mycobacterium* были обнаружены лишь в некоторых водоемах, в основном мезотрофного типа.

Очень близки к рассмотренным выше микроорганизмам бактерии рода *Corynebacterium*. Для них также характерно ветвление и плейморфность клеток. По этим признакам они ближе стоят к роду *Mycobacterium*. По способности окрашиваться по Граму и наличию жгутов у некоторых видов они сходны с *Arthrobacter*. Но бактерии рода *Corynebacterium* отличаются от последних способом деления. При их делении происходит „зашелкивание“ клеток как результат разной скорости разрыва поперечных перегородок клетки. При этом образуются сложные фигуры в виде палисада, частокла, бельевых прищепок. При многократном делении образуется целая цепочка укороченных палочек. Характерный их признак и наличие булавовидных клеток. Изучение таких свойств, а также некоторых культурально-физиологических позволило обнаружить, что *Corynebacterium*, как и *Arthrobacter*, распространены в пресных водоемах и в некоторых из них составляют подавляющее большинство.

На обедненной природной воде (0,5 мг С/л) были выделены в основном бактерии из родов *Pseudomonas* и *Arthrobacter*. Эти группы микроорганизмов способны развиваться при довольно большом диапазоне концентраций органического вещества. Можно предположить, что это свойство и позволяет им существовать в самых разнообразных условиях. На этой же среде были выделены и такие организмы, которые представляли незначительное количество в водоемах. Они принадлежат к родам *Acinetobacter* и *Asticcacaulis*. Это свидетельствует о том, что в природе существуют микроорганизмы, способные потреблять ничтожные концентрации органического вещества. Но, вероятно, они немногочисленны. Изучение их свойств в лабораторных условиях показало, что они могут развиваться в средах с высокими концентрациями органического вещества, но при этом изменяются их морфологические свойства. То, что стебельковые бактерии и простекающие могут развиваться при небольшом содержании органического вещества, было показано и другими исследователями [26, 27].

Необходимо отметить, что бактерии отдельных родов зачастую приурочены к определенному типу водоемов. Так, несмотря на то, что *Pseudomonas* присутствуют в водоемах разной степени трофики, основная масса их обнаружена в мезотрофных. Бактерии из рода *Flavobacterium* выделены из мезотрофных и евтрофных водоемов, *Corynebacterium* приурочены к озерам олиготрофного типа. Микроорганизмы рода *Arthrobacter* чаще всего встреча-

ются в олиготрофных и гумифицированных водоемах. Представители рода *Brevibacterium* обитают, как правило, в термоклине или в придонном слое воды дистрофных озер, реже в олиготрофных.

Но следует указать на то, что в водоемах имеется немало организмов, которые иногда встречаются в значительных количествах, но выделить их в чистую культуру не удастся из-за отсутствия роста на питательных средах, а также на воде исследуемого же водоема. К числу таких микроорганизмов мы относим *Planctomyces*, массу бактерий с газовыми вакуолями, многие спираллы и микоплазменные микроорганизмы. Изучить их морфологию позволяет электронный микроскоп. Обнаружено, что *Planctomyces* в значительных количествах может развиваться в водоемах с содержанием закисных солей или гуматов железа и марганца. В зоне термоклина гумифицированных озер развиваются бактерии с газовыми вакуолями и спираллы. Микоплазменные организмы широко распространены в водоемах разной трофности и с различными физико-химическими условиями.

Таким образом, автохтонная микрофлора водоемов многочисленна и представлена малоизученными видами микроорганизмов, которые способны развиваться за счет минимальных концентраций органического вещества (10–0,5 мг С/л). Вероятно, для выделения таких бактерий и изучения их свойств в качестве питательной среды необходимо взять за основу воду из естественных водоемов.

#### Л и т е р а т у р а

1. Беляев С.С. Распространение группы *Caulobacter* в водохранилищах Волго-Дона. – Микробиология, 1967, вып. 4, с. 157–162.
2. Виноградский С.Н. Микробиология почвы. М., 1952. 792 с.
3. Горленко В.М., Дубинина Г.А., Кузнецов С.И. Экология микроорганизмов внутренних водоемов. М., 1977. 300 с.
4. Дубинина Г.А. Изучение экологии железобактерий пресных водоемов. – Изв. АН СССР, сер. биол., 1976, вып. 4, с. 575–592.
5. Егорова А.А., Дерюгина З.П., Кузнецов С.И. Характеристика сапрофитной микрофлоры воды озер различной степени трофи. – Тр. Ин-та микробиол. АН СССР, 1952, вып. 11, с. 139–149.
6. Заварзин Г.А. К понятию микрофлоры рассеяния в круговороте углерода. – Ж. общ. биол., 1970, т. 30, с. 33–41.
7. Красильников Н.А. Определитель бактерий и актиномицетов. М., 1949. 830 с.
8. Кузнецов С.И. Микробиологические исследования озер Кочетавской, Тюменской и Курганской областей. 1. Микробиологическая характеристика процессов минерализации органи-

- ческого вещества в озерах различной степени солености. - Тр. Лаб. сапропел. отложений, 1950, вып. 4, с. 5-14.
9. Кузнецов С.И., Романенко В.И., Кузнецова Н.С., Бакулина А.Г. Характеристика микробиологических процессов круговорота органического вещества в Рыбинском водохранилище в 1971 г. - В кн.: Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Л., 1974, с. 5-18.
  10. Лаптева Н.А. Видовой состав гетеротрофных бактерий в воде Рыбинского водохранилища. - Микробиология, 1977, т. 46, вып. 3, с. 570-576.
  11. Лаптева Н.А., Монова С.В. Микробиологическая характеристика озер Ярославской области. - Микробиология, 1976, т. 45, вып. 4, с. 717-722.
  12. Лаптева Н.А., Даукшта А.С., Монова С.В. Численность бактерий в озерах Латвии, учитываемых методом предельных разведений на среде с естественным содержанием органического вещества. - Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1978, № 37, с. 11-15.
  13. Разумов А.С. Микробный планктон воды. - Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1962, т. 12, с. 60-190.
  14. Романенко В.И. Размножение бактерий на природной воде. - Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1973, № 17, с. 5-7.
  15. Романенко В.И. Численность и продукция бактерий в водохранилищах Волги. - В кн.: Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л., 1976, с. 60-66.
  16. Романенко В.И., Лаптева Н.А. Развитие бактерий на воде с минимальным содержанием органического вещества, полученной после облучения ультрафиолетом. - Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1975, № 19, с. 6-8.
  17. Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л., 1972. 344 с.
  18. Стравинская Е.А. О распределении железа в воде озера Красного. ДАН СССР, 1966, т. 168, № 4, с. 908-910.
  19. Baumann P. Isolation of *Acinetobacter* from Soil and Water. - J. Bacteriol., 1968, vol. 96, p. 39-42.
  20. Baumann P., Doudoroff M., Stanier R.J. A Study of the *Moraxella* Group II. - J. Bacteriol., 1968, vol. 95, p. 1520-1541.
  21. Bell J.B., Jurkovic A.A. Morphology, nutritional requirements and physiological activity of heterotrophic bacteria isolated and physiological activity of heterotrophic bacteria isolated from a deep water sediment core in Lake Ontario. - Acta Hydrobiol., 1975, vol. 17 (2), p. 95-102.
  22. Bergey's Manual of Determinative bacteriology. 7th ed., Baltimore, 1957, 1094 p., 8th ed., 1974, 1268 p.

23. Crombach W.H.J. Morphology and physiology of Coryneform bacteria. - *Antonie van Leeuwenhoek*, 1974, vol. 40, p. 361-376.
24. Dubinin L., Zhdanov A.V. Recognition of the Iron Bacteria „*Siderocapsa*“ of *Arthrobacter* and Description of *Arthrobacter siderocapsulatus* sp. nov. - *Internat. J. Syst. Bacteriol.*, 1975, vol. 25, N 4, p. 340-350.
25. Jensen H.L. The coryneform bacteria. - *Annual Rev. Microbiol.*, 1952, vol. 6, p. 77-90.
26. Kandler O., Zschender C.O. Huber. Über das Vorkommen von *Caulobacter* Spec. in destilliertem Wasser. - *Arch. Mikrobiol.*, 1954, Bd 21, S. 57.
27. Larson R.J., Pate J.L. Growth and Morphology of *Asticcacaulis biprosthecum* in Defined Media. - *Arch. Mikrobiol.*, 1975, vol. 106, N 3, p. 147-157.
28. Mulder E.G., Antheunissey J. Morphologie, Physiologie et ecologie des *Arthrobacter*. - *Annls Inst. Pasteur*, 1963, vol. 105, p. 46-74.
29. Owens J.D., Keddle R.M. The nitrogen nutrition of Soil and herbage coryneform bacteria. - *J. Appl. Bacteriol.* 1969, vol. 32, p. 338-347.
30. Pate J. L., Porter J.S., Jordan T.L. *Asticcacaulis biprosthecum* sp. nov. Life cycle, morphology and cultural characteristics. - *Antonie van Leeuwenhoek*, 1973, vol. 39, p. 569-583.
31. Poindexter J.S. Biological properties Classification of the *Caulobacter* Group. - *Bact. Rev.*, 1964, vol. 28, p. 231-295.
32. Skerman V.B.D. A guide to the identification of the Genera of Bacteria, 2-th ed. Baltimore, 1967, 303 p.
33. Thurner K., Haber W., Busse M. Die Mikroflora der aeroben Bakterien in Bagzerseen. - *Arch. Hydrobiol.*, Bd 75 (3), S. 347-365.
34. Walby A.E. The identification of gas vacuoles and their abundance in the hypolimnetic bacteria of Arco lake Minnesota. - *Microbiol. Ecol.*, 1974, vol. 1 (48), p. 51-61.
35. Wolters N., Schwartz W. Untersuchungen über Vorkommen und Verhalten von Mikroorganismen in reinem Grundwasser. - *Arch. Hydrobiol.*, 1956, Bd 51, S. 500-561.

ФИКСАЦИЯ МОЛЕКУЛЯРНОГО АЗОТА  
В МЕРОМИКТИЧЕСКИХ ОЗЕРАХ МАРИЙСКОЙ АССР

В большинстве работ по фиксации молекулярного азота в озерах изучалась в основном роль синезеленых водорослей и показано, что интенсивность процесса быстро убывает с глубиной [16, 17]. Менее изучена бактериальная фиксация  $N_2$  в афотической и бескислородной зонах озер и в донных отложениях.

Значительное потребление азота отмечено в бескислородной зоне дистрофных озер Мэри (Висконсин) и Мизе (Флорида). Из всды оз. Мизе выделены гетеротрофные азотфиксирующие бактерии рода *Clostridium* и фотосинтезирующие серные бактерии родов *Thiospirillum* и *Chromatium*, но не были определены их численность и вертикальное распределение [12]. Интенсивность фиксации ими свободного азота была близка к наблюдаемой в некоторых евтрофных озерах с цветением синезеленых водорослей и изменялась по глубине от 0,08 до 3,26 мкг N в 1 л за час. В донных отложениях фиксация  $N_2$  установлена при наличии там анаэробных бактерий рода *Clostridium*.

Стюарт [16] связывал значительное потребление  $^{15}N_2$  на глубине 7 м в Норвежских фьордах с фотосинтезирующими бактериями *Pelodictyon*.

Канадские исследователи отметили фиксацию азота метанокисляющими бактериями в термоклине 3 экспериментальных озер в провинции Онтарио [10]. Они обнаружили азотфиксацию в узкой зоне с микроаэрофильными условиями.

По мере накопления данных по экологии азотфиксирующих микроорганизмов и измерений интенсивности фиксации  $N_2$  *in situ* выясняется немаловажная роль бактерий в пополнении некоторых водоемов связанным азотом.

Цель настоящей работы – сопоставление интенсивности фиксации молекулярного азота с вертикальным распределением отдельных групп микроорганизмов в богатых сульфатами меромиктических озерах Марийской АССР.

В юго-восточной части Марийской АССР представлены породы со слоями пермских известняков с прослойками гипсов [3]. При наличии локального поднятия пермских слоев и развитии карстовых

явлений в провальных воронках в ряде районов образовались озера. В этих карстовых озерах за счет вымывания подземными водами гипсовосных пород создавалась разница в удельном весе поверхностных и глубинных вод, что препятствует осенней и весенней циркуляции воды. Так, в надпойменной террасе долины р. Илети возникли богатые сульфатами меромиктические озера Большой Кичиер, Черный Кичиер, Карагаер и Кривомер. Форма озерных котловин и профили глубин описаны М.П. Рузским [8]. С.И. Кузнецов и В.М. Горленко изучали экологические условия [2, 4], способствующие массовому развитию фотосинтезирующих бактерий.

Первичную продукцию органического вещества в дзерной воде определяли радиоуглеродным методом при инкубации склянок *in situ* в течение суток, сероводород – иодометрическим титрованием, общее количество бактерий и водорослей подсчитывали на мембранных фильтрах по методу Разумова. Проникновение солнечной радиации в водоем измеряли фотометрически [9]. Численность маслянокислых бактерий учитывали методом 10-кратных предельных разведений на среде Емцева, оптимальной для развития *Clostridium pasteurianum*, сульфатовосстанавливающих бактерий – на агаризованной среде Постгейта „С” без минерального азота, сапрофитов – на МПА, тионовых бактерий – на среде Лондона и Балсруда [7].

Количество органического вещества в донных отложениях определяли по методу мокрого сжигания с отгонкой  $\text{CO}_2$  в щелочь. Интенсивность деструкции в илах оценивали по суммарному количеству углекислоты, выделившейся при аэробных и анаэробных биохимических процессах в изолированный объем воды над илом.

Установление систематической принадлежности и подсчет фототрофных бактерий проводили на мембранных фильтрах под микроскопом МБИ-6 в отраженном видимом свете как в светлом, так и в темном поле. На неокрашенных фильтрах в светлом поле фотосинтезирующие бактерии сем. *Chlorobiaceae*, имеющие зеленую окраску, светятся голубоватым светом, а виды с коричневой окраской – желто-зеленым. Газовые вакуоли видны как ярко-блестящие включения. Конгломераты серы отражают белый свет. Фотосинтезирующие бактерии, живущие в симбиозе с другими микроорганизмами, светятся голубоватым или желтоватым светом и расположены вокруг центральной бесцветной бактерии. У серных пурпурных бактерий видна розовая окраска в темном поле. Иногда идентифицированные микроорганизмы удобнее подсчитывать в проходящем свете при фазовом контрасте на окрашенных фильтрах.

Работу на озерах и в лаборатории по идентификации видового состава и подсчету численности фотосинтезирующих бактерий консультировал В.М. Горленко.

Общее количество азота определяли по методу Кьельдаля. При оценке содержания нитратов в присутствии сероводорода в пробы воды добавляли щелочную соль уксуснокислого свинца. Образующийся осадок с сульфидом свинца отфильтровывали. В фильт-

рате восстанавливали нитраты до нитритов на кадмиевой колонке; нитриты выявляли реактивом Грисса [1].

Интенсивность фиксации свободного азота определяли с помощью ацетиленового метода, основанного на измерении способности азотфиксирующего комплекса ферментов у микроорганизмов восстанавливать ацетилен до этилена [17]. На озере с различных глубин по 30 мл воды или ила помещали в 3 склянки объемом 60 мл. Одну из проб для контроля фиксировали трихлоруксусной кислотой. Склянки заполняли газовой смесью, содержащей ацетилен, кислород,  $\text{CO}_2$  и аргон. Кислород добавляли в соответствии с его содержанием в испытуемых пробах. Склянки экспонировали 4 ч на соответствующих глубинах *in situ*, затем фиксировали. После этого отбирали 0.5 мл газовой смеси на анализ в газовом хроматографе „Хром-3“ с пламенно-ионизационным детектором. Делительную колонку длиной 2.4 м и диаметром 6 мм заполняли твердым носителем „Полисорб-1“ с 10% жидкой фазы (1, 2, 3-трис/бета-циан этокси/пропан). Температуру колонки поддерживали равной 35°, скорость пропускания гелия-газоносителя составляла 60 мл/мин, скорость водорода – 30 мл/мин. По высоте пика (мкв), регистрируемого на самописце хроматографа, определяли количество образовавшегося этилена в пробе. Полученную величину делили на 3, исходя из того, что 1.5 моля образующегося этилена соответствует 1 мольу фиксированного  $\text{N}_2$ , и принимали ее равной количеству связанного  $\text{N}_2$  за время экспозиции. Величина чувствительности нашего варианта анализа интенсивности фиксации азота ацетиленовым методом несколько превышала 0.01 мкг N в 1 л за 1 ч.

В лесном оз. Кононьер с максимальной глубиной 23 м прозрачность воды по диску Секки равнялась 4.1 м, численность бактерий составляла 600 тыс. в 1 мл поверхностной воды, интенсивность продукции органического вещества при фотосинтезе фитопланктоном за 1 сутки достигала 37 мкг С в 1 л у поверхности и 200 мг С пог 1 м<sup>2</sup> (табл. 1). Эти показатели характеризуют оз. Кононьер как мезотрофный водоем. Черный Кичиер, Большой Кичиер и Карагаер можно отнести к озерам евтрофного типа.

Черный Кичиер имеет наиболее выраженные признаки евтрофии. В нем с глубины 2 м резко понижались температура, pH и содержание растворенного кислорода, исчезающего на глубине 4 м (рис. 1). Здесь находились слои с сероводородом, содержание которого увеличивалось ко дну до 64 мг  $\text{H}_2\text{S}$ /л. На глубине от 3.5 до 5 м при освещенности, составляющей менее 3% от проникающей в водную толщу радиации, создались условия, наиболее благоприятные для развития фототрофных зеленых серобактерий (рис. 2). Среди них доминировал *Pelodictyon luteolum*, достигая на горизонте 4 м численности 8.2 млн кл. в 1 мл при максимальной общей численности микрофлоры, равной 19.3 млн кл. в 1 мл воды. Глубже присутствовали бактерии с остроконечными клеточными выростами – *Ancalochloris perfilievii* и консорции *Chlorochromatium aggregatum*, в которых фототрофным симбионтом является *Chlo-*



Таблица 1

Характеристика обследованных озер Марийской АССР  
(июнь 1976 г.)

| Озеро          | Пло-<br>щадь,<br>га | Макси-<br>маль-<br>ная<br>глуби-<br>на, м | Про-<br>зрач-<br>ность<br>по<br>диску<br>Секки,<br>м | Общее<br>коли-<br>чество<br>бактери-<br>й у по-<br>верх-<br>ности,<br>млн/мл | Первичная продук-<br>ция за сутки |                                    |
|----------------|---------------------|---|--|--|-----------------------------------|------------------------------------|
|                |                     |   |  |  | мг С/м <sup>2</sup>               | мкг С/л<br>у по-<br>верхно-<br>сти |
| Черный Кичиер  | 5                   | 8   | 1.3  | 4.5  | 400                               | 252                                |
| Большой Кичиер | 48                  | 16  | 1.4  | 2.6  | 560                               | 232                                |
| Карагаер       | 3                   | 4   | 1.5  | 3.0  | 210                               | 200                                |
| Кононьер       | 10                  | 23  | 4.1  | 0.6  | 200                               | 37                                 |

*Gobium limicola*. Под слоем зеленых серобактерий найдены сульфатвосстанавливающие бактерии рода *Desulfovibrio*. У поверхности были многочисленны синезеленые водоросли рода *Anabaena*, а несколько ниже развивался *Aphanizomenon flos-aquae*. Расчеты продукции органического вещества в водной толще показали, что водоросли ассимилировали около 355 мг С/м<sup>2</sup>, а фотосинтезирующие бактерии приблизительно 45 мг С/м<sup>2</sup> за сутки.

В оз. Черный Кичиер на различных глубинах обнаружен высокий уровень фиксации молекулярного азота в разное время суток (рис. 3, табл. 2). Наиболее интенсивная фиксация азота синезелеными водорослями, до 7.2 мкг N в 1 л за 4 ч, происходила в середине дня у поверхности. В соответствии с интенсивностью фотосинтеза фитопланктоном она убывала до глубины 3 м. Затем с увеличением численности фототрофных серных бактерий в зоне хемосинтеза фиксация азота за 4 ч достигала 3.2 мкг N в 1 л в дневное время или 2.4 мкг N в ночные часы в зоне скопления сульфатвосстанавливающих бактерий на глубине 5 м. В придонном слое она практически отсутствовала.

В оз. Большой Кичиер температурный скачок в водной толще располагался от 2 до 6 м (рис. 4). Здесь было отмечено резкое снижение pH и содержания кислорода с 10 до 0 мг О<sub>2</sub>/л. Начиная с глубины 5.5 м появлялся растворенный сероводород, его количество у дна достигало 24.3 мг Н<sub>2</sub>S/л. От поверхности до 6 м проникало 1.9% солнечной радиации, а до 8 м лишь 0.8%. Кривая вертикального распределения общей численности бактерий была крайне неоднородна (рис. 5). Кривая распределения фотосин-

Т а б л и ц а 2

Изменения интенсивности фиксации молекулярного азота  
в толще воды оз. Черный Кичнер в разное время суток (26-28 июня 1976 г.)

| Глубина, м |     | Фиксировано $N_2$ за 4 ч в 1 л, мкг N |           |            |             |             |             |           |            |             |             |             |
|------------|-----|---------------------------------------|-----------|------------|-------------|-------------|-------------|-----------|------------|-------------|-------------|-------------|
|            |     | от 23 до 3                            | от 3 до 7 | от 7 до 11 | от 11 до 15 | от 15 до 19 | от 19 до 23 | от 3 до 7 | от 7 до 11 | от 11 до 15 | от 15 до 19 | от 19 до 23 |
| 0.05       | 2.2 | 3.4                                   | 3.8       | 4.6        | 5.6         | 2.2         | 3.0         | 1.6       | 3.6        | 3.1         | 3.0         |             |
| 0.5        | 2.5 | 2.2                                   | -         | -          | -           | 2.4         | 0.6         | -         | 4.4        | 3.0         | -           |             |
| 1.0        | 2.6 | 3.0                                   | 3.8       | 3.0        | 5.0         | -           | 0           | 7.2       | -          | -           | 1.2         |             |
| 2.0        | -   | 3.6                                   | 3.0       | 2.4        | 1.2         | 1.8         | 3.0         | 4.0       | -          | 2.0         | -           |             |
| 3.0        | 1.4 | 2.4                                   | 1.2       | 0          | 0           | 1.2         | 0.4         | 0.6       | 2.2        | 0.2         | 0.6         |             |
| 3.5        | -   | 1.2                                   | 3.2       | 1.6        | 0.6         | 2.0         | 0.6         | 1.4       | 1.8        | 0           | 1.2         |             |
| 4.0        | 0.6 | 0                                     | 1.4       | 0.6        | 1.2         | 1.6         | 2.0         | 2.5       | 1.2        | 2.8         | -           |             |
| 4.25       | 1.2 | 0.6                                   | 1.0       | 1.4        | 1.6         | 0.4         | 0           | 2.2       | 1.8        | 1.8         | 1.8         |             |
| 4.5        | 1.0 | 0.4                                   | 0         | 1.0        | 0.6         | 1.4         | 1.8         | 1.4       | -          | -           | 2.4         |             |
| 5.0        | 2.2 | 2.4                                   | 0.2       | 0.2        | 0           | 1.4         | 1.0         | 1.4       | -          | 0.4         | 1.8         |             |
| 6.0        | 0   | 0.2                                   | -         | -          | -           | 0           | 0           | 0         | -          | -           | 0.2         |             |
| 7.0        | 0   | 0.2                                   | -         | -          | -           | 0           | -           | -         | -          | 0           | 0           |             |

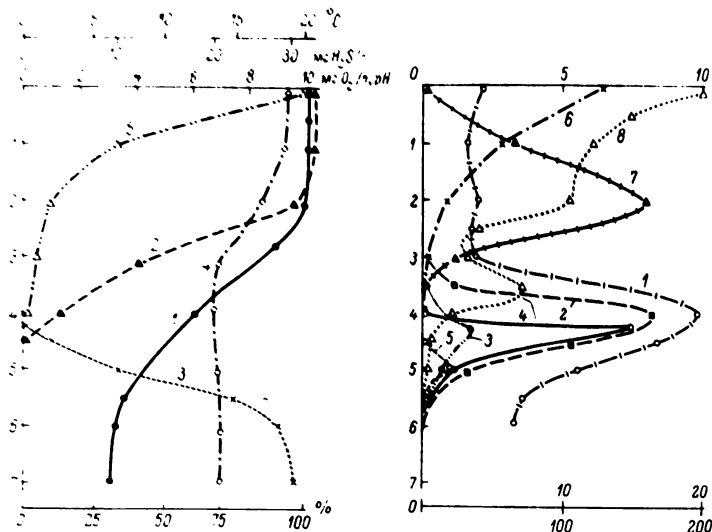


Рис. 1. Вертикальное распределение температуры (1), кислорода (2), сероводорода (3), pH (4), солнечной радиации (5) в воде оз. Черный Кичнер.

По оси ординат – глубина, м; по оси абсцисс: температура, °С, кислород, мг  $O_2$ /л, pH, сероводород, мг  $H_2S$ /л, свет, % от поверхностного.

Рис. 2. Вертикальное распределение общего количества бактерий (1), *Pelodictyon luteolum* (2), *Ancalochloris perfiliievii* (3), *Chlorochromatium aggregatum* (4), *Desulfovibrio* sp. (5), *Anabaena* sp. (6), колоний *Aphanozomenon flos-aquae* (7), интенсивности фотосинтеза (8) в оз. Черный Кичнер.

По оси ординат – глубина, м; по оси абсцисс: сверху – бактерии, млн/мл, водоросли, млн/л, снизу – агрегаты бактерий, тыс./мл, колонии водорослей, тыс./л, фотосинтез, мкг С/л в сутки.

тезирующих и сульфатовосстанавливающих бактерий носила цувершинный характер. Доминирующими среди фототрофных бактерий были *Ancalochloris perfiliievii* и бактерии, имеющие изогнутые клетки, соединенные в колонии в виде сетки – *Pelodictyon clathratiforme*. В зоне от 6 до 7 м отмечено скопление бесцветных тионовых бактерий – *Thiobacillus* sp.

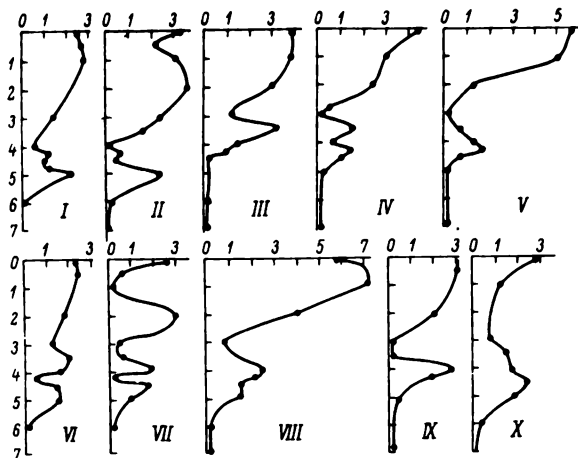


Рис. 3. Изменения интенсивности фиксации молекулярного азота в водной толще оз. Черный Кичнер в разное время суток с 26 по 28 июня 1976 г.

I - с 23 до 3 ч, II - с 3 до 7, III - с 7 до 11, IV - с 11 до 15, V - с 15 до 19, VI - с 19 до 23, VII - с 3 до 7, VIII - с 7 до 11, IX - с 15 до 19, X - с 19 до 23 ч. По оси ординат - глубина, м; по оси абсцисс - азотфиксация, мкг N в 1 л за 4 ч.

Если в Черном и Большом Кичнере видовой состав и характер распределения фототрофных бактерий в хемоклине различались, то синезеленые водоросли с гетероцистами были сходны по видовому составу и достигали примерно одинаковой численности в обоих озерах. Продуцирование органического вещества в водной толще происходило в основном за счет фотосинтеза водорослей.

В Большом Кичнере отмечена ассимиляция  $N_2$  в водной толще до 10 м (рис. 5, табл. 3). На кривой вертикального распределения интенсивности фиксации  $N_2$  установлено 4 максимума, которые могли не совпадать со строго определенными горизонтами в разное время суток. В соответствии с распределением азотфиксирующих водорослей наибольший максимум был обнаружен у поверхности в дневное время - до 6,8 мкг N в 1 л за 4 ч, второй на глубине 3 м. В зоне хемоклии кривая азотфиксации в целом повторяла двувоспещинную кривую распределения фотосинтезирующих и сульфат-восстанавливающих бактерий: 3-й максимум в зоне от 5 до 6 м, 4-й от 7 до 8 м, примерно одинаковой интенсивности - 3,6 мкг N в 1 л за 4 ч днем.

Таблица 3

Изменения интенсивности фиксации молекулярного азота  
в водной толще оз. Большой Кичнер в разное время суток  
(19 июня 1976 г.)

| Глубина, м | Фиксировано $N_2$ за 4 ч в 1 л, мкг N |            |             |             |
|------------|---------------------------------------|------------|-------------|-------------|
|            | от 0 до 4                             | от 6 до 10 | от 12 до 16 | от 18 до 22 |
| 0,05       | 2.1                                   | 1.5        | 3.0         | 3.1         |
| 0.5        | 2.7                                   | 3.1        | 6.8         | 4.2         |
| 1.0        | -                                     | 4.2        | 3.9         | 3.2         |
| 2.0        | 2.1                                   | 0.3        | 1.9         | 2.7         |
| 3.0        | 3.0                                   | -          | 4.1         | 2.1         |
| 4.0        | 0                                     | 4.5        | 2.3         | 3.2         |
| 5.0        | 3.6                                   | 4.1        | 2.2         | 1.2         |
| 5.5        | 1.2                                   | 3.0        | 3.6         | 5.2         |
| 5.75       | 2.1                                   | 3.8        | 2.3         | 3.9         |
| 6.0        | 2.6                                   | 2.4        | 2.5         | 0           |
| 6.25       | 2.7                                   | 1.8        | 0           | 0           |
| 6.50       | -                                     | 1.4        | 0           | 3.2         |
| 7.0        | 1.2                                   | 1.8        | 3.4         | -           |
| 8.0        | 0                                     | 3.6        | 3.2         | 4.5         |
| 9.0        | 0.5                                   | 0.6        | 0.2         | 0.5         |
| 10         | 0.1                                   | 0.1        | 0.1         | 0.1         |

В оз. Кононьер температурный скачок в водной толще располагался с 4 до 7 м (рис. 6). Содержание растворенного кислорода быстро понижалось в хемоклине (5–9 м), но на глубине 10 м снова увеличивалось, лишь начиная с 11 м он полностью отсутствовал. Глубже лежали слои с постоянной до дна концентрацией сероводорода – 1.6 мг  $H_2S$ /л. Реакция среды была слабощелочной по всей глубине. От поверхности до 11 м обнаружены нитраты с максимальным содержанием до 210 мкг N в 1 л.

Продукцирование органического вещества происходило наиболее активно не у поверхности, а в зоне хемоклина, достигая 54.8 мкг C в 1 л за сутки. Здесь в слое 8–9 м отмечено массовое развитие одноклеточных синезеленых водорослей, напоминающих по фор-

Рис. 4. Распределение интенсивности фотосинтеза (1), температуры (2), кислорода (3), сероводорода (4), pH (5), солнечной радиации (6) в водной толще оз. Большой Кичиер.

По оси ординат - глубина, м; по оси абсцисс: сверху - кислород, мг  $O_2$ /л, снизу - фотосинтез, мкг С в 100 мл за сутки, температура,  $^{\circ}C$ , сероводород, мг  $H_2S$ /л, свет, %.

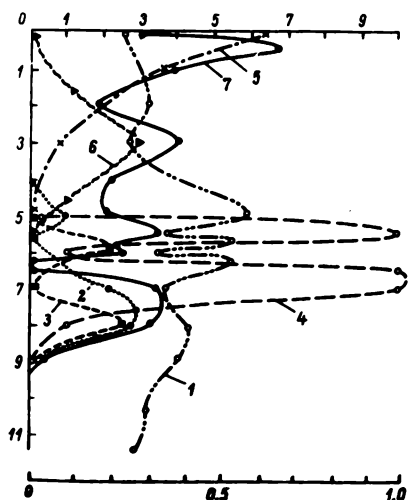
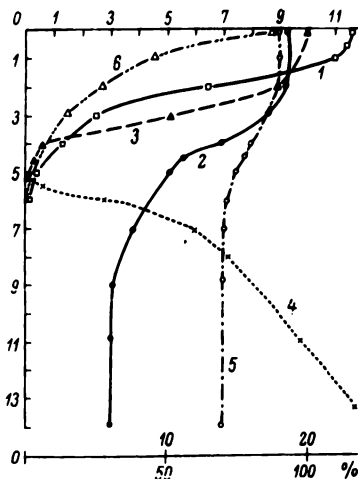


Рис. 5. Вертикальное распределение общего количества бактерий (1), *Anaclochloris perfringens* (2), *Pelodictyon clathratiforme* (3), *Desulfovibrio* sp. (4), *Anabaena* sp. (5), *Aphanizomenon flos-aquae* (6), интенсивности фиксации молекулярного азота (7) в водной толще оз. Большой Кичиер.

По оси ординат - глубина, м; по оси абсцисс: сверху - бактерии, млн/л, водоросли, млн/л, азотфиксация, мкг N в 1 л за 4 ч, снизу - *Pelodictyon*, *Desulfovibrio*, млн/мл.

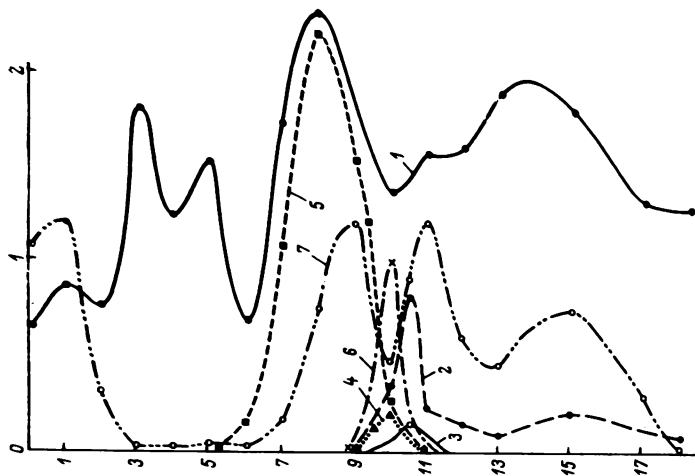


Рис. 7.

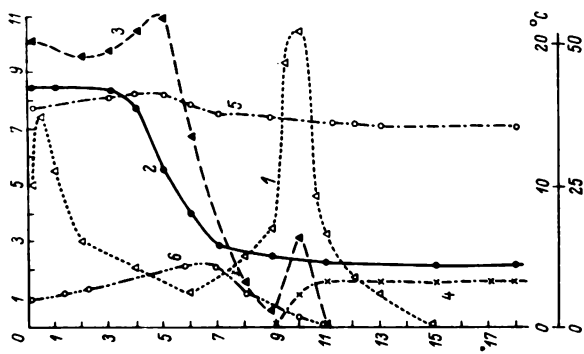


Рис. 6.

ме и размерам *Gloeocapsa minima* (рис. 7). На глубине 10 м были многочисленны синезеленые водоросли *Oscillatoria prolifica* с розовой окраской нитей и тиюновые бактерии с численностью до 1 млн кл. в 1 мл. Ниже развивались пурпурные серные бактерии *Amoebobacter roseus* и *Thiocapsa* sp. и консорции 2- и 3-компонентных симбиотических форм *Pelochromatium roseum* и *Pelochromatium roseo-viride*, в которых фототрофными симбионтами являются коричневые бактерии *Chlorobium rhaeobacteroides* и зеленые *Pelodictyon luteolum*. Здесь же, в слое 10.5 м, сульфатвосстанавливающие бактерии достигали численности 100 ты. кл/мл. В зоне скопления отмирающих водорослей (13–15 м) наблюдалось увеличение общего количества гетеротрофных бактерий.

В оз. Кононьер обнаружена фиксация свободного азота на 4 горизонтах: с поверхности до глубины 2 м; с 8 до 9 м, где найдены одноклеточные синезеленые водоросли; около 11 м – в зоне концентрирования фототрофных серных и сульфатвосстанавливающих бактерий; на 15 м. Азотфиксация практически отсутствовала на горизонтах скопления *Oscillatoria prolifica* и тиюновых бактерий.

Маленькое евтрофное оз. Карагаер имеет глубину около 4 м. Снижение температуры в нем происходило с глубины 1 м, растворенный кислород не обнаруживался уже начиная с 3 м (рис. 8). Ниже находился слой с сероводородом – до 6.3 мг  $H_2S$ /л. Реакция среды была слабощелочной от поверхности до дна. Солнечная радиация заметно поглощалась в зоне с 2.75 до 3 м. Примерно

---

Рис. 6. Вертикальное распределение интенсивности фотосинтеза (1), температуры (2), кислорода (3), сероводорода (4), pH (5), нитратов (6) в водной толще оз. Кононьер.

По оси ординат – глубина, м; по оси абсцисс: сверху – кислород, мг  $O_2$ /л, сероводород, мг  $H_2S$ /л, нитраты, мг  $N-NO_3$  в 10 л, снизу – фотосинтез, мкг С в 1 л за сутки, температура, °С.

Рис. 7. Вертикальное распределение общего количества бактерий (1), фотосинтезирующих серобактерий *Amoebobacter roseus* и *Thiocapsa* sp. (2), симбиотических консорций фототрофных бактерий *Pelochromatium roseo-viride*, *Pelochromatium roseum* (3), нитей *Oscillatoria prolifica* (4), одноклеточных синезеленых водорослей (5), *Thiobacillus* sp. (6), интенсивности фиксации молекулярного азота (7) в водной толще оз. Кононьер.

По оси ординат – глубина, м; по оси абсцисс: водоросли и бактерии, нити и агрегаты, млн/мл, азотфиксация, мкг N в 1 л за 4ч.



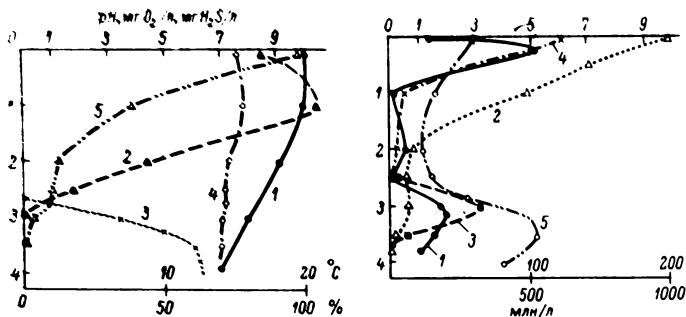


Рис. 8. Распределение физико-химических показателей в водной толще оз. Карагаер.

Обозначения те же, что на рис. 1.

Рис. 9. Вертикальное распределение интенсивности фиксации молекулярного азота (1), интенсивности фотосинтеза (2), численности *Pelodictyon luteolum* (3), *Anabaena* sp. (4), общей численности бактерий (5) в водной толще оз. Карагаер. По оси ординат – глубина, м; по оси абсцисс: сверху – азотфиксация, мкг N в 1 л за сутки, бактерии, млн/мл, снизу – фотосинтез, мкг C в 1 л за сутки, водоросли, млн/л.

92% органического вещества при фотосинтезе продуцировали под 1 м<sup>2</sup> водоросли и 8% фотосинтезирующие бактерии *Pelodictyon luteolum*, которые достигали численности 3.3 млн/мл (рис. 9). Общая численность бактерий в водной толще была высокой и изменялась от 3 до 6 млн/мл.

Интенсивная фиксация молекулярного азота отмечена в дневное время у самой поверхности до 5.2 и у дна до 2.0 мкг N в 1 л за 4 ч.

Донные отложения отобраны для анализа на станциях с максимальными глубинами. В Большом Кичиере дополнительно отбирались илы в литорали. Здесь вода была хорошо прогрета до дна, в ней содержался растворенный кислород (до 6.6 мг O<sub>2</sub>/л), а сероводород отсутствовал (табл. 4). Активная реакция иловых растворов была близка к нейтральной. Илы черные, содержали сульфиды железа, имели большую влажность и объемный вес, близкий к 1.

Общее количество бактерий в них изменялось от 1,5 до 2,4 млрд в 1 мл, сапрофитов - от 0,7 до 20 млн в 1 мл. Наибольшая численность маслянокислых и сульфатвосстанавливающих бактерий равнялась соответственно 100 тыс. и 10 тыс. в 1 л ила (табл. 5). Анаэробные бактерии в толще ила распределены крайне неоднородно.

Интенсивность фиксации молекулярного азота изменена в колонке донных отложений до глубины 20 см. Наиболее интенсивно процесс шел в слое 2-10 см. В илах из литорали оз. Большой Кичиер фиксация  $N_2$  была отмечена наиболее активной и достигала 20,1 мкг N в 1 л за сутки. Они содержали значительное количество органического вещества - 15,5 мг C/мл и общего азота - 1,7 мг N/мл, или в пересчете на сухую навеску органического вещества 35 и 4% соответственно. Наименьшая интенсивность азотфиксации (до 4,8 мкг N в 1 л за сутки) определена в донных отложениях оз. Карагаер, которые были значительно трансформированы и имели высокое соотношение C/N (около 16).

Фиксация молекулярного азота в водной толще обследованных меромиктических озер происходила на разных глубинах и в разное время суток. Наиболее активно процесс шел в дневное время в поверхностном слое воды. В эпилимнионе озер Большой Кичиер, Черный Кичиер и Карагаер основными азотфиксаторами были синезеленые водоросли с гетероцистами: *Anabaena* sp., *Aphanizomenon flos-aquae*. В оз. Кононьер фиксировать азот могли синезеленые одноклеточные водоросли (*Gloeocapsa* sp.). Причем наибольшей активность была в микроаэрофильных условиях на глубине 8 м, где наблюдалось резкое снижение содержания нитратов. Способность фиксировать азот альгологически чистой культурой *Gloeocapsa minor* показала С.В. Одинцова [5]. Позднее эти наблюдения подтвердились и на безбактериальной культуре *Gloeocapsa* [18]. Интенсивность ассимиляции  $N_2$  была та же, что и у водорослей с гетероцистами.

Азотфиксирующую способность у фотосинтезирующих бактерий впервые обнаружили Джест и Камен [11]. В дальнейшем нитрогеназная активность была установлена для представителей всех семейств фотосинтезирующих бактерий, но исследовано ограниченное количество видов и не для всех получены положительные результаты. Некоторые массовые виды, встречающиеся в озерах, пока трудно поддаются культивированию. Прямое определение систематической принадлежности и численности фотосинтезирующих бактерий на мембранных фильтрах сделало возможным сопоставление их количества с интенсивностью фиксации  $N_2$  на соответствующих глубинах меромиктических озер. В зоне хемоклина фиксация азота отмечалась в микроаэрофильных или анаэробных условиях на верхней границе сероводорода и при малой освещенности, в зоне, где развивались фотосинтезирующие бактерии.

В евтрофных озерах Черный Кичиер, Большой Кичиер и Карагаер по вертикальному распределению один из максимумов азотфиксации совпадал с горизонтами скопления зеленых серобактерий *Re-*

Т а б л и ц а 4

## Характеристика илов озер Марийской АССР

| Озеро                      | Глубина станций, м | Температура, °С | Содержание в воде у дна         |                                  | pH  | Влажность, % | Объемный вес, г/мл | Содержание в 1 мл ила        |                    |  | С/Н  |
|----------------------------|--------------------|-----------------|---------------------------------|----------------------------------|-----|--------------|--------------------|------------------------------|--------------------|--|------|
|                            |                    |                 | кислорода, мг O <sub>2</sub> /л | сероводорода, H <sub>2</sub> S/л |     |              |                    | органического вещества, мг С | азота общего, мг N |  |      |
| Черный Кичнер              | 8                  | 6               | 0                               | 64.0                             | 6.2 | 95           | 1.0                | 9.7                          | 1.2                |  | 8.1  |
| Большой Кичнер, профундаль | 14                 | 6               | 0                               | 24.3                             | 6.7 | 94           | 1.0                | 13.5                         | 1.7                |  | 7.9  |
| Большой Кичнер, литораль   | 4                  | 16              | 6.6                             | 0                                | 6.7 | 96           | 1.1                | 15.5                         | 1.6                |  | 9.7  |
| Карагаер                   | 4                  | 11              | 0                               | 6.3                              | 7.0 | 95           | 1.0                | 7.8                          | 0.5                |  | 15.6 |
| Коньяер                    | 22                 | 4               | 0                               | 1.6                              | 7.1 | 88           | 1.1                | 9.0                          | 1.2                |  | 7.5  |

Т а б л и ц а 5

Распространение отдельных физиологических групп бактерий, интенсивности тест-функции органического вещества и фиксации молекулярного азота в илах озер

| Озеро                    | Общее количество бактерий, млрд/мл | Сапрофиты, млн/мл | Количество бактерий в 1 мл, тыс. в разных слоях ила, см |      |       |                           |      |       | Деструкция за сутки, мг C/м <sup>2</sup> | Фиксировано N <sub>2</sub> за сутки |      |       |                           |  |
|--------------------------|------------------------------------|-------------------|---|------|-------|---------------------------|------|-------|--|-------------------------------------|------|-------|---------------------------|--|
|                          |                                    |                   | маслянокислые   |      |       | сульфатовосстанавливающие |      |       |  | мкг N в 1 л                         |      |       | мг N под 1 м <sup>2</sup> |  |
|                          |                                    |                   | 0-2   | 2-10 | 10-20 | 0-2                       | 2-10 | 10-20 |  | 0-2                                 | 2-10 | 10-20 |                           |  |
|                          |                                    |                   |   |      |       |                           |      |       |  |                                     |      |       |                           |  |
| Черный Кичер             | 1.5                                | 2.6               | 10  | 95   | 25    | 1                         | 10   | 1     | 175                                      | 7.3                                 | 10.4 | 3.7   | 1.3                       |  |
| Большой Кичер, проточный | 2.1                                | 17.0              | 25  | 100  | 45    | 1                         | 10   | 10    | 136                                      | 9.6                                 | 16.5 | 10.3  | 2.5                       |  |
| Большой Кичер, литораль  | 1.6                                | 0.7               | 95  | 45   | 20    | 1                         | 1    | 1     | 191                                      | 7.4                                 | 20.1 | 18.6  | 3.6                       |  |
| Карагаер                 | 2.4                                | 11                | 100   | -    | -     | -                         | -    | -     | -  | 4.8                                 | 1.2  | 0.0   | 0.2                       |  |
| Команьер                 | 2.1                                | 20                | 100   | -    | -     | -                         | -    | -     | 95                                       | 5.1                                 | 5.3  | 6.0   | 1.1                       |  |

*lodictyon luteolum*, Pel. clathratiforme, *Ancalochloris portilevii*, развивавшихся при значительном содержании сероводорода. В мезотрофном оз. Кононьер при низком содержании сероводорода фиксация  $N_2$  была менее интенсивной и совпадала с распределением пурпурных серобактерий *Amoebobacter roseus*, *Thioscarpa* sp., а также коричневых и зелено-коричневых симбиотических форм *Pelochromatium roseum* и *Pe. roseoviride*. Следует отметить, что на глубине около 10 м в микроаэрофильных условиях найдены и фотогетеротрофные несерные пурпурные бактерии *Rhodopseudomonas palustris*.

Наличие фиксации  $N_2$  в ночные часы в зоне с фотосинтезирующими бактериями позволяет предполагать, что они перераспределялись по глубине в течение суток, а также частично сохраняли способность фиксации  $N_2$  в темноте, возможно, благодаря обмену продуктами метаболизма с гетеротрофными бактериями. Так, японскими исследователями показано, что на рисовых плантациях многочисленные фотосинтезирующие бактерии могли использовать в темноте выделения пировиноградной кислоты гетеротрофными бактериями и фиксировать молекулярный азот в аэро- их условиях [13].

Способность к азотфиксации у сульфатвосстанавливающих бактерий впервые обнаружена Сислером и Зобелло [15], а затем выявлена и у многих видов родов *Desulfovibrio* и *Desulfotomaculum* [14]. На применяемой нами агаризованной среде без минерального азота сульфатвосстанавливающие бактерии могли достигать высокой численности. Появляющиеся отдельные «черные» колонии были использованы для получения накопительных культур на жидких средах. Практически из каждой колонии оказалось возможным получить культуру, обогащенную азотфиксирующими сульфатвосстанавливающими бактериями. Если они росли на средах в атмосфере азота, то, как правило, восстанавливали ацетилен, т.е. фиксировали  $N_2$ . Лучший рост отмечался с добавкой дрожжевого автолизата.

Как было установлено [4], сульфатвосстанавливающие бактерии могут развиваться в озерах при наличии сульфатов и достаточной первичной продукции. Они были найдены в количестве до 1 млн в 1 мл воды в Черном Кичиере на глубине 5 м, в Большом Кичиере — на 5,5 и 6,5 — 7 м, т.е. сразу же под слоем фотосинтезирующих бактерий. На этих же глубинах в определенное время суток отмечена фиксация  $N_2$ . В мезотрофном оз. Кононьер мы также наблюдали совпадение в одном слое фиксации свободного азота со скоплением сульфатвосстанавливающих бактерий.

В микромелионине оз. Кононьер на 13–15 м потребление азота могло быть обусловлено гетеротрофными бактериями.

В донных отложениях обследованных мезотрофических озер основными азотфиксаторами, вероятно, являлись обнаруженные там в массе маслянокислые бактерии рода *Clostridium* и сульфатвосстанавливающие бактерии. Л.П. Пшенин [6] показал, что возрастание концентрации сероводорода в илах не оказывало существенного влияния на количественный состав *Clostridium* и предполагал

в этих условиях фиксацию ими азота в Черном море. На основании своих данных мы приходим к аналогичному выводу.

Прослеживается соответствие между интенсивностью бактериальной деструкции органического вещества и фиксацией свободного азота в донных отложениях при разной температуре. В связи с этим следует отметить, что в илах мелководных станций оба процесса были интенсивны при сравнительно низкой численности сапрофитной микрофлоры, которая считается показателем темпов распада белковых органических веществ. Напротив, в илах глубоководных станций интенсивность процессов была заметно меньше, несмотря на значительно большую численность сапрофитов (табл. 5).

В расчете на  $1 \text{ м}^2$  в донных отложениях было фиксировано значительно меньше молекулярного азота, чем в водной толще, и составляло лишь 0,0004–0,0012% от содержания общего азота в поверхностном 10-сантиметровом слое ила из меромиктических озер.

В соответствии с интенсивностью продуцирования органического вещества фитопланктоном в исследуемых озерах отмечалась фиксация свободного азота, достигая в Большом Кичиере  $131,3 \text{ мгN/м}^2$  за 1 сутки (табл. 6). Такой высокий уровень азотфиксации был установлен только в евтрофных голомиктических озерах при массовом развитии гетероцистных синезеленых водорослей. В Черном Кичиере у поверхности за сутки ассимилировано  $18,2 \text{ мкг N}$  в 1 л, а на 4 м до  $10,2 \text{ мкг N}$ , что составило соответственно 0,4 и 0,6% от содержания там общего азота.

В глубоких озерах Кононьер и Большой Кичиер с растянутым температурным скачком бактерии и водоросли фиксировали примерно одинаковое количество молекулярного азота. В неглубоких озерах Карагаер и Черный Кичиер количество азота, ассимилированного бактериями, было в 3–4 раза меньше, чем водорослями.

Итак, в меромиктических озерах Марийской АССР нами найдены разнообразные азотфиксирующие микроорганизмы. Они относятся к представителям различных семейств фототрофных бактерий, к анаэробным сульфатвосстанавливающим и маслянокислым бактериям, к одноклеточным и гетероцистным нитчатым синезеленым водорослям. Их вертикальное распределение и соответствующие физико-химические факторы среды определяли интенсивность фиксации молекулярного азота в водной толще и донных отложениях. Все это позволяет предполагать, что водоросли и бактерии, фиксирующие молекулярный азот, имеют важную экологическую значимость в круговороте веществ. И те, и другие играют большую роль в пополнении меромиктических озер связанным азотом.

Т а б л и ц а 6

Фиксация молекулярного азота бактериями и водорослями  
в водной толще озер (июнь, 1976 г.)

| Озеро         | Максимальная<br>фиксация $N_2$ в 1 л,<br>мг N за сутки |                  |                  |                 | Фиксировано $N_2$ за сутки<br>под 1 м <sup>2</sup> , мг N |  |  | Основные азотфиксирующие микроорганизмы     |  |
|---------------|--|------------------|------------------|-----------------|---|--|--|---|--|
|               | в эпи-<br>лимнио-<br>не                                | в хемо-<br>клине | водорос-<br>лями | бактери-<br>ями | всеми<br>микро-<br>организ-<br>мами                       |  |  | в эллиминоне                                | в зоне хемобилина  |
|               |  |                  |                  |                 |   |  |  |   |  |
| Черный Кичер  | 5.6  | 2.8              | 51.2             | 14.1            | 65.3  |  |  | Anabaena sp.<br>Aphanizomenon<br>flos-aquae | Pelodictyon luteolum,<br>Anaclochlois perfil-<br>lievii, Desulfotribrio sp.  |
| Большой Кичер | 6.8  | 5.7              | 84.8             | 46.5            | 131.3   |  |  | Anabaena sp.<br>Aphanizomenon<br>flos-aquae | Anaclochlois perfil-<br>lievii, Pelodictyon clath-<br>ratiforme, Desulfotrib-<br>rio sp.   |
| Карагаер      | 5.2  | 2.0              | 18.7             | 7.4             | 26.1  |  |  | Anabaena sp.                                | Pelodictyon luteolum   |
| Конаьер       | 1.2  | 1.2              | 12.6             | 13.5            | 26.1  |  |  | Gloeocapsa sp.                              | Amoebobacter roseus,<br>Thiocapsa sp., Pello-<br>chromatium roseo-viri-<br>de, Pelochromatium<br>roseum, Desulfotrib-<br>rio sp., Rodopseudo-<br>monas palustris |

1. А л е к и н О.А., С е м е н о в А.Д., С к о п и н -  
ц е в Б.А. Руководство по химическому анализу вод суши.  
Л., 1973. 269 с.
2. Г о р л е н к о В.М. Развитие фототрофных серобактерий в  
провальных озерах карстовой области Марийской АССР. - В кн.:  
Геохимическая деятельность микроорганизмов в водоемах и мес-  
торождениях полезных ископаемых. М., 1973, с. 177-203.
3. Д о б р ы н и н Б.Ф. Геоморфология Марийской автономной  
области. - Землеведение, 1933, т. 35, вып. 2, с. 148-184.
4. К у з н е ц о в С.И. Круговорот серы в озерах. - Микробио-  
логия, 1942, т. 11 (5-6), с. 218-241.
5. О д и н ц о в а С.В. Роль синезеленых водорослей в азот-  
фиксации. - ДАН СССР, 1941, т. 32, с. 578-580.
6. П ш е н и н Л.П. Количественное распределение азотфикси-  
рующих бактерий и их экология в районе филофорного поля  
Зернова в Черном море. - Микробиология, 1959, т. 28, вып. 6,  
с. 927-932.
7. Р о м а н е н к о В.И., К у з н е ц о в С.И. Экология  
микроорганизмов пресных водоемов. Лабораторное руководство.  
Под ред. А.А. Стрелкова, Л., 1974. 194 с.
8. Р у з с к и й М.П. Лимнологические исследования в Среднем  
Поволжье (озера северо-западной части Казанской губернии). -  
Изв. Томск. ун-та, 1916, № 65, с. 1-52.
9. Ш м а н е в С.В., К у з н е ц о в С.И. Прибор для опре-  
деления глубины проникновения света в воду в естественных  
водоемах. - Информ. бюл. „Бiol. внутр. вод“, 1973, № 20,  
с. 66-68.
10. F l e t t R.J., R u d d J.W.M., H a m i l -  
t o n R.D. Acetylene reduction assays for nitro-  
gen fixation in freshwaters: a note of caution. -  
Appl. Microbiol., 1975, vol. 29, N 5, p. 580-583.
11. G e s t H., K a m e n M.D. Photoproduction  
of molecular hydrogen by Rhodospirillum rubrum. -  
Science, 1949, vol. 109, N 2840, p. 558-559.
12. K e i r n M.A., B r e z o n i k R.L. Nitro-  
gen fixation by bacteria in lake Mize, Florida, and  
in some lacustrine sediments. - Limnol. Oceanogr.,  
1971, vol. 16, N 5, p. 720-731.
13. K o b a y s h i M., H a g u e M.Z. Contri-  
bution to nitrogen fixation and soil fertility by pho-  
tosynthetic bacteria. - Plant and Soil, 1971, vol. spec.  
p. 443-456.
14. R e i d e r e r - H e n d e r s o n M.A., W i l -  
s o n P.W. Nitrogen fixation by sulphatredueing  
bacteria. - J. Gen. Microbiol., 1970, vol 61, p. 27-31.



15. S i s l e r D., Z o B e l l C.E. Nitrogen fixation by sulfate reducing bacteria indicated by nitrogenargon ration. - Science, 1951, vol. 113, N 2940, p. 511-512.
16. S t e w a r t W.D.P. Biological and ecological aspects of nitrogen fixation by free living microorganisms. - Proc. Roy. Soc. London, Ser. B., 1969, vol. 172, p. 367-388.
17. S t e w a r t W.D.P., F i t z g e r a l d G.P., B u r r i s R.H. In situ studies on N<sub>2</sub> fixation using the acetylene reduction technique. - Proc. Nat. Acad. Sci., 1967, vol. 58, p. 2071-2078.
18. W y a t t J.T., S i l v e r J.K.G. Nitrogen fixation by Gloeocapsa. - Science, 1969, vol. 165, N 3896, p. 908-909.

## РАСПРОСТРАНЕНИЕ ТИОНОВЫХ БАКТЕРИЙ В ОЗЕРАХ

В биологическом окислении сероводорода в воде принимают активное участие фотосинтезирующие серные и бесцветные тионовые бактерии. Если распространение и роль фотосинтезирующих бактерий в озерах изучены достаточно хорошо [4-7], то сведения о тионовых бактериях в озерах носят отрывочный характер и в основном получены косвенным путем. О распространении тионовых бактерий судили обычно либо по увеличению ассимиляции  $\text{CO}_2$  в склянках при добавках восстановленных соединений серы, либо по темновому окислению серных соединений, а о видовом составе по росту колоний на одной стандартной среде. Для выяснения роли тионовых бактерий в озерах необходимо изучить их видовой состав и закономерности распространения. В настоящей работе приведены данные по распределению тионовых бактерий в озерах разных типов.

В 1967-1974 гг. нами были обследованы 23 озера, расположенных в различных зонах СССР. В разделении озер на группы исходили из классификаций по трофности и миктичности (табл. 1).

Глубину станций определяли лотом Рихтера и батометром. Спуск батометра производили через бортовую лебедку со счетчиком, погрешность которого менее 1%. Пробы воды отбирали батометром Рутнера и шприцевым батометром. Пробы ила отбирали трубчатым стратометром. Интенсивность освещения на разных глубинах измеряли люксметром с датчиком, описанным С.В. Шманевым и С.И. Кузнецовым [15]. Температуру определяли термометром, укрепленным внутри прозрачного батометра. Все измерения pH и Eh производили стандартными электродами на pH-метре ППМ-03М или на иономере И-102. Величины pH и Eh в илу определяли в трубке стратометра. Кислород в воде анализировали по методу Винклера, сульфиды - иодометрическим титрованием, в некоторых случаях пробы фиксировали кадмием на месте и анализ производили после отгонки  $\text{H}_2\text{S}$  в лаборатории.

Пробы для микробиологических анализов отбирали в стерильные пробирки. Для учета тионовых бактерий делали посевы воды или ила методом разведений на ряд сред. При составлении сред учитывали гидрохимические особенности водоемов. Накопительные культуры поддерживали в колонках Виноградского. Выделенные в

Т а б л и ц а 1

## Характеристика обследованных озер

| Озера по типам<br>перемешиваемости | Озера по типам трофии           |                   |               |
|------------------------------------|---------------------------------|-------------------|---------------|
|                                    | олиго-<br>трофные               | мезотрофные       | евтрофные     |
| Голомиктические                    | Чирик-<br>Кель                  | Розовый Порсугель | Молла-Кара    |
| Димиктические                      | Карась<br><br>Б. Севан<br>Сухое | Зап. Порсугель    | Б. Тамбукан   |
|                                    |                                 | Свято             | Доткас        |
|                                    |                                 | Светлояр          |               |
|                                    |                                 | Мешиньер          |               |
|                                    |                                 | Плешеево          |               |
| Меромиктические                    | Гек-Гель<br><br>Марал-<br>Гель  | Секретное         |               |
|                                    |                                 | Верхнее Голубое   | Черный Кичиер |
|                                    |                                 | Кононьер          |               |
|                                    |                                 | Залив Некрасова   |               |
|                                    |                                 | Б. Кичиер         |               |
|                                    |                                 | Кузнециха         |               |
|                                    |                                 | Могильное         |               |

полевых условиях культуры идентифицировали ориентировочно по росту на стандартных средах и по характеру роста. Приведенных сред (табл. 2) достаточно, чтобы различить все перечисленные виды тионовых бактерий. Лишь *Thiobacillus a-bis* (A-2) и *Pseudomonas (Trautweinina) spp.* невозможно различить по росту на средах, но их легко определить по изменению pH среды: *Pseudomonas (Trautweinina) spp.* подщелачивают среду при окислении тиосульфата, а тиобациллы подкисляют. Окончательную идентификацию производили в лаборатории после выделения чистой культуры. Чистота культур определялась морфологической однородностью бактерий при микроскопировании и идентичностью колоний или отсутствием роста при посевах на специфические среды. Бактерии идентифицировали по систематическим ключам определителя Берджи [16] и Г.И. Каравайко с соавторами [11], а также исходя из оригинальных описаний тионовых бактерий.

Т а б л и ц а 2

## Диагностика тиновых бактерий

| Вид бактерий                      | Рост на средах |        |              |                 |        |      |        |                | Образование                                 |  |
|-----------------------------------|----------------|--------|--------------|-----------------|--------|------|--------|----------------|---|--|
|                                   | РПА            |        | Лок-<br>доча | Баллсруда       |        |      |        | S <sup>0</sup> | S <sub>n</sub> O <sub>6</sub> <sup>2-</sup> |  |
|                                   | pH 7           | pH 4.5 |              | анаэ-<br>робная | pH 4.5 | pH 7 | pH 9.5 |                |   |  |
|                                   |                |        |              |                 |        |      |        |                |   |  |
| Thiobacillus thioparus            | -              | -      | +            | -               | -      | +    | ++     | +              | -   |  |
| Th. neapolitanus                  | -              | -      | +            | -               | +      | ++   | -      | +              | +   |  |
| Th. denitrificans                 | -              | -      | +            | +               | -      | +    | -      | +              | ?   |  |
| Th. thiooxidans                   | -              | -      | -            | -               | ++     | -    | -      | -              | +   |  |
| Th. organoparus                   | -              | +      | -            | -               | +      | -    | -      | -              | ?   |  |
| Th. intermedius                   | -              | -      | ++           | -               | +      | +    | -      | +              | -   |  |
| Th. novellus                      | +              | -      | +            | -               | -      | +    | +      | ?              | -   |  |
| Th. a-bis (A-2)                   | +              | -      | +            | -               | -      | +    | +      | -              | ?   |  |
| Th. perametabolis                 | +              | +      | +            | -               | -      | -    | -      | +              | ?   |  |
| Th. thiocyanoxidans               | -              | -      | ?            | ?               | ?      | +    | ?      | -              | -   |  |
| Pseudomonas<br>(Trautweinia) spp. | ++             | -      | +            | -               | -      | +    | +      | -              | +   |  |

П р и м е ч а н и е. (-) - отсутствие роста, (+) - рост, (++) - активный рост, (?) - данные отсутствуют.

Видовой состав и количественное распределение фотосинтезирующих серных бактерий определены В.М. Горленко (ИНМИ АН СССР).

Бесцветные серные бактерии идентифицировали по морфологии при микроскопировании проб.

#### Видовой состав тионовых бактерий по культуральным признакам

Из 23 озер нами выделены 28 штаммов тионовых бактерий, которые отнесены к следующим видам.

*Th. thioparus* - описание соответствует принятому [11, 13]. Культуру морской формы растили на средах, содержащих 3% NaCl. На пресных средах и при солености более 10% рост отсутствовал. *Th. thioparus* subsp. *issatchenkoi* - галофильный подвид. Развитие бактерий шло в интервале солености от 8 до 26% с оптимумом при 10-15%. Размер клеток варьировал от 1-2 до 3 мкм в зависимости от солености среды, но при оптимальной солености не превышал 4 мкм.

*Th. neapolitanus* - вид, близкий *Th. thioparus*. Описание соответствует принятому [13].

*Th. intermedius* - описание соответствует принятому [17].

*Ps. (Tr.) trautweinii* - морская форма, описание соответствует принятому для "*Th. trautweinii*". Бактерии росли на средах с содержанием 1-3% NaCl [3].

*Ps. (Tr.) tuttlei* - граммотрицательные бесспоровые палочки с одним полярным жгутом. Факультативный анаэроб. На питательном агаре (РПА) дает интенсивный рост с образованием бесцветных крупных колоний, похожих на таковые *Ps. denitrificans*. На минеральных средах колонии мелкие, бесцветные, росинчатые. Рост на жидких минеральных средах сопровождается помутнением среды. Способен окислять глюкозу, сахарозу, арабинозу,  $\alpha$ -галактозу [3, 18].

*Ps. (Tr.) tuttlei galophylus* subsp. n. - галофильный подвид, отличается от основного вида концентрациями солености среды, необходимыми для жизнедеятельности: 8-26% NaCl, оптимальное развитие при 10-15%.

*Ps. (Tr.) coloratus* sp. n. отличается от *Ps. (Tr.) tuttlei* образованием водорастворимого зеленого пигмента при росте на органических средах и окисляемыми сахарами (окисляется только глюкоза). Содержание ЦУ у *Ps. (Tr.) coloratus*, определенное по нашей просьбе Г.И. Соловых (Оренбургский медицинский институт), равно  $61 \pm 2.5\%$ . Название вида образовано от латинского "color" - цвет.

Бесцветные серные бактерии в озерах практически отсутствовали. В единичных экземплярах найдены *Beggiatoa* sp. в илу и *Thiothrix* sp. в обрастаниях. В озерах Горьковской обл. Сято и Залив Некрасова обнаружены бактерии, ориентировочно описанные нами как *Macromonas*.

Т а б л и ц а 3

## Распределение тионовых бактерий в озерах

| Озера             | NaCl, % | Присутст-<br>вие | Белотный<br>подток | Видовой<br>состав |
|-------------------|---------|------------------|--------------------|-------------------|
| Олиготрофные:     |         |                  |                    |                   |
| Карась            | 0       | -                | -                  | -                 |
| Сухое             | 0       | -                | -                  | -                 |
| Б. Севан          | 0       | +                | -                  | 1, 4              |
| Марал-Гель        | 0       | +                | -                  | 1, 4              |
| Гек-Гель          | 0       | +                | -                  | 1, 4              |
| Чирик-Кель        | 0       | +                | -                  | 4                 |
| Мезотрофные:      |         |                  |                    |                   |
| Верхнее Голубое   | 0       | -                | -                  | -                 |
| Зап. Порсугель    | 3       | -                | -                  | -                 |
| Светлояр          | 0       | +                | +                  | 1                 |
| Свято             | 0       | +                | +                  | 2                 |
| Залив Некрасова   | 0       | +                | +                  | 2                 |
| Секретное         | 0       | +                | -                  | 2                 |
| Кононьер          | 0       | +                | +                  | 2                 |
| Мешиньер          | 0       | +                | +                  | 2, 4              |
| Плещеево          | 0       | +                | +                  | 2, 5              |
| Кузнечиха         | 0       | +                | +                  | 2, 6              |
| Б. Кичнер         | 0       | +                | +                  | 2, 6              |
| Могильное         | 3       | +                | +                  | 3, 4              |
| Розовый Порсугель | 3       | +                | -                  | 4                 |
| Евтрофные:        |         |                  |                    |                   |
| Кичнер-Черное     | 0       | +                | +                  | 2, 6              |
| Доткас            | 0       | +                | -                  | 2, 4              |
| Б. Тамбукан       | 3       | +                | -                  | 4                 |
| Молла-Кара        | 15-20   | +                | -                  | 4                 |

П р и м е ч а н и е. 1 - *Ps. (Tr.) coloratus*, 2 - *Ps. (Tr.) tuttlei*, 3 - *Ps. (Tr.) trautweinii*, 4 - *Th. thionarius*, 5 - *Th. neapolitans*, 6 - *Th. intermedius*. (+) - присутствие, (-) - отсутствие.

Концентрация фотосинтезирующих серных бактерий достигала десятков миллионов в 1 мл воды.

Из 23 исследованных озер тионовые бактерии перечисленных видов обнаружены в 19 (табл. 3).

#### Распределение тионовых бактерий в водоемах разных типов

В бессероводородных озерах тионовые бактерии отсутствовали. В сероводородных голомиктических озерах их развитие было ограничено поверхностным слоем воды из-за отсутствия на глубине кислорода. В кислородных озерах развитие тионовых бактерий ограничено недостатком сероводорода, поэтому они находились только в илу. Примером такого озера служит Большой Тамбукан, расположенный под Пятигорском. Озеро соленое, концентрация солей меняется в зависимости от поступления воды и интенсивности испарения. По данным отдельных анализов, сделанных в период 1907–1918 гг., содержание солей в воде колебалось от 10 до 20% [1]. Несмотря на значительную выработку ила (озеро снабжает сероводородной грязью курорты Железноводска–Пятигорска), средняя глубина Б. Тамбукана составляет всего 1,5 м, максимальная чуть больше 2 м. Прозрачность воды по диску Секки 1,3 м, цвет по шкале Фореля–Уля XII–XIII, распределение основных гидрохимических показателей равномерное (рис. 1). Микроорганизмы оз. Б. Тамбукан впервые исследованы Б.Л. Исаченко [9]. Судя по данной им характеристике, положение в озере с тех пор не изменилось. Дно озера покрыто войлокообразными обрастаниями водорослей. На этом „войлоке“ находятся вишнево-пурпурные пятна, образованные серными фотосинтезирующими бактериями *Chromatium vinosum*. Местами на черной сероводородной грязи два видны белесые пятна серы. В илу нами обнаружены тионовые бактерии: морская (по солености) форма *Th. thioparus*, названная Б.Л. Исаченко [10] *Th. thioparus* f. *Tambi*, в количестве до сотен тысяч клеток на 1 см<sup>3</sup> сырого ила (рис. 1).

В димиктических озерах тионовые бактерии располагались на различной глубине в зависимости от мощности сероводородной зоны. Гетеротрофные тионовые бактерии *Pseudomonas* (*Trautweinia*) spp. размещались преимущественно в слоях, содержащих и сероводород, и значительные количества новообразованного органического вещества. Примерами такого распределения тионовых бактерий могут служить озера Светлояр и Свято (Горьковская обл.). При обследовании оз. Светлояр в июне 1974 г. гипolimнион уже представлял собой анаэробную зону, но еще не был полностью насыщен сероводородом. Из-за большой глубины озера (30,7 м) сероводород полностью поднимался лишь до 18-метрового горизонта, тогда как кислород полностью исчезал уже на глубине 14 м (рис. 2). Таким образом, во время летней стратификации вод озера существовали по меньшей мере 3 совершенно различные зоны: аэробная, микроаэрофильная и анаэробная. В вертикальном распределении ор-

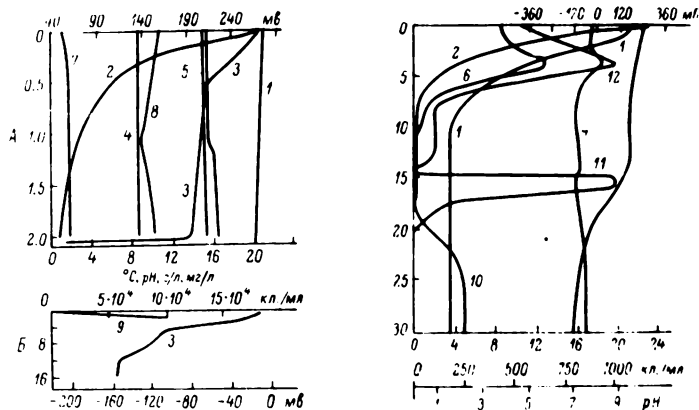


Рис. 1. Распределение тионовых бактерий в оз. Б. Тамбукан.

А - вода. По оси ординат - глубина, м; по оси абсцисс: температура,  $^{\circ}\text{C}$  (1), освещенность, % (2),  $Eh$ , мв (3), pH (4), хлориды, г  $\text{Cl}/\text{л}$  (5), кислород, мг  $\text{O}_2/\text{л}$  (6), карбонаты, мг  $\text{CO}_3/\text{л}$ , (7), бикарбонаты, мг  $\text{HCO}_3/\text{л}$  (8).

Б - ил. По оси ординат - глубина, см; по оси абсцисс:  $Eh$ , мв (3), *Th. thioarum*, кл./мл (9).

Рис. 2. Распределение тионовых бактерий в оз. Светлояр.

По оси абсцисс: сульфиды, мг  $\text{S}/\text{л}$  (10), *Ps. (Tr.) coloratus*, кл./мл (11, 12). Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

ганического вещества в воде, определенном по перманганатной окисляемости, отмечены 3 максимума соответственно этим зонам: на глубине 4, 12 и 20 м. Тионовые бактерии в оз. Светлояр представлены видом *Ps. (Tr.) coloratus* с 2 пиками численности по вертикали: на глубине 4 и 15-16 м. Можно полагать, что в верхней зоне они развиваются как гетеротрофы, окисляя органическое вещество, в нижней - за счет окисления сероводорода. Оз. Свято было обследовано лишь на 20 дней позже оз. Светлояр, однако гипolimнион его уже содержал сероводород во всей своей толще. Мы объясняем заполнение гипolimниона сероводородом не только более поздними сроками обследования, но и меньшей мощностью гипolimниона. Стратификация озера подтверждается распределением кислорода по вертикали: пики содержания кислорода были расположены на 3 глубинах - у поверхности, на 1.5 м и на 4 м



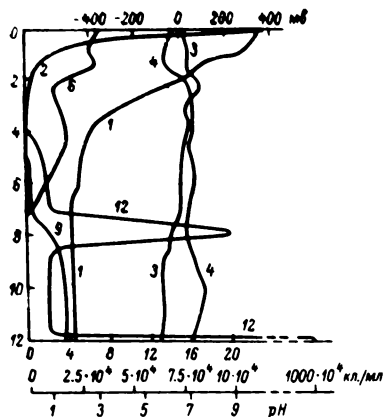


Рис. 3. Распределение тионовых бактерий в оз. Свято.

По оси абсцисс —  $Ps.(Tr.)\ tuttlei$ , кл/мл (12). Остальные обозначения те же, что на рис. 1, 2.

(рис. 3). Увеличение содержания кислорода у поверхности обусловлено атмосферным насыщением, ниже — фотосинтезом различных групп фитопланктона. Кислород, затрачиваемый на окисление сероводорода, летом в глубоких

озерах пополняется за счет фотосинтеза фитопланктона. Тионовые бактерии в оз. Свято были представлены видом  $Ps.(Tr.)\ tuttlei$ , их максимальное количество находилось в зоне исчезновения кислорода (рис. 3).

В меромиктических озерах тионовые бактерии находились у верхней границы мониомлиминия. Несколько озер изучали неоднократно, чтобы проследить динамику распределения тионовых бактерий, дважды обследовано оз. Кузнециха (МАССР). Пробы отбирали в наиболее глубокой части озера. В июне 1972 г. температурный скачок находился на глубине от 2 до 5 м. Гиполимнион содержал большое количество растворенного закисного железа, вода глубинных слоев имела лимонный цвет, на воздухе светлела с выпадением бурого осадка окисленного железа. В таких условиях образующийся при сульфатредукции сероводород (до 100 мг/л в сутки [14]) должен связываться железом. По меньшей мере с 4,5 м и глубже нами отмечено возрастающее содержание титруемых иодометрически восстановленных соединений, которые не являются ни восстановленным закисным железом, ни растворенными сульфидами.

Методом осаждения кадмием сероводород в озере обнаружен не был. Однако свет проникал в воду до глубины 8 м, и освещенная „сульфидная“ зона представляла собой четко выраженный биоценоз с обильным развитием *Pelodictyon clathratiforme*. Связывание железом свободного сероводорода означает труднодоступность сульфидов для фотосинтезирующих серных бактерий, но они могут развиваться в симбиозе с сульфатредуцирующими. Для аэробных тионовых бактерий подобная ситуация означает, кроме того, симбиоз и с денитрифицирующими бактериями.

В оз. Кузнециха нами обнаружены максотрофные серосукисляющие тионовые бактерии *Th. intermedius*. По вертикали они

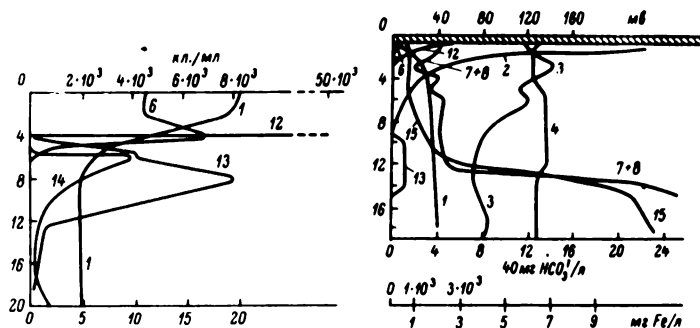


Рис. 4. Распределение тионовых бактерий в оз. Кузнецича, июнь 1972 г.

По оси абсцисс: *Th. intermedius*, кл/мл (13), интенсивность сульфатредукции, 10 мкг  $H_2S$ /л в сутки (14). Остальные обозначения те же, что на рис. 1-3.

Рис. 5. Распределение тионовых бактерий в оз. Кузнецича, март 1974 г.

Заштрихованный участок - ледяной покров. По оси абсцисс: железо, Fe мг/л (15). Остальные обозначения те же, что на рис. 1-4.

образовывали 2 пика численности: приблизительно 8000 кл/мл в сероводородной зоне под слоем фотосинтезирующих бактерий и 50000 в зоне максимального водородного фотосинтеза (рис. 4). В анаэробном гипolimнионе были найдены бактерии, имитировавшие при посеве на агар столбиком рост *Th. denitrificans*. При очистке и изучении культуры выяснилось, что это симбиоз *Th. intermedius* с *Ps. denitrificans* [2]. Мы обследовали оз. Кузнецича в марте 1974 г. Зимнее состояние озера резко отличалось от летнего: кислород подо льдом практически отсутствовал. Фотосинтез водорослей в озере был крайне слаб из-за низкой температуры, слабой освещенности и, возможно, токсичности сульфидов. Фотосинтеза бактерий практически не было, он был угнетен отсутствием света в гипolimнионе сразу же после образования льда. Фотосинтезирующие бактерии в незначительном количестве обнаружены на тех же горизонтах, где доминировали летом. Тионовые бактерии в количестве 2000 кл/мл найдены непосредственно подо льдом. Глубже, в анаэробной зоне, их количество снижалось до десятков в 1 мл и увеличивалось до 500 кл/мл лишь на глубине 10-14 м, т.е. в зоне летнего расположения гипolimниона. Интересно, что уже на глубине 1 м подо льдом находились восста-

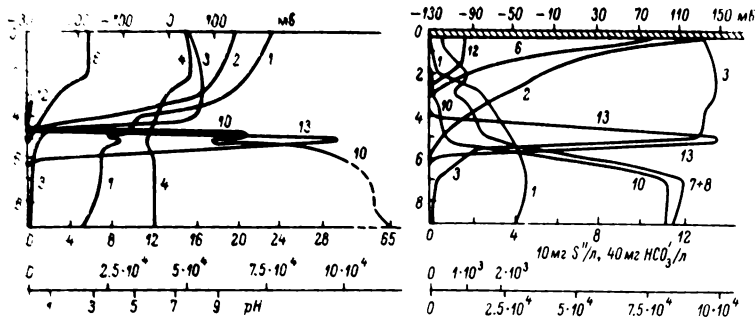


Рис. 6. Распределение тионовых бактерий в оз. Черный Кичиер, июнь 1972 г.

Обозначения те же, что на рис. 1-5.

Рис. 7. Распределение тионовых бактерий в оз. Черный Кичиер, март 1974 г.

Внизу: верхний ряд - *Ps. (Fr.) tuttlei*, кл/мл, нижний - *Th. intermedius*, кл/мл. Остальные обозначения те же, что на рис. 1-

новленные соли железа в количестве 5.6 мг/л. По содержанию железа в озере по-прежнему различались 2 слоя (рис. 5).

Таким образом, в оз. Кузнечиха продолжало сохраняться „летнее“ распределение слоев. Подобным образом тионовые бактерии размещались в озерах Большой Кичиер и Черный Кичиер (рис. 6-9). Зимой во льду оз. Б. Кичиер постоянно были проруби, подо льдом соединяющихся озер Большой и Черный Кичиер содержалось много кислорода, в результате количество тионовых бактерий возросло по сравнению с летом, и они занимали значительную часть водной толщи. Развитие фотосинтезирующих серных бактерий было лимитировано недостатком света, они присутствовали в единичных экземплярах.

Распространение тионовых бактерий в озерах зависит от многих факторов. Самый важный из них - наличие сероводорода, так как в его отсутствие тионовые бактерии в озерах не обнаружены. Разные виды тионовых бактерий *Thiobacillus* spp. распространены только там, где есть значительное количество сероводорода. В случае малого содержания сероводорода их заменяют гетеротрофные тионовые бактерии *Pseudomonas* (*Trautweinia*) spp. Таким образом, само присутствие сероводорода и его концентрация определяют наличие и группу тионовых бактерий. Внутри групп намечаются свои видовые зависимости рас-

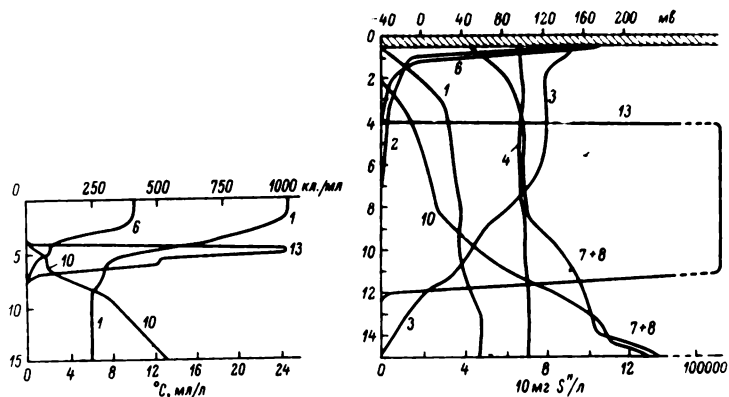


Рис. 8. Распределение тионовых бактерий в оз. Черный Кичиер, июнь 1972 г.

Обозначения те же, что на рис. 1-5.

Рис. 9. Распределение тионовых бактерий в оз. Большой Кичиер, март 1974 г.

Обозначения те же, что на рис. 1-5.

пределения по озерам. Для гетеротрофных бактерий распределение связано с содержанием органического вещества в воде. Так, бактерии *Ps.(Tr.) tuttlei* способны к окислению большого числа разных органических веществ и встречаются в мезотрофных и евтрофных озерах, тогда как *Ps.(Tr.) coloratus* окисляют меньший спектр веществ и распространены в олиготрофных и олигомезотрофных озерах. Для видов рода *Thiobacillus* экологические условия разнятся прежде всего по кислотности среды. В нейтрально-щелочных водах и илах обитают *Th. thioparvus*. В нейтральных илах найдены бактерии близкого вида *Th. neoaplitanus*. В кислотно-нейтральных озерах с подтоком болотных вод — *Th. intermedius*. По литературным данным [8] в кислых вулканических озерах обитают бактерии *Th. thiooxidans*.

В вертикальном распределении тионовые бактерии избирают слой совместного присутствия сероводорода и кислорода. Местонахождение этого слоя определяется типом озера по перемешиваемости, временем года и интенсивностью поступления сероводорода. В дистрофизированных озерах, где сероводород может связываться и железнисными соединениями до контакта с кислородом, тионовые

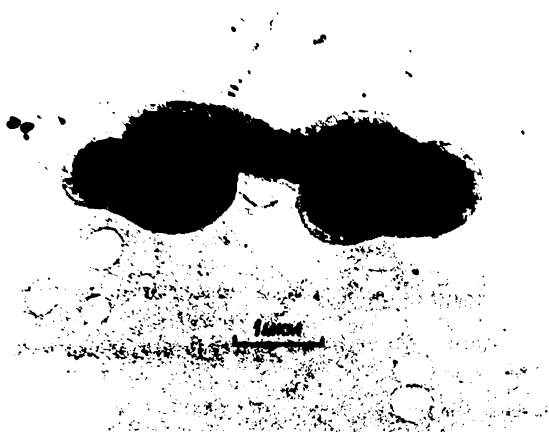


Рис. 10. Симбиотические бактерии *Th. intermedius* и *Ps. denitrificans* в момент деления.

Темные бактерии - тиобациллы, светлые с глобулами включений - псевдомонады.

бактерии располагаются в анаэробной зоне. В этом случае аэробные виды находятся в симбиозе с развивающимися анаэробно денитрифицирующими бактериями [2]. Под электронным микроскопом видно совместное деление симбиотических бактерий *Th. intermedius* и *Ps. denitrificans* (рис. 10).

Из распределения тионовых бактерий в различных местообитаниях складывается четкое представление об экологических нишах видов этих бактерий. Содержание сероводорода в значительной мере связано с окислительно-восстановительными условиями среды. Тионовые бактерии разных видов обнаружены при определенных значениях pH и Eh (рис. 11). По кислотности и ОВ потенциалу очерчены экологические ниши среды обитания для *Th. thioparus*, *Th. intermedius* и *Pseudomonas (Trautweinia) spp.* Экологическая ниша *Th. intermedius* характеризуется относительно кислыми значениями pH, *Th. thioparus* - щелочными значениями pH и низкими значениями ОВ потенциала, *Pseudomonas (Trautweinia) spp.* - относительно высокими значениями ОВ потенциала. Интересно, что все очерченные по pH и Eh экологические ниши тионовых бактерий находятся в пределах экологической

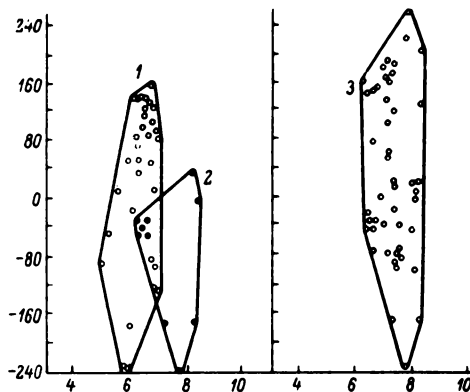


Рис. 11. Экологические ниши тионовых бактерий в воде озер.

1 - *Th. intermedius*, 2 - *Th. thioparus*, 3 - *Pseudomonas (Trautweinina) spp.* По оси ординат -  $Eh$ , мв; по оси абсцисс - pH.

ниши сульфатредуцирующих бактерий [12]. При этом в области отрицательных значений  $Eh$  границы ниш тионовых и сульфатредуцирующих бактерий совпадают.

#### Л и т е р а т у р а

1. Б уд р и к В.М. Материалы по изучению Тамбуканского озера. Пятигорск, 1926. вып. 1. 190 с.
2. В а й н ш т е й н М.Б. Характеристика тионовых бактерий озер Марийской АССР. - Микробиология, 1975, т. 44, вып. 1, с. 151-155.
3. В а й н ш т е й н М.Б. О систематическом положении *Th. trautweinii*. - Микробиология, 1976, т. 45, вып. 1, с. 137-141.
4. Гор л е н к о В.М. Роль физико-химических факторов в распространении фотосинтезирующих бактерий. - Автореф. канд. дис., М., 1969. 27 с.
5. Гор л е н к о В.М., Че б о т а р е в Е.Н., Ка ч а л к и н В.И. Микробиологические процессы окисления сероводорода в оз. Репном (Славянские озера). - Микробиология, 1973, т. 42, вып. 4, с. 723-728.
6. Гор л е н к о В.М., Че б о т а р е в Е.Н., Ка ч а л к и н В.И. Микробиологические процессы окисления сероводо-

- рода в сз. Вейсовом (Славянские озера). - Микробиологии, 1974, т. 43, вып. 3, с. 530-534.
7. Горленко В.М., Вайштейн М.Б., Качалкин В.И. Микробиология оз. Могильного. Микробиологические процессы. - В кн.: Реликтовое озеро Могильное. Л., 1975, с. 188-197.
  8. (Иванов М.В., Каравайко Г.И.) I v a n o v M.V., K a r a v a i k o G.I. The role of microorganisms in the sulphur cycle in crater lakes of the Golovnin caldera. - Z. Allg. Microbiol., 1966, Bd 6, N 1, S. 10-22.
  9. Исаченко Б.Л. О бактериологических исследованиях Тамбуканского озера. - Избр. тр., М.-Л., 1951, т. 2, с. 17-20.
  10. Исаченко Б.Л. Микробиологические исследования над грязевыми озерами. - Избр. тр., М.-Л., 1951, т. 2, с. 26-142.
  11. Каравайко Г.И., Кузнецов С.И., Голомзник А.И. Роль микроорганизмов в выщелачивании металлов из руд. М., 1972. 248 с.
  12. Каравайко Г.И., Ляликова Н.Н., Пивоварова Т.А. Микроорганизмы рудных месторождений, их физиология и геохимическая деятельность. - В кн.: Экология и геохимическая деятельность микроорганизмов. Пушкино, 1970, с. 25-27.
  13. Сколова Г.А., Каравайко Г.И. Физиология и геохимическая деятельность тисновых бактерий. М., 1964. 333 с.
  14. Чеботарев Е.Н. Микробиологическое образование сероводорода в пресных карстовых озерах Большой Кичиер и Черный Кичиер. - Микробиология, 1974, т. 43, вып. 6, с. 1105-1110.
  15. Шмапнев С.В., Кузнецов С.И. Прибор для определения глубины проникновения света в воду в естественных водоемах. - Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1974, № 20, с. 60-68.
  16. B e r g e y's m a n u a l of determinative bacteriology. Baltimore, 1957. 1094 p.
  17. L o n d o n, J. Thiobacillus intermedius n.s. A novel type of facultative autotroph. - Arch. Microbiol., 1963, vol. 46, N 4, p. 329-337.
  18. T u l l i e L.H., H o l m e's P.E., J a n n e r s c h H.W. Growth rate stimulation of marine pseudomonas by thiosulfate. - Arch. Microbiol., 1974, vol. 99, N 1, p. 1-23.

ЛЕТУЧИЕ ЖИРНЫЕ КИСЛОТЫ В ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ  
ВОДОЕМОВ

Остатки отмершего фитопланктона и высшей водной растительности оседают из водной массы в иловые отложения и подвергаются дальнейшему распаду в анаэробных условиях с образованием летучих жирных кислот: муравьиной, уксусной, пропионовой, масляной, валериановой, капроновой. Они не накапливаются в илах в значительных количествах, а разлагаются микроорганизмами до углекислоты и метана [2].

Пути образования метана весьма разветвленные. Он может образовываться из метильной группы жирных кислот, в результате восстановления углекислоты водородом, путем декарбосилирования уксусной кислоты [2, 10, 11]. В литературе неоднократно указывалось на присутствие в донных отложениях летучих жирных кислот [4, 8, 10], а также микроорганизмов, разрушающих их [5, 6, 9].

Задача нашей работы состояла в определении в иловых отложениях водоемов различного типа содержания летучих жирных кислот как одного из исходных продуктов образования метана. Для выделения и концентрации органических кислот используются различные способы экстракции, соосаждение с гидроокисью железа, ионообменные колонки, отгонка с водяным паром. Для качественного и количественного определения низших жирных кислот применяется хроматография на колонках с силикагелем, бумажная, тонкослойная или газо-жидкостная. Хроматографирование производится в виде диэтиламинowych производных, натриевых и аммониевых солей, гидроксамовых производных, эфиров кислот. Хроматографируют кислоты и в чистом виде.

Нами было использовано выделение летучих жирных кислот перегонкой с водяным паром и последующее хроматографирование их в виде гидроксамовых производных [1, 4]. Ил для анализа отбирался из поверхностного слоя донных отложений и консервировался 0,1 н. раствором  $\text{NaOH}$  (10 мл на 100 г ила). Отгон производился из 50 г ила при подкислении до  $\text{pH}=2$ . Общий объем перегоняемой смеси составлял 100 мл, объем отгоняемого дистиллята — 1 л. Как показали контрольные определения [3], с этим



объемом в среднем отгоняется 88% муравьиной кислоты, 91% уксусной, 99% пропионовой, масляной, валериановой и капроновой.

Дистиллят подщелачивали 0,2 н. раствором  $\text{NaOH}$  до порозовения по фенолфталеину и упаривали досуха. К осадку добавляли 0,5 мл  $\text{PCl}_5$  и кипятили содержимое колбы в течение 15 мин, при этом соли жирных кислот превращались в хлорпроизводные. Из них получали метиловые эфиры путем кипячения в течение 15 мин с метанолом (1,5 мл). После добавки гидроксиламина из метиловых эфиров образовывались гидроксамидные производные.

Анализ смеси кислот производили методом восходящей хроматографии на бумаге. Раствор гидроксамидных производных наносили на стартовые точки на хроматографическую бумагу. Наряду с опытными наносили и стандартные растворы, приготовленные из химически чистых препаратов соответствующих кислот. Каждую пробу наносили дважды: 10 и 90% полученного объема, который чаще всего не превышал десятых долей миллилитра. Это давало возможность учесть кислоты, содержащиеся в малом количестве, так как в случае нанесения всего объема слабые пятна их перекрывались слишком сильными пятнами кислот, присутствовавших в большом объеме.

Высушенные хроматограммы опрыскивали с обеих сторон 10%-м раствором хлорного железа в н-бутаноле. Окраска проявившихся пятен очень устойчива, и сравнение плотностей потемнения можно производить в течение суток с момента проявления без значительной ошибки. Интенсивность окраски пятен определялась на денситометре ДФЭ-10. По показаниям прибора строились кривые; расчет делался путем сравнения площадей пиков опытных и стандартных растворов.

Так как при данных условиях анализа муравьиная кислота значительно, а иногда и полностью разрушается, ее учитывали лишь качественно.

Кроме содержания органических кислот в донных отложениях определялись влажность ила (высушиванием при  $106^\circ$  до постоянного веса), содержание в нем органического вещества как потери при прокаливании воздушно-сухого ила при  $550^\circ$ , а при работе на озерах деструкция органического вещества ила за счет аэробных и анаэробных процессов (по методике М.Е. Гамбаряна, видоизмененной В.И. Романенко [7]).

Содержание летучих жирных кислот определено нами в различных водоемах: водохранилищах Волжской системы, водоемах Волго-Балтийской системы, озерах Ярославской обл., Латвии и Карелии. На Рыбинском водохранилище и Волге произведены сезонные наблюдения, в других случаях материал собран однократно.

В донных отложениях Рыбинского водохранилища, состоящих из песка серого и торфянистого илов с содержанием органического вещества от 2 до 40%, найдены все 6 кислот. В наибольших количествах присутствовали муравьиная и уксусная кислоты. Хотя муравьиную кислоту и нельзя определить количественно, о ее при-

судили в больших количествах судили по тому, что соответствующие пятна на хроматограммах по интенсивности окраски приближались к пятнам уксусной кислоты, которая доминирует в илах, а иногда и превосходили их.

В 1970–1971 гг. в илах Рыбинского водохранилища летучие жирные кислоты обнаружены в очень малых количествах; чаще их можно было определить только качественно. Содержание уксусной кислоты колебалось от 1 до 18 мг/кг<sup>1</sup>, других кислот – на 1–2 порядка ниже.

В 1972 г. отмечена наибольшая за все годы наблюдений концентрация кислот: 1 – 200 мг/кг, что по отношению к органическому веществу составило 0,002–0,4%. В серых и торфянистых илах их в среднем было больше (32–36 мг/кг), чем в песке (17 мг/кг). По акватории водохранилища наибольшее количество кислот обнаружено в юго-западной части (в районе Брейтова), где, по данным В.И. Романенко [6], находится много метанообразующих бактерий.

Максимальное содержание всех кислот было в июле и ноябре (рис. 1).

Донные отложения водоемов Волжской системы состоят в основном из песка разного размера и серых илов, содержащих 3–15% органического вещества. В 1972 г. нами было установлено присутствие в них летучих жирных кислот в следующих количествах: весной 0,1–80 мг/кг, летом 4–159, осенью 15–119 мг/кг (рис. 2). Всюду значительно преобладала уксусная кислота (80% и больше в сумме кислот). Чаще отсутствовали муравьиная, масляная и валериановая кислоты.

Отметим, что в конце лета и осенью состав кислот, как правило, был более разнообразным, и присутствовали они в большем количестве. Особенно заметное повышение в содержании кислот наблюдалось осенью на станциях Нижней Волги.

Донные отложения водоемов Волго-Балтийской системы по механическому составу имели самый разнообразный характер, а содержание органического вещества колебалось от 0,5 до 39% от сухого веса.

Наибольшая концентрация кислот зафиксирована в илах на станциях шекнинской части Череповецкого водохранилища (табл. 1), наименьшая – в Рыбинском водохранилище.

Очень бедными по содержанию и составу кислот были сильно минерализованные донные отложения Белого озера.

В Кубенском озере количество кислот не имело четкой связи с характером донных отложений: илы, отобранные на 2 станциях этого озера, одинаковы по характеру и близки по содержанию органического вещества, но по количеству кислот и составу сильно разнятся между собой.

---

<sup>1</sup> Здесь и в дальнейшем содержание летучих жирных кислот дано в расчете на 1 кг влажного ила.

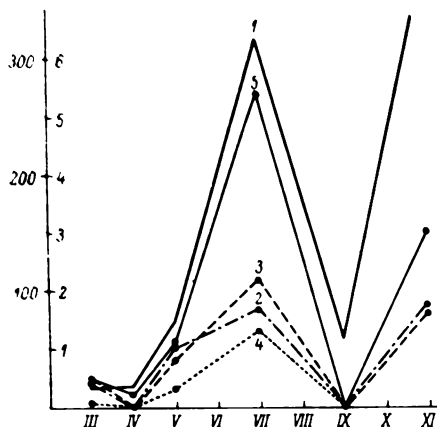


Рис. 1. Сезонные изменения содержания летучих жирных кислот в илах Рыбинского водохранилища в 1972 г. (средняя по станциям).

Кислоты: 1 — уксусная, 2 — пропионовая, 3 — масляная, 4 — валериановая, 5 — капроновая. По оси ординат — содержание кислот, мг/кг сухого ила (слева — для уксусной кислоты, справа — для остальных); по оси абсцисс — месяцы.

В торфянистых илах количество органического вещества было максимальным, в песчаных — минимальным (табл. 2).

Деструкция органического вещества донных отложений за счет аэробных процессов была наиболее интенсивной в прибрежной части Плещеева озера (табл. 2). В прибрежье оз. Неро и в Савельевском озере скорость минерализации органического вещества ила самая низкая. В Чашническом озере распад органического вещества шел только за счет анаэробных процессов, так как в придонных слоях воды кислород отсутствовал.

В донных отложениях озер Ярославской обл. нами установлено присутствие летучих жирных кислот в количестве от 30 до

В Онежском озере суммарное количество кислот колебалось от 30 до 100 мг/кг. В Повеженском заливе и в центральной части озера содержание кислот выше и разнообразнее.

Донные отложения Ладожского озера различны по характеру, по содержанию органического вещества, по количеству и составу кислот.

Содержание летучих жирных кислот было определено нами в озерах Ярославской обл., Латвии и Карелии разной степени трофности — от олигодистрофных до евтрофных.

Донные отложения озер Ярославской обл. (табл. 2) представляли собой сапропели (Неро, Сомино, Рюмниковское), торфянистые (Вашутинское, Чашническое, Савельевское) и песчаные илы (Плещеево).

Рис. 2. Общее содержание летучих жирных кислот в донных отложениях водоемов Волжской системы, мг/кг сухого ила.

I — станции отбора проб, II — весна, III — лето, IV — осень.

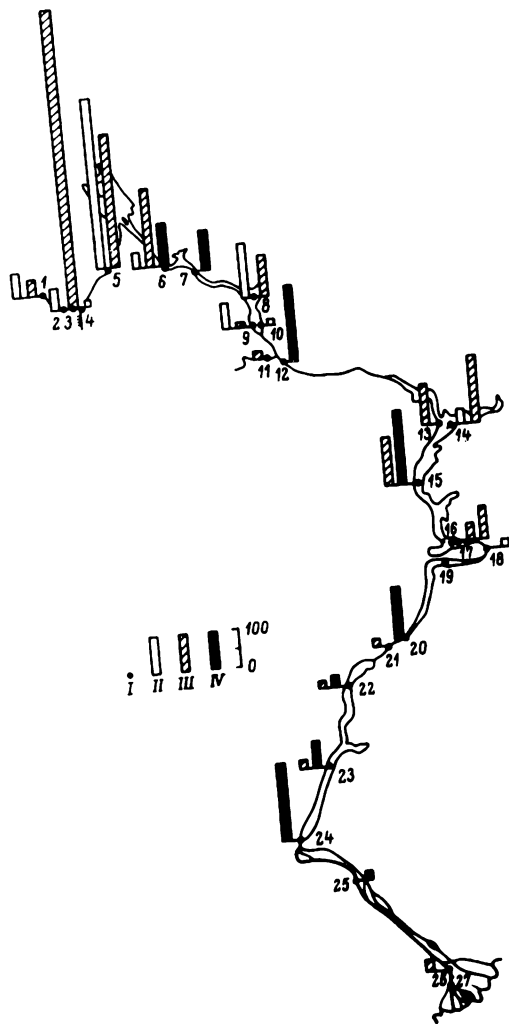


Рис. 2.

Т а б л и ц а 1

Содержание летучих жирных кислот в водослоях Волго-Балтийской системы,  
мг/кг сырого ила

| Водоем                     | Характер донных<br>отложений | Влаж-<br>ность,<br>%, | Потеря<br>при<br>прока-<br>лива-<br>нии, % | C <sub>1</sub> | C <sub>2</sub> | C <sub>3</sub> | C <sub>4</sub> | C <sub>5</sub> | C <sub>6</sub> | Сумма кис-<br>лот, % от<br>органиче-<br>ского веще-<br>ства ила |
|----------------------------|------------------------------|-----------------------|--|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|---|
| Рыбинское<br>водохранилище | Серый ил                     | 75                    | 20   | -              | 1              | 1              | 1              | 2              | 6              | 0,02  |
|                            | Торфянистый ил               | 86                    | 39   | -              | 1              | 2              | 2              | 1              | +              | 0,01  |
|                            | Черный ил                    | 81                    | 17   | +              | 254            | 3              | 5              | 6              | 2              | 0,80  |
|                            | Серый ил                     | 64                    | 10   | +              | 241            | 4              | 5              | 7              | 4              | 0,70  |
| Белое озеро                | Светло-коричневый ил         | 56                    | 8  | +              | 268            | 7              | 9              | 9              | 3              | 0,90  |
|                            | Серый ил с песком            | 71                    | 7  | -              | 3              | -              | -              | 3              | 2              | 0,04  |
|                            | То же                        | 63                    | 8  | +              | 16             | -              | -              | -              | -              | 0,03  |
|                            | Светло-коричневый ил         | 77                    | 9  | +              | 11             | -              | -              | -              | 4              | 0,07  |
|                            | Серый ил                     | 65                    | 14   | +              | 113            | -              | -              | -              | -              | 0,20  |

|                 |                                       |    |     |   |     |   |   |    |    |      |
|-----------------|---------------------------------------|----|-----|---|-----|---|---|----|----|------|
| Кубенское озеро | То же                                 | 72 | 11  | + | 104 | 3 | 6 | 11 | 9  | 0.50 |
| " "             | " "                                   | 80 | 14  | - | 16  | - | - | -  | 5  | 0.05 |
| Онежское озеро  | Серый ил                              | 82 | 12  | + | 29  | - | - | -  | 4  | 0.1  |
|                 | Коричневый ил с конкрециями           | 82 | 11  | + | 66  | + | + | -  | 4  | 0.3  |
|                 | Серо-коричневый ил                    | 81 | 11  | + | 70  | 2 | 2 | 4  | 4  | 0.4  |
|                 | Коричневый ил, торфяная крошка, песок | 59 | 6   | + | 90  | 3 | 7 | -  | 2  | 0.4  |
|                 | Серо-коричневый ил                    | 77 | 9   | + | 40  | - | - | -  | +  | 0.2  |
| Ладожское озеро | Глинистый ил с песком                 | 51 | 4   | + | 45  | 1 | - | -  | 4  | 0.3  |
|                 | Глинистый ил                          | 79 | 11  | + | 51  | 3 | 4 | 17 | 15 | 0.4  |
|                 | Коричневый ил                         | 82 | 9   | + | 114 | 2 | - | +  | 2  | 0.7  |
|                 | Крупный песок                         | 26 | 1   | - | 1   | - | - | -  | 7  | 0.1  |
|                 | Мелкий песок                          | 20 | 0.5 | + | 61  | 2 | 2 | 12 | 10 | 2.2  |

Примечание. Здесь и в последующих таблицах С1-С3 и т.д. - кислоты по числу углеродных атомов в них, (-) - отсутствие кислоты в пробе, (+) - для муравьиной кислоты - ее наличие, для остальных кислот - присутствие в виде следов.

Таблица 2

## Характеристика донных отложений озер Ярославской обл.

| Озеро                            | Характер донных отложений | Влажность, % | Потеря при прижизнении, % | Деструкция органического вещества за счет аэробных процессов, г С/м <sup>2</sup> .сутки <sup>-1</sup> |
|----------------------------------|---------------------------|--------------|---------------------------|---|
| Неро (прибрежье)                 | Черный ил                 | 91           | 35                        | 0.05  |
| Неро (у Ростова)                 | То же                     | 95           | 42                        | Анализ не производился  |
| Неро (центр)                     | " "                       | 90           | 26                        | То же   |
| Плещеево (прибрежье)             | Песок                     | 29           | 1                         | 0.80  |
| Плещеево (у Переслава Залеского) | Песчанистый ил            | 65           | 6                         | 0.03  |
| Плещеево (центр)                 | Песок                     | 38           | 3                         | 0.12  |
| Вашутинское                      | Торфянистый ил            | 93           | 66                        | 0.18  |
| Сомино                           | Серый ил                  | 91           | 25                        | 0.19  |
| Рюмниковское                     | То же                     | 88           | 24                        | 0.30  |
| Чашинское                        | Торфянистый ил            | 90           | 34                        | 0   |
| Савельевское                     | То же                     | 95           | 55                        | 0.06  |

400 мг/кг, что в пересчете на органическое вещество ила составило 0.2-1.8%. Всюду преобладала уксусная кислота (96% и выше в сумме кислот), содержание других кислот было на 1-2 порядка ниже. Максимальная концентрация их была в мезотрофных озерах Сомино и Вашутинское и в евтрофном Савельевском, минимальная в мезотрофном оз. Плещеево, где и состав кислот был однократный (табл. 3).

В торфянистых илах озер Карелии с высоким содержанием органического вещества летучие жирные кислоты присутствовали в количествах от 23 до 35 мг и составляли значительную долю от

Т а б л и ц а 3

Содержание летучих жирных кислот  
в донных отложениях озер Ярославской обл.,  
мг/кг сырого ила

| Озера                             | C <sub>1</sub> | C <sub>2</sub> | C <sub>3</sub> | C <sub>4</sub> | C <sub>5</sub> | C <sub>6</sub> | Сумма кислот, % от органического вещества |
|-----------------------------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|---|
| Неро (прибрежье)                  | +              | 150            | 0.9            | 1.3            | 1.3            | 2.3            | 0.5                                       |
| Неро (у Ростова)                  | +              | 220            | 1.1            | -              | 1.8            | 3.5            | 1.1                                       |
| Неро (центр)                      | +              | 250            | 1.0            | -              | 4.0            | 1.9            | 1.0                                       |
| Плещеево (прибрежье)              | +              | 60             | +              | -              | -              | 2.0            | 0.8                                       |
| Плещеево (у Переславля-Залеского) | +              | 30             | +              | -              | -              | +              | 0.1                                       |
| Плещеево (центр)                  | +              | 280            | 0.9            | 1.3            | 1.4            | 8.1            | 1.6                                       |
| Вашутинское                       | +              | 360            | 2.9            | 1.5            | 1.2            | 1.5            | 0.8                                       |
| Сомино                            | +              | 390            | 2.0            | 4.2            | 2.5            | 4.3            | 1.8                                       |
| Рюмниковское                      | +              | 190            | 0.5            | 1.1            | 1.1            | 1.6            | 0.7                                       |
| Чашническое                       | +              | 120            | 0.7            | 1.8            | 1.3            | 1.9            | 0.4                                       |
| Савельевское                      | +              | 300            | 1.0            | 1.2            | 1.3            | 2.1            | 1.1                                       |

органического вещества ила (табл. 4). Наибольшее содержание их отмечено в озерах, где в придонных слоях воды отсутствовал кислород и разрушение органического вещества ила шло за счет анаэробных процессов.

В разнообразных по характеру и содержанию органического вещества иловых отложениях озер Латвии (табл. 5) распад органического вещества с наибольшей скоростью шел в евтрофном оз. Доткас ( $0.3 \text{ г C/м}^2 \cdot \text{сутки}^{-1}$ ), где процессы анаэробной деструкции в 4 раза превышали аэробный распад. В олиготрофном оз. Резнас наблюдалась самая высокая скорость аэробного разложения органического вещества ила ( $0.2 \text{ г C/м}^2 \cdot \text{сутки}^{-1}$ ). В олиготрофных озерах Дрида и мезотрофном Вишкю процессы аэробного



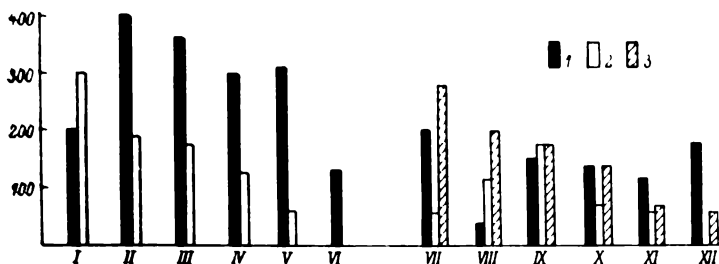


Рис. 3. Содержание летучих жирных кислот и интенсивность деструкционных процессов в донных отложениях озер Ярославской обл. и Латвии.

1 - общее содержание кислот, 2 - деструкция за счет аэробных процессов, 3 - деструкция за счет анаэробных процессов.  
По оси ординат - содержание кислот, мг/кг влажного ила, скорость деструкции органического вещества ила, мг  $C/m^2 \cdot сутки^{-1}$ ; по оси абсцисс - озера: I - Рюмниковское, II - Сомино, III - Васьютинское, IV - Плещеево (центр), V - Савельевское, VI - Чашинское, VII - Доткас, VIII - Дридза, IX - Резнас, X - Вишю, XI - Бригенес, XII - Заболотниеку.

Т а б л и ц а 4

Содержание летучих жирных кислот  
в донных отложениях озер Карелии, мг/кг сырого ила

| Озеро   | Характер донных отложений | Влажность ила, % | Потеря при прокаливании, % | $C_1$ | $C_2$ | $C_3$ | $C_4$ | $C_5$ | $C_6$ | Сумма кислот, % от органического вещества |
|---------|---------------------------|------------------|----------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|---|
| Глухово | Торфянистый ил            | 97               | 69                         | +     | 220   | 0.7   | 1.2   | 1.3   | 2.3   | 1.1                                       |
| Лесная  | То же                     | 97               | 54                         | +     | 210   | +     | +     | 2.9   | 12.3  | 1.4                                       |
| Ламба   | " "                       | 97               | 61                         | +     | 330   | 0.7   | 4.6   | 10.2  | 8.4   | 1.9                                       |
| Корба   | Черный ил                 | 98               | 47                         | +     | 250   | 0.7   | 1.2   | 1.9   | 7.1   | 2.7                                       |

Т а б л и ц а 5

## Характеристика донных отложений озер Латвии

| Озеро                              | Характер донных отложений | Влажность, % | Потеря при прокаливании, % | Деструкция органического вещества ила (г С/м <sup>2</sup> ·сутки <sup>-1</sup> ) за счет |                      |
|------------------------------------|---------------------------|--------------|----------------------------|--|----------------------|
|                                    |                           |              |                            | аэробных процессов   | анаэробных процессов |
| Доткас                             | Черный ил                 | 91           | 37                         | 0.05   | 0.22                 |
| Вишю (заросли)                     | Песок                     | 45           | 3                          | 0.05   | 0.02                 |
| Вишю (центр)                       | Серый ил                  | 84           | 17                         | 0.07   | 0.07                 |
| Резнас (заросли)                   | Песок                     | 36           | 3                          | 0.11   | 0                    |
| Резнас (вост. часть)               | Заиленный песок           | 87           | 17                         | 0.08   | 0.01                 |
| Резнас (центр)                     | Серый ил с песком         | 86           | 16                         | 0.18   | 0                    |
| Дрида                              | Серый ил                  | 88           | 16                         | 0.12   | 0.08                 |
| Заболотниеку (заросли)             | Торфянистый ил            | 89           | 30                         | 0.12   | 0.04                 |
| Заболотниеку (глубоководная часть) | То же                     | 92           | 42                         | 0  | 0.06                 |
| Бригенес (глубина 9 м)             | Глинистый серый ил        | 83           | 15                         | Анализ не производился   |                      |
| Бригенес (глубина 20 м)            | То же                     | 82           | 15                         |  |                      |

деструкции преобладали над анаэробным разрушением, а в глубоководной части олигодистрофного оз. Заболотниеку, где в придонных слоях воды содержание кислорода было незначительным, органическое вещество ила разлагалось лишь за счет анаэробных процессов.

Присутствие муравьиной и уксусной кислот установлено в донных отложениях всех озер, остальные кислоты в ряде случаев отсутствовали (табл. 6). Суммарное содержание кислот находилось в пределах 40–200 мг/кг (0.1–0.8% от органического вещества). Доля уксусной кислоты была наивысшей (95–99%), количество других кислот не превышало 2 мг/кг.

Максимальное содержание кислот отмечено в озерах Доткас и Заболотниеку (глубоководная часть), где преобладали процессы анаэробного распада органического вещества ила, и в оз. Бригенес (9 м), минимальное — в самом глубоком оз. Дрида.

При сравнении количества кислот в донных отложениях прибрежных зарослей и в центральной части озер неожиданно оказалось, что в центре кислот содержится больше (табл. 6).

Т а б л и ц а 6

Содержание летучих жирных кислот  
в донных отложениях озер Латв ССР, мг/кг сырого ила

| Озеро                                      | C <sub>1</sub> | C <sub>2</sub> | C <sub>3</sub> | C <sub>4</sub> | C <sub>5</sub> | C <sub>6</sub> | Сумма кислот,<br>% от органи-<br>ческого ве-<br>щества ила |
|--|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|--|
| Доткас                                     | +              | 200            | 1.0            | 1.6            | +              | 1.9            | 0.6  |
| Викшю (заросли)                            | +              | 70             | 0.3            | 0.8            | -              | 1.3            | 0.5  |
| Викшю (центр)                              | +              | 130            | 0.4            | 1.4            | -              | 1.5            | 0.5  |
| Резнас (заросли)                           | +              | 60             | -              | 0.8            | 0.4            | 2.2            | 0.4  |
| Резнас (вост.<br>часть)                    | +              | 160            | 0.6            | 1.0            | -              | -              | 0.7  |
| Резнас (центр)                             | +              | 150            | 0.5            | -              | -              | 1.2            | 0.6  |
| Дризда                                     | +              | 40             | +              | +              | -              | 1.8            | 0.2  |
| Заболотниеку<br>(заросли)                  | +              | 40             | +              | +              | -              | 1.1            | 0.1  |
| Заболотниеку<br>(глубоковод-<br>ная часть) | +              | 180            | 0.2            | 0.7            | +              | -              | 0.5  |
| Бригенес (глу-<br>бина 9 м)                | +              | 200            | 0.5            | 0.9            | 0.8            | -              | 0.8  |
| Бригенес (глу-<br>бина 20 м)               | +              | 120            | 0.2            | +              | +              | -              | 0.4  |

Таким образом, содержание летучих жирных кислот в донных отложениях водоемов увеличивается в период отмирания фитопланктона, когда в илы поступает свежее органическое вещество.

Количество кислот и их доля в органическом веществе ила в среднем в евтрофных водоемах выше, чем в мезотрофных и олиготрофных.

Наибольшее содержание кислот в среднем отмечено в торфянистых илах, наименьшее - в песках, серые илы занимают промежуточное положение.

Отношение суммы кислот к количеству органического вещества донных отложений в сером иле и песке примерно одинаково, а в торфянистых илах в 2 раза выше.

В обследованных озерах четкой связи между концентрацией кислот и интенсивностью процессов распада органического вещества донных отложений не установлено (рис. 3).

1. Горбенко Ю.А., Романенко В.И. Исследование образования летучих кислот микроорганизмами из родов *Achromobacter*, *Pseudomonas* и *Chromobacterium* методом хроматографии на бумаге. - Микробиология, 1959, т. 28, вып. 6, с. 870-873.
2. Кузнецов С.И., Хартулари Е.М. Микробиологическая характеристика анаэробного распада органического вещества ила Белого озера в Косине. - Микробиология, 1941, т. 10, с. 834.
3. Монакова С.В. К методике определения содержания летучих жирных кислот в иловых отложениях. - Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1973, № 17, с. 70-72.
4. Романенко В.И. Количество летучих жирных кислот в илах Рыбинского водохранилища, определенное методом хроматографии. Бюл. Ин-та биол. всдохр. АН СССР, 1962, №13, с.39-43.
5. Романенко В.И. Микробиологические процессы в водохранилищах разных типов. Автореф. канд. дис. М., 1964, 19 с.
6. Романенко В.И. Характеристика микробиологических процессов образования и разрушения органического вещества в Рыбинском водохранилище. - В кн.: Производство и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.-Л., 1966, с. 133-153.
7. Романенко В.И., Романенко В.А. Деструкция органического вещества в иловых отложениях Рыбинского водохранилища. - В кн.: Физиология водных организмов и их роль в круговороте органического вещества. Л., 1964, с. 24-31.
8. Сперанская Т.А. Данные по изучению органического вещества иловых отложений. - Тр. Лимнол. ст. в Косине, 1935, № 20, с. 67-78.
9. Хартулари Е.М. Бактериологические и химические исследования ряда подмосковных озер в связи с вопросом разложения ила с образованием газов. - Тр. Лимнол. ст. в Косине, 1939, № 22, с. 115-127.
10. Vallentyne J.R. Geochemistry of carbohydrates. Production research and Technical Service Department. - Calgary, Alberta, Canada 1959, 5 p.
11. Zeikus J.G., Weimer P.J., Nelson D.R., Daniels L. Bacterial Methanogenesis: Acetate as a Methane Precursor in Pure Culture. - Arch. Microbiol., 1975, Bd 104(2), S. 129-134.

## ДЕСТРУКЦИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ ВОДОХРАНИЛИЩ ВОЛГИ

После строительства Саратовской ГЭС Волга почти на всем своем протяжении оказалась зарегулированной. Это привело к коренному изменению затопленных угодий: заилению ложа водохранилищ в результате размыва берегов и островов, переработке залитых почв с остатками растительности и образованию осадков органических веществ.

Микрофлора донных отложений волжских водохранилищ, за исключением Рыбинского, изучена слабо [1-4, 8, 11-13], что обуславливает дальнейший интерес к исследованиям микробного населения в них и интенсивности деструкционных процессов. В августе 1976 г. нами проведены микробиологические исследования донных отложений на обширном участке Волги от приплотинного плеса Рыбинского водохранилища до начала дельты у пос. Оранжевого (табл. 1).

Грунт доставали дночерпателем, откуда порцию поверхностного слоя ила отбирали в стерильные склянки для микробиологического анализа. Общее количество бактерий подсчитывали на мембранных ультрафильтрах „Синпор“ с диаметром пор 0,4 мкм. Сапрофиты выращивали на РПА, гнилостные бактерии учитывали на среде Вильсона-Блера [9], маслянокислые бактерии из рода *Clostridium* на среде Емцева [5] в разных вариантах. Деструкцию органического вещества в донных отложениях определяли в стеклянных трубках по методике В.И. Романенко [7, 8], химическое потребление кислорода илами – в параллельных трубках с илом, куда предварительно наливали по 2 мл насыщенного раствора сулемы [2]. Органическое вещество отложений определялось после ступенчатого гидролиза 5 и 80%-й серной кислотой по И.В. Тюрину [10].

Волжские водохранилища различаются по географическому расположению, климатическим условиям, по гидрологическому режиму, возрасту, что оказывает влияние на формирование донных отложений. Так, в илах Рыбинского водохранилища находится довольно много торфяных частиц. Отложения Горьковского водохранилища богаты детритом водорослевого происхождения. Южнее, в Куйбышевском и Волгоградском водохранилищах, увеличивается содержание в илах минеральных частиц: песчаных – в первом и глинистых –

Т а б л и ц а 1

## Характеристика станций

| Номер | Местонахождение                                   | Глубина, м | Температура у дна, °С | Концентрация у дна, O <sub>2</sub> , мг/л |
|-------|---|------------|-----------------------|---|
| 1     | Приплотинный участок Рыбинского водохранилища     | 6          | 18.1                  | -   |
| 3     | Выше Ярославля                                    | 6          | 18.0                  | 11.0                                      |
| 5     | Выше Костромы                                     | 7          | 20.2                  | 9.6                                       |
| 6     | Выше Кинешмы                                      | 9          | 19.2                  | 7.9                                       |
| 7     | У Юрьевца   | 8          | 19.4                  | 6.1                                       |
| 8     | Приплотинный участок Горьковского водохранилища   | 10         | 19.1                  | 6.6                                       |
| 9     | Устье р. Оки                                      | 3          | 22.0                  | 8.7                                       |
| 10    | Ниже Чебоксар                                     | 6          | 21.5                  | 8.4                                       |
| 11    | Ниже Казани                                       | 7          | 21.1                  | 6.1                                       |
| 12    | У пос. Тетюши                                     | 13         | 20.0                  | 6.1                                       |
| 13    | Выше Ульяновска                                   | 16         | 19.8                  | 6.6                                       |
| 14    | Приплотинный участок Куйбышевского водохранилища  | 16         | 19.1                  | 7.0                                       |
| 15    | Выше с. Ермаково                                  | 11         | 20.5                  | 7.2                                       |
| 16    | Ниже Сызрани                                      | 12         | 19.8                  | 7.5                                       |
| 17    | Приплотинный участок Саратовского водохранилища   | 16         | 19.7                  | 7.6                                       |
| 18    | Выше Саратова                                     | 7          | 20.5                  | 7.8                                       |
| 19    | У с. Золотое                                      | 12         | 21.5                  | 7.3                                       |
| 20    | У с. Нижняя Добрянка                              | 14         | 21.0                  | 7.8                                       |
| 21    | У пос. Горный Балыклей                            | 16         | 21.6                  | 7.2                                       |
| 22    | Приплотинный участок Волгоградского водохранилища | 12         | 22.0                  | 6.1                                       |
| 23    | У с. Екатериновка                                 | 6          | 22.2                  | 8.9                                       |
| 24    | Выше Астрахани                                    | 5          | 24.1                  | 8.1                                       |
| 25    | Дельта Волги                                      | 3          | 24.4                  | 7.8                                       |

во втором. Особняком стоит самое проточное Саратовское водохранилище с коэффициентом водообмена около 19, в котором вдоль всего русла преобладают пески с разной степенью заиления. Для верхних и речных участков водохранилища характерны промытые пески, иногда с примесью ракушечника.

В зависимости от типа отложений их объемный вес колебался от 1,1 в серых водорослевых илах Горьковского водохранилища до 2,1 в речных песках (табл. 2). Влажность их также изменялась в широких пределах, достигая 75–84% в приплотинных участках.

Наибольшее содержание органического вещества отмечено в илах Рыбинского и Горьковского водохранилищ (13–13,5 мг С/мл сырого ила), несколько меньше – в Куйбышевском, еще меньше – в Саратовском и Волгоградском. В песках, как и следовало ожидать, содержание органического вещества было минимальным – 0,3–2,8 мг С/мл (табл. 2).

При гидролизе илов слабой кислотой в гидролизат поступают легкоусвояемые органические соединения. Наиболее богаты ими как по абсолютной величине, так и в относительных единицах илы Рыбинского и Горьковского водохранилищ: 1,8–2,3 мг С/мл или 14–22% от общего органического вещества. Беднее легкоусвояемым органическим веществом донные отложения Саратовского и Волгоградского водохранилищ. В песках речных участков содержание легкоминерализуемого вещества не превышало 0,1–0,4 мг С/мл (табл. 2).

Более половины органического углерода донных отложений приходилось на долю лигнинно-гумусового комплекса, не распадающегося под действием крепкой серной кислоты. Содержание этих трудноусвояемых микроорганизмами веществ колебалось от 57 до 86% от всего органического вещества.

Клетчатка, по-видимому, не имеет большого значения в донных отложениях исследованного нами района Волги, так как ее количество в основном не превышало 0,2–0,6 мг С/мл и лишь в приплотинных участках водохранилищ достигало 0,8–1,6 мг С/мл.

Органические вещества, поступающие из водной толщи в отложения, подвергаются там аэробному и анаэробному распаду. Суточное потребление кислорода илами колебалось от 30–50 мг на песчаных участках до 600–750 мг на 1 м<sup>2</sup> дна в серых илах водохранилищ. При этом на химическое окисление находящихся в поверхностном слое иловых отложений восстановленных веществ приходилось 15–40% от общего потребления кислорода (табл. 3).

Процессы аэробной деструкции протекали наиболее интенсивно в илах Горьковского водохранилища (210–260 мг С/м<sup>2</sup>·сутки<sup>-1</sup>), где количество легкоусвояемого органического вещества было наибольшим. Довольно энергичными они были в приплотинных участках и других водохранилищ – 170–230 мг С/м<sup>2</sup>·сутки<sup>-1</sup>.

Интенсивность анаэробного распада максимальна в северных водохранилищах. В Рыбинском и Горьковском она составляла 90–150 мг С/м<sup>2</sup>·сутки<sup>-1</sup>, что близко к аэробной деструкции на этих

Таблица 2

Характеристика донных отложений  
обследованных участков Волги

| Номер<br>стан-<br>ции | Механический<br>состав | Объ-<br>емный<br>вес | Влаж-<br>ность,<br>% | Органическое вещество, мг С/мл |                    |    |                |                   |
|-----------------------|------------------------|----------------------|----------------------|--------------------------------|--------------------|----|----------------|-------------------|
|                       |                        |                      |                      | общее                          | легкоусва-<br>емое |    | клет-<br>чатка | лигнино-<br>гумус |
|                       |                        |                      |                      |                                | мг                 | %  |                |                   |
| 1                     | Песчаный ил            | 1.5                  | 54                   | 13.6                           | 1.8                | 14 | 1.4            | 10.1              |
| 3                     | Песок                  | 1.9                  | 18                   | 0.3                            | 0.04               | 13 | -              | -                 |
| 5                     | Завлennyй песок        | 1.6                  | 28                   | 10.5                           | 1.3                | 12 | 0.4            | 8.8               |
| 6                     | Серый ил               | 1.1                  | 76                   | 13.2                           | 1.2                | 9  | 0.6            | 11.4              |
| 7                     | То же                  | 1.1                  | 75                   | 10.5                           | 2.0                | 19 | 0.5            | 8.0               |
| 8                     | " "                    | 1.1                  | 84                   | 10.4                           | 2.3                | 22 | 1.6            | 6.5               |
| 9                     | Песок                  | 1.8                  | 20                   | 2.0                            | 0.2                | 10 | 0.2            | 1.6               |
| 10                    | "                      | 1.7                  | 23                   | 1.1                            | 0.2                | 18 | 0.2            | 0.6               |
| 11                    | Черный песчаный ил     | 1.3                  | 53                   | 9.3                            | 1.6                | 17 | 0.4            | 7.3               |
| 12                    | Завлennyй песок        | 1.6                  | 26                   | 9.9                            | 0.8                | 8  | 0.6            | 8.5               |
| 13                    | Серый ил               | 1.2                  | 69                   | 9.9                            | 1.1                | 11 | 0.5            | 8.3               |
| 14                    | Песчанистый ил         | 1.4                  | 48                   | 12.9                           | 1.6                | 12 | -              | -                 |
| 15                    | Песок                  | 2.1                  | 11                   | 1.8                            | 0.2                | 11 | 0.2            | 1.4               |
| 16                    | "                      | 1.8                  | 22                   | 3.4                            | 0.4                | 12 | 0.2            | 2.8               |
| 17                    | Глинистый ил           | 1.2                  | 71                   | 12.3                           | 1.4                | 11 | 0.8            | 10.1              |
| 18                    | Песок                  | 1.7                  | 20                   | 2.8                            | 0.1                | 4  | 0.5            | 2.2               |
| 19                    | Серый ил               | 1.2                  | 73                   | 9.6                            | 1.1                | 12 | 0.6            | 7.9               |
| 20                    | Завлennyй суглинок     | 1.5                  | 44                   | 8.0                            | 0.7                | 9  | 0.6            | 6.7               |
| 21                    | Глинистый ил           | 1.2                  | 74                   | 6.0                            | 0.6                | 10 | 1.0            | 4.4               |
| 22                    | То же                  | 1.1                  | 75                   | 6.5                            | 0.6                | 9  | 0.8            | 5.1               |
| 23                    | Песок                  | 1.9                  | 26                   | 0.8                            | 0.1                | 13 | -              | -                 |
| 24                    | Глинистый песок        | 1.9                  | 25                   | 0.3                            | 0.05               | 17 | -              | -                 |
| 25                    | Завлennyй песок        | 1.7                  | 29                   | 3.3                            | 0.5                | 15 | 0.6            | 2.2               |



Таблица 3

Деструкция органического вещества  
в донных отложениях волжских водохранилищ

| Номер<br>стан-<br>ции | Потребление $Q_2$ ,<br>мг/м <sup>2</sup> ·сутки |                 | Деструкция, мг С/м <sup>2</sup> ·сутки <sup>-1</sup> |                 |                |            |
|-----------------------|---|-----------------|--|-----------------|----------------|------------|
|                       | общее   | хими-<br>ческое | аэробная   | анаэ-<br>робная | сум-<br>марная | % от С орг |
| 1                     | 403   | 110             | 128  | 120             | 248            | 0,17       |
| 3                     | 30  | 0               | 13   | 0               | 13             | 0,43       |
| 5                     | 279   | 0               | 129  | 90              | 219            | 0,19       |
| 6                     | 308   | 145             | 72   | 60              | 132            | 0,10       |
| 7                     | 565   | 80              | 207  | 110             | 317            | 0,28       |
| 8                     | 757   | 112             | 260  | 150             | 410            | 0,38       |
| 9                     | 44  | 0               | 19   | 8               | 27             | 0,14       |
| 10                    | 200   | 10              | 76   | 0               | 76             | 0,69       |
| 11                    | 423   | 96              | 144  | 232             | 376            | 0,40       |
| 12                    | 285   | 15              | 118  | 96              | 214            | 0,22       |
| 13                    | 237   | 27              | 92   | 52              | 144            | 0,15       |
| 14                    | 128   | 0               | 56   | 110             | 166            | 0,13       |
| 15                    | 80  | 0               | 35   | 0               | 35             | 0,19       |
| 16                    | 65  | 0               | 25   | 40              | 65             | 0,19       |
| 17                    | 667   | 80              | 216  | 67              | 283            | 0,24       |
| 18                    | 56  | 0               | 25   | 0               | 65             | 0,23       |
| 19                    | 615   | 67              | 241  | 73              | 314            | 0,33       |
| 20                    | 547   | 85              | 225  | 25              | 250            | 0,31       |
| 21                    | 530   | 93              | 208  | 40              | 248            | 0,44       |
| 22                    | 463   | 57              | 177  | 83              | 260            | 0,40       |
| 23                    | 102   | 0               | 45   | 0               | 45             | 0,56       |
| 24                    | 86  | 0               | 35   | 0               | 35             | 1,20       |
| 25                    | 150   | 0               | 66   | 44              | 110            | 0,34       |

Т а б л и ц а 4

Микрофлора донных отложений волжских водохранилищ

| Номер<br>стан-<br>ции | Общее ко-<br>личество<br>бактерий,<br>млрд/мл | Сапрофиты, тыс./мл |          | Маслянистые, тыс./мл |             |             |
|-----------------------|---|--------------------|----------|----------------------|-------------|-------------|
|                       |   | аэробы             | анаэробы | глюкоза<br>и пептон  | глюкоза     | крахмал     |
| 1                     | <b>3.12</b>                                   | 1370               | 17       | 1000                 | 1000        | 100         |
| 3                     | <b>0.23</b>                                   | 15                 | 0        | 10                   | 10          | 1           |
| 5                     | 1.66  | 240                | 11       | 1000                 | 1000        | <b>1000</b> |
| 6                     | 1.85  | 1300               | 45       | 100                  | 100         | 100         |
| 7                     | 4.57  | 1000               | 70       | 1000                 | <b>1000</b> | 1000        |
| 8                     | 3.98  | 1200               | 55       | 100                  | 100         | <b>1000</b> |
| 9                     | 0.82  | 200                | 56       | 100                  | 10          | 1           |
| 10                    | 0.83  | 950                | 4        | 10                   | 10          | 1           |
| 11                    | 3.68  | 300                | 87       | 1000                 | 1000        | 1000        |
| 12                    | <b>1.40</b>                                   | 1300               | 140      | 100                  | 100         | 10          |
| 13                    | 2.43  | 850                | 65       | 100                  | 10          | 10          |
| 14                    | 2.26  | 350                | 45       | 10                   | 100         | 10          |
| 15                    | 0.38  | 45                 | 0        | 1                    | 0           | 0           |
| 16                    | 1.25  | 650                | 75       | 100                  | 100         | 10          |
| 17                    | 2.87  | 650                | 65       | 100                  | 10          | 10          |
| 18                    | 0.28  | 100                | 0        | 1                    | 0           | 0           |
| 19                    | 2.29  | 1250               | 9        | 100                  | 10          | 10          |
| 20                    | 2.43  | 105                | 8        | 10                   | 1           | -           |
| 21                    | 2.85  | 850                | 0        | 100                  | 100         | 100         |
| 22                    | 3.04  | 700                | 0        | 100                  | 100         | 100         |
| 23                    | 0.22  | 55                 | 0        | 10                   | 10          | 1           |
| 24                    | 1.00  | 190                | 0        | 10                   | 1           | 1           |
| 25                    | 1.83  | 120                | 1        | 100                  | 10          | 100         |

участках, в Куйбышевском водохранилище, у г. Тольятти и Казани, в анаэробных условиях разрушалось вдвое больше органических веществ, чем за счет аэробных процессов — 110–232 мг  $C_{org}$ /сутки<sup>-1</sup>. В Саратовском и Волгоградском водохранилищах анаэробная деструкция в донных отложениях была на большинстве станций низкой, а на речных участках отсутствовала (табл. 3).

Чтобы полнее охарактеризовать процессы деструкции органических веществ в донных отложениях в различных пунктах водохранилищ, необходимо знать, какая часть его подвергается распаду за сутки. Мы приняли условно, что наиболее интенсивно эти процессы идут в поверхностном слое отложений толщиной в 1 см. Оказалось, что хотя суммарная деструкция в илах Рыбинского и Горьковского водохранилищ несколько больше, чем в илах южных водохранилищ, относительная активность в Волгоградском водохранилище значительно выше. Особенно она высока в песках речных участков, бедных органическим веществом (табл. 3).

Минерализация органического вещества в донных отложениях — результат суммарной деятельности всей донной флоры и фауны.

Общее количество бактерий на исследованном участке Волги колебалось от 0,22–1,00 до 1,25–4,57 млрд кл./мл сырого ила. Причем в приплотинных участках их было почти всегда больше, чем в верхних и центральных. Максимальное количество бактерий по прямому счету отмечено в водорослевых серых илах Горьковского водохранилища (табл. 4).

Аналогично распределяется аэробная сапрофитная микрофлора, численность которой в зависимости от содержания в отложениях легкоусвояемого органического вещества колебалась от 15 до 1370 тыс. кл./мл. Наибольшее количество сапрофитов было в илах Рыбинского и Горьковского водохранилищ, а также на некоторых участках Куйбышевского и Волгоградского.

Иная картина наблюдалась в распределении анаэробных микроорганизмов. Численность гнилостных бактерий колебалась от 0 до 140 тыс. кл./мл сырого ила. Максимум их отмечен в Куйбышевском водохранилище у пос. Тетюши. В дальнейшем к югу количество гнилостных бактерий уменьшалось, а в Волгоградском водохранилище и в песках Нижней Волги они практически отсутствовали (табл. 4).

Сведения о численности маслянокислых бактерий рода *Clostridium* в донных отложениях водоемов крайне скудны. В Волге они были распространены повсюду и в больших количествах — до 2 млн кл./мл. Определенной закономерности в соотношении отдельных видов маслянокислых бактерий — *Cl. pasteurianum*, выявляемых на среде с глюкозой, и *Cl. butyricum* на среде с крахмалом — обнаружено не было. На некоторых участках на среде с глюкозой положительная реакция роста отмечалась в больших разведениях, т.е. количество *Cl. pasteurianum* было большим. В целом численность маслянокислых бактерий в донных отложениях уменьшалась от северных водохранилищ к южным (табл. 4).

Таким образом, в зависимости от количества и состояния органических веществ в донных отложениях Волги и ее водохранилищ изменяется численность микроорганизмов и интенсивность деструкционных процессов. В богатых легкоусвояемым органическим веществом илах микрофлора была наиболее многочисленна, что обусловило быстрое протекание деструкционных процессов. В речных участках и в проточных зонах водохранилищ, где седиментация органических веществ идет слабо, численность бактерий и интенсивность деструкции были минимальными. В целом по Волге максимум микрофлоры и деструкции отмечен в Горьковском водохранилище, минимум в Саратовском.

В процессах распада органических веществ выявилась четкая географическая зональность, условной границей которой может служить плотина Куйбышевской ГЭС. В трех водохранилищах, расположенных севернее, интенсивность анаэробных процессов распада близка к аэробной деструкции или слегка превышает ее. На этом участке в большом количестве встречается анаэробная микрофлора, которая усваивает легкоокисляемые белки и углеводы, гнилостные и маслянокислые бактерии. В водохранилищах, расположенных к югу (в Саратовском и Волгоградском), и на участке незарегулированной Волги до Астрахани интенсивность анаэробного распада органических веществ и численность анаэробной микрофлоры были низкими. Имея в виду большую численность маслянокислых бактерий в илах ряда водохранилищ, которые могут доминировать среди анаэробной микрофлоры [14], и наличие связи между их численностью и величиной анаэробной деструкции, можно предположить, что бактерии из рода *Clostridium* могут играть значительную роль в распаде органического вещества в донных отложениях.

Относительная активность деструкции органического вещества в донных отложениях Саратовского и Волгоградского водохранилищ значительно выше, чем в северных. Принимая во внимание более высокую температуру воды и длинный вегетационный период, мы пришли к выводу, что в южных волжских водохранилищах донные отложения подвергаются более энергичной минерализации. Поэтому, несмотря на близкий уровень продукционных процессов во всей системе волжских водохранилищ [6], в южных наблюдается уменьшение концентрации органических веществ в донных отложениях.

#### Л и т е р а т у р а

1. Дзюбан А.Н. Микрофлора донных отложений водохранилищ Волги и Камы. - Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1977, № 36, с. 17-18.
2. Дзюбан А.Н. Деструкция органического вещества в донных отложениях водохранилищ Волги и Камы. - Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1977, № 36, с. 19-22.

3. Дзюбан А.Н. Численность бактерий и деструкция органического вещества в донных отложениях Саратовского водохранилища. - Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1978, № 40, с. 13-17.
4. Иватин А.В. Поглощение кислорода и деструкция органических соединений в донных отложениях Куйбышевского водохранилища. - Гидробиол. журн., 1973, т. 9, № 5, с. 40-43.
5. Мижусти Е.Н., Емцев В.Т. Почвенные азотфиксирующие бактерии рода *Clostridium*. М., 1974. 250 с.
6. Романенко В.И. Численность и продукция бактерий в водохранилищах Волги. - В кн.: Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. Л., 1976, с. 60-66.
7. Романенко В.И., Романенко В.А. Деструкция органического вещества в иловых отложениях Рыбинского водохранилища. - В кн.: Физиология водных организмов и их роль в круговороте органического вещества. Л., 1969, с. 24-31.
8. Романенко В.И., Кузнецов С.И. Деструкция органического вещества в иловых отложениях. - Микробиология, 1972, т. 51, вып. 2, с. 356-361.
9. Романенко В.И., Кузнецов С.И. Экология микроорганизмов пресных водоемов. Лабораторное руководство. М., 1974. 192 с.
10. Тюрин И.В. К вопросу о методике изучения органического вещества почвы в биохимических отношениях. - Тр. Почв. ин-та им. Докучаева, 1934, т. 10, вып. 4, с. 25-37.
11. Ярушек Н.Е. Численность бактерий и потребление кислорода грунтами в Волгоградском водохранилище. - Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1971, № 11, с. 22-25.
12. Ярушек Н.Е. Микрофлора и ее биохимическая деятельность в донных отложениях Саратовского водохранилища. - Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1973, № 20, с. 9-11.
13. Ярушек Н.Е. Численность бактерий и деструкция органического вещества в донных отложениях Саратовского водохранилища. - Гидробиол. журн., 1973, т. 9, № 1, с. 83-85.
14. Molongoski J.L., Klug M.I. Characterization of anaerobic heterotrophic bacteria isolated from freshwater lake sediments. - Appl. and Environ. Microbiol., 1976, vol. 31, N 1, p. 83-90.

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА  
ФИТОПЛАНКТОНА

Исследованиям состава водорослей посвящено большое число работ [1, 3, 12-15, 18]. В них рассмотрены макро- и микрокомпоненты, различные группы функционально важных соединений и т.п. В данной статье основное внимание уделено общему биохимическому и элементному составу органической части биомассы водорослей, так как с ними связаны все главные аспекты процесса разложения органического вещества.

От соотношения белков, углеводов и липидов в исходном планктоне зависят качество и количество промежуточных и конечных продуктов, в том числе и образующихся соединений биогенных элементов. Скорость и степень распада также непосредственно связаны с первоначальным химическим составом водорослей. Относительное содержание биохимических компонентов в водорослях в значительной мере зависит от условий их роста. При выращивании в условиях разной освещенности или в различных питательных средах одной и той же культуры *Chlorella pyrenoidosa* содержание компонентов органического вещества в ней меняется в широких пределах: белки от 7.3 до 86%, углеводы от 4.8 до 38%, липиды (жиры) от 4.5 до 86% (в расчете на сухое беззольное органическое вещество) [22]. О больших различиях биохимического состава культур водорослей свидетельствуют и данные других авторов [6, 8, 11, 16]. С таким обстоятельством сталкиваются и при изучении природного фитопланктона [6, 12, 13], что в значительной мере связано с широкой вариабельностью физических и химических параметров природной внешней среды. Кроме того, на химический состав водорослей оказывают влияние индивидуальные, возрастные и другие особенности различных видов [6]. В то же время выращенные в одинаковых условиях культуры далеких друг от друга систематических групп морских водорослей содержат примерно одинаковое количество белков, жиров и углеводов [20].

Аналитически определенные нами значения содержания белков по методу Фолина-Лоури, углеводов по финишному методу и липидов путем экстракции петролейным эфиром в синезеленых и диатомовых водорослях (см. таблицу), которые использовались нами в дальнейшем при изучении процессов распада, находятся в удовлетво-

**Биохимический состав преобладающих форм фитопланктона,  
использованного в опытах, % от сухого веса**

| Вид фитопланктона<br>и дата его сбора         | Белки    | Липиды | Углеводы |
|---|----------|--------|----------|
| Хлорелла, культура                            | от 12-16 | -      | 18-26    |
| Диатомей*, 1V 1973                            | 16       | -      | 8        |
| Синезеленые, VIII 1973,<br>VIII 1974, 1V 1974 | 40-47    | 7-9    | 35-43    |

\* Содержание золы равно 53%.

рительном согласии с содержанием этих компонентов в фитопланктоне среднего состава.

Если же рассматривать элементный состав водорослей по отношению к сухому беззольному веществу, то обнаруживаемые различия значительно меньше. Соотношение между главными элементами – углеродом, азотом и фосфором – в разных видах планктона меняется не так значительно, хотя различия в биохимическом составе могут оставаться довольно существенными. На основании результатов анализа морского планктона Флеминг [25] принял среднее соотношение C:N:P в атомах, равным 106:16:1. Сискиелда [26], основываясь на более поздних, но менее обширных данных по составу морского планктона, полагает, что аналогичное соотношение C:N:P=112:14.5:1, что незначительно отличается от вышеприведенного. Для пресноводного планктона из-за малого числа определений таких соотношений пока не удалось установить. Для смешанного озерного планктона на основании результатов одного анализа [4], по нашим расчетам, атомное соотношение C:N = 106:13.5. Практически к такой же величине приводят и усредненные данные по элементному составу 6 лабораторных культур пресноводных водорослей [19], где C:N = 106:14. Эти средние отношения элементов естественно могут иметь несколько иные значения для определенного вида планктона. Наименьшим колебаниям подвержено содержание углерода в сухом беззольном органическом веществе, которое для морского планктона находится в пределах 45-55% [23] и в среднем составляет около 50%. В пресноводном планктоне по результатам небольшого числа анализов [4, 19] содержание органического углерода не выходит за указанные для морского планктона пределы. Вариации в содержании органического азота больше, особенно сильны колебания в содержании фосфора, т.е. чем меньше элемента содержится в водорослях, тем больше амплитуда его варьирования. Справедливо и обратное утверждение

Установленные соотношения элементов в беззольном органическом веществе среднего планктона позволяют получить сравни-

только простые эмпирические формулы, отражающие его биохимический состав. Основываясь на соотношении  $C:N:P = 106:16:1$  и предполагая, что степень окисленности углерода в органическом веществе такая же, как и в простых углеводах, и что азот находится в аминной форме, а фосфор в виде фосфата, Ричардс [21] получил для морского планктона формулу  $(CH_2O)_{106}(NH_3)_{16}H_3PO_4$ . Аналогична формула Сиекиелда [26] для морского планктона -  $(CH_2O)_{224}(NH_3)_{29}H_3PO_4$ .

Основываясь на этих формулах (по молекулярному весу органического вещества планктона и количеству отдельных элементов), нами рассчитано процентное содержание входящих в него элементов: по формуле Ричардса  $C=35.8$ ,  $N=6.3$ ,  $P=0.9$ ,  $O=49.7$ ,  $H=7.4\%$ ; по формуле Сиекиелда  $C=36.4$ ,  $N=5.5$ ,  $P=0.8$ ,  $O=50.3$ ,  $H=7.1\%$ .

Практическая идентичность элементного состава в обоих случаях не вызывает сомнений, но обращает на себя внимание вычисленное относительно низкое содержание углерода (36% вместо необходимых 50%) и высокое содержание кислорода (примерно 50%), тогда как при прямом аналитическом определении для беззольного сухого вещества никогда не получают подобных величин [4, 19, 23]. Соответственно низко и значение кислородного эквивалента, которое в этом случае составляет всего 1.27. Кроме соотношения  $C:N:P = 106:16:1$ , справедливого для морского планктона (которым мы вынуждены пользоваться из-за отсутствия подобных достоверных материалов по пресноводному фитопланктону), можно дополнительно рассмотреть еще 2 параметра: содержание углерода в органическом веществе планктона (50%) и кислородный эквивалент (КЭ) органического вещества без учета нитрификации. Отечественными исследователями предложены два значения этого эквивалента - 1.65 [5] и 1.50 [9]. Расчет последней величины произведен на основании опубликованных ранее данных по среднему биохимическому составу планктона. В настоящей работе использована величина  $KЭ=1.45$ , которая вычислена по большему числу анализов проб озерного фитопланктона.

С учетом постоянных ( $C:N:P = 106:16:1$ ;  $C=50\%$ ;  $KЭ=1.45$ ) процентное содержание всех главных элементов в сухом беззольном органическом веществе природного планктона среднего состава привело к следующему ряду величин:  $C=50.0\%$ ,  $N=8.8\%$ ,  $P=1.2\%$ ,  $H=7.4\%$ ,  $O=32.6\%$ . Или в атомном выражении  $C:H:O:N:P = 106:175:50:16:1$ , что дает грубую формулу  $C_{106}H_{175}O_{50}N_{16}P$ . Полученные атомные соотношения не позволяют представить в очень простой форме „биохимическую“ формулу среднего планктона. По аналогии с формулами Ричардса и Сиекиелда можно было бы записать  $(CH_2O)_{46}(C_2H)_{30}(NH_3)_{16} \cdot H_3PO_4$ , но эта запись неудовлетворительна по многим причинам. Для более точного описания биохимического состава беззольного органического вещества среднего планктона нами получена формула  $(CH_2O)_{28}(HCONH_2)_{16}(HCOOH)(CH)_{61} \cdot H_3PO_4$ , которая построена на единой основе: для описания главных биохимических компонентов взяты производные муравьиной кислоты -



простейшие представители многих гомологических рядов органических соединений. Углеводы показаны группой  $\text{C}_n\text{H}_2\text{O}$  (формальдегид), которая часто употребляется при записи общих уравнений фотосинтеза и хорошо описывает элементный состав простых сахаров. Содержание их по отношению к общему весу органического вещества, вычисленное на основе этой формулы, равно 33%. Если же в качестве соединения, характеризующего липидную фракцию планктона, взять стеариновую кислоту  $\text{C}_{17}(\text{CH}_2)_{16}\text{COOH}$ , то по той же формуле содержание липидов будет составлять 11%. Выбор стеариновой кислоты для расчета содержания липидов далеко не произволен. Именно она чаще всего служит в качестве стандартного вещества при выражении результатов экспериментального определения липидов [24]. В формуле липиды представлены не стеариновой кислотой, что неоправданно усложнило бы форму записи, а муравьиной ( $\text{HCOOH}$ ), к которой должно быть добавлено соответствующее число групп  $\text{CH}_2$ .

Напомним еще, что основную массу липидов планктона составляют полные сложные эфиры глицерина. Так как этерификация глицерина осуществляется высшими жирными кислотами, такими как стеариновая, пальмитиновая, олеиновая и др., то они в основном характеризуют общие свойства липидной фракции планктона. Именно поэтому общая формула, претендующая на отражение всех главных биохимических компонентов, должна содержать какую-либо жирную кислоту или по крайней мере кислотную группу  $\text{COOH}$ . Остальная часть (56%) органического вещества приходится на белки, которые качественно описываются пептидной группой ( $\text{CONH}$ ) — основной характерной функциональной группой белков, входящей в наш случай в состав формамида ( $\text{HCONH}_2$ ).

Совершенно естественно, что рассматриваемая формула находится в достаточно хорошем соответствии с приведенными выше соотношениями элементов и кислородным эквивалентом. Насколько хорошо она удовлетворяет известным данным по биохимическому составу среднего планктона? Обычно считают, что сумма белков, углеводов и жиров составляет около 100% органического вещества [11, 23]. Это, по-видимому, соответствует действительности, но на практике выполняется только в том случае, если проведен детальный анализ фракционного состава углеводов и азотсодержащих соединений в свежем планктонном материале. Раньше, да и нередко в настоящее время сумму компонентов, равную 100%, получают исходя из результатов аналитического определения липидов экстракцией различными органическими растворителями, определения органического азота и вычисления белков умножением этой величины на эмпирический коэффициент 6,25, вычисления суммы углеводов по разности между общим содержанием органического вещества и содержанием белков и липидов [2, 12, 13]. Групповое определение белков как по биуретовой реакции [17], так и по реакции с гександионом [20] или другими прямыми методами [7] приводит к величине белкового азота, существенно меньшей

по сравнению с расчетной величиной, полученной умножением органического азота на 6.25.

Аналогичная картина наблюдается и при применении групповых реактивов на углеводы [7] без подробного их анализа соответствующими хроматографическими методами. Иногда и детальный анализ компонентного состава фитопланктона не приводит к теоретическому 100%-му результату [6]. Несмотря на отмеченные недостатки, мы все же в дальнейшем будем полагать, что сумма белков, углеводов и жиров в сухом беззольном органическом веществе фитопланктона равна примерно 100%.

Рассмотрим в свете этого имеющиеся экспериментальные данные. Наиболее ранние биохимические исследования смешанного природного пресноводного фитопланктона дали следующие величины: белки 42%, углеводы (по разнице) 52%, липиды 5.5% [12, 13]. Для морского планктона соответствующие величины оказались равными 68,25 и 7% [14]. Причем экстремальные значения в цитируемых работах свидетельствуют о крайней неоднородности состава планктона во времени и в пространстве. Проведенный нами подсчет средних значений с использованием систематизированных до 1961 г. данных [23] по биохимическому составу смешанного морского и пресноводного фитопланктона позволил установить наличие 40% белков (от 12 до 57%), 27% углеводов (от 5 до 50%), 10% липидов (от 1 до 26%). Сумма компонентов составляет только 77%. Но так как в большинстве этих анализов не учитывалась зольность планктонных организмов, в них должна быть введена соответствующая поправка. Если отсутствуют прямые экспериментальные данные по зольности, поправку можно ввести умножением всех величин на определенный коэффициент, который в нашем случае равен  $100:77=1.3$ . Эта операция, очевидно, правомерна, так как она не изменяет соотношения компонентов органического вещества, а только приводит к их сумме, равной 100%. Тогда среднее количество белков в сухом беззольном органическом веществе смешанного планктона, вычисленное по этим данным, составит 52%, углеводов - 35%, липидов - 13%, что весьма близко к величинам, рассчитанным ранее на основании предлагаемой формулы (соответственно 56,33 и 11%).

Такое согласие между экспериментальными и теоретическими величинами позволяет утверждать, что полученная формула лучше отражает средний состав планктона, чем формулы, предложенные Ричардсом [21] и Сцекиелдой [26]. Подобные „биохимические“ формулы, конечно, могут быть применены лишь для примерных расчетов; в частности, можно получить только ориентировочные величины содержания белков, углеводов и жиров в планктоне. Тем не менее они полезны для оценки отклонений биохимического состава конкретных планктонных организмов от средней величины, а также для расчета количества кислорода (свободного или связанного), требующегося на полное окисление органического вещества в аэробных и анаэробных условиях. Для процесса сульфатредукции соответству-

кий расчет основывается на стехиометрическом уравнении:  
 $C_{106}H_{175}O_{50}N_{16}P + 57 \cdot SO_4 = 106CO_2 + 16NH_3 + 62H_2O + 57 \cdot S^{2-} + H_3PO_4$ .  
 Отсюда же можно установить соотношение между отдельными элементами в исходном планктоне и количеством восстановленной серы сульфатов или выделившимся количеством серы сульфидов. Для органического углерода и расходуемой сульфатной серы на полное окисление органического вещества планктона подобное соотношение имеет вид:  $S=1.43 C$  (в весовых единицах),  $S=0.54 C$  (в атомах), где  $S$  и  $C$  - количество серы и углерода.

Аналогичные соотношения в атомах по Ричардсу [21] и Б.А. Скопинцеву [10] соответственно составляют  $S=0.50 C$  и  $S=0.55 C$ .

Полученная биохимическая формула планктона среднего состава и стехиометрическое уравнение его окисления путем сульфатредукции, а также соотношения между отдельными элементами (органическим углеродом) и количеством израсходованной серы сульфатов можно применять при постановке и рассмотрении результатов опытов по анаэробному распаду органического вещества отмершего фитопланктона.

Таким образом, анализ литературных данных по элементному и биохимическому составу органического вещества фитопланктона показал, что чем меньше относительное содержание определенного элемента в водорослях, тем больше пределы варьирования его концентрации.

Известная „биохимическая“ формула Ричардса удовлетворяет соотношению элементов ( $C:N:P = 106:16:1$ ), но противоречит данным по содержанию органического углерода (50%) и вычисленному по новым данным среднему значению кислородного эквивалента (1.45). Взамен предложена формула органического вещества планктона среднего состава, которая удовлетворяет не только всем 3 указанным параметрам, но и отражает содержание основных биохимических компонентов (белков, жиров и углеводов).

## Л и т е р а т у р а

1. Барашков Г.К. Сравнительная биохимия водорослей. М., 1972. 336 с.
2. Виноградова З.А. Биохимическое изучение синезеленых водорослей Днепровского лимана и северо-западной части Черного моря. - В кн.: Экология и физиология синезеленых водорослей. М.-Л., 1965, с. 187-195.
3. Горюнова С.В., Ржанова Г.Н., Орлеанский В.К. Синезеленые водоросли. М., 1969. 229 с.
4. Казаков Е.Н., Пронина М.В. Химический состав различных форм планктона и бентоса. - Тр. Лаб. генезиса А-пропеля, 1941, т. 2, с. 49-52.

5. М е т о д ы о п р е д е л е н и я п р о д у к ц и и в о д н ы х б е с -  
п о з в о н о ч н ы х . М и н с к , 1968. 245 с.
6. П а х о м о в а М.В. Б и о х и м и ч е с к о е и с с л е д о в а н и е н е к о т о -  
р ы х в и д о в в о д о р о с л е й . - Б ю л . М о с к . о -в а и с п ы т . п р и р о д ы ,  
о т д . б и о л . , 1964, т . 69, в ы п . 3, с . 110-126.
7. Р а т у ш н а я М.Я., К о с е н к о Л.В., К и р и л -  
л о в А.С., С о к о д а В.С. О х и м и ч е с к о м с о с т а в е н е к о -  
т о р ы х с и н е з е л е н ы х в о д о р о с л е й . - М и к р о б и о л о г и я , 1967, т . 29,  
№ 1, с . 30-33.
8. Р а х и м о в А.Р., Я к у б о в Х.Ф. О н е к о т о р ы х б и о -  
х и м и ч е с к и х с в о й с т в а х ш т а м м о в х л о р е л л ы и с ц е н е д е с м у с а , в ы -  
р а щ е н н ы х в р а з л и ч н ы х у с л о в и я х п и т а н и я . - В к н .: К у л ь т и в и р о -  
в а н и е в о д о р о с л е й и в ы с ш и х в о д н ы х р а с т е н и я в У з б е к и с т а н е .  
Г а ш к е н т , 1971, с . 47-51.
9. С к о п и н ц е в Б.А. О к и с л о р о д н о м э к в и в а л е н т е о р г а н и -  
ч е с к и х в е щ е с т в п р и р о д н ы х в о д . - Д А Н С С С Р , 1947, т . 58,  
№ 9, с . 2089-2092.
10. С к о п и н ц е в Б.А. И с с л е d o в а н и е н е к о т о р ы х в о с с т а н о -  
в и т е л ь н ы х и о к и с л и т е л ь н ы х п р о ц е с с о в в Ч е р н о м м о р е . - О к е а -  
н о л о г и я , 1968, т . 8, № 3, с . 412-426.
11. Т р у б а ч е в Н.И., Г и т е л ь з о н И.И., К а л а -  
ч е в а Г.С., Б а р а ш к о в В.А., Б е л я н и н В.Н.,  
А н д р е е в а Р.И. Б и о х и м и ч е с к и й с o c т а в н е к o т o р ы х с и -  
н е з е л е н ы х в o d o p o c л e й и х л o p e л л ы . - П р и к л а д н а я б и o x и m и я и  
м и к p o б и o л . , 1976, т . 12, № 2, с . 196-202.
12. B i r g e E., J u d a y C. The plankton. I.  
Its quantity and chemical composition. - Wisconsin  
geological and natural history Survey. Bull., 1922,  
N 64, 222 p.
13. B i r g e E., J u d a y C. Particulate and  
dissolved organic matter in inland lakes. - Ecolo-  
gical Monographs, 1934, vol. 4, N 4, p. 440-474.
14. B r a n d t K., R a b e n E. Zur Kenntnis  
der chemischen Zusammensetzung des plankton und  
einiger Bodenorganismen. - Wiss. Meeresuntersuch.,  
1922, N 19, p. 175-210.
15. B u r l e w J.S. Algal culture from laboratory  
to pilot plant. Carnegie Institution of Washington  
publication, 1961, N 600. 357 p.
16. F o g g G.E., C o l l y e r D.M. The accu-  
mulation of lipides by algae. - In: Algal culture  
from laboratory to pilot plant. Washington, 1961,  
N 600, p. 177-181.
17. K r e y J. Chemical determination of net plank-  
ton with special reference to equivalent albumin  
content. - J. Marine Res., 1958, vol. 17, p. 312-324
18. L e w i n R.A. Physiology and biochemistry of  
algae. N. Y., 1962. 938 p.

19. Milner H.W. The chemical composition of algae. - In: Algal culture from laboratory to pilot plant. Washington, 1961, N 600, p. 285-302.
20. Parsons T.R., Stephens K., Strickland J.D.H. On the chemical composition of eleven species of marine phytoplankters. - J. Fish. Res. Board Canada, 1961, vol. 18, N 6, p. 1001-1016.
21. Richards F.A. Anoxic basins and fjords. - In: Chemical oceanography. L., 1964, vol. 1, p. 611-646.
22. Spoehr H.A., Milner H.W. The chemical composition of *Chlorella*: effect of environmental conditions. - Plant Physiology, 1949, vol. 24, p. 120-149.
23. Strickland J.D.H. Production of organic matter in the primary stages of the marine food chain. - In: Chemical Oceanography. L. 1964, vol. 1, p. 478-595.
24. Strickland J.D.H., Parsons T.R. A practical handbook of seawater analysis. Ottawa, 1968. 311 p.
25. Sverdrup H.I., Johnson M.W., Fleming R.H. The oceans. N.Y., Prentice-hall, 1962. 1060 p.
26. Zekielda K-H. Ein chemisches Modell für den Auf- und Abbau organischen Materials und dessen Anwendung in der offenen See.-J. Conseil perm. internat. explorat. mer, 1968, vol. 32, N 2, p. 180-187.

## ИЗМЕНЕНИЕ ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА ВОДЫ И ВЗВЕСЕЙ ПРИ РАСПАДЕ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА ФИТОПЛАНКТОНА В АЭРОБНЫХ УСЛОВИЯХ

В настоящее время в результате бурного развития промышленности и интенсификации сельского хозяйства в водоемы во все возрастающих количествах поступают органические вещества и биогенные элементы. Приток биогенных элементов способствует эвтрофированию водоемов. Это оказывает как прямое, так и косвенное влияние на свойства воды: ухудшаются физические характеристики, изменяется содержание отдельных минеральных и органических компонентов химического состава, нарушается газовый режим. В связи с этим большое практическое значение приобретает исследование закономерностей процесса распада автохтонного органического вещества.

Обзор литературы, посвященный изучению разложения органического вещества отмершего фитопланктона и его остатков в экспериментальных условиях, дан в специальной статье [8]. Методы анализа химических компонентов описаны нами ранее [2].

Водоросли для опытов собирали в водоеме во время их летнего „цветения“, отделяли от крупных механических примесей и основной массы зоопланктона и вносили в определенном количестве в бутылки объемом 20 л, которые ставили в темноту и хранили при температуре 20°. Во время всего срока наблюдения вода в бутылках аэрировалась, для чего использованы мембранные микрокомпрессоры типа МК-2. Воздух, подаваемый микрокомпрессором со скоростью 200 мл/мин, очищали от аммиака и твердых частичек и насыщали водой для предохранения испарения воды в опытной склянке (рис. 1).

Качественный состав и численность фитопланктона и жгутиковых определялись Г.В. Кузьминым и Б.Ф. Жуковым.

### Распад органического вещества хлореллы

Выращенную и отмытую от солей питательной среды суспензию клеток хлореллы нагревали при 40° в течение 15 мин. Таким

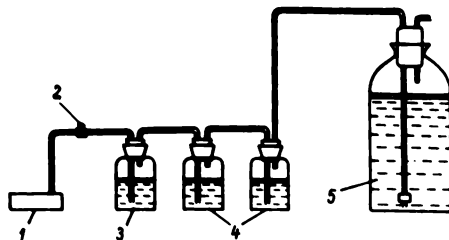


Рис. 1. Схема постановки опытов по распаду органического вещества фитопланктона в аэробных условиях.

1 - микрокомпрессор для непрерывной подачи воздуха, 2 - регулировочный зажим, 3 - поглотитель с концентрированной серной кислотой, 4 - поглотители с дистиллированной водой, 5 - опытный сосуд.

путем достигалась гибель большей части клеток этой водоросли. По охлаждении суспензию вносили в большой опытный сосуд с водопроводной водой из расчета около 100 мг сухого веса на 1 л воды. Воду насыщали воздухом путем встряхивания. При хорошем перемешивании сразу же отбирали необходимую часть воды с суспензией на анализ. В последующем бутыл с оставшейся опытной водой хранили в темноте.

Концентрация водородных ионов в воде в течение всего срока наблюдений практически не изменялась. Некоторое увеличение щелочности к 10-му дню связано с накоплением в воде аммония и  $\text{CO}_2$  в результате распада ОВ.

Количество органического углерода во взвеси непрерывно уменьшалось, убыль за 20-дневный срок составляла 51%, что несколько меньше убыли органического азота и органического фосфора и близко к интенсивности распада белка (табл. 1). Изменение концентрации органического углерода в воде не коррелировало с изменением его количества во взвеси. В 1-е сутки наблюдалась прирбыль органического углерода в воде, на 3-и сутки его содержание несколько уменьшилось и оставалось на этом уровне вплоть до 10-го дня, на 20-й день отмечалось его возрастание (табл. 2).

Если содержание органического углерода во взвеси сильно уменьшилось в первые 3 дня, то количество органического фосфора и особенно органического азота за этот срок изменилось незначительно.

Содержание углеводов во взвеси быстро уменьшилось в 1-е дни, но в последующем их количество изменилось незначительно. Вероятно, при распаде органического вещества взвесей происходит и его частичная трансформация, приводящая к образованию более устойчивых углеводоподобных соединений.

Т а б л и ц а 1

Количество органических компонентов во взвеси  
от начального содержания

| Дни<br>отбо-<br>ра<br>проб | Углерод |     | Азот |     | Фосфор |     | Углеводы |     | Белки |     |
|----------------------------|---------|-----|------|-----|--------|-----|----------|-----|-------|-----|
|                            | мг/л    | %   | мг/л | %   | мг/л   | %   | мг/л     | %   | мг/л  | %   |
| 0                          | 42.3    | 100 | 8.1  | 100 | 0.70   | 100 | 18.5     | 100 | 11.8  | 100 |
| 1                          | 36.4    | 86  | 8.0  | 99  | 0.68   | 97  | 17.0     | 92  | 12.3  | 104 |
| 3                          | 31.7    | 75  | 8.0  | 99  | 0.62   | 88  | 13.9     | 75  | 18.3  | 155 |
| 7                          | 30.7    | 72  | 7.1  | 87  | -      | -   | 12.6     | 68  | 14.8  | 125 |
| 10                         | 25.3    | 61  | 5.2  | 64  | 0.53   | 76  | 12.0     | 65  | 13.1  | 111 |
| 20                         | 20.5    | 49  | 3.4  | 42  | 0.28   | 40  | 11.7     | 63  | 5.8   | 49  |

П р и м е ч а н и е. Отсчет дней отбора проб на анализ во всех опытах начинался со следующего дня после постановки эксперимента. Прочерк - определение не проводилось.

Т а б л и ц а 2

Содержание органических компонентов в воде

| Дни<br>отбора<br>проб | Углерод,<br>мг С/л | Азот,<br>мг N/л | Фосфор,<br>мг Р/л | Углеводы,<br>мг/л | Аминокис-<br>лоты,<br>мкг N/л |
|-----------------------|--------------------|-----------------|-------------------|-------------------|-------------------------------|
| 0                     | 1.1                | 0.6             | -                 | 0                 | 0                             |
| 1                     | 3.2                | 0               | -                 | 3.0               | 14                            |
| 3                     | 2.6                | 0.65            | 0.33              | 3.1               | 23                            |
| 7                     | 2.5                | 0.68            | 0.18              | 2.6               | -                             |
| 10                    | 2.5                | 0.41            | 0.11              | 3.1               | 1.5                           |
| 20                    | 3.6                | 0.38            | 0                 | 5.5               | 2.2                           |



Таблица 3

рН и содержание неорганических компонентов в воде

| Дни отбора проб | рН  | Щелочность, мк-экв/л | Аммонийный азот, мг N/л | Нитриты, мг N/л | Нитраты, мг N/л | Фосфаты, мг P/л |
|-----------------|-----|----------------------|-------------------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| 0               | 7.8 | 1.56                 | 0.03                    | 0               | 0.39            | -               |
| 1               | 8.0 | 1.44                 | 0.05                    | 0               | 0.24            | -               |
| 3               | 8.1 | 1.45                 | 0.5                     | 0               | 0               | 1.10            |
| 7               | 8.2 | 1.52                 | 0.8                     | 0               | 0               | 1.25            |
| 10              | 8.1 | 1.60                 | 3.0                     | 0               | 0               | 1.58            |
| 20              | 8.2 | -                    | 2.1                     | 2.0             | 1.06            | 2.08            |
| 36              | -   | -                    | 0.05                    | 1.2             | 5.9             | 1.93            |

Содержание углеводов в воде быстро возрастало на 1-е сутки и оставалось на этом уровне до 10-х суток, на 20-е сутки наблюдался их значительный рост.

Содержание органического азота во взвешенном веществе оставалось практически постоянным в течение первых 3 дней, затем начинало уменьшаться (табл. 1). К 20-му дню убыль всех взвешенных азотсодержащих органических соединений составила 58% от первоначального содержания. В первые 3 дня количество белков во взвеси непрерывно увеличивалось, в последующие дни их содержание убывало значительно быстрее (к 20-му дню на 51%) по сравнению с углеводами.

Содержание свободных аминокислот (АК) в воде быстро возрастало к 3-му дню, затем следовала такая же быстрая их убыль (табл. 2). В конце опыта их количество стало близким к пределу чувствительности метода.

Как известно, при микробальном распаде азотсодержащих веществ вначале образуется аммоний. Появление его в воде вызвано деятельностью бактерий-аммонификаторов, которые часто отождествляются с сапрофитной микрофлорой [6]. По мере накопления аммония, которое в данном опыте продолжалось в течение примерно 14-15 дней (табл. 3), скорость убыли органического азота во взвеси понижалась. Между 10-м и 20-м днем появились нитриты и нитраты. Таким образом, распад азотсодержащей части органичес-

кого вещества в наших опытах протекал в соответствии с результатами большинства проведенных такого рода исследований, что очень важно для уверенности в правильном выборе условий опыта.

Имевшиеся в начале нашего опыта нитраты полностью исчезли. Это, очевидно, обусловлено потреблением их еще оставшимися живыми клетками водорослей. Они появились снова между 10-м и 20-м днем вследствие наступившей нитрификации.

Содержание фосфора в органическом веществе хлореллы равномерно снижалось от начала к концу опыта (табл. 1). К 20-му дню распалось около 60% исходного его количества. Соответственно в воде возросло содержание фосфатов и органического фосфора. Причем доля органического фосфора в воде, находящаяся по разности между общим и минеральным, постепенно снижалась и к 20-му дню была близка к аналитическому нулю. К сожалению, в исходной суспензии хлореллы оказалось сравнительно большое количество минеральных форм фосфора, что, по-видимому, вызвано неполной отмывкой фосфатов, сорбированных клетками хлореллы при их выращивании.

В результате этого опыта выявились те методические трудности, которые возникают при работе с малыми навесками водорослей. Исходя из чувствительности соответствующих методов анализа, для количественного определения белков, жиров и углеводов и некоторых других компонентов во взвеси и в воде необходимо фильтровать под вакуумом относительно большие объемы суспензии водорослей. Фильтрация через мембранные фильтры № 2 с размером пор 0,5 мкм занимает продолжительное время (несколько часов на пробу), что не позволяет оперативно контролировать ход процесса по большому числу компонентов. Поэтому для следующего опыта, который был поставлен на диатомовых водорослях, начальная навеска планктона была увеличена.

#### Распад органического вещества диатомовых водорослей

Диатомовые водоросли были собраны на Рыбинском водохранилище во время весеннего „цветения“: *Melosira italica* - 40%, *Stephanodiscus binderamus* - 15%, *Diatoma elegantum* - 10%, *Stephanodiscus hantzshii* - 15%, остальные виды - 20%. В этом опыте, как и во всех последующих, обработку планктона нагреванием с целью его умерщвления не проводили. Предполагали, что в темноте, когда фотосинтетическая деятельность фитопланктона практически прекращается, основная масса организмов отмирает.

Данный опыт был поставлен на речной воде, смешанной с боковой с исходной цветностью 250 град. хромокобальтовой шкалы. Исходный сухой вес навески планктона составлял 5,06 г/л, зольность последнего равня 53%.

Сухой вес, органический углерод и углеводы во взвеси и в воде. Уменьшение сухого веса и количества органического углерода во взвеси за 6 суток составило соответственно 50 и 57% (табл. 4), а к 16-м суткам 66 и 60%. В опыте с хлореллой убыль взвешенного органического углерода была заметно ниже.

Убыль углеводов в диатомовых водорослях составила за 16 суток 31%, соответствующая величина в опыте с хлореллой лишь немного выше — 37%. Но в обоих опытах убыль углеводов была меньше по сравнению с таковой белков и органического вещества в целом (по углероду). По-видимому, как в хлорелле, так и в диатомовых в процессе трансформации образуются углеводоподобные соединения.

В 1-е сутки растворенных в воде углеводов в опыте с диатомовыми водорослями значительно убавилось, а в последующем интенсивность этого процесса уменьшилась (табл. 5).

Органические и минеральные соединения азота во взвеси и в воде. Содержание органического азота во взвеси постепенно снижалось и к 16-му дню составило 57% от исходного. В динамике белков наблюдались те же аномалии, что и в опыте с хлореллой: увеличение в 1-е дни и быстрое уменьшение в последующие. Согласно микроскопическому анализу, в воде в 1-е дни имело место большое количество простейших организмов, особенно жгутиковых. Их численность составила несколько десятков тысяч экземпляров в 1 л, что соответствует численности простейших в плотной культуре. Наличие жгутиковых в опытах по изучению распада ОВ планктона обнаружено впервые. Очевидно, увеличение белка частично обусловлено развитием этих организмов. В дальнейшем численность простейших резко уменьшилась, в соответствии с этим уменьшилось и содержание белка во взвеси. Параллельно со снижением количества взвешенного органического азота в воде возрастало количество аммонийного азота: к 16-му дню оно достигло 96 мг/л. Возрастание его количества продолжалось и дальше, но уже с меньшей скоростью.

Присутствовавшие в исходной воде в незначительном количестве нитраты полностью исчезли уже в 1-е дни опыта, как это имело место в опыте с хлореллой. В дальнейшем они не были обнаружены вплоть до конца опыта, т.е. до 60-го дня. Отсутствие нитрификации наблюдалось в опытах Грилла и Ричардса [12]. По данным Отсуки и Ханиа [15], это отмечалось вплоть до 70-го дня. Критически рассмотрев условия постановки и результаты всех опытов, можно предположить, что одна из причин отсутствия нитрификации — большая исходная концентрация органического вещества (2.5 г С/л в опыте Отсуки и Ханиа и 1.65 г С/л в нашем). Известно, что присутствие большого количества легкоусвояемого органического вещества угнетающе действует на развитие нитрифицирующих бактерий [6]. Очевидно, оптимальная доза вносимого в опыт планкто. а

Т а б л и ц а 4

Содержание во взвеси органических компонентов

| Дни отбора проб | Сухой вес  |        | Углерод |     | Азот |     | Фосфор |     | Углеводы |     | Белки |     |
|-----------------|------------|--------|---------|-----|------|-----|--------|-----|----------|-----|-------|-----|
|                 | мг/л       | %      | мг/л    | %   | мг/л | %   | мг/л   | %   | мг/л     | %   | мг/л  | %   |
| 0               | 5.06(2.38) | 100    | 1650    | 100 | 200  | 100 | 15.6   | 100 | 414      | 100 | 830   | 100 |
| 1               | 4.20(1.52) | 83(64) | 1220    | 74  | 192  | 96  | 13.6   | 88  | 393      | 95  | 860   | 104 |
| 2               | 3.94(1.26) | 77(53) | 862     | 52  | 189  | 95  | 17.0   | 109 | 360      | 87  | 900   | 108 |
| 6               | 3.86(1.18) | 76(50) | 711     | 43  | 165  | 83  | 20.3   | 130 | 344      | 83  | 590   | 71  |
| 13              | -          | -      | 702     | 42  | 125  | 62  | 13.0   | 83  | 306      | 74  | 435   | 52  |
| 16              | 3.50(0.82) | 59(34) | 664     | 40  | 114  | 57  | 10.0   | 64  | 286      | 69  | 362   | 44  |

Примечание. Цифры в скобках - расчет на органическое вещество.

Т а б л и ц а 5

Содержание растворенных в воде минеральных  
и органических компонентов

| Дни<br>отбора<br>проб | Азотсодержащие<br>соединения, мг/л |         |         | Фосфорсодержащие<br>соединения, мг P <sub>2</sub> /л |                        | Углеводы,<br>мг/л |
|-----------------------|------------------------------------|---------|---------|--|------------------------|-------------------|
|                       | аммоний                            | нитриты | нитраты | фосфаты  | органический<br>фосфор |                   |
| 0                     | 6.0                                | 0       | 0.03    | 8.2  | 0.4                    | 167               |
| 1                     | 14.0                               | 0       | 0       | 9.8  | 0.8                    | 93                |
| 2                     | 27.0                               | 0       | 0       | 8.6  | 0.2                    | 85                |
| 6                     | 71.0                               | 0       | 0       | 4.3  | 0.1                    | 80                |
| 13                    | 93                                 | 0       | 0       | 11.6   | 0                      | -                 |
| 16                    | 95                                 | 0       | 0       | -  | -                      | -                 |
| 20                    | 123                                | 0       | 0       | -  | -                      | -                 |
| 34                    | -                                  | 0       | 0       | -  | -                      | -                 |
| 41                    | -                                  | 0       | 0       | -  | -                      | -                 |
| 60                    | -                                  | 0       | 0       | -  | -                      | -                 |

для таких исследований лежит в пределах нескольких сотен миллиграммов углерода на литр.

Органические и минеральные соединения фосфора во взвеси и в воде. Другим интересным моментом в этом опыте было своеобразное поведение соединений фосфора. После уменьшения за 1-е сутки содержания органического фосфора во взвесах и одновременного возрастания в воде фосфатов в последующие дни (вплоть до 6-го) наблюдалось повышение концентрации взвешенного фосфора, сопровождающееся убылью в воде фосфатов. В последующее время наблюдалась „нормальная“ убыль взвешенного фосфора и накопление в воде фосфатов. Такое поведение соединений фосфора в опытах по распаду планктона в 1-е дни коррелирует с вышеописанной вспышкой развития жгутиковых. Вероятно, описанная динамика фосфора обусловлена не только еще продолжавшейся в 1-е дни деятельностью оставшихся живых клеток планктона, но и появлением простейших организмов (жгутиковых).

Распад органического вещества  
синезеленых водорослей  
в воде с высокой исходной  
цветистостью

Планктон был собран во время летнего „цветения“ на Рыбинском водохранилище. Он состоял в основном из 2 видов *Microcystis*: *M. viridis* - 60%, *M. aeruginosa* - 40%. В качестве исходной среды была взята речная вода с добавкой высокоцветной болотной воды - 125 град. Содержание растворенного органического углерода составляло в среднем 22.4 мг С/л, количество внесенных водорослей - 700 мг сухого веса в 1 л воды.

Сухой вес, органический углерод и углеводы во взвеси и в воде. Уменьшение сухого веса взвесей во времени идет почти строго в соответствии с изменением содержания в них органического углерода и азота (табл. 6). На 10-е сутки распалось приблизительно 40% всего органического вещества (на сухой вес), и убыль органического углерода и азота составляла 46 и 33%. На 55-е сутки содержание названных компонентов убыло на 60, 61, 67% от исходного, а через 13 месяцев на 80, 79 и 84%.

Остающиеся компоненты соответственно в количестве 20, 21, 16% от исходного входят в состав неразложившихся, но трансформированных за это время взвешенных частиц размером  $\approx 0.5$  мкм. Их органическое вещество может быть охарактеризовано как относительно устойчивое.

Таким образом, динамика сухого веса разлагающейся массы синезеленых водорослей отражает кинетику распада суммы органического вещества. Если изучение кинетики - основная задача опытов по распаду органического вещества отмерших организмов, то сухой вес может быть одним из легкоопределяемых и надежных показателей. Все же необходимо отметить, что определение сухого веса с достаточной степенью точности возможно лишь при относительно большом содержании планктона в исследуемой взвеси и малой его зольности (в *Microcystis* зольность составляет 5% от сухого веса).

Содержание углерода в растворенном органическом веществе составляло по отношению к углероду взвеси в начале опыта и на 6-й день около 10%, на 10-й - 14%, на 55-й - 18%, на 390-й день - 17% (табл. 7). Содержание углерода по отношению к начальному уменьшилось на 10-й день на 25%, в дальнейшем интенсивность убыли снизилась, на 55-й день она равнялась 31%, т.е. была в 2 раза меньше по сравнению с его убылью во взвесах. К концу опыта (на 390-й день) углерод во взвеси составлял 18%, а растворенный - 31% от исходного. Эти результаты свидетельствуют о большой устойчивости растворенного органического углерода по сравнению с углеродом взвесей, что связано со значительным

Т а б л и ц а 6

Содержание органических компонентов в б. в. в. в. в.

| Дни<br>отбора<br>проб | Сухой вес |     | Углерод |     | Азот |     | Фосфор |     | Углеводы |     | Белки   |     |
|-----------------------|-----------|-----|---------|-----|------|-----|--------|-----|----------|-----|---------|-----|
|                       | мг/л      | %   | мг/л    | %   | мг/л | %   | мг/л   | %   | мг/л     | %   | мг/л    | %   |
| 0                     | 700       | 100 | 385     | 100 | 52   | 100 | 3.6    | 100 | 243(35)  | 100 | 284(40) | 100 |
| 1                     | 644       | 92  | 370     | 96  | 50   | 96  | 4.1    | 114 | 233      | 96  | 300     | 105 |
| 3                     | 504       | 72  | 288     | 75  | 44   | 85  | 3.6    | 100 | 185      | 76  | 238     | 84  |
| 6                     | 462       | 66  | 244     | 63  | 42   | 81  | 3.4    | 94  | 163      | 67  | 230     | 81  |
| 10                    | 420       | 60  | 207     | 54  | 35   | 67  | 3.2    | 88  | -        | -   | 200     | 70  |
| 21                    | 360       | 52  | 196     | 51  | 27   | 52  | 1.8    | 50  | 124      | 51  | 101     | 36  |
| 55                    | 280       | 40  | 151     | 39  | 17   | 33  | 1.3    | 36  | 80       | 33  | 49      | 17  |
| 195                   | 200       | 28  | 110     | 29  | -    | -   | 1.1    | 30  | 58       | 24  | 37      | 13  |
| 390                   | 127       | 18  | 71      | 18  | -    | -   | 0.8    | 23  | 36(28)   | 15  | 28(22)  | 10  |

П р и м е ч а н и е. Данные для 195-го дня сняты с соответствующих графиков. Цифры в скобках - содержание, % от сухого веса.

Т а б л и ц а 7

Содержание растворенных органических  
компонентов в воде

| Дни<br>отбора<br>проб | Углерод,<br>мг С/л | Азот,<br>мг N/л | Фосфор,<br>мг Р/л | Углеводы,<br>мг/л | Аминокислоты<br>мг N/л |                |
|-----------------------|--------------------|-----------------|-------------------|-------------------|------------------------|----------------|
|                       |                    |                 |                   |                   | свобод-<br>ные         | связан-<br>ные |
| 0                     | 39                 | 4.2             | 0.2               | 16.0              | 0.25                   | 3.12           |
| 1                     | 30                 | 2.6             | 0.1               | 9.7               | 0.10                   | 0.56           |
| 3                     | 35                 | 0.5             | 0.1               | 10.4              | -                      | -              |
| 6                     | 24                 | 0               | 0                 | 13.4              | 0.03                   | 0.38           |
| 10                    | 29                 | -               | -                 | 15.0              | -                      | 0.20           |
| 21                    | 27                 | -               | -                 | 14.6              | 0.07                   | -              |
| 55                    | 27                 | -               | -                 | 24.2              | 0.09                   | -              |
| 390                   | 12                 | -               | -                 | -                 | -                      | -              |

содержанием в воде окрашенных гумусовых соединений. К этому же мнению можно прийти при рассмотрении динамики растворенных углеводов. Их количество уменьшилось к 1-му дню на 39% по отношению к начальному. В дальнейшем содержание углеводов стало постепенно возрастать, к 55-му дню оно достигло 150% от начального. К этому времени количество взвешенных углеводов ubyло на 67%, отношение органического углерода углеводов во взвеси к общему содержанию взвешенного органического углерода понизилось на 19%, азота белков к общему содержанию взвешенного органического азота - на 47% (табл. 8). В то же время величина отношения углерода растворенных углеводов к общему растворенному органическому углероду возросла более чем в 2 раза. Характерно, что сумма свободных и связанных аминокислот уже на 6-й день уменьшилась почти на 90% от начального содержания. Повышение содержания растворенных углеводов в воде к 55-му дню, очевидно, обусловлено достаточно интенсивным энзиматическим расщеплением сложных углеводов взвесей, а также, возможно, и исходных гумусовых веществ воды. Поэтому содержание растворенного углерода за 55 дней в воде уменьшается только на 31%, а в остающемся растворенном органическом веществе значительно возрастает участие углеводов, вернее углеводоподобных соединений, входящих в состав относительно устойчивого органического комплекса водного гумуса.



Таблица 8

Соотношение между различными органическими компонентами во взвеси

| Дни отбора проб | Углерод органический | Углерод углеводов       | Азот белков          | C/N |
|-----------------|----------------------|-------------------------|----------------------|-----|
|                 | сухой вес, %         | углерод органический, % | азот органический, % |     |
| 0               | 55                   | 26                      | 37                   | 7.5 |
| 1               | 57                   | 25                      | 96                   | 7.4 |
| 3               | 57                   | 26                      | 86                   | 6.5 |
| 6               | 53                   | 27                      | 88                   | 5.8 |
| 10              | 49                   | -                       | 91                   | 5.8 |
| 21              | 54                   | 25                      | 59                   | 7.3 |
| 55              | 54                   | 21                      | 46                   | 8.9 |
| 390             | 53                   | 20                      | -                    | -   |

Интенсивность изменения содержания углеводов во взвесах за время опыта практически повторяет динамику уменьшения сухого веса и органического углерода. Замедление скорости этого процесса с 21-го дня, а также убыль величины отношения углерода углеводов к общему органическому углероду (табл. 8), по-видимому, обусловлены разложением за первые 3 недели наиболее подвижных углеводов и накоплением в составе остающегося ОВ устойчивых исходных и трансформированных углеводоподобных соединений. Напомним, что последние, как и входящие в состав окрашенных гумусовых веществ природных вод, реагируют с фенолом в условиях аналитического определения углеводов [1]. К 55-мудню содержание углеводов во взвесах уменьшилось на 67% от исходного, к 390-му на 85%.

Органические и минеральные соединения азота во взвеси и в воде. Содержание органического азота во взвеси непрерывно уменьшалось, к 55-му дню оно достигло 33% от первоначальной величины (табл. 6). Такие же показатели на этот день наблюдались и по относительному количеству во взвеси углеводов. Лишь немногим выше было относительное содержание органического фосфора и сухого веса.

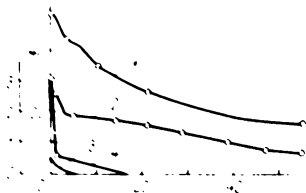
Исходное содержание растворенного органического азота (4.2 мг/л) составляло по отношению к содержанию азота во взвеси около 8%, что близко к соответствующей величине, рассчитанной для органического углерода.

Относительное содержание во взвеси белков и органического азота на 3-и и 6-е сутки практически одинаково. В другие сроки имелись отклонения, особенно значительные в 1-е сутки, когда количество белков возросло. И только после 6-х суток белки и органический азот начали интенсивно убывать. Проведенное микроскопическое исследование позволило установить в 1-е сутки наличие большого количества простейших организмов, хотя в начале опыта наблюдались лишь единичные экземпляры. В последующем их численность также быстро уменьшилась, как и возросла в начале опыта. На 6-е сутки простейшие практически отсутствовали. Естественно, что пышное развитие простейших и микроорганизмов в сосуде в 1-е сутки привело к маскировке процесса распада белков планктонных взвесей: на 55-е сутки они распались на 83%, а на 390-е — на 90% от исходного содержания. Белковый азот, рассчитанный по соотношению  $N_{\text{белка}} = \text{белок} : 6,25$ , за все время опыта составлял от 46 до 96% от общего азота взвеси, что превышает его относительное содержание в опытах с хлореллой. По-видимому, это различие связано с предварительно проведенной термической обработкой культуры хлореллы, в результате чего могла произойти частичная денатурация белкового комплекса с образованием продуктов, не реагирующих с реактивом Фолина-Лоури.

Содержание свободных аминокислот в воде, составлявшее в начале опыта 0,25 мг N/л, снизилось за 6 суток до 0,03 мг N/л, несколько увеличилось на 21-е и 55-е сутки, а позднее оставалось на уровне нескольких микрограммов, что близко к границе чувствительности применявшегося метода. Общее количество связанных и свободных аминокислот в начале опыта было довольно значительным — 3,4 мг N/л, т.е. около 80% от растворенного органического азота. Таким образом, растворенные азотсодержащие органические вещества в основном состояли из пептидов. В дальнейшем количество аминокислот резко снизилось и на 10-й день стало равным 0,2 мг N/л или 6% от исходной величины. Эти данные также свидетельствуют о том, что соединения с пептидными связями быстро подвергаются распаду. Параллельно уменьшению суммы свободных и связанных аминокислот снижалось и количество органического азота, определенного по Кьельдалю. Большой интерес представляет сопоставление изменения относительного содержания белка и углеводов в процентах от сухого веса взвесей. Если содержание белка от начала опыта к его концу (т.е. на 390-й день) уменьшилось почти вдвое (от 40 до 22%), то относительное количество углеводов изменилось мало (от 35 до 29%). Это согласуется с относительно большим содержанием „остаточных“ углеводов во взвесах по сравнению с белком. Остаточный белок несомненно представляет собой устойчивые белковоподобные соединения, которые реагируют с реактивом Фолина-Лоури.

Динамика изменения некоторых азотсодержащих компонентов наглядно отражена на графике (рис. 2). Одновременно с начавшимся убыванием органического азота во взвеси и воде повышается со-

Рис. 2. Динамика азотсодержащих компонентов.



1 — органический азот во взвеси, 2 — белковый азот во взвеси, 3 — свободные аминокислоты (АК) в воде, 4 — связанные АК в воде. По оси ординат: слева — аминокислоты, мг/л, справа — азот, мг/л; по оси абсцисс — время, сутки.

держание в воде аммонийного азота. Максимальное содержание последнего было на 10-й день, после чего его количество убывало. Уже в процессе накопления аммония на 6-й день от начала опыта появились нитриты, количество которых достигло максимальной величины (21.7 мг N/л) на 21-й день, затем они постепенно пропадали (табл. 9). Нитраты, имевшиеся в исходной воде, исчезли на 3-й день, очевидно, в результате их использования оставшимися живыми водорослями. Они снова обнаружены на 10-й день опыта, затем их количество медленно возрастало до 21-го дня, а в дальнейшем их накопление ускорилось.

Возрастание содержания нитратного азота примерно после 40-го дня шло уже с меньшей скоростью и точно следовало вслед за убывлением органического азота во взвеси. Надо полагать, что в это и в последующее время в основном распадалась более устойчивая часть органического вещества взвесей, поэтому в каждый отрезок времени данного периода в воде образовывались и аммоний, и нитриты, но их количество было настолько мало, что выходило за пределы чувствительности методов их определения.

Сумма концентраций всех форм азота во взвеси и в растворе в начале опыта практически равна сумме концентраций всех форм азота в конце опыта, что дает представление о полном балансе азотсодержащих соединений для всех отрезков времени рассматриваемого здесь опыта по разложению органического вещества синезеленых водорослей. Полученные другими авторами данные по распаду органического вещества отмершего планктона характеризуют изменение только отдельных форм азота, их результаты вписываются как отдельные звенья в полную картину изменения форм азота (рис. 3). Это дает основание полагать, что изображенная на рисунке динамика соединений азота в опытах по распаду органического вещества синезеленых водорослей характерна и для других видов планктона.

Органические и минеральные соединения фосфора во взвеси и в воде. Ход кривой изменения органического фосфора во взвеси (рис. 4) во многом напоминает кривую распада белков (рис. 2). Здесь также наблюдается возрастание количества органического

Т а б л и ц а 9

рН и содержание неорганических компонентов в воде

| Дни<br>отбора<br>проб | рН  | Азот, мг N/л |           |           | Фосф. мг,<br>мг P/л |
|-----------------------|-----|--------------|-----------|-----------|---------------------|
|                       |     | аммонийный   | нитритный | нитратный |                     |
| 0                     | 8.0 | 0            | 0         | 0.50      | 0.40                |
| 1                     | -   | 2.6          | 0         | 0.08      | 0.07                |
| 3                     | -   | 7.2          | 0         | 0         | 0.37                |
| 6                     | -   | 11.3         | 0.4       | 0         | 0.64                |
| 10                    | -   | 14.5         | 1.5       | 0.37      | 1.04                |
| 21                    | 7.8 | 0.6          | 21.7      | 2.3       | 2.17                |
| 55                    | 7.8 | 0.1          | 0         | 40.0      | 2.70                |
| 210                   | 7.2 | 0.7          | 0         | 44.0      | -                   |
| 390                   | 7.2 | 0            | 0         | 50.0      | -                   |

фосфора за 1-е сутки и только потом следует постепенное его уменьшение. В полном соответствии с поведением органического фосфора во взвеси ведут себя и растворенные формы фосфора. Количество фосфатов уменьшилось за 1-е сутки (они потребляются оставшимися живыми водорослями), а затем происходило непрерывное возрастание их количества за счет постепенного распада органического вещества во взвеси. Такое поведение органического фосфора, очевидно, обусловлено, как и в случае с белком, изменением во времени численности простейших и микроорганизмов.

Органические соединения фосфора в воде, количество которых и в начале эксперимента было небольшим (0.2 мг P/л), быстро исчезали, и уже к 6-му дню они аналитически не обнаружены. Очевидно, это частично связано со значительной трудностью определения органического фосфора по разности между содержанием в воде общего фосфора и фосфатами (при относительно большом содержании последних). На кривых, характеризующих изменение содержания фосфора (рис. 4), имеются „аномалии“. Но, по-видимому, эти аномалии являются довольно типичными, особенно если трофические цепи не исчерпываются взаимоотношением мертвое ОВ-бактерии. По крайней мере, они обнаружены нами в 3 опытах.

По полученным данным установлен полный баланс соединений фосфора.

С п е к т р ы п о г л о щ е н и я с в е т а. Вначале (рис. 5) можно отметить участок от 250 до 290 нм, на котором происходит отклонение кривой поглощения от экспоненциального ви-

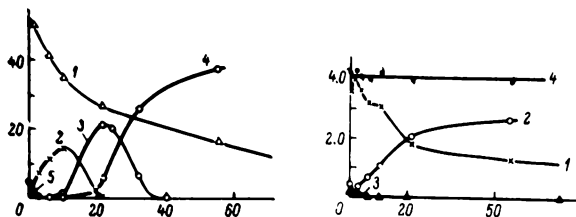


Рис. 3. Динамика азотсодержащих компонентов.

1 - органический азот во взвеси, 2 - аммонийный азот, 3 - нитриты, 4 - нитраты, 5 - органический азот в воде. По оси ординат - азот, мг/л; по оси абсцисс - время, сутки.

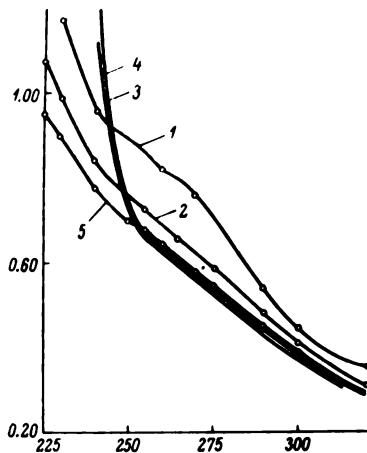
Рис. 4. Динамика фосфорсодержащих соединений.

1 - органический фосфор во взвеси, 2 - фосфаты, 3 - органический фосфор в воде, 4 - сумма всех форм фосфора. По оси ординат - фосфор, мг/л; по оси абсцисс - время, сутки.

да. Это небольшое отклонение в дальнейшем исчезает, что позволяет связать его с растворенным органическим веществом. В пользу данного предположения говорит и тот факт, что в исходной воде отсутствуют неорганические компоненты (нитраты, бромиды), которые могли бы поглощать свет в указанном диапазоне длин волн. Уже на 6-й день опыта форма спектральной кривой идентична форме кривой поглощения исходной воды до внесения планктона. Следовательно, в дополнение к окрашенным соединениям торригенного водорастворимого вещества в области длин волн от 250 до 290 нм в 1-е дни поглощали свет легкоразлагающиеся органические соединения. Возможно, это те соединения, которые выделились из клеток водорослей в результате автолиза и были внесены в опытный сосуд с суспензией планктона. При длинах волн 240 нм и ниже со временем величина экстинкции сильно возрастала по сравнению с первоначальной. Это обусловлено накоплением нитратов, которые поглощают свет в коротковолновой части спектра; их содержание в воде начало возрастать с 10-го дня. При длинах волн выше 255 нм величина экстинкции непрерывно понижалась: на 55-й день она становилась даже меньше величины экстинкции исходной воды до внесения планктона. Можно полагать, что со временем произошла убыль окрашенного органического вещества, имевшегося в исходной воде. К сожалению, по результатам данного опыта нельзя судить об интенсивности исчезновения этого вещества, так как может иметь место и частичное его пополнение за счет накопления растворимых продуктов распада планктона.

Рис. 5. Спектры поглощения света фильтрованной водой в ультрафиолете.

1 - сразу после внесения планктона и фильтрации, 2 - то же на 6-й день, 3 - на 55-й, 4 - на 210-й день опыта, 5 - в исходной воде до внесения планктона. По оси ординат - оптическая плотность; по оси абсцисс - длина волны, нм.



Динамику содержания окрашенных органических веществ в процессе распада можно наглядно видеть из изменения экстинкции при 4 выбранных длинах волн (рис. 6). После 1-го дня опыта наблюдалось небольшое повышение экстинкции, за исключением 260 нм, в последующие дни имела место интенсивная ее убыль, продолжающаяся вплоть до 10-го дня. Такой ход кривых характерен практически для всех исследованных длин волн. Значения экстинкции к 10-му дню достигали минимума, они были ниже значения экстинкции исходной воды до внесения планктона на 8% при 260 нм, на 11% при 300 нм, на 19% при 365 нм, на 50% при 440 нм.

Изменение абсолютных значений оптической плотности воды, наоборот, наибольшее при более коротких длинах волн. В дальнейшем экстинкция при всех рассматриваемых длинах волн повышалась, а после 20-25-го дня снова начала постепенно убывать, и эта убыль продолжалась до конца опыта. Очевидно, в результате происходящих в опытном сосуде процессов в эти дни шло наиболее интенсивное исчезновение исходного окрашенного органического вещества водного гумуса терригенного происхождения. Но в то же время, судя по результатам определения растворенных углеводов, их содержание к 55-му дню опыта возросло, а убыль растворенного углерода была почти в 2 раза меньше, нежели взвешенного. Эти углеводы, вероятно, представляют собой стойкие углеводоподобные соединения планктонного происхождения.

Помимо распада ОВ водорослей происходит и частичное разложение гумусовых веществ, что также было установлено в специальном опыте по убыли органического углерода и подтверждается данными других исследователей. Согласно Гесснеру [11], при добавке питательных веществ (N и P) в воду дистрофных озер наблюдалось усиленное развитие фитопланктона и снижение количеств

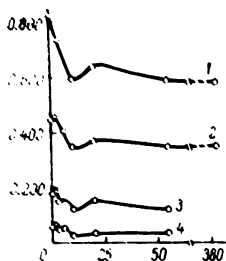


Рис. 6. Изменение интенсивности поглощения света во времени.

1 - при 260 нм, 2 - 300 нм, 3 - 365 нм, 4 - при 440 нм. По оси ординат - оптическая плотность; по оси абсцисс - время, сутки.

ва окрашенных соединений. При добавке солей азота и фосфора к окрашенным гумусовым водам имело место повышенное потребление кислорода [7, 16].

### Распад органического вещества синезеленых водорослей в воде с малой исходной цветностью

Опыт был поставлен на длительно хранившейся в темноте и профильтрованной перед опытом водопроводной воде цветностью 5 град. Видовой состав исходного планктона, внесенного в количестве 780 мг/л на сухой вес, был таким же, как и в предыдущем опыте, но перед внесением в опытные сосуды он хранился 20 дней в холодильнике при 0-2°. Величины pH в отличие от предыдущего опыта были относительно высокими. Как будет видно из дальнейшего изложения, это не сказывается на общих закономерностях распада. Со временем величина pH мало изменилась.

Сухой вес, органический углерод и углеводы во взвеси и в воде. Сухой вес за 6 суток уменьшился на 55% (табл. 10, 11). На такую же величину изменилось и содержание органического углерода во взвеси. К концу опыта осталось 18% от исходного количества взвеси (по сухому весу) и 22% органического углерода. Очевидно, это количество органического вещества представляет собой трудноразлагаемую фракцию. Примерно такого же была убыль во времени содержания органического азота. Убыль органического фосфора была значительно меньше, что, вероятно, обусловлено особенностями поведения этого элемента в условиях поставленного опыта.

Углеводы взвеси разлагаются примерно с такой же скоростью, как и все органическое вещество в целом: их уменьшение на 33-е сутки составило 69%, а к концу срока - 75%. Оставшиеся 25%, по-видимому, также представляют собой биохимически трудноразлагаемые углеводоподобные соединения. То же следует сказать и об остаточных белках, но их убыль к концу опыта была несколько больше, чем углеводов. Остаточный белок представляет собой, оче-

Т а б л и ц а 10

## Содержание органических компонентов во взвеси

| Дни отбора проб | Сухой вес |     | Углерод |     | Азот |     | Фосфор |     | Углеводы |     | Белки |     |
|-----------------|-----------|-----|---------|-----|------|-----|--------|-----|----------|-----|-------|-----|
|                 | мг/л      | %   | мг/л    | %   | мг/л | %   | мг/л   | %   | мг/л     | %   | мг/л  | %   |
| 0               | 780       | 100 | 365     | 100 | 50   | 100 | 1,8    | 100 | 338      | 100 | 144   | 100 |
| 1               | 604       | 77  | 300     | 82  | 44   | 88  | 2,9    | 161 | 247      | 73  | 167   | 116 |
| 3               | 507       | 65  | -       | -   | 39   | 78  | 3,8    | 210 | 220      | 65  | 132   | 92  |
| 6               | 350       | 45  | 164     | 45  | 33   | 66  | 3,0    | 167 | -        | -   | 121   | 84  |
| 10              | -         | -   | 161     | 44  | 24   | 48  | 2,4    | 133 | 166      | 49  | 107   | 74  |
| 33              | 273       | 35  | 113     | 31  | 16   | 32  | 1,5    | 83  | 105      | 31  | 59    | 41  |
| 330             | 140       | 18  | 80      | 22  | 6,8  | 14  | -      | -   | 85       | 25  | 23    | 16  |

Т а б л и ц а 11

## Содержание органических компонентов в воде, мг/л

| Дни отбора проб | Углерод | Азот | Фосфор | Углеводы | Аминокислоты |           |
|-----------------|---------|------|--------|----------|--------------|-----------|
|                 |         |      |        |          | свободные    | связанные |
| 0               | 114     | 32   | 1,8    | 44,8     | 1,1          | 5,1       |
| 1               | 100     | 28   | 0,2    | 27,5     | 0,5          | 5,0       |
| 3               | 38      | 8,5  | 0,1    | 20,5     | 0,2          | 1,5       |
| 6               | 38      | 5,5  | 0,2    | 23,0     | 0,1          | 1,1       |
| 10              | 48      | 4,3  | -      | 26,0     | -            | 0,6       |
| 33              | 27      | -    | -      | 21,2     | 0,06         | -         |
| 330             | 2,3     | -    | -      | -        | -            | -         |



пидин, также белковоподобно соединение. Характерно, что в гидролизатах гуминовых кислот, выделенных из морских осадков [3] и из почвы [5], найдены аминокислоты и углеводы. Это позволяет говорить о некоторой общности состава отдельных фракций устойчивого органического вещества (гумуса), образующегося при распаде планктона и высшей наземной растительности.

Степень распада органического вещества взвеси в целом, судя по сухому весу и содержанию органического углерода, такая же, как и в предыдущем опыте с синезелеными водорослями. По-видимому, окрашенные гумусовые вещества не оказывают значительного влияния на глубину превращения ОВ взвесей, как и несколько повышенные исходные величины рН.

Высокое содержание растворенного органического углерода при низкой его концентрации в исходной воде, очевидно, связано с хранением водорослей до опыта в холодильнике при 0-2°. Это могло привести к частичному разрушению клеток. За первые 6 суток количество растворенного органического углерода уменьшилось на 67%, т.е. скорость распада в эти дни была весьма значительной. Затем наблюдалось небольшое увеличение растворенного углерода на 10-й день, после чего шло более медленное его понижение. К концу опыта осталось 2.3 мг С/л, что составило 0.7% от содержания органического углерода во внесенном планктоне или 5% от исходного количества растворенного органического углерода. Более высокое относительное содержание остаточного (на 380-й день) растворенного органического углерода в предыдущем опыте (31% от исходного) обусловлено высоким содержанием окрашенных гумусовых веществ в исходной воде. Согласно опубликованным данным, в опыте, проведенном в аэробных условиях на пресноводном планктоне при комнатной температуре [9], спустя 160 дней осталось растворенного органического углерода (с поправкой на контроль) в 1-м опыте 2.9 мг/л, во 2-м 2.7 мг/л или 1.8 и 3% от содержания органического углерода во внесенном планктоне.

О непременности образования при распаде отмершего планктона и его остатков устойчивого растворенного ОВ свидетельствует его наличие в водах океанов. Представление о преобладающей роли планктона в формировании водного гумуса подтверждается результатами определения относительного содержания стабильного изотопа  $\delta C^{13}$  в тихоокеанском планктоне [10] и в растворенном и взвешенном ОВ вод северо-восточной части Тихого океана [17]. Вильямс и др. [17], сопоставив значения  $\delta C^{13}$  в выделенной из планктона целлюлозе\* (-22.4%) и „лигнине“ (-23.1%) с величинами  $\delta C^{13}$  в растворенном (от -21.2 до -24.4%) и взвешенном (от -22.0 до -24.3%) органическом веществе в водах ок. на, обратили внимание на их близость. Следует отметить, что морские

<sup>1</sup> 
$$\delta C^{13} = \left( \frac{C^{13}/C^{12} \text{ в пробе}}{C^{13}/C^{12} \text{ в стандарте}} - 1 \right) \times 1000.$$

организмы по органическому углероду почти на 10% „тяжелее“ наземных растений; в последних величинах  $\delta^{13}C$  колеблется от 25 до 27‰ [4]. Характерно, что и в так называемых гумусных веществах<sup>1</sup>, выделенных из морских донных отложений, величина  $\delta^{13}C$  ближе к  $\delta^{13}C$  в планктоне, а в почвенном гумусе соответственно его происхождению из наземных растений величина  $\delta^{13}C$  ближе к таковой в наземных растениях [4, 13]. Изучение изотопного состава водорода также показало, что величины  $\delta D$  (D-дейтерий) в ОВ морских донных отложений и морского планктона близки [14].

Естественно, что ежегодно поступающее в воду водоемов растворенное органическое вещество, образующееся в результате распада ОВ планктона, постоянно распадается (минерализуется), но оно замещается вследствие нового и постоянного поступления.

Чем же объясняется интенсивный распад растворенного ОВ в 1-е дни рассматриваемого здесь нашего опыта по сравнению с предыдущими? Его высокое содержание в день постановки опыта, очевидно, явилось результатом хранения водорослей в холодильнике. Находясь в темноте, часть водорослей, по-видимому, отмирала, и вследствие автолиза в среду поступала растворенная фракция ОВ. Это вещество практически не могло трансформироваться в значительной степени, так как жизнедеятельность микроорганизмов относительно невысока в результате небольшого срока их хранения при низкой температуре. Поэтому после внесения материала в склянки для опытов, оно вместе с планктоном явилось легкодоступным субстратом для микроорганизмов и быстро использовалось ими. Это подтверждает значительная убыль растворенных углеводов и свободных аминокислот уже в 1-й день. Последние практически исчезли к 33-му дню, а содержание растворенных углеводов к этому времени уменьшилось лишь на 22%. В дальнейшем скорость убыли углеводов была не велика: от 55-го к 330-му дню их количество уменьшилось на 6%, а от начала опыта до 55-го дня на 69% от исходного.

Органические и минеральные соединения азота во взвеси и в воде. Распад азотсодержащих органических соединений во взвеси в первые 6 суток шел с меньшей скоростью по сравнению с убылью сухого веса и органического углерода (табл. 10). К этому сроку во взвеси оставалось еще 66% органического азота, тогда как сухой вес уменьшился на 55%. В дальнейшем интенсивность распада их стабилизировалась, и к 33-му дню уменьшение количества органических

---

1 Общность гумусовых веществ в почвенном гумусе и в морских донных отложениях, очевидно, ограничивается лишь идентичностью способа их выделения, происхождение и химический состав их различны. То же, по-видимому, можно сказать и об органическом веществе тех открытых водоемов суши, в которых основным его источником является планктон.

кого азота и убыль сухого веса соответственно равнялись 68 и 65%. Биохимически стойкие азотсодержащие органические соединения к концу опыта (на 330-й день) составили 14% от первоначального количества. Какова же причина пониженной убыли взвешенного органического азота в 1-е дни опыта?

Согласно расчетам, во все сроки опыта на белковый азот приходилось от 46 до 70% органического азота взвесей, т.е. в составе азотсодержащих органических соединений преобладали белки. Количество белка во взвеси через сутки после постановки опытов увеличилось на 16%, что, как и раньше, очевидно, обусловлено интенсивным развитием бактерий и простейших организмов. В результате возрастания их биомассы увеличивалось и количество свеже-синтезированных белков, что естественно маскировало распад белков планктона, а значит и всего органического азота взвеси (это и обуславливало кажущуюся малую степень распада органического азота в 1-е дни).

В последующем количество белков постепенно убывало и к концу опыта составило только 16% от исходного. Примерно такое же количество (20%) белков оставалось и в предыдущем опыте. Таким образом, и на глубину распада азотсодержащих соединений небольшие различия в рН исходной воды и наличие в ней большого количества окрашенных гумусовых веществ не оказывают заметного влияния.

Количество растворенного органического азота быстро уменьшилось со временем (рис. 7). Убыль его за 6 первых суток составила 83%, что несколько превышало убыль растворенного органического углерода (67%).

Содержание связанных и свободных аминокислот, промежуточных продуктов распада белков, снизилось за 10 суток на 93%. Таким образом, легкая доступность аминокислот микроорганизмам обуславливает их относительно быструю убыль. Количество аммонийного азота в воде повышается вплоть до 10-го дня. При изучении баланса азота выявилась постепенная убыль суммарного содержания азота от начала к концу опыта (рис. 7). Вероятная причина такой потери — относительно высокая величина рН воды в течение всего опыта. При довольно интенсивной продувке опытных склянок из воды (в которой величина  $pH=8.5$ ) аммиачный азот частично мог улетучиваться — отгоняться.

Следовые количества нитритов были обнаружены уже на 6-й день (табл. 12). На 10-й день их количество равнялось 1.5 мг N/л. На 33-й день нитритов в растворе практически не было, зато сильно возросло содержание нитратов. В этот и во все последующие дни из неорганических соединений азота в воде имелись только нитраты. Имевшиеся небольшие количества нитратов в начале опыта практически исчезли к 3-му дню.

Органические и минеральные соединения фосфора во взвеси и в воде. Содержание органического фосфора во взвеси воз-

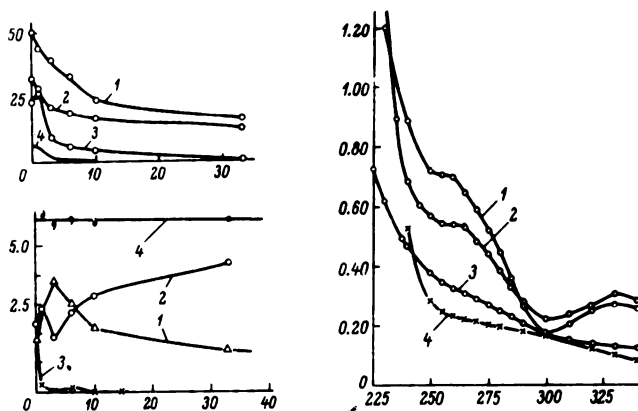


Рис. 7. Динамика азотсодержащих компонентов.

1 - органический азот во взвеси, 2 - органический азот в воде, 3 - белковый азот во взвеси, 4 - сумма всех определенных азотсодержащих соединений во взвеси и в воде. По оси ординат - азот, мг/л; по оси абсцисс - время, сутки.

Рис. 8. Динамика фосфорсодержащих компонентов.

1 - органический фосфор во взвеси, 2 - фосфаты, 3 - органический фосфор в воде, 4 - сумма фосфорсодержащих соединений в воде и во взвеси. По оси ординат - фосфор, мг/л; по оси абсцисс - время, сутки.

Рис. 9. Спектры поглощения света в ультрафиолете.

1 - сразу после внесения планктона и фильтрации, 2 - на 1-й день, 3 - на 3-й, 4 - на 33-й день. По оси ординат - оптическая плотность; по оси абсцисс - длина волны, нм.

растало в начале опыта. Прибыль его к 3-му дню составила 110%, что превышает соответствующую величину в опытах с зелеными и диатомовыми водорослями. Таким образом, и в данном случае проявляется „аномалия“ в динамике фосфорсодержащих соединений. Это опять-таки связано с интенсивным развитием бактерий и простейших вследствие наличия в воде в первые дни большого количества легкодоступного органического вещества.

Таблица 12

рН и содержание неорганических компонентов в воде

| Дни<br>отбора<br>проб | рН  | Азотсодержащие соединения,<br>мг N/л |         |         | Фосфаты,<br>мг P/л |
|-----------------------|-----|--------------------------------------|---------|---------|--------------------|
|                       |     | аммоний                              | нитриты | нитраты |                    |
| 0                     | 8.5 | 3.7                                  | 0       | 0.60    | 2.3                |
| 1                     | 8.5 | 8.0                                  | 0       | 0.50    | 2.9                |
| 3                     | 8.5 | 23.0                                 | 0       | 0.07    | 1.8                |
| 6                     | 8.6 | 27.5                                 | Следы   | 0       | 2.7                |
| 10                    | 8.5 | 32.0                                 | 1.50    | 0.90    | 3.3                |
| 33                    | 8.0 | 0                                    | 0.06    | 32      | 4.4                |
| 330                   | -   | 0                                    | 0       | 35      | 4.6                |

Со временем содержание органического фосфора в воде быстро убывало (рис. 8). В соответствии с поведением органических фосфорсодержащих соединений во взвеси происходят изменения содержания фосфатов в воде. В начале опыта также наблюдалось их снижение, вызванное потреблением микроорганизмами, затем следовало увеличение концентрации фосфатов в воде, которое продолжалось до конца опыта (рис. 8). Имеется полный баланс фосфора.

**С п е к т р ы п о г л о щ е н и я с в е т а.** В результате незначительного маскирующего влияния окрашенного органического вещества исходной воды в этом опыте, очевидно, более ярко должны были проявиться все изменения, связанные с динамикой выделившегося из планктона растворенного органического вещества. В день постановки опыта на соответствующей спектральной кривой имеет место максимум оптической плотности в области 330 нм. Отклонение ее от нормального экспоненциального вида наблюдается в области длин волн 250–290 нм. Это отмечалось и по истечении 1-х суток (рис. 9). Величина экстинкции при длинах волн 250–260 нм к этому сроку стала ниже первоначальной на 13%, тогда как на волне 330 нм она, наоборот, возросла на 10%, что свидетельствует о начавшихся качественных изменениях в составе растворенного органического вещества, внесенного в опытный сосуд вместе с суспензией планктона и образовавшегося в результате начавшегося распада ОВ. В предыдущем опыте не было максимума при 330 нм, по-видимому, из-за значительно меньшего количества растворенных легкоразлагаемых соединений по сравнению с исходным содержанием окрашенных гумусовых веществ, поглощающих свет при этой же длине волны. Отклонение от нормаль-

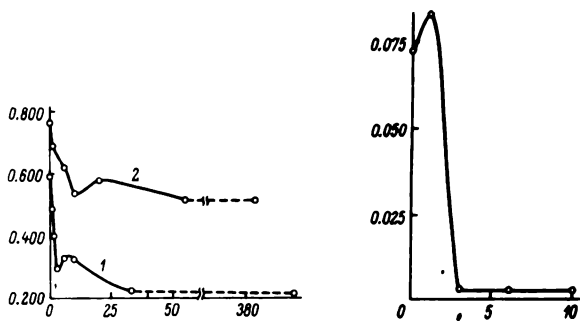


Рис. 10. Интенсивность поглощения света фильтрованной водой при 270 нм.

1 - в опыте с малоцветной водой, 2 - в опыте с высокоцветной исходной водой. По оси ординат - оптическая плотность; по оси абсцисс - время, сутки.

Рис. 11. Динамика интенсивности поглощения света при 620 нм.

Обозначения те же, что на рис. 10.

ного экспоненциального вида кривой при длинах волн 250–290 нм, характерное для первых дней предыдущего опыта, здесь проявляется более четко, причем особенно при 250–260 нм. Уже к 3-му дню опыта обе вышеотмеченные „аномалии“ в поведении спектральной кривой исчезают. Это дает основание полагать, что они обусловлены легкоразлагающимися органическими веществами. Динамика изменения величин экстинкции при длине волны 270 нм идентична таковой в предыдущем опыте (рис. 10). Отличия имеются только в сроках появления экстремумов. Если промежуточный минимум на кривой изменения экстинкции в настоящем опыте наступал через 3 дня, то в предыдущем опыте в среде с высоким начальным содержанием окрашенных гумусовых веществ для этого требовалось 10 дней. Во столько же раз сдвинут во времени и промежуточный максимум при этой длине волны, который наступал соответственно через 6 и 20 дней. Повышение величины экстинкции к этому сроку не удалось связать ни с изменением содержания какого-либо определенного соединения, ни с изменением суммы растворенных компонентов. Безусловно, это результат глубоких специфических преобразований органических веществ, выделившихся из планктона. Для выявления причин возникновения промежуточного максимума, очевидно, нужны дополнительные исследования, так как

многие вещества, выделяющиеся в результате микробного распада фитопланктона в природных условиях, могут оказывать существенное влияние на жизнь гидробионтов. А при большом их содержании они, возможно, могут сказываться и на потребительских качествах воды. Понижение величин экстинкции после указанных сроков естественно связано с дальнейшим распадом органических веществ как присутствовавших в исходной воде, так и являющихся промежуточными продуктами в цепи происходящих биохимических процессов. Показательно, что величина экстинкции при длине волны 270 нм от 33-го дня и до конца данного опыта (330 дней) мало изменилась. То же имело место и в предыдущем опыте после 55-го дня. Это согласуется со значительным понижением скорости распада растворенных органических соединений после указанных сроков.

Ход изменения величины экстинкции при 270 нм характерен не только для данной длины волны, но присущ величинам экстинкции в широкой спектральной области — от 250–260 до 440 нм. При более низких длинах волн мешающее влияние оказывают нитриты и нитраты.

Кроме отмеченных аномалий на спектральной кривой имеется четкий максимум в длинноволновой области при 620 нм (рис. 11). Несомненно он обусловлен присутствием в опытной среде одного из пигментов синезеленых водорослей — фикоцианина. Наличие его в воде после фильтрации было видно и невооруженным глазом по характерной синей окраске. Будучи соединением белковой природы фикоцианин, очевидно, легкодоступная пища для сапрофитной микрофлоры, что и являлось причиной его быстрого исчезновения.

Таким образом, при распаде органического вещества различных водорослей в первые дни увеличивается содержание белков и органического фосфора во взвешенном веществе и уменьшается содержание фосфатов. Исчезают также нитраты в воде вследствие интенсивного развития жгутиковых и бактерий. Различная скорость убыли компонентов биохимического состава (углеводов, белков, жиров) приводит к своеобразному изменению их относительного содержания во взвеси. Со временем она обогащается липидами и обедняется углеводами, и особенно белками. Остающиеся после длительной инкубации органические вещества представляют собой трансформированные исходные, а также новообразованные в процессе распада белково-, углеводо- и липидоподобные соединения. Они входят в состав трудноразлагаемого органического вещества, количество которого к концу годовичного срока равно 20–25% от исходного. Основная масса поступающего в воду растворенного органического вещества быстро минерализуется, и только небольшая его часть накапливается в виде трансформированных относительно стойких органических соединений. Во все сроки опытов наблюдался почти полный баланс исследованных форм азота и фосфора. При распаде органического вещества отмершего фитопланктона интенсифицируется разложение растворенных окрашенных гумусовых соединений терригенного происхождения.

1. Б и к б у л а т о в Э.С., С к о п и н ц е в Б.А. Определение общего содержания растворенных углеводов в природных водах в присутствии гумусовых веществ. - Гидрохим. матер., 1974, т. 60, с. 179-185.
2. Б и к б у л а т о в а Е.М., С к о п и н ц е в Б.А., Б и к б у л а т о в Э.С. Распад органического вещества синезеленых водорослей в аэробных и анаэробных условиях при комнатной температуре. - Водн. ресурсы, 1977, № 6, с. 132-148.
3. В а к с м а н С. Гумус. М., 1937. 471 с.
4. Д е г е н с Е. Диагенез и катагенез органического вещества. - В кн.: Диагенез и катагенез осадочных образований. М., 1971, с. 307-352.
5. К о н о н о в а М.М. Органическое вещество почвы. М., 1963. 314 с.
6. К у з н е ц о в С.И. Микрофлора озер и ее геохимическая деятельность. Л., 1970. 440 с.
7. Н о в о б р а н ц е в П.В. Развитие бактерий в озерах в зависимости от наличия легкоусвояемого органического вещества. - Микробиология, 1937, т. 6, № 1, с. 28-36.
8. С к о п и н ц е в Б.А. Закономерности разложения (минерализации) органического вещества отмершего планктона. - Водн. ресурсы, 1976, № 2, с. 150-160.
9. С к о п и н ц е в Б.А., К р ы л о в а Л.П. Результаты изучения некоторых вопросов динамики органического вещества в природных водах. - Тр. Гидробиол. о-ва, 1955, т. 6, с. 38-45.
10. D e g e n s E.T., B e h r e n d t M., G o t t h a r d t B., R a p p m a n E. Metabolic fractionation of carbon isotopes in marine plankton. - Deep-Sea Research., 1968, vol. 15, N 1, p. 11-20.
11. G e s s n e r P. Nitrat und Phosphat in distrophen Seen - Arch. Hydrobiol., 1934, Bd 27, S. 131-161.
12. G r i l l E., R i c h a r d s F. Nutrient regeneration from phytoplankton decomposing in sea water. - J. Marine Res., 1964, vol. 22, N 2, p. 51-59.
13. N i s s e n b a u m A. Deuterium content on marine and nonmarine environmental. - Marine Chem. 1974, vol. 2, N 1, p. 59-64.
14. N i s s e n b a u m A., K a p l a n I. Chemical and isotopic evidence for the in situ origin of marine humic substance. - Limnology and Oceanograp., 1972, vol. 17, N 4, p. 570-582.



15. O t s u k i A., H a n y a T. Production of dissolved organic matter in sea from green Algae cells. Aerobic microbial decomposition. - Limnol. and Oceanogr., 1972, vol. 17, N 2, p. 248-257.
16. R y h ä n e n R. Die Bedeutung des Humussubstanzen in Stoffhaushalt d. Gewässer Finlands. - Mitt. Int. Ver. theoret. and angew. Limnol., 1968, Bd 14, S. 168-170.
17. W i l l i a m s P.M., G o r d o n L.I. Carbon 13: Carbon 12 ratios in dissolved and particulate organic matter in Sea. - Deep-Sea Research., 1970, vol. 17, N 1, p. 19-27.

Е.М. Бикбулатова, Б.А. Скопнищев,  
Э.С. Бикбулатов

ИЗМЕНЕНИЕ ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА ВОДЫ  
И ВЗВЕСЕЙ ПРИ РАСПАДЕ ОРГАНИЧЕСКОГО  
ВЕЩЕСТВА ФИТОПЛАНКТОНА  
В АНАЭРОБНЫХ УСЛОВИЯХ

Как известно, при анаэробном разложении органического вещества (ОВ) микроорганизмы используют связанный кислород некоторых химических соединений, что может осуществляться путем метанового брожения или за счет сульфатредукции. Работы С.И. Кузнецова и его сотрудников [9] показали, что анаэробный распад ОВ озерного ила идет с образованием газообразных продуктов ( $\text{CH}_4$ ,  $\text{CO}_2$ ,  $\text{N}_2$ ,  $\text{H}_2$ ); в том же илу найдены и сульфатредуцирующие бактерии. По мнению исследователей, это указывает на одновременное протекание процессов сульфатредукции и метанового брожения. В водохранилищах метанобразующие бактерии найдены В.И. Романенко [11]. Метан и нередко сероводород образуются при анаэробном распаде ОВ осадков хозяйственно-бытовых сточных вод. Эта общность процесса разложения ОВ озерного ила и ОВ сточных вод, характерная и для аэробных условий [14], обусловлена наличием в их составе углеводов, белков и жиров. Ввиду чрезвычайной важности метанового брожения при распаде осадков сточных вод этот процесс изучен достаточно хорошо [6, 8, 10, 17, 20]. Меньше внимания уделено разложению ОВ путем сульфатредукции, не смотря на то что существует много водоемов (Черное море, озера Мадригской АССР и др.), в которых распад основной массы органического вещества осуществляется за счет кислорода сульфатов. Вследствие этого процесса ухудшаются потребительские качества воды, что связано с поступлением в воду как различных промежуточных и конечных продуктов распада ОВ, так и сероводорода — продукта восстановления сульфатов. Все это заставляет обращать серьезное внимание на познание закономерностей распада ОВ планктона в специфических условиях.

Кроме компонентов, которые определялись в аэробных условиях [15], в анаэробных условиях анализировались сероводород [22] и сумма органических кислот. Общее содержание слабых органических кислот в сточных [1, 18] и подземных водах [2, 4] определяют после предварительной их стгонки с водяным паром или путем

прямого титрования. Однако предложенные методы не обеспечивают достаточной точности и чувствительности анализа. Нами разработан и применен новый метод анализа смесей сильной и слабой кислот [3].

Сбор водорослей в водоеме, освобождение их от механических примесей и от большей части зоопланктона проводились по ранее описанной методике [15]. Полученную однородную суспензию разливали при постоянном перемешивании в чистые склянки с притертыми пробками объемом около 2 л: количество склянок соответствовало числу намеченных сроков отдельных последовательных наблюдений. Каждую склянку с внесенной суспензией планктона продували током азота в течение получаса для удаления воздуха и быстро закрывали пробкой. Горлышко склянок заливали расплавленным парафином во избежание попадания кислорода воздуха и ставили их в темное место при температуре 20°.

Перед вскрытием склянки тщательно взбалтывали. Пробы воды на определение сероводорода, pH и для анализа взвешенного вещества отбирали с соблюдением мер предосторожности во избежание нарушения анаэробной обстановки. Оставшаяся часть содержимого сосуда после фильтрации использовалась при определении растворенных органических и минеральных соединений. Для обеспечения отбора средней пробы при анализе взвесей опытная вода предварительно тщательно и осторожно перемешивалась стеклянной палочкой с расширением на конце.

#### Распад органического вещества хлореллы

Поскольку разложение органического вещества отмершего планктона посредством метанового брожения изучено достаточно подробно, нами в этом и последующих опытах исследовался распад водорослей при сульфатредукции.

Исходная навеска хлореллы бралась из расчета 800 мг сухого веса в 1 л воды. Опытной водой служила речная вода с содержанием сульфатов около 50 мг/л. Для полного окисления органического вещества хлореллы этого количества сульфатов недостаточно. Поэтому в воду (до продувки ее азотом) дополнительно вносили рассчитанное по уравнению  $S = 1.43 \cdot C$  количество сульфата натрия (в данном случае 1.5 г/л).

Органические компоненты во взвеси. Общее содержание взвеси за 76 дней уменьшилось на 54% (табл. 1). Эта величина практически равна количеству распавшегося органического вещества хлореллы в аэробных условиях за 20 дней [15], т.е. в отсутствии свободного кислорода в опытных склянках ОВ хлореллы распадается медленней, чем при его наличии. Об этом же свидетельствуют результаты аналитического определения белка. Если степень распада белка хлореллы достигала 47% за 76 дней в анаэробных условиях, то в аэробных условиях она была практически равна этой величине (49%) после

Т а б л и ц а 1

## Содержание органических компонентов во взвеси

| Дни отбора проб | Сухой вес |     | Углерод |     | Углеводы |     | Белки |     |
|-----------------|-----------|-----|---------|-----|----------|-----|-------|-----|
|                 | мг/л      | %   | мг/л    | %   | мг/л     | %   | мг/л  | %   |
| 0               | 800       | 100 | 400     | 100 | 209      | 100 | 128   | 100 |
| 3               | 760       | 95  | 350     | 87  | 174      | 83  | 110   | 86  |
| 6               | 720       | 90  | 300     | 75  | 161      | 77  | 88    | 69  |
| 32              | -         | -   | -       | -   | 129      | 62  | -     | -   |
| 76              | 370       | 46  | 220     | 55  | 89       | 43  | 60    | 47  |

20 дней опыта, несмотря на то что в последнем случае наблюдалось существенное возрастание белка в начале опыта по сравнению с его исходным содержанием.

Степень распада углеводов и в аэробных и в анаэробных условиях за сравнимые сроки близка: в аэробных условиях 63% за 20 суток, в анаэробных – 62% за 32 суток. Однако скорость распада углеводов в данном опыте несколько ниже по сравнению с опытом в аэробных условиях.

Пониженную степень распада ОВ хлореллы в этом опыте можно объяснить накоплением значительного количества детрита в составе водорослевой массы в процессе длительного культивирования. Такое явление имело место и в опытах, поставленных американскими исследователями [14, 19].

рН, щелочность и сероводород. За время опыта рН воды понизилась от 8,0 до 7,1. Это снижение вызвано образованием в процессе анаэробного распада органического вещества помимо двуокиси углерода и органических кислот (табл. 2).

Щелочность, величина которой вначале обусловлена в основном бикарбонатами, непрерывно возрастала в результате образования бикарбоната аммония и накопления солей органических кислот, которые вносят определенный вклад в суммарную щелочность при потенциометрическом ее титровании до рН=4,5.

Количество сероводорода, который в первые 6 дней отсутствовал, к 76-му дню достигло 19,3 мг  $\text{H}_2\text{S}$ /л, хотя еще на 32-й день был констатирован только по запаху.

Органические компоненты в воде. В воде вплоть до 32-го дня шло медленное снижение количества органического углерода (табл. 3). В противоположность этому возрастало количество углеводов, которые безусловно представлены достаточно стойкими углеводоподобными соединениями. Их содержание

Т а б л и ц а 2

рН и содержание неорганических компонентов в воде

| Дни отбора проб | рН  | Щелочность, мг-экв/л | Сероводород, $H_2S$ мг/л |
|-----------------|-----|----------------------|--------------------------|
| 0               | 8.0 | 3.49                 | 0                        |
| 3               | 7.5 | 3.67                 | -                        |
| 6               | 7.5 | 3.83                 | 0                        |
| 32              | 7.2 | 4.56                 | Запах                    |
| 76              | 7.1 | 5.27                 | 19.3                     |

Т а б л и ц а 3

Содержание растворенных органических компонентов

| Дни отбора проб | Углерод, мг/л | Углеводы, мг/л | Аминокислоты свободные, мкг N/л | Органические кислоты, мг-экв/л |
|-----------------|---------------|----------------|---------------------------------|--------------------------------|
| 0               | 7.5           | 2.6            | 128                             | 0                              |
| 3               | 7.8           | 2.4            | 60                              | -                              |
| 6               | -             | 2.8            | 0                               | -                              |
| 32              | 6.7           | 6.0            | -                               | -                              |
| 76              | -             | 5.8            | -                               | 0.9                            |

жание к 76-му дню возросло более чем в 2 раза по сравнению с исходной величиной.

Свободные аминокислоты, содержание которых вначале было небольшим, не обнаружены и на 6-й день опыта. Будучи легкодоступной пищей для микроорганизмов они, по-видимому, потребляются ими в первую очередь. Это явление было характерно и для аэробных условий.

В отличие от аэробных условий, где лабильные растворимые продукты распада органического вещества планктона разлагаются почти полностью до конечных минеральных соединений ( $CO_2$ ,  $NH_3$ ,  $PO_4$ ) в первые 6-10 дней [15], в данном случае с началом сульфатредукции в воде начинают накапливаться растворимые органические промежуточные продукты. Последние представлены в основном органическими кислотами, содержание которых к 76-му дню составило 54 мг уксусной кислоты в 1 л (0.9 мг-экв/л). По-ви-

Т а б л и ц а 4

## Содержание органических компонентов во взвесах

| Дни<br>отбора<br>проб | Сухой вес |     | Углерод |     | Азот |     |
|-----------------------|-----------|-----|---------|-----|------|-----|
|                       | мг/л      | %   | мг/л    | %   | мг/л | %   |
| 0                     | 720       | 100 | 380     | 100 | 75.0 | 100 |
| 4                     | 590       | 82  | 300     | 79  | 59.3 | 79  |
| 11                    | 440       | 61  | 220     | 57  | 44.5 | 59  |
| 25                    | 300       | 42  | 173     | 45  | 34.0 | 45  |
| 76                    | 290       | 40  | 159     | 42  | 25.0 | 33  |
| 195                   | 252       | 35  | 129     | 34  | 23.0 | 31  |

Т а б л и ц а 4 (продолжение)

| Дни<br>отбора<br>проб | Фосфор |     | Углеводы |     | Белки |     | Липиды |     |
|-----------------------|--------|-----|----------|-----|-------|-----|--------|-----|
|                       | мг/л   | %   | мг/л     | %   | мг/л  | %   | мг/л   | %   |
| 0                     | 9.0    | 100 | 240      | 100 | 310   | 100 | 63     | 100 |
| 4                     | 6.0    | 67  | 116      | 48  | 264   | 85  | 59     | 94  |
| 11                    | 2.7    | 30  | 109      | 45  | 154   | 50  | 54     | 86  |
| 25                    | 2.1    | 23  | 76       | 32  | 116   | 37  | 50     | 79  |
| 76                    | -      | -   | 70       | 29  | 62    | 20  | 40     | 63  |
| 195                   | 1.7    | 19  | 68       | 28  | 57    | 18  | 30     | 48  |

димому, они появились после 32-го дня, когда было констатировано появление запаха сероводорода.

Распад органического вещества  
синезеленых водорослей

Планктон был собран на Рыбинском водохранилище в период интенсивного „цветения“ синезеленых водорослей. Он представлен видами *Microcystis aeruginosa* - 70%, *M. viridis* - 20%, *Aphanisomenon fluvi-aquae* - 10%.

В исходную, предварительно отстоянную и профильтрованную через мембранный фильтр с размером пор около 0.5 мкм, воду;

водную воду вносили 1,4 г/л сульфата натрия [12] и приготовленную описанным ранее [15] способом суспензию водорослей из расчета 720 мг сухого веса на 1 л воды.

О р г а н и ч е с к и е   к о м п о н е н т ы   в о  
в з в е с и. Наибольшая убыль сухого веса происходила за первые 25 суток (табл. 4): к этому времени оставалось только 42%. Затем скорость распада немного снижалась, за последующие 170 суток убыло лишь 7% от исходного количества.

В соответствии с изменением сухого веса происходило изменение количества органического углерода: на 195-й день их относительное содержание практически было одинаково. К концу данного опыта разложилось около 65% всего органического вещества. В аэробных условиях в подобном опыте [15] на 195-й день ОВ планктона убыло на 69% от исходного.

За период от 11-го до 25-го дня убыль сухого веса, взвешенного органического азота и фосфора, углеводов, белков, липидов соответственно равнялась 19, 14, 7, 13, 13,7%, что для всех компонентов, за исключением органического фосфора и липидов, близко к величине относительной убыли органического углерода. За все 25 суток убыль рассмотренных характеристик взвешенного органического вещества, начиная с углерода, соответственно составляла 55, 58, 55, 77, 68, 21% от исходного, что близко к степени уменьшения этих же характеристик ОВ синезеленых водорослей в аэробном опыте за тот же срок.

За 195 дней разложилось 69% азотсодержащих соединений. Параллельно шло накопление аммонийного азота (рис. 1).

Кривые убыли взвешенного органического фосфора и накопления фосфатов (рис. 2) напоминают соответствующие кривые для азота. Но скорость распада взвешенного органического фосфора в первые 11 суток значительно выше, чем скорость распада органического углерода и азота. В последующем убыль органического фосфора взвеси резко снизилась и в дальнейшем протекала медленно с постоянно затухающей скоростью.

Главные биохимические компоненты органического вещества взвеси (углеводы, белки, липиды) распадались с различной скоростью. В наибольшей степени за первые 4 суток убыли углеводы (больше 50%), количество которых в последующие 20 суток уменьшалось с несколько замедленной скоростью. В начале опыта менее интенсивно происходил распад белков (в первые 4 суток 15%), который затем ускорился и стал превышать интенсивность распада углеводов. Это превышение имело место до конца опыта, когда содержание углеводов и белков соответственно было равно 28 и 18% от их первоначального количества. Белковый азот в исходном планктоне составлял довольно значительную часть общего азота во взвеси (71%). Со временем наблюдалось снижение его доли, к концу опыта эта величина равнялась 39%, что свидетельствует о более быстром разрушении белков по сравнению с другими азотсодержащими соедине-

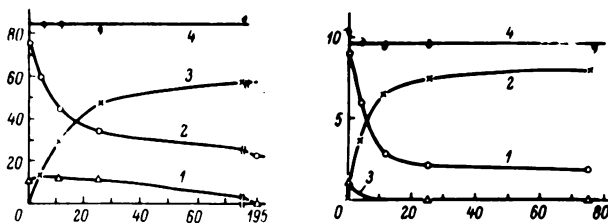


Рис. 1. Динамика азотсодержащих компонентов.

1 - растворенный органический азот, 2 - органический азот во взвеси, 3 - аммонийный азот в воде, 4 - сумма всех форм азота. По оси ординат - азот, мг/л; по оси абсцисс - время, сутки.

Рис. 2. Динамика фосфорсодержащих компонентов.

1 - органический фосфор во взвеси, 2 - фосфаты в воде, 3 - органический фосфор в воде, 4 - сумма всех форм фосфора. По оси ординат - фосфор, мг/л; по оси абсцисс - время, сутки.

ниями. Наименее подвержены распаду липиды: К 76-му дню их осталось около 60% от исходного содержания, а к концу опыта 48%.

Относительное содержание (% от сухого веса) углеводов во взвешенном веществе со временем убывало незначительно (с 33% в начале до 27% в конце), а липидов, наоборот, несколько возросло (с 9 до 19%). Доля белков за это время уменьшилась наполовину (с 43% до 23%). Таким образом, оставшееся к концу опыта трудноразлагаемое органическое вещество обогатилось липидами и стало беднее углеводами и особенно белками.

Растворенные органические соединения. Чрезвычайно интересен ход изменения растворенного органического углерода: сначала идет значительное накопление, к 25-му дню его количество составило 206 мг С/л (табл. 5), что в 3 с лишним раза выше исходной величины. Затем последовало медленное уменьшение, и только к 195-му дню количество органического углерода стало близким к первоначальному его содержанию.

Приведенные кривые (рис. 3) наглядно демонстрируют, как на фоне убывающего суммарного содержания взвешенного и растворенного ОВ идет перераспределение содержания углерода в обеих фракциях. Верхний заштрихованный участок соответствует той части органического вещества, которая минерализовалась до  $\text{CO}_2$  (возможно, частично превратилась в метан). За период от 11-го до 25-го дня суммарное (взвешенное и растворенное) органическое вещество



Таблица 5

Содержание растворенных органических компонентов, мг/л

| Дни отбора проб | Углерод | Азот | Фосфор | Углеводы | Органические кислоты | Свободные аминокислоты, мкг N/л |
|-----------------|---------|------|--------|----------|----------------------|---------------------------------|
| 0               | 65.0    | 10.0 | 0.95   | 40.0     | 30(0.5)              | 36                              |
| 4               | 98.5    | 12.7 | 0.20   | 21.5     | 150(2.5)             | 190                             |
| 11              | 163     | 12.0 | 0.10   | 23.0     | 170(4.5)             | 114                             |
| 25              | 206     | 11.0 | 0      | 28.2     | 300(5.0)             | 77                              |
| 76              | 98.0    | 4.0  | 0      | 30.0     | 210(3.5)             | 52                              |
| 195             | 62.5    | 0    | 0      | -        | 30(0.5)              | -                               |

Примечание. В скобках дано содержание органических кислот, рассчитанных по уксусной кислоте, мг-экв/л.

(по углероду) минерализовалось лишь на 1%. Однако и в это время продолжалось его перераспределение, но скорость данного процесса заметно снизилась: взвешенный углерод убыл на 47 мг/л (на 12% от исходного), а растворенный увеличился на 43 мг/л. Чем же вызвана столь пониженная минерализация (т.е. понижение превращения до  $\text{CO}_2$ ) растворенной фракции органического вещества в рассматриваемый период? В это время возросло содержание в воде органических кислот (табл. 5), что привело к постепенному понижению pH воды (рис. 4) и, по-видимому, обусловило резкое снижение активности микрофлоры и даже смену ее видового состава. Это и могло привести к временному понижению интенсивности минерализации растворенного ОВ от 11-го до 25-го дня.<sup>1</sup> В начале данного периода скорость поступления органических кислот в воду превышала скорость их разложения, как это имеет место при „кислом брожении“ органического вещества осадков сточных вод в метантенках. В дальнейшем скорость обоих процессов сравнялась, а после 25 суток скорость их разложения начала преобладать.

Содержание органических кислот и растворенного органического углерода изменялось во времени принципиально одинаково, что надо считать естественным, так как большая часть растворенного

<sup>1</sup> В условиях анаэробной зоны природных водоемов эта стадия, очевидно, выражена слабее ввиду наличия в воде соответствующей микрофлоры.

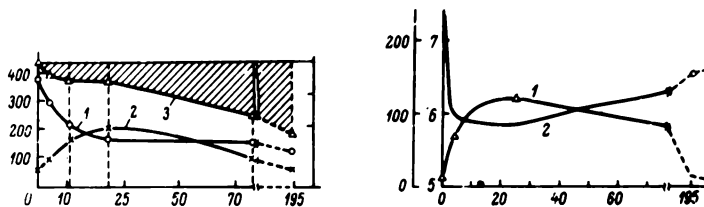


Рис. 3. Динамика содержания органического углерода.

1 - во взвеси, 2 - в воде, 3 - общее количество во взвеси и в воде. По оси ординат - углерод, мг/л (штриховка - количество минерализовавшегося органического углерода); по оси абсцисс - время, сутки.

Рис. 4. Динамика содержания органических кислот (1) и величина pH (2).

По оси ординат: слева - углерод, мг/л, справа - pH; по оси абсцисс - время, сутки.

органического вещества в этот период представлена именно этими кислотами (рис. 5).

За время от 25-х до 76-х суток разложение взвешенного органического вещества замедлилось, а растворенного ОВ - возросло. К 76-му дню снова начало преобладать содержание взвешенного органического углерода, который составил 36%, тогда как растворенный - только 22% от исходного суммарного количества органического углерода.

Последний период (от 76-х суток до конца опыта) характеризовался более медленным протеканием процесса распада. К 195-му дню минерализовалось 57% всего органического вещества (в угле-роде). Из оставшегося количества 29% приходилось на взвешенную фракцию, 14% на растворенную от исходного суммарного органического углерода.

Здесь в общих чертах охарактеризован процесс анаэробного распада органического вещества планктона при наличии в воде достаточного количества сульфатов. Ход приведенных кривых (рис. 3) позволяет выделить 4 стадии общего процесса, начальные и конечные сроки которых естественно точно не совпадают с днями отбора проб воды на анализ.

В первую стадию, от начала опыта до 11-х суток, происходил распад взвешенного ОВ и накопление его растворенной фракции, в которой преобладали органические кислоты. Во 2-ю стадию (от 11-х до 25-х суток) интенсивность распада взвешенного ОВ

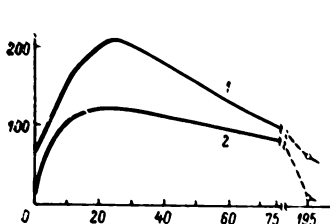


Рис. 5. Динамика общего содержания растворенного органического углерода (1) и органических кислот (2).

По оси ординат – углерод, мг/л; по оси абсцисс – время, сутки.

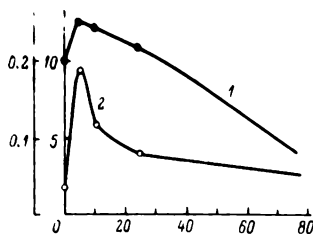


Рис. 6. Динамика содержания растворенного органического азота (1) и азота свободных аминокислот (2).

По оси ординат: слева – аминокислоты, мг N/л, справа – азот, мг/л; по оси абсцисс – время, сутки.

и накопления минеральных продуктов значительно уменьшилась, но „переход“ органического углерода взвешенной фракции в растворенную продолжался. Уже в период 2-й стадии, очевидно, началось разложение растворенных органических соединений (органических кислот). Об этом свидетельствует 3-я стадия (от 25-го до 76-го дня), когда преобладал распад органических кислот. В последнюю стадию, от 76-го дня до конца опыта, интенсивность всех процессов была относительно небольшой: разлагались главным образом стойкие органические соединения. Поскольку при сульфатредукции распад органического вещества осуществляется за счет использования кислорода сульфатов, то не только распад ОВ взвесей, но и разложение растворенного органического вещества и, следовательно, уксусной кислоты протекают таким же путем. По-видимому, сульфатредуцирующие бактерии (как и метановые) могут использовать уксусную кислоту. Динамика растворенных углеводов такова: их количество после убыли в первые 4 дня в дальнейшем возрастало, как это имело место и в аэробных условиях. Видимо, это связано с накоплением растворимых углеводоподобных соединений.

Обращает на себя внимание довольно медленная убыль содержания растворенного органического азота (рис. 1): с 4-го дня (когда имелось небольшое повышение его концентрации) до 25-го дня убыло всего 1.7 мг/л или 13% от его содержания на 4-й день. В аэробных условиях [15] уже после первых 3 дней оставалось менее 0.5 мг N/л при исходном содержании 4.2 мг/л, т.е. разложились почти все растворенные азотсодержащие соединения.

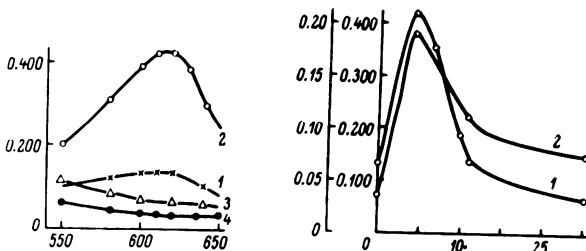


Рис. 7. Спектры поглощения света фильтрованной водой в длинноволновой части спектра.

1 - начало опыта, 2 - на 4-й день, 3 - на 25-й, 4 - на 195-й день. По оси ординат - оптическая плотность; по оси абсцисс - длина волны, нм.

Рис. 8. Динамика величины экстинкции при 620 нм (1) и содержания в воде свободных аминокислот (2).

По оси ординат: слева - аминокислоты, мг N/л, справа - оптическая плотность; по оси абсцисс - время, сутки.

Содержание растворенных свободных аминокислот (рис. 6) быстро увеличивалось в первые 4 дня, затем их количество также быстро уменьшалось, а в последующем (после 11-х суток) наблюдалось относительно медленное снижение их содержания. В аэробных условиях убыль аминокислот происходила быстрее: уже к 6-му дню имелось в воде только 30 мкг N/л. Несмотря на большое различие в содержании растворенного органического азота и аминокислот, ход обеих кривых, отражающих их динамику, близок. Можно предположить, что в составе растворенных азотсодержащих соединений большую долю составляли связанные аминокислоты, содержание которых обычно коррелирует с таковым свободных аминокислот. Количество растворенного органического фосфора быстро уменьшалось. К 11-му дню его уже было нельзя обнаружить (рис. 2).

рН и растворенные неорганические компоненты. В первые дни происходило резкое понижение величины рН, что обусловлено накоплением в воде двуокси углерода и органических кислот, образующихся при анаэробном распаде органического вещества планктона (табл. 6).

Известно, что величина щелочности в природных водах определяется содержанием бикарбонатов и солей других слабых кислот: фосфорной, борной, органических, а в анаэробных условиях и серо-

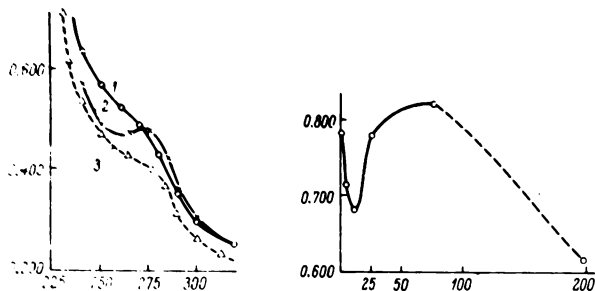


Рис. 9. Спектры поглощения света в ультрафиолетовой части спектра.

1 - начало опыта, 2 - на 25-й день, 3 - на 195-й. По оси ординат - оптическая плотность; по оси абсцисс - длина волны, нм.

Рис. 10. Динамика величины экстинкции при 270 нм.

По оси ординат - оптическая плотность; по оси абсцисс - время, сутки.

водородной. В нашем опыте в отдельные сроки, а именно при большом содержании органических кислот, природа щелочности, по-видимому, в основном определялась наличием солей органических кислот. Однако во времени изменение щелочности (определенной потенциометрическим титрованием до  $\text{pH}=4.5$ ) не коррелировало с изменением содержания только органических кислот. В то время как щелочность непрерывно возрастала вплоть до 195-го дня, содержание этих кислот после возрастания и достижения максимума между 25-м и 76-м днем падало до первоначального значения (табл. 5, 6). В начале опыта в воде преобладали бикарбонаты, содержание которых в основном и определяло исходную величину щелочности. В последующее время по мере понижения  $\text{pH}$  карбонатное равновесие, существовавшее в исходной воде, постепенно сдвигалось в результате выделения свободной  $\text{CO}_2$  и возрастающего накопления органических кислот и их солей. Это привело к образованию соответствующей буферной системы, и в данный период щелочность воды была в основном обусловлена солями органических кислот. На 76-й день, когда количество органических кислот стало уменьшаться,  $\text{pH}$  возросло вследствие образования бикарбонатов, причем их количество теперь значительно превышало первоначальную величину. При сопоставлении величин щелочности и содержания органических

Т а б л и ц а 6

рН и содержание неорганических компонентов в воде

| Дни отбо-<br>ра проб | рН   | Щелочность,<br>мг-экв/л | H <sub>2</sub> S,<br>мг/л | Аммонийный<br>азот, мг N/л | Фосфаты,<br>мг Р/л |
|----------------------|------|-------------------------|---------------------------|----------------------------|--------------------|
| 0                    | 7.40 | 2.45                    | 0                         | 0                          | 0.15               |
| 4                    | 5.96 | 2.65                    | запах                     | 13.0                       | 3.7                |
| 11                   | 5.86 | 3.66                    | 7.0                       | 28.5                       | 6.5                |
| 25                   | 5.88 | 4.29                    | 11.2                      | 47.0                       | 7.4                |
| 76                   | 6.3  | 5.60                    | 28.0                      | 57.0                       | 7.2                |
| 195                  | 6.55 | 6.64                    | -                         | 59.1                       | 6.4                |

кислот (в мг-экв/л) выяснилось, что щелочность уже на 11-й день существенно меньше эквивалентного количества органических кислот. Такое положение сохранилось вплоть до 25-го дня. В остальные же дни величина щелочности, наоборот, превышала содержание органических кислот. Очевидно, при определении щелочности на 11-й и 25-й день соли органических кислот полностью не оттитровывались. Действительно, как показал специальный опыт, при титровании 0.01 н. раствора ацетата натрия 0.01 н. раствором H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> до рН=4.5 оттитровывается только 60% от исходного количества. Для полного выделения уксусной кислоты ее соли необходимо титровать до более низких значений рН; в приведенном примере до рН=3.7.

Если на 4-й день присутствие сероводорода было обнаружено только по запаху, то к 11-му дню его содержание равнялось 7 мг H<sub>2</sub>S/л. В дальнейшем до 76-го дня его накопление продолжалось примерно с такой же скоростью.

Как известно, сероводород в анаэробных условиях может образоваться в результате 2 процессов: при распаде белка и при редукции сульфатов. Каких размеров могло достигать образование сероводорода из белка в наших опытах? Исходя из имеющихся данных по среднему содержанию серы в белках, равному около 2%, и принимая в расчет найденное количество белка во взвеси в начале опыта (310 мг/л), находим, что за счет полного распада белка должно образоваться около 6 мг H<sub>2</sub>S/л. Эту величину надо считать завышенной, так как к концу опыта осталось около 20% исходного белка.

Если даже принять, что весь органический азот во взвесах представлен белками, то количество образовавшегося при распаде белка сероводорода будет равно около 9 мг/л. В действительности на 76-й день опыта количество аналитически определяемого сероводорода составило 28 мг/л. Таким образом, очевидно, что основ-

ная часть образовавшегося в нашем опыте сероводорода обусловлена процессом сульфатредукции.

Имевшиеся в исходной воде в небольшом количестве нитраты исчезли на 2-й день опыта, что в данном случае, по-видимому, вызвано процессом денитрификации. В последующем в воде имелись лишь ионы аммония. Их накопление в водной фазе строго соответствовало убыли органических азотсодержащих соединений (взвешенных и растворенных): имелся полный баланс соединений азота (рис. 1).

Вслед за распадом взвешенных и растворенных фосфорсодержащих органических соединений происходило накопление фосфатов в воде (рис. 2). К концу опыта (на 195-й день) сумма растворенных и взвешенных фосфорсодержащих соединений составила 8.1 мг Р/л, а в начале опыта была 10.1 мг Р/л, т.е. отмечалась потеря фосфора. Попытка обнаружить газообразный фосфин или восстановленные соединения фосфора не была результативной. Убыль фосфатов отмечалась ранее в анаэробных водах озера-фиорда Нитинат [21], в Черном море [13] и в опытах по анаэробному распаду водорослей в морской воде [16].

С п е к т р ы п о г л о щ е н и я с в е т а. Об изменении качественного состава органического вещества свидетельствуют появление и исчезновение максимумов при длинах волн 620 и 270 нм. Максимум при 620 нм появился на 4-й день (рис. 7). В последующие дни экстинкция при этой длине волны заметно снизилась, уже к 25-му максимум практически не обнаружился. Кривая изменения экстинкции во время имеет тот же вид (рис. 8), что и кривая изменения содержания в воде свободных аминокислот. Поскольку максимум при 620 нм связан с фикоцианином, являющимся сложным белком-хромопротеидом [5], то найденные в это время аминокислоты, по-видимому, частично представляли собой продукты распада фикоцианина.

Ясно виден максимум на волне длиной 270 нм на кривой, соответствующей 25-му дню (рис. 9). Даже в конце опыта этот максимум частично еще сохранялся. Пока трудно связать ход кривой (рис. 10) с каким-либо конкретным растворенным органическим веществом (неорганические соединения в этой области не поглощают свет). Возможно, что здесь проявляется влияние как углеводоподобных соединений, так и органических кислот. Имеется указание на способность некоторых биологически важных гетероциклических соединений поглощать свет в указанной области спектра: пиримидины и их производные, пурины, пиррольные пигменты и среди последних хлорофилл и родственные соединения [5]. Максимум экстинкции при 270 нм и рассмотренный выше максимум при 620 нм сохраняются существенно дольше, чем соответствующие максимумы в аэробных опытах [15]. Очевидно, анаэробная обстановка способствует большей сохранности тех органических соединений, которые определяют эти максимумы экстинкции. В этом плане представляют интерес результаты изучения растительных пигментов в донных от-

ложениях Аральского, Каспийского и Черного морей. Наибольшая концентрация хлорофиллоподобных пигментов характерна для осадков сероводородной зоны Черного моря, где естественно отсутствуют условия для прямого окисления [7].

Таким образом, в рассмотренных опытах при распаде органического вещества отмершего планктона в анаэробных условиях в процессе сульфатредукции в отличие от аэробных условий имела место четко выраженная последовательность трансформации исходного взвешенного органического вещества в растворенные органические соединения, среди которых преобладали органические кислоты. В начале концентрация кислот достигала значительных размеров, обуславливая тем самым накопление в воде растворенного органического углерода и понижение величины рН. В последующем образование органических кислот протекало менее интенсивно, чем их убыль, также обусловленная жизнедеятельностью сульфатредуцирующих бактерий; величина рН и щелочности возрастала. Описанный цикл превращения ОВ сопровождался накоплением в воде не только фосфатов, но и сероводорода (и сульфидов) и аммония. Все эти изменения химического состава воды являются особенностью анаэробного процесса распада ОВ.

Характерно, что степень распада общего ОВ отмершего планктона и его остатков в анаэробном опыте мало отличалась от степени распада в аэробных условиях. То же имело место в опытах отечественных и зарубежных исследователей.

Скорость распада отдельных компонентов взеси (белков, жиров, углеводов) различалась как и в аэробных опытах: наименее подвержены распаду липиды. В составе труднорастворимой фракции ОВ, остающейся после длительного периода распада как и в аэробных условиях, имелись углеводо- и белковоподобные соединения, а также трансформированные липиды. К концу опыта во взвешенном органическом веществе относительное содержание липидов возрастало, а белков и углеводов убывало.

## Л и т е р а т у р а

1. Бараш В.А. Методика определения летучих жирных кислот в иловой жидкости метантенков. - В кн.: Очистка сточных вод. М., 1934, с. 98-103.
2. Барс Е.А., Коган С.С., Биткова Н.А. О составе летучих с водяным паром органических веществ подземных вод. - Гидрохим. матер., 1973, т. 57, с. 96-106.
3. Бикбулатов Э.С., Скопнищев Б.А. К определению органических кислот в водах, содержащих большое количество органического вещества. - Второе Всесоюз. совещ. по анализу природных и сточных вод. М., 1977, с. 209-210.



4. Быкова Е.Л., Мелькановицкая С.Г., Швец В.М. Распределение органических кислот в подземных водах. - Советская геол., 1971, с. 135-142.
5. Гиллем А., Штерн Е. Электронные спектры поглощения органических соединений. М., 1957. 310 с.
6. Долива-Добровольский ЛБ., Кульский ЛА., Накорчевская Б.Ф. Химия и микробиология воды - основы химической и биологической очистки воды. Минск, 1971. 306 с.
7. Дроздова Т.В., Гурский Ю.И. Условия сохранности хлорофилла, ферритина и гуминовых веществ в отложениях Черного моря. - Геохимия, 1972, № 3, с. 323-334.
8. Корольков К.Н. Распад осадка сточной жидкости в анаэробных условиях. - Тр. совещ. по очистке сточных вод при управлении канализации Москов. коммунального хоз-ва, 1926, № 8, с. 58-67.
9. Кузнецов С.И. Микрофлора озер и ее геохимическая деятельность. М., 1970. 440 с.
10. Максимовский С.Н. Очистка сточных вод. М., 1961. 352 с.
11. Романенко В.И. Характеристика микробиологических процессов образования и разрушения органического вещества в Рыбинском водохранилище. - В кн.: Продуцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах. М.-Л., 1966, с. 133-153.
12. Скопинцев Б.А. О кислородном эквиваленте органических веществ природных вод. - ДАН СССР, 1947, т. 58, № 9, с. 2089-2092.
13. Скопинцев Б.А. Формирование современного химического состава вод Черного моря. Л., 1975. 336 с.
14. Скопинцев Б.А. Закономерности разложения (минерализации) органического вещества отмершего планктона. - Воды. ресурсы, 1976, № 2, с. 150-160.
15. Скопинцев Б.А., Бикбулатов Э.С., Бикбулатова Е.М., Мельникова Н.И. Изменение химического состава воды и взвесей при распаде органического вещества фитопланктона в аэробных условиях. Наст. кн.
16. Скопинцев Б.А., Любимова Е.М., Тимофеева С.Н. Изучение минерализации органического вещества отмершего планктона в анаэробных условиях. - В кн.: Сборник химико-технологического ин-та. Технология воды. Прага, 1964, т. 8, № 1, с. 209-222.
17. Строганов С.Н., Корольков К.Н. Биологическая очистка сточных вод. М.-Л., 1934. 191 с.
18. Dilallo R., Albertson O. Volatile acids by direct titration. - J. Water Pollution Control Federation, 1961, vol. 33, N 4, p. 356-365.

19. F o r e e E.G., M c C a r t y P.L. Anaerobic decomposition of Algae. - Environmental Science and Technology, 1970, vol. 4, N,10, p. 842-849.
20. M c C a r t y P.L. The methane fermentation. - In: Principles and applications in aquatic microbiology. N. Y. 1964, 452 p.
21. R i c h a r d s F.A., C l i n e J.D., B r o e n k o w W.W., A t k i n s o n L.P. Some consequences of the decomposition of organic matter in lake Nitinat, an anoxic fjords. - Limnology and Oceanography, 1965, vol. 10, p. 185-201.
22. S t a n d a r d m e t h o d s for the examination of water and wastewater. N. Y., 1960, 626 p.

## ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА РАСПАД ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА СИНЕЗЕЛЕННЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Проведенные исследования распада органического вещества водорослей при температурах, близких к комнатной [2-4], не могут дать однозначного ответа на вопрос о количестве и качестве промежуточных и конечных продуктов распада, о степени и скорости их накопления в природных водоемах и т.д. В природных условиях значительное варьирование свойств среды в различные сезоны года может сказаться на степени и скорости распада ОВ планктона. Особенно значительное влияние должна оказывать температура. Известно, что скорость большинства химических реакций понижается в среднем в 2-4 раза при понижении температуры на 10°. Является ли это положение справедливым и для процесса распада водорослей микробным путем? Ясного ответа на этот вопрос нет.

Было отмечено возрастание длительности срока наступления полной нитрификации, уменьшение БПК при инкубации водорослей при температуре 6° по сравнению с 16° [5]. В весьма специфических условиях Отсуки и Ханья [7] установили, что более высокие температуры вызывают возрастание начальной скорости процесса распада зеленых водорослей, но после 40-го дня не было заметной разницы между количеством накопленного в растворе органического углерода при температуре 20 и 30°. В противоположность этим выводам Джевелл и Маккарти [6] утверждают, что „никаких обобщений относительно влияния температуры на степень разложения нельзя сделать“.

Настоящая работа посвящена выяснению влияния температуры на распад ОВ водорослей. Поскольку в водоемах средней полосы СССР преобладают температуры ниже 20° (для зимнего периода 0-4°), то исследование процесса распада ОВ планктона при пониженных температурах представляет практическое значение, особенно при все возрастающем эвтрофировании водоемов.

Условия подготовки планктона и исходной воды, а также методы анализа взвешенных и растворенных компонентов изложены ранее [2, 4]. Бутыл с внесенной навеской планктона (760 мг сухого веса на 1 л воды) помещали в холодильник, температура в котором

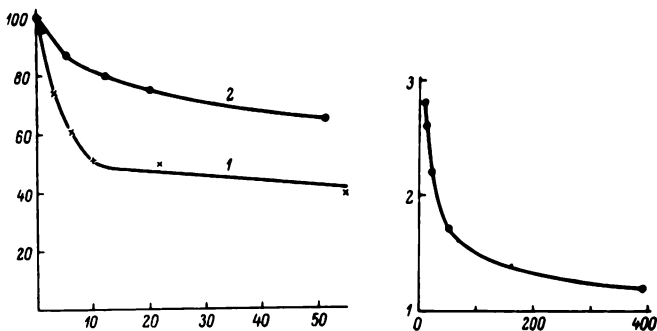


Рис. 1. Динамика органического углерода в аэробных условиях.

1 - при 20°C, 2 - при 8°C. По оси ординат - убыль, %; по оси абсцисс - время, сутки.

Рис. 2. Динамика отношения количества распавшейся части органического вещества планктона в аэробных условиях.

По оси ординат - отношение распавшейся доли органического углерода при 20°C ( $M_{20}$ ) к таковой при 8°C ( $M_8$ ),  $M_{20}/M_8$ , по оси абсцисс - время, сутки.

поддерживалась на уровне 8°. В качестве исходной использовали речную воду с цветностью 60 градусов по хромокобальтовой шкале. Свежесобранный планктон состоял из *Microcystis aeruginosa* - 70%, *M. viridis* - 20%, *Aphanizomenon flos-aquae* - 10%. Были поставлены соответствующие опыты в аэробных и анаэробных условиях.

**Аэробные условия.** Во время опыта изучалась только динамика содержания отдельных компонентов во взвешенном веществе отмершего планктона. Даже беглый взгляд на представленный цифровой материал (табл. 1) и сравнение его с аналогичными данными, полученными в ранее проведенных опытах при температуре 20° [4], показывают ясную тенденцию к понижению скорости распада при 8°. Особенно значительные различия скорости разложения наблюдаются в первые дни (рис. 1): убыль сухого веса и органического углерода за 12 дней составила соответственно 18 и 19% от их исходного содержания, тогда как ОБ тех же синезеленых водорослей при 20° за 10 дней распалось на 40% по сухому весу и на 46% по органическому углероду. В пределах этого времени и даже вплоть до 50-х суток снижение температуры на 12° вызвало снижение интенсивности разложения ОБ водорослей

Т а б л и ц а 1

Содержание органических компонентов во взвеси

| Дни<br>отбора<br>проб | Сухой вес |     | Углерод |     | Азот |     | Фосфор |     |
|-----------------------|-----------|-----|---------|-----|------|-----|--------|-----|
|                       | мг/л      | %   | мг/л    | %   | мг/л | %   | мг/л   | %   |
| 0                     | 760       | 100 | 392     | 100 | 70.0 | 100 | 12.4   | 100 |
| 5                     | 640       | 84  | 333     | 87  | 64.4 | 92  | 10.0   | 80  |
| 12                    | 620       | 82  | 310     | 81  | 64.4 | 92  | 10.0   | 80  |
| 20                    | 608       | 80  | 297     | 78  | 56.0 | 80  | -      | -   |
| 31                    | 532       | 70  | 243     | 64  | 52.5 | 75  | 7.1    | 57  |
| 426                   | -         | -   | 124     | 32  | 16.1 | 23  | 4.1    | 33  |

в 1.7–2.8 раза: более высокая величина характерна для начального периода распада, низкая – для 50-х суток.

Таким образом, температурная зависимость начальной стадии процесса аэробного распада водорослей подчиняется правилу Вант-Гоффа, хотя и закономерно убывает со временем. В дальнейшем отношение количества разложившейся массы синезеленых водорослей при  $20^{\circ}$  ( $M_{20}$ ) к соответствующей массе тех же водорослей при  $8^{\circ}$  ( $M_8$ ) все более отклоняется от этого эмпирического правила и по мере увеличения времени инкубации, по-видимому, асимптотически приближается к единице (рис. 2)<sup>1</sup>. Такое закономерное поведение отношения  $M_{20}/M_8$  позволяет сделать один важный вывод. При достаточной продолжительности опыта количество разложившегося органического вещества водорослей, по-видимому, практически будет одинаковым при разных температурах. Теоретически оно будет одинаковым только при полном разложении, т.е. по истечении неопределенно долгого времени, а практически равенство достигается за измеримый промежуток времени. Этот противоречащий на первый взгляд вывод объясняется тем, что в составе органического вещества исходного планктона имеются по крайней мере две существенно различающиеся по скоростям распада фракции [1]. Легкоразлагаемая фракция (лабильная, распадающаяся в соответствии с кинетикой химических реакций 2-го порядка с константой скорости, равной примерно  $2.5 \cdot 10^{-3}$ /сутки), содержание которой в исходном планктоне составляет около 55–60%, подвергается полному распаду при температуре  $20^{\circ}$  примерно за месяц;

<sup>1</sup> Численные значения количества отдельных фракций на соответствующий день получены путем интерполирования по рис. 1.

Т а б л и ц а 2

## Содержание органических компонентов во взвеси

| Дни отбора проб | Сухой вес |     | Углерод |     | Азот |     | Фосфор |     |
|-----------------|-----------|-----|---------|-----|------|-----|--------|-----|
|                 | мг/л      | %   | мг/л    | %   | мг/л | %   | мг/л   | %   |
|                 | 760       | 100 | 382     | 100 | 70.0 | 100 | 12.4   | 100 |
| 12              | 620       | 82  | 313     | 82  | 63.7 | 91  | 9.9    | 80  |
| 61              | -         | -   | 210     | 55  | 28.0 | 40  | 4.1    | 33  |
| 166             | 300       | 39  | 160     | 42  | 18.9 | 27  | 2.4    | 19  |

большее время требуется для этого при температуре 8°. Очевидно, именно разложение этой части всего органического вещества водорослей в основном определяет форму кривой (рис. 2) на начальном ее участке. Действительно, расчет температурного коэффициента только для лабильной фракции ОВ показывает, что в первые 10 дней имеется практически постоянное его значение, равное 2.3, т.е. скорость распада снижается в 2.3 раза при понижении температуры на 10°.

К аналогичным результатам приводит и изменение во времени при разных температурах органического азота и фосфора.

Таким образом, зависимость процесса распада лабильной фракции ОВ водорослей от температуры в аэробных условиях подчиняется известному правилу Вант-Гоффа.

Относительно трудноразлагаемой фракции этого сказать нельзя ввиду малого числа точек на экспериментальных кинетических кривых распада ОВ, особенно при 8°.

А н а э р о б н ы е у с л о в и я. Как и в аэробных условиях, отмечалось понижение скорости распада по сравнению с аналогичным опытом при 20° [2] (табл. 2). Конкретная иллюстрация на примере органического углерода (рис. 3) показывает, что наибольшие изменения происходят на начальной стадии процесса: содержание его за 12 дней снизилось на 18%, тогда как в опыте при 20° за 11 дней убыло 43%. В дальнейшем отношение количества распавшейся части органического вещества при 20° к соответствующему количеству распавшегося ОВ при 8° все уменьшается и в пределе стремится к единице (рис. 4), т.е. наблюдается та же закономерность, что и в аэробных условиях.

Таким образом, и в анаэробных условиях правилу Вант-Гоффа подчиняется процесс распада органического вещества только лабильной фракции.

К концу опыта во взвешенном органическом веществе как при температуре 8°, так и при 20° остаются только трудноразлагаемые

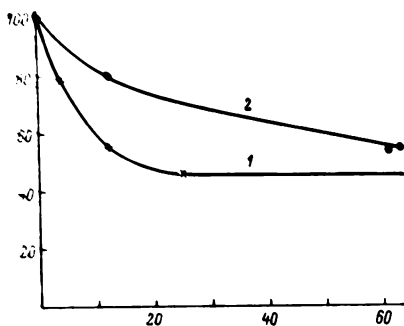


Рис. 3. Динамика органического углерода в анаэробных условиях.

Обозначения те же, что на рис. 1.

соединения, т.е. в конце длительных опытов мы должны наблюдать практически одинаковую степень распада органического вещества (табл. 3).

Такие же выводы справедливы и по отношению органического азота и фосфора.

Содержание растворенного органического углерода постепенно нарастало и к концу опыта (166 дней) достигало весьма значительной величины — 202 мг С/л (табл. 4). Примерно такая же величина (206 мг С/л) наблюдалась в опыте при 20° [2] на 25-й день. Трудно судить о точной величине температурного коэффициента в этом случае, так как максимум концентрации органического углерода здесь мог быть в промежутке между 61-м и 166-м днем, а в опыте при температуре 20° он наблюдается между 25-м и 76-м днем. Но можно уверенно предполагать, что и в данном случае правило Вант-Гоффа применимо.

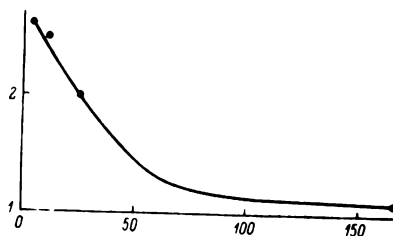
Содержание органического азота в воде (табл. 4) продолжало возрастать вплоть до 61-го дня, но, очевидно, максимум достигался в промежутке между 12-м и 61-м днем, так как в аналогичном опыте при 20° соответствующий максимум приходился на 4-11-е сутки. Если и здесь применимо правило Вант-Гоффа, то наибольшая концентрация растворенного органического азота при температуре 8° должна была наблюдаться в промежутке между 20-м и 30-м днем опыта. Отсутствие наблюдений в этот период не позволяет нам сделать количественные выводы о влиянии температуры на скорость накопления и распада азотсодержащих соединений в воде.

Растворенные фосфорсодержащие органические соединения, количество которых и в начале опыта было небольшим, не обнаружены аналитически уже на 12-й день, вероятно, вследствие применения метода определения органического фосфора по разнице между общим содержанием фосфора и количеством фосфатов.

Более показательно влияние температуры на динамику органических кислот. Ведь именно изменение содержания этих соединений определяет ход процесса разложения растворенного органического вещества в анаэробных условиях. Если при 20° содержание органических кислот достигло максимума на 25-й день, а на 76-й их содержание понизилось на 30%, то при 8° максимум был зафиксирован на 61-й день. Спустя 105 дней, их концентрация уменьши-

Рис. 4. Динамика отношения количества распавшейся части органического вещества планктона в анаэробных условиях.

Обозначения те же, что на рис. 2.



лась всего на 3%. Такое малое изменение содержания кислот за 105 дней при  $8^{\circ}$  дает основание полагать, что максимума органические кислоты действительно достигали где-то между 61-м и 166-м днем. Судя по времени достижения максимума, здесь, очевидно, также применимо правило Вант-Гоффа. В этом опыте наблюдается принципиально тот же ход изменения во времени pH, щелочности, сероводорода, аммонийного азота и фосфатов (табл. 5), как и при анаэробном распаде синезеленых водорослей при  $20^{\circ}$  [2]. Но накопление неорганических компонентов в водной фазе происходит с меньшей интенсивностью, что обусловлено меньшей скоростью распада взвешенного органического вещества при  $8^{\circ}$ .

Отдельно необходимо отметить, что не было баланса соединений фосфора, что отмечалось нами и ранее [2].

О том, что доля распавшегося органического вещества планктона за длительный срок практически одинакова при температурах  $20^{\circ}$  и  $8^{\circ}$ , свидетельствуют спектры поглощения света в воде при 620 и 240 нм (рис. 5). При низкой температуре фикоцианин, имеющий максимум поглощения при 620 нм, выделялся в воду со значительно меньшей скоростью (максимум достигался лишь на 60-е сутки) и, по-видимому, также медленно разрушался. При температуре  $20^{\circ}$  количество выделившегося фикоцианина достигало максимума на 5-й день, и затем он быстро разрушался. К 160-м суткам фикоцианина в воде в обоих опытах не было. При температуре  $8^{\circ}$  (рис. 6) на кривой при 240 нм не наблюдается прогиб, обусловленный уменьшением величины экстинкции в первые дни опыта. Это свидетельствует о плавности происходящего при температуре  $8^{\circ}$  процесса распада.

Обращает на себя внимание положение последней точки обеих спектральных кривых на рис. 6. Если при низкой температуре величина экстинкции в этой точке на 67% выше начальной величины, при температуре  $20^{\circ}$  положение конечной точки ниже начальной на 20%, что также обусловлено замедлением темпа распада растворенного органического вещества при  $8^{\circ}$ .

Таким образом, понижение температуры замедляет распад органического вещества отмершего планктона и его остатков. Особенно сильно данный фактор проявляется в анаэробных условиях на содержании в воде промежуточных растворенных органических



Т а б л и ц а 3

Степень распада органического вещества  
симбиотических водорослей, %

| Температура,<br>°C                      | Сухой вес | Углерод | Азот | Фосфор |
|---|-----------|---------|------|--------|
| Убыль компонентов во взвеси за 12 дней  |           |         |      |        |
| 8                                       | 19        | 18      | 9    | 20     |
| 20                                      | 45        | 43      | 40   | 70     |
| Убыль компонентов во взвеси за 166 дней |           |         |      |        |
| 8                                       | 61        | 58      | 74   | 81     |
| 20                                      | 66        | 65      | 69   | 80     |

П р и м е ч а н и е. Для температуры 20° данные получены путем интерполирования.

Т а б л и ц а 4

Содержание растворенных органических компонентов

| Дни отбора<br>проб | Углерод,<br>мг/л | Азот,<br>мг/л | Фосфор,<br>мг/л | Органические<br>кислоты, мг/л |
|--------------------|------------------|---------------|-----------------|-------------------------------|
| 0                  | 19.5             | 1.9           | 0.06            | 0                             |
| 12                 | 46.8             | 4.4           | -               | 45                            |
| 61                 | -                | 23.5          | 0               | 276                           |
| 166                | 202              | 0             | 0               | 270                           |

Т а б л и ц а 5

pH и содержание растворенных неорганических компонентов

| Дни отбора<br>проб | pH   | Щелочность,<br>мг-экв/л | H <sub>2</sub> S,<br>мг/л | Аммонийный<br>азот, мг/л | Фосфаты,<br>мг P/л |
|--------------------|------|-------------------------|---------------------------|--------------------------|--------------------|
| 0                  | 7.25 | 1.93                    | 0                         | 0                        | 0.06               |
| 12                 | -    | 1.72                    | 0.4                       | 0.4                      | 1.34               |
| 61                 | 5.95 | 4.25                    | 8.8                       | 18.5                     | 7.3                |
| 166                | -    | 4.92                    | -                         | 51.0                     | 5.9                |

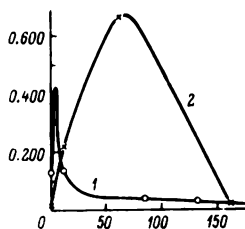


Рис. 5. Динамика величины экстинкции при 620 нм.

1 - при 20°, 2 - при 8°. По оси ординат - оптическая плотность (ОП); по оси абсцисс - время, сутки.

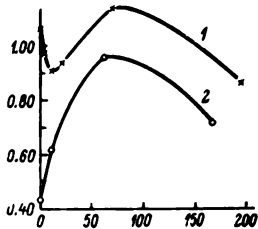


Рис. 6. Динамика величины экстинкции при 240 нм.

Обозначения те же, что на рис. 5.

соединений. В последнем случае замедляется не только накопление органических кислот, но и их распад.

В первое время опытов, когда в основном происходит разложение лабильной фракции взвешенного органического вещества, скорость распада при температуре 8° примерно в 2 раза меньше, чем при 20°. Это согласуется с величиной температурного коэффициента Вант-Гоффа для химических реакций.

Степень распада органического вещества планктона при 8 и 20° к концу длительных опытов близка, так как к этому времени во взвеси остается только трудноразлагаемая фракция.

### Л и т е р а т у р а

1. Бикбулатов Э.С., Бикбулатова Е.М. Скорость распада органического вещества фитопланктона. - Наст. сб.
2. Бикбулатова Е.М., Скопинцев Б.А., Бикбулатов Э.С. Изменение химического состава воды и взвесей при распаде органического вещества фитопланктона в анаэробных условиях. - Наст. сб.
3. Скопинцев Б.А. Закономерности разложения (минерализации) органического вещества отмершего планктона. - Водн. ресурсы, 1976, № 2, с. 150-160.

4. Скопнищев Б.А., Бикбулатов Э.С., Бикбулатова Е.М., Мельникова Н.И. Изменение химического состава воды и взвесей при распаде органического вещества фитопланктона в аэробных условиях. - Наст. сб.
5. Скопнищев Б.А., Брук Е.С. Исследование окислительных процессов, протекающих в воде при разложении фитопланктона в аэробных условиях. - Микробиология, 1940, т. 9, № 6, с. 595-607.
6. Jewell W.L., McCarty P.L. Aerobic decomposition of algae. - Environmental Science and Technology, 1970, vol. 4, N 10, p. 1023-1031.
7. Otsuki A., Hanaya T. Production of dissolved organic matter from dead green algal cells. - Anaerobic microbial decomposition, 1972, vol. 17, N 2, p. 258-264.

# СКОРОСТЬ РАСПАДА ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА ОТМЕРШЕГО ФИТОПЛАНКТОНА

Скорость распада органического вещества отмершего планктона обычно оценивают или по накоплению в воде минеральных производных азота и фосфора, или по убыли органических составляющих взвешенного вещества. В первом случае предполагают [6], что концентрация выделяющегося в среду аммонийного азота (или фосфатов) в каждый данный момент прямо пропорциональна наличной концентрации аммонифицирующегося вещества (распадающегося планктона). Тогда ход накопления  $\text{NH}_4^+$  укладывается в уравнение реакции первого порядка, и константы скорости аммонификации ( $K_a$ ) вычисляются по уравнению:

$$K_a = \frac{1}{t} \lg \frac{A_s}{A_s - A_t}, \quad (1)$$

где  $A_s$  — конечная концентрация аммонийного азота за вычетом начального содержания  $\text{NH}_4^+$  в воде (до начала нитрификации),  $A_t$  — концентрация  $\text{NH}_4^+$  в момент времени  $t$  за вычетом начального содержания  $\text{NH}_4^+$  в воде.

Практически трудно найти точное значение  $A_s$ , но уравнение (1) легко преобразовывается в форму, пригодную для прямых расчетов:

$$K_a = \frac{1}{t} \lg \frac{A_t}{A_{2t} - A_t}, \quad (2)$$

где  $A_{2t}$  — наличная концентрация  $\text{NH}_4^+$  для удвоенного срока наблюдения ( $2t$ ). Аналогичное уравнение справедливо и для процесса фосфатофикации.

Вычисленные [6] средние константы аммонификации и фосфатофикации по данным Купера [10], Бранда и других [9] (табл. 1) близки по величине, несмотря на то что опыты проводились разными авторами при несколько различающихся температурных условиях. Абсолютные же величины констант со временем убывали, особенно при длительных сроках наблюдений (20 дней и выше), т.е. скорость процесса все более отклонялась от математической зависимости,

Таблица 1

Константы аммонификации и фосфатофикации  
органического вещества отмерших планктонных организмов

| Вид планктона                               | Температура опыта, °C | Константа аммонификации ( $K_a$ ) |             | Константа фосфатофикации ( $K_p$ ) |             |
|---|-----------------------|-----------------------------------|-------------|------------------------------------|-------------|
|   |                       | средняя                           | крайние     | средняя                            | крайние     |
| Смешанный                                   | 20-25                 | 0,056                             | 0,062-0,054 | -                                  | -           |
| Смешанный и профильтрованный через сито № 8 | -                     | 0,092                             | 0,112-0,073 | -                                  | -           |
| Культура                                    | -                     | 0,038                             | 0,045-0,031 | -                                  | -           |
| Смешанный с преобладанием зоопланктона      | 15-19                 | -                                 | -           | 0,064                              | 0,090-0,054 |
| Диатомовый                                  | -                     | -                                 | -           | 0,074                              | 0,092-0,052 |
| Зоопланктон                                 | -                     | -                                 | -           | 0,063                              | 0,068-0,055 |
| Зоопланктон*                                | 16                    | 0,077                             | 0,079-0,076 | 0,072                              | 0,085-0,062 |
| Фитопланктон*                               | -                     | 0,065                             | -           | 0,075                              | -           |

\* Данные К.К. Вотинцева [3, 4].

сплывающей химической реакции 1-го порядка. В таких случаях приводились крайние значения констант скорости, которые использовались при соответствующих сопоставлениях.

Имеется аналогия между накоплением в среде аммонийного азота и фосфатов при распаде планктона и потреблением кислорода в загрязненных бытовыми стоками речных водах. Как известно, константа скорости БПК для последних вычислялась по уравнению реакции 1-го порядка [1, 5, 16, 17], средние ее значения близки к приведенным выше (табл. 1). Близость средних значений констант скорости БПК в бытовых стоках и констант скорости аммонификации и фосфатофикации отмершего планктона объясняется тем, что разрушающееся органическое вещество в обоих объектах состоит из одних и тех же основных биохимических компонентов — белков, жиров и углеводов. Аналогичной закономерности подчиняется и потребление кислорода при распаде фитопланктона.

Т а б л и ц а 2

Константы скорости распада органических компонентов  
взвеси в опыте с синезелеными водорослями  
при высокой цветности исходной воды  
и при температуре около 20°

| Дни отбора<br>проб | $K_{св}$ | $K_c$ | $K_N$ |
|--------------------|----------|-------|-------|
| 1                  | 0.036    | -     | 0.017 |
| 3                  | 0.047    | 0.041 | 0.023 |
| 6                  | 0.030    | 0.039 | 0.015 |
| 10                 | 0.022    | 0.029 | 0.017 |
| 21                 | 0.014    | 0.015 | 0.013 |
| 55                 | 0.008    | 0.008 | 0.008 |

П р и м е ч а н и е.  $K_{св}$  - константа скорости распада по сухому весу,  $K_c$ ,  $K_N$  - соответственно по органическому углероду и азоту.

При обработке результатов [7] мы также пытались математически описать распад органического вещества отмершего планктона по убыли ОВ отдельных взвешенных компонентов. Константы скорости распада, рассчитанные при условии предположения, что распад протекает в соответствии с уравнением реакции 1-го порядка, оказались во всех опытах непостоянными, а убывали со временем, как и в цитированных выше работах. Значение константы, рассчитанное по убыли углерода во взвешях при температуре около 20°, уменьшалось в опыте с хлореллой с 0.065 до 0.016 за 20 дней, с диатомовыми - с 0.13 до 0.029 за 13 дней. Вычисленные значения констант скорости для распада ОВ синезеленых водорослей в воде с высокой исходной цветностью (табл. 2) также не оставались постоянными во время всего исследования.

Попытки воспользоваться кинетическими уравнениями 2-5-го порядков также не привели к удовлетворительным результатам.

Основной причиной непостоянства величин констант скоростей распада является то, что исходный органический материал, подвергавшийся распаду, представлял собой сумму многочисленных и разнообразных соединений.

Несомненно, что более строгое математическое описание кинетики рассматриваемого процесса очень важно и приобретает особое значение при все большем загрязнении природных вод. Кинетические подходы к описанию распада в таком случае основываются

на возможность выделения нескислых фракций в составе органического вещества исходного планктона и рассмотрения каждой из них в отдельности [11, 13, 15].

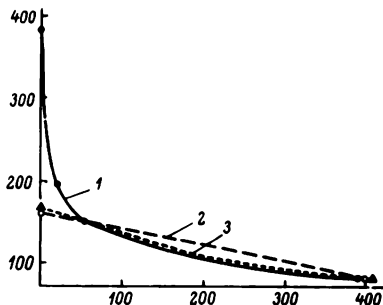
Опыты Прила и Ричардса [11], Отсуки и Ханна [15] проводились в условиях, сильно отличающихся от природных (в частности, в обоих опытах отсутствует нитрификация), поэтому мы не рассматриваем их схемы распада.

Заслуживает внимания модель Джевела и Маккарти [13]. Они рассматривали двухкомпонентную систему, т.е. полагали, что все органическое вещество можно условно разделить на две фракции - легкоразлагаемую и трудноразлагаемую. Под трудноразлагаемой фракцией они понимали ту часть органического вещества планктона, которая оставалась в твердой фазе после годичной инкубации в условиях опыта. Причем предполагалось, что эта часть присутствовала в исходном материале с самого начала опыта и не поддавалась никакому воздействию. Первое предположение по крайней мере дискуссионно, второе - не соответствует действительности, так как известно [8], что распад продолжается и при более длительных сроках инкубации, хотя и с намного меньшей скоростью, чем вначале. Кроме того, ряд исследований, посвященных изучению распада планктонных организмов в опытных условиях, дает основание полагать, что распад легкоразлагаемой фракции заканчивается в значительно более короткие сроки по сравнению с принятым Джевелом и Маккарти (1 год). Несмотря на это, идея распада компоненты скорости распада в предположении двухкомпонентности системы позволила авторам удовлетворительно описать экспериментальные данные. При обработке собственных экспериментальных данных мы также исходили из двухкомпонентной системы, но вложили иной смысл в понятие „легкоразлагаемая и трудноразлагаемая фракции.“ В связи с этим применен другой способ распада.

Известно, что органическое вещество планктона очень сложно по своему составу. Оно несомненно состоит из органических компонентов, которые с различной скоростью используются микроорганизмами. Нами это было прослежено на примере распада углеводов, белков и липидов фитопланктона. К трудноразлагаемой фракции исходного планктона мы условно отнесли органические соединения и фрагменты сложных веществ, скорость распада которых близка к скорости распада части органического вещества, остающейся к концу опыта. Эта фракция включает также и те лабильные („потенциально устойчивые“) соединения, из которых в процессе трансформации образуются трудноразлагаемые соединения. Остальные органические вещества отнесены к легкоразлагаемой (лабильной) фракции. Предполагается также, что их скорости распада мало различаются между собой. Такая модель предполагает, что каждая фракция разлагается с начала опыта с присущей ей константой скорости распада в соответствии с уравнением реакции определенного порядка.

Рис. 1. Динамика содержания органического углерода в воде.

1 - по экспериментальным данным, 2 - трудноразлагаемой фракции по расчету в соответствии с уравнением реакции 1-го порядка, 3 - трудноразлагаемой фракции по расчету в соответствии с уравнением реакции нулевого порядка. По оси ординат - углерод, мг/л; по оси абсцисс - время, сутки.



Ниже приведен расчет значения константы скорости распада органического вещества в опыте с синезелеными водорослями с высокой исходной цветностью воды при температуре около  $20^{\circ}$ . Ход кривой уменьшения содержания органического углерода со временем во взвешенном органическом веществе (рис. 1) наглядно подтверждает реальность выделения двух фракций. В период между 55-м и 390-м днем изменение содержания органического углерода невелико. Поэтому можно принять, что в этот период происходит распад только трудноразлагаемой фракции. Предполагаемое ее количество в исходном веществе планктона может быть найдено экстраполяцией опытных данных к нулевому времени, если известен закон их изменения на этом участке. Прямые расчеты показывают, что каков бы ни был этот закон (реакция нулевого, 1-го или 2-го порядка), количество находимой таким путем трудноразлагаемой фракции практически одно и то же: различие составляет 2-3% (рис. 1). По отношению к общему исходному органическому веществу планктона оно равно 40-45%. Безусловно существует некоторая условность во временных границах, использованных для расчетов: здесь принято, что лабильная фракция ОВ распадается за 55 дней. Это связано лишь с наличием определенных точек на экспериментальной кривой. В другом нашем опыте [7] (в воде с малой исходной цветностью) нижняя граница времени распада лабильной фракции была взята равной 33 дням. В этом случае количество рассчитанной трудноразлагаемой фракции также находилось в пределах 40-45%.

Таким образом, в течение 1-2 месяцев происходит практически полный распад лабильной фракции, и в дальнейшем продолжает разлагаться только относительно устойчивая фракция. По-видимому, для определенности можно принять этот срок равным 1 месяцу. Из опытных данных по биохимическому потреблению кислорода органическим веществом нефiltroванных природных и сточных вод



известно, что процесс в основном заканчивается за 20-30 суток, после наблюдается лишь незначительное уменьшение содержания кислорода. Это также свидетельствует в пользу высказанного предположения.

Остальные 55-60% органического вещества представлены лабильной фракцией. Цифры на 10-15% ниже обычно принятых исследователями, но в прежних работах не учитывался одновременно происходящий распад относительно устойчивой фракции.

В дальнейшем мы рассчитали константы скорости распада органического вещества лабильной фракции по сухому весу и по отдельным ее компонентам, применяя формально-кинетические уравнения 1-го и 2-го порядков (исходные данные взяты из работы [7]). Количество лабильного органического вещества в каждый данный момент находили вычитанием из наличного количества всего ОВ взбеси количество трудноразлагаемого органического вещества в соответствующий день. Количество ОВ трудноразлагаемой фракции в исходном планктоне и в любой другой день, полагая, что оно распадается в соответствии с уравнением нулевого порядка, находится из выражения:

$$C_x = \frac{C_2 - C_1}{T_2 - T_1} (T_x - T_1) + C_1, \quad (3)$$

где  $C_x, C_1, C_2$  - концентрация вещества этой фракции соответственно в любой день до 55-го, на 55-й и на 390-й день опыта;  $T_x, T_1, T_2$  - время, сутки (соответственно на любой день до 55-го, 55-й и 390-й). То же, предполагая, что распад ОВ относительно устойчивой фракции происходит по уравнению реакции 1-го порядка

$$C_x = C_2 \cdot e^{-K'_T T_x}, \quad (4)$$

где  $K'_T$  - константа скорости распада, которая определяется предварительно из уравнения:

$$K'_T = \frac{1}{T_2 - T_1} \lg \frac{C_1}{C_2}. \quad (5)$$

Обозначения в уравнениях (4 и 5) прежние.

Константа скорости распада лабильного органического вещества находится по уравнению реакции 1-го порядка:

$$K'_L = \frac{1}{T_x} \lg \frac{L_0}{L_x}. \quad (6)$$

То же по уравнению реакций 2-го порядка

$$K''_L = \frac{1}{T_x} \frac{L_0 - L_x}{L_0 \cdot L_x}, \quad (7)$$

Т а б л и ц а 3

Константы скорости распада компонентов лабильной фракции органического вещества в аэробных условиях, сутки<sup>-1</sup>

| Дни отбора проб | Константы скорости распада | Первый порядок реакции |         |          |                      | Второй порядок реакции |          |         |                      |
|-----------------|----------------------------|------------------------|---------|----------|----------------------|------------------------|----------|---------|----------------------|
|                 |                            | сухой вес              | углерод | углеводы | сухой вес            | углерод                | углеводы | углерод | углеводы             |
| 3               | K <sub>3</sub>             | 0.078                  | 0.083   | 0.078    | 0.8·10 <sup>-3</sup> | 1.2·10 <sup>-3</sup>   |          |         | 2.2·10 <sup>-3</sup> |
| 6               | K <sub>6</sub>             | 0.065                  | 0.072   | 0.052    | 0.6·10 <sup>-3</sup> | 1.3·10 <sup>-3</sup>   |          |         | 2.1·10 <sup>-3</sup> |
| 10              | K <sub>10</sub>            | 0.052                  | 0.068   | -        | 0.6·10 <sup>-3</sup> | 1.7·10 <sup>-3</sup>   |          |         | -                    |
| 21              | K <sub>21</sub>            | 0.037                  | 0.032   | 0.029    | 0.6·10 <sup>-3</sup> | 1.1·10 <sup>-3</sup>   |          |         | 1.8·10 <sup>-3</sup> |

Т а б л и ц а 4

Константы скорости распада лабильной фракции органического вещества отмершего планктона в анаэробных условиях, сутки<sup>-1</sup>

| Дни отбора проб |                 | Первый порядок реакции |         |       |        | Второй порядок реакции |         |      |        |
|-----------------|-----------------|------------------------|---------|-------|--------|------------------------|---------|------|--------|
|                 |                 | сухой вес              | углерод | азот  | фосфор | сухой вес              | углерод | азот | фосфор |
| 4               | K <sub>4</sub>  | 0.040                  | 0.055   | 0.042 | 0.061  | 1.1                    | 1.6     | 2.4  | 1.9    |
| 11              | K <sub>11</sub> | 0.044                  | 0.060   | 0.039 | 0.096  | 2.1                    | 3.3     | 3.0  | 9.5    |

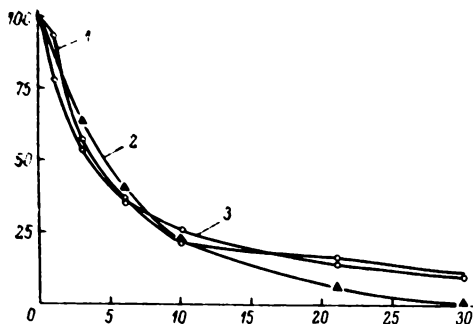


Рис. 2. Динамика органического вещества лабильной фракции в аэробных условиях.

1 – по экспериментальным данным, 2 – по расчету в соответствии с уравнением реакции 1-го порядка, 3 – по расчету в соответствии с уравнением реакции 2-го порядка. По оси ординат – количество лабильной фракции, %; по оси абсцисс – время, сутки.

где  $K'_L$  и  $K''_L$  – константы скорости распада соответственно 1-го и 2-го порядков,  $L_0$  – количество лабильной фракции в начале опыта,  $L_x$  – количество лабильной фракции, остающейся к любому конкретному дню.

Константы скорости распада компонентов лабильной фракции, вычисленные в соответствии с уравнением реакции 1-го порядка, понижаются со временем (табл. 3). В пределах первых 10 дней еще можно принять, что они остаются относительно постоянными и для расчетов использовать усредненную константу. Ее значение зависит от числа точек, взятых для усреднения: константа будет иметь большую величину, если относительное число точек в начале срока наблюдений больше, и наоборот.

Существенно более постоянны значения при вычислении констант по уравнению реакции 2-го порядка: в пределах 21 дня нет заметных отклонений от средней величины. В дальнейшем будет показано, что кинетическое уравнение 2-го порядка удовлетворительно описывает экспериментальные данные в интервале 3–30 дней. Но константы скорости распада (учитывая 2-й порядок реакции) по сухому весу, органическому углероду, углеводам, хотя и сохраняются постоянными в пределах одного и того же компонента, для разных компонентов имеют различную величину. Это связано лишь с различными количествами исходных величин. При переходе к относительным единицам, например процентам, они нивелируются и принимают практически одинаковое значение. Усредненная, например по 3 срокам наблюдений (6-й, 10-й, 21-й день), величина

константы скорости распада лабильного органического вещества планктона по сухому весу и органическому углероду, вычисленная исходя из процентного содержания лабильной фракции в каждом из сроков наблюдений, соответственно равна  $2,4 \cdot 10^{-3}$  и  $2,9 \cdot 10^{-3}/\text{сутки}^{-1}$ . Наряду с экспериментальной кривой изменения сухого веса (в процентах) лабильной фракции органического вещества на рис. 2 приведены и расчетные кривые, построенные на основании предположения, что распад происходит по закону реакции 1-го ( $K=0,06\theta$ , усреднение проведено по константам за 3, 6, 10 суток) и 2-го порядков ( $K=2,4 \cdot 10^{-3}$ , средние за 6, 10, 21 суток). Хорошее совпадение опытных данных с расчетными в последнем случае имеет место вплоть до 30–40–х суток, тогда как расчет по уравнению реакции 1-го порядка дает результат, отличный от истинного на 10% уже на 10-е сутки.

В работах по изучению БПК в природных водах некоторые исследователи склонны полагать, что и для этого процесса более применимы кинетические уравнения 2-го порядка [12, 14]. Таким образом, есть достаточные основания считать, что распад лабильной фракции органического вещества отмершего планктона в аэробных условиях происходит в соответствии с односторонней химической реакцией 2-го порядка, константа скорости которой в среднем равна  $2,4\text{--}2,9 \cdot 10^{-3}/\text{сутки}^{-1}$ . Аналогичные результаты получаются и по данным других опытов в аэробных условиях.

Очевидно, для математического описания скорости распада ОБ отмерших водорослей в анаэробных условиях можно применить тот же самый подход, который использован выше при рассмотрении результатов опытов в аэробных условиях. Все исходные данные для расчетов взяты из результатов нашего опыта в анаэробных условиях [2].

Количество трудноразлагаемой фракции ОБ взвеси в начальный момент времени и промежуточные сроки рассчитывали по уравнению (1), исходя из содержания отдельных компонентов на 195-й и 25-й день опыта (табл. 2). Начальное содержание органического углерода в этой фракции взвеси было 179 мг/л, или 47% от суммарного исходного вещества. Близкий результат (177 мг С/л) был получен в случае, если за исходные точки при расчете начального количества „стабильной“ фракции компонентов взять 195-й и 76-й день. Количество отдельных компонентов лабильной фракции (В находили по разности между общим содержанием компонентов во взвеси и содержанием его в стабильной фракции в соответствующие дни опыта: по углероду в начале опыта на лабильную фракцию приходилось 53%.

Таким образом, соотношение между лабильной и „стабильной“ фракциями органического вещества планктона в анаэробных и аэробных опытах близко. Этого и следовало ожидать, так как уже в более ранних исследованиях было установлено, что степень разложения планктона при длительном хранении в темноте как в аэробных, так и в анаэробных условиях одинакова [8]. Константы скорости

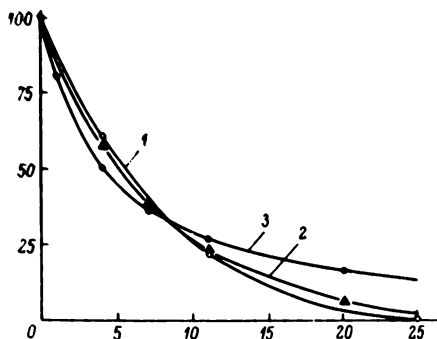


Рис. 3. Динамика органического вещества лабильной фракции в анаэробных условиях.

1 — по экспериментальным данным, 2 — по расчету в соответствии с уравнением реакции 1-го порядка, 3 — по расчету в соответствии с уравнением реакции 2-го порядка. По оси ординат — количество лабильной фракции, %; по оси абсцисс — время, сутки.

распада отдельных компонентов лабильной фракции ОБ отмершего планктона рассчитывали по уравнениям (4, 5), исходя из процентного содержания соответствующих компонентов. Распад лабильной фракции планктона в анаэробных условиях лучше описывается кинетическим уравнением реакции 1-го порядка: константы распада сохраняются практически постоянными вплоть до 11-го дня (табл. 4). Напротив, константы скорости распада на 4-й и 11-й день, рассчитанные по уравнению реакции 2-го порядка, существенно различаются: со временем происходит повышение их величины.

Еще более наглядно подчинение распада лабильной фракции органического вещества отмершего планктона уравнению реакции 1-го порядка выявляется из кинетических кривых (рис. 3). Кривая, рассчитанная по кинетическому уравнению реакции 1-го порядка с константой скорости, равной 0,058, близка к экспериментальной кривой вплоть до 25-го дня опыта, тогда как в случае расчета по уравнению реакции 2-го порядка ( $K=2.4 \cdot 10^{-3}$ ) имеются заметные отклонения как в промежутке между 1-м и 7-м днем, так и после 11-го дня опыта.

Трудно дать точную интерпретацию различия кинетики распада в аэробных и анаэробных условиях. По-видимому, это связано с различной численностью активной микрофлоры в исходных опытных средах. В аэробных условиях уже в начале опыта имеется достаточно большое число микрорганов, поэтому распад начинается сразу после внесения планктона в опытные сосуды.

В анаэробных условиях необходимо определенное время, чтобы численность специфических анаэробных микроорганизмов достигла своего максимума, вследствие чего распад ОВ фитопланктона в начальной фазе опыта может быть несколько более растянутым во времени, т.е. скорость распада лабильной фракции ОВ планктона в анаэробных условиях в начальный период должна быть ниже, чем в аэробных.

Численный расчет по нашим экспериментальным данным показывает, что скорость распада в аэробных условиях пропорциональна квадрату концентрации исходного планктона, а в анаэробных условиях только ее первой степени, что согласуется с выдвинутым выше предположением.

Таким образом, изучение кинетики распада органического вещества отмершего фитопланктона и его остатков в опытных условиях более эффективно, если учитывать, что в исходном материале имеются две фракции, различающиеся по скорости распада: легко-разлагаемая микроорганизмами (лабильная) и трудноразлагаемая (устойчивая). Также следует учитывать, что некоторое количество устойчивого ОВ образуется и при распаде лабильной фракции.

Рассчитанное по уравнениям реакции нулевого, 1-го и 2-го порядков количество трудноразлагаемой фракции ОВ составляет 40-45% от исходного, остальная часть (55-60%) приходится на долю лабильной фракции, распад которой заканчивается при температуре около  $20^{\circ}$  в первые 25-30 дней опыта.

Скорость распада каждой определенной фракции органического вещества характеризуется константой скорости, соответствующей уравнению реакции определенного порядка. Распад лабильной фракции ОВ в аэробных условиях лучше описывается уравнением реакции 2-го порядка с константой скорости, равной  $(2.4-2.9) \cdot 10^{-3} \text{ сутки}^{-1}$ , в анаэробных - уравнением реакции первого порядка с  $K=0.058 \text{ сутки}^{-1}$ . Распад трудноразлагаемой фракции вследствие малых ее изменений может быть описан уравнением реакции нулевого, 1-го или 2-го порядков как в аэробных, так и в анаэробных условиях.

## Л и т е р а т у р а

1. Б а з а я к и н а Н.А. Значение константы скорости потребления кислорода при определении биохимической потребности в кислороде. - Санитарн. техника, 1933, № 2, с. 31-37.
2. Б и к б у л а т о в Е.М., С к о п и н ц е в Б.А., Б и к б у л а т о в Э.С. Изменение химического состава воды и взвесей при распаде органического вещества фитопланктона в анаэробных условиях. Наст. сб.
3. В о т и н ц е в К.К. Наблюдения над регенерацией биогенных элементов при разложении *Epischura b.* - ДАН СССР, 1948, т. 63, № 6, с. 741-744.

4. В о т н и ц е в К.К. О скорости регенерации биогенных элементов при разложении отмершей *Melosira* b. - ДАН СССР, 1953, т. 92, № 3, с. 667-670.
5. С к о п и н ц е в Б.А. К изучению естественного самоочищения рек. - Санитарн. техника, 1933, № 6, с. 40-43.
6. С к о п и н ц е в Б.А. О скоростях регенерации биогенных элементов (N и P) при бактериальном разложении планктонных организмов. - Микробиология, 1938, т. 7; вып. 6, с. 755-765.
7. С к о п и н ц е в Б.А., Б и к б у л а т о в Э.С., Б и к б у л а т о в а Е.М., М е л ь н и к о в а Н.И. Изменение химического состава воды и взвесей при распаде органического вещества фитопланктона в аэробных условиях. Наст. сб.
8. С к о п и н ц е в Б.А., Л ю б и м о в а Е.М., Т и м о ф с е в а С.Н. Изучение минерализации органического вещества отмершего планктона в анаэробных условиях. - В кн.: Технология воды. Прага, 1964, т. 8, № 1, с. 209-222.
9. B r a n d T., R a k e s t r o w N., R é n n C. The experimental decomposition and regeneration of nitrogenous organic matter in sea water. - Biol. Bull., 1937, vol. 62, N 2, p. 141-153.
10. C o o p e r L. The rate of liberation of phosphate in sea water by the breakdown of plankton organisms. - J. Marine Biol. Assoc., U.K., 1935, vol. 20, p. 197-202.
11. G r i l l E., R i c h a r d s F. Nutrient regeneration from phytoplankton decomposing in sea water. - J. Marine Res., 1964, vol. 22, N 1, p. 51-59.
12. H a r t m a n n L., W i l d e r e r P. Physical and biochemical aspects of BOD kinetics. - Water Res., 1968, vol. 2, N 1, p. 30-37.
13. J e w e l l W.I., M c C a r t y P.L. Aerobic decomposition of algae. - Environmental Science and Technol., 1971, vol. 5, N 10, p. 1023-1031.
14. L a n d i n e R.C. Second-order and first-order kinetics for BOD data. - Pollut. Control Mag., 1972, vol. 1, p. 106-111.
15. O t s u k i A., H a n y a T. Production of dissolved organic matter from green algae cells. I. Aerobic microbial decomposition. - Limnol. and Oceanogr., 1972, vol. 17, N 2, p. 248-264.
16. T h e r i a u l t E.J. The rate deoxygenation of polluted water. - Public Health Report., 1926, vol. 41, N 6, p. 36-44.
17. T h e r i a u l t E.J. The oxygen demand of polluted water. - Public Health Bull., 1927, N 173, p. 271-280.

КИНЕТИКА БИОХИМИЧЕСКОГО ПОТРЕБЛЕНИЯ  
КИСЛОРОДА ВЗВЕСЯМИ И РОЛЬ РАСТВОРЕННОГО  
ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В ИХ ОБРАЗОВАНИИ

В одной из предыдущих статей настоящего сборника [1] изучение кинетики распада органического вещества (ОВ) отмершего планктона проводилось по убыли в его составе органического С, N, P и некоторых биохимических компонентов.

Здесь будут приведены результаты изучения интенсивности распада ОВ взвесей по биохимическому потреблению кислорода. Этот метод впервые был предложен для оценки содержания легкоусвояемого ОВ в сбрасываемых в реки сточных водах [8, 21]. Установлено, что скорость БПК пропорциональна количеству легкоусвояемого ОВ, приближенно она описывается уравнением реакции 1-го порядка [9].

Изучение кинетики разложения при температуре 20° ряда индивидуальных органических соединений, внесенных в природные воды, показало, что величины КБПК могут колебаться от тысячных долей единицы до 1.4 [2]. На основании этих данных В.Т. Каплин предложил выделить 3 группы органических веществ: „биологически жесткая“ с величинами констант от 0.002 до 0.05/сутки, „промежуточная“ — от 0.05 до 0.3/сутки, „биологически мягкая“ с величиной КБПК более 0.3. В опытах по разложению при 20° ОВ взвесей [5, 6, 10, 16], илов [8], природных вод [11] КБПК колеблется от 0.002 до 0.3/сутки. Таким образом, ОВ природных вод незагрязненных водоемов, согласно терминологии В.Т. Каплина, может быть отнесено к „биологически жесткой“ и „промежуточной“ группам<sup>1</sup>. Естественно, что образующиеся в водоемах в процессе разложения лабильного ОВ трудноокисляемые продукты (типа водного гумуса) имеют относительно меньшую скорость разложения. Очевидно, с изменением качественного состава ОВ должны изменяться и величины КБПК. При изучении интенсивности разложения органических взвесей, собранных на разных глубинах океана, было показано, что КБПК поверхност-

---

<sup>1</sup> В последнюю группу могут быть отнесены природные воды, в составе ОВ которых имеются прижизненные выделения организмов и их остатки.



ных водоемов существенно выше по сравнению с глубинными [17]. Этот факт является косвенным подтверждением того, что легко- и трудноразлагаемое органическое вещество природных вод характеризуется различными величинами БПК. Прямое доказательство снижения значений КБПК по времени было получено при изучении разложения ОВ сточных вод на разных стадиях очистки. Такой эффект проявляется и в природных водах, особенно после их движения. Это нередко приводит к тому, что в ряде случаев рекомендуемый в некоторых методических пособиях расчет полного БПК по константам потребления кислорода дает сомнительные результаты [11].

Здесь будут приведены результаты определения БПК органическим веществом культуры водорослей *Chlorella v.* и старого детрита планктонного происхождения. Последний собран путем фильтрации через слой измельченной двуокиси кремния, нанесенной на мембранный фильтр № 2, длительно хранившейся в темноте в воде из оз. Неро с большим исходным содержанием фитопланктона. Собранные из определенного объема взвеси вместе с  $\text{SiO}_2$  помещали в склянки объемом около 100 мл с артезианской водой, которая предварительно хранилась в темноте при комнатной температуре около 3 недель для окисления остатков нестойкого ОВ. После 2, 3, 4, 6 и 8 суток инкубации в темноте при 20° определяли БПК и содержание в воде аммиачного азота и нитритов. По результатам определения БПК были рассчитаны КБПК (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

Константы скорости БПК при разложении ОВ фитопланктона и детрита

| КБПК/сутки<br>при 20° | Содержание вещества, мг/л воздушно-сухого веса |      |      |        |       |
|-----------------------|--|------|------|--------|-------|
|                       | водоросли                                      |      |      | детрит |       |
|                       | 4,0  | 8,5  | 17,0 | 53,0   | 114,0 |
| 2-4-е                 | 0,30   | 0,29 | 0,21 | 0,15   | -     |
| 3-6-е                 | 0,15   | 0,20 | 0,15 | 0,08   | 0,07  |
| 4-8-е                 | 0,08   | -    | 0,08 | 0,09   | 0,06  |

Константы БПК при разложении водорослей, составляющие 0,21-0,30/сутки в начале опыта, уменьшаются до 0,08/сутки в конце эксперимента. Последняя величина характерна для константы скорости разложения детрита. Как уже отмечалось, при определении БПК взвесями, содержащими значительное количество

фитопланктона, получаемые в первые дни инкубации величины потребления кислорода занижены. Однако это приводит к небольшому изменению величины КБК. Убывание величины КБК во времени соответствует убыли в ОВ планктона его лабильной фракции. По результатам экспериментов разложения ОВ фитопланктона чистых и культурами бактерий [3] нами вычислены близкие значения КБК. Величины КБК практически подобны приведенным выше константам скорости распада ОВ отмершего планктона, рассчитанным для первых 10 дней по уравнению реакции 1-го порядка — по убыли сухого веса, органического углерода и углеводов [1]. Примечательно, что количество исходного ОВ водорослей и детрита в указанных пределах не влияет на величины КБК.

Запас растворенного в воде кислорода на 8-й день инкубации в опытах с хлореллой составлял 60–80% от начального насыщения, в опытах с детритом — 80–90%.

Контрольное определение в опытных пробах содержания аммиачного азота и азота нитритов показало, что эти соединения практически не образуются при разложении старого детрита. В склянках, содержащих 1.7 мг/л водорослей, после 2, 3, 4, 6 и 8 суток инкубации соответственно найдено аммония 0.01, 0.02, 0.01, 0.01, 0.00 мгN/л, нитритов 0.001, 0.003, 0.057, 0.150, 0.065 мгN/л. Нитриты появлялись в воде уже на 2-й день и к 6-му достигали максимальной концентрации. Содержание азота нитратов в этот день составляло 0.16 мгN/л. После этого наблюдался спад нитрификации. В склянках с меньшим содержанием хлореллы, естественно, было найдено меньшее количество образовавшегося аммиачного азота и азота нитритов. Снижение интенсивности минерализации после 6-го дня инкубации указывает на то, что основная масса лабильного ОВ отмерших водорослей подвергалась разрушению. Процесс дальнейшего распада ОВ замедлялся, соответствующие величины КБК были малыми.

Для выяснения влияния температуры на интенсивность распада органического вещества фитопланктона и детрита были поставлены специальные опыты, в которых использованы культура водорослей *Chlorella v.*, а также смешанный фитопланктон и детрит, собранные в водоемах разной степени трофии.

Как и в предыдущих опытах, водоросли и детрит выделяли из воды путем фильтрации проб через мембранный фильтр № 2 со слоем измельченной двуокиси кремния. Собранный взвесь вместе с  $SiO_2$  помещали в склянки объемом около 300 мл, наполненные артезианской водой. Вода предварительно хранилась в темноте при комнатной температуре и при 30° около 3 недель. После 5 и 20 суток инкубации в темноте при 7, 20, 30° определялись БПК, содержание в воде аммиачного азота и азота нитратов. Перед определением остаточного содержания кислорода в воде склянки выдерживались для уравнения температуры воды до комнатной. Контрольные определения БПК в артезианской воде с внесенной двуокисью кремния не превышали 0.1–0.3 мг  $O_2$ /л. На основании

Таблица 2

Температурные коэффициенты  $Q_{40}$  процесса потребления кислорода (БПК) при разложении органического вещества взвешенных частиц разных водоемов

| Водоем                     | Фитопланктон   |   |           | Детрит   |   |           |
|----------------------------|--|---|-----------|--|---|-----------|
|                            | количество фитопланктона, % от общего содержания взвесей | при инкубации воды со взвесью в течение |           | количество детрита, % от общего содержания взвесей | при инкубации воды со взвесью в течение |           |
|                            |  | 5 суток                                 | 20 суток  |  | 5 суток                                 | 20 суток  |
| Озера: При 7-20°           |  |   |           |  |   |           |
| Большое                    | -  | -                                       | -         | Разный (60-100)                                    | 2,48-2,90                               | 1,90-2,55 |
| Плещеево                   | 80   | 2,51                                    | 2,65      | Разный (70)  | 3,07                                    | 2,51      |
| Неро                       | 60-80  | 2,77-4,54                               | 2,48      | Разный (50)  | 2,50                                    | 1,68      |
| Рыбинское водохранилище    | 60-80  | 2,25-3,43                               | 2,25-3,22 | Разный (60-100)                                    | 1,94-3,35                               | 2,55-4,37 |
| Средние величины           | 70   | 3,02                                    | 2,62      | 70   | 2,72                                    | 2,22      |
| Озера: При 20-30°          |  |   |           |  |   |           |
| Большое                    | 90-95  | 1,56-1,73                               | 1,42-1,45 | Старый (100)                                       | 0,96-1,39                               | 1,02-1,06 |
| Плещеево                   | 70-85  | 1,31-1,57                               | 1,24-1,47 | Разный (80-100)                                    | 1,13-1,32                               | 1,01-1,36 |
| Неро                       | 60-80  | 1,56-1,59                               | 2,28-1,52 | Разный (80-80)                                     | 1,18-1,24                               | 1,04-1,08 |
| Онежское                   | -  | -                                       | -         | Разный (80)  | 1,16                                    | 1,14      |
| Ладожское                  | 80   | 1,16                                    | 1,24      | -  | -                                       | -         |
| Кубенское                  | 60   | 1,82                                    | 1,32      | -  | -                                       | -         |
| Рыбинское водохранилище    | 75   | 2,00                                    | 1,37      | Разный (75-85)                                     | 1,09-1,33                               | 1,13-1,50 |
| Иваньковское водохранилище | 65-70  | 1,32-1,44                               | 1,38-1,45 | Свежий (80-85)                                     | 1,24-1,31                               | 1,16-1,46 |
| Культура хлореллы          | 100  | 1,12-1,37                               | 1,28-1,37 | Старый (100)                                       | 1,08-1,10                               | 1,05-1,10 |
| Средние величины           | 75   | 1,55                                    | 1,36      | 90   | 1,18                                    | 1,16      |

Примечание. Разный - детрит, находящийся на различных стадиях разложения.

результатов определения БПК были рассчитаны величины температурного коэффициента  $Q_{10}$  по формуле [7]:

$$\frac{(\text{БПК}) \text{ при } T^{\circ} + 10^{\circ}}{(\text{БПК}) \text{ при } T^{\circ}},$$

где  $T$  — температура опыта.

В интервале температур от 7 до 20° показатели  $Q_{10}$  были вычислены следующим образом:  $Q_{10} = \text{БПК}_{20^{\circ}} : \text{БПК}_{7^{\circ}} \times \Delta$ , где  $\Delta = 10^{\circ}$ ;  $t$ ,  $t$  — разница температуры в опыте. Величины  $Q_{10}$  в опытах по разложению ОБ взвесей с большим содержанием фитопланктона за 5 и 20 суток в интервале температур 7–20° колебались соответственно от 2,2 до 4,5 и от 2,2 до 3,2, средние значения равны 3,0 и 2,6 (табл. 2). Близкие значения получены в опытах по изучению влияния температуры на интенсивность разложения ОБ различных культур водорослей [28], а также при исследовании интенсивности обмена бактерий [12].

Величины  $Q_{10}$  в процессе разложения ОБ детрита по данным определения БПК были меньше: в среднем за 5 суток инкубации 2,7, за 20 суток 2,2.

Таким образом, при изучении распада ОБ фитопланктона и детрита в пределах температур от 7 до 20° отмечается тенденция к снижению соответствующих средних величин  $Q_{10}$  за 5 и 20 суток.

В диапазоне температур 20–30° средние показатели  $Q_{10}$  в опытах по разложению взвесей, содержащих значительное количество фитопланктона, за 5 и 20 суток соответственно равны 1,6 и 1,4. В экспериментальных исследованиях разложения ОБ различных культур водорослей при температуре 20–35° получены величины около 1,3 [18].

Величины БПК при разложении ОБ детрита при температуре 20–30° меньше. Значения  $Q_{10}$  в этом диапазоне температур колеблются около 1,2. Наименьшие показатели температурного коэффициента (1,05–1,10) характерны для распада ОБ старого детрита, образовавшегося в результате 8-месячной инкубации в темноте при комнатной температуре „цветущей“ воды высокострофного оз. Неро. Различие величин связано с неодинаковым соотношением во взвешях стойкого и нестойкого ОБ. Согласно определениям БПК, значения  $Q_{10}$  в водах некоторых рек составляют 1,03–1,05 [19]. Полученные в некоторых наших опытах с детритом относительно высокие величины  $Q_{10}$ , по-видимому, обусловлены наличием в нем органических остатков, богатых лабильным ОБ. Действительно, в ряде случаев разрушенные клетки водорослей сохраняли цвет живых клеток.

Известно, что с повышением температуры средние величины температурного коэффициента уменьшаются в соответствии с кривой Крюга [15]. Эта же закономерность наблюдалась в наших опытах по разложению ОБ фитопланктона и детрита при темпера-

туры 7-20 и 20-30°, что согласуется с результатами исследования разложения ОВ планктона [18] и метаболизма бактерий [12].

Показатели отношения БПК<sub>20</sub> при 20° к кислороду бихроматной окисляемости для органического вещества взвесей, богатых фитопланктоном, составляют 30-60%. При температуре 30° величина этого отношения может возрастать до 80-90% и выше. Очевидно, это связано с тем, что интенсивное развитие микроорганизмов при температуре около 30° способствует более быстрому разложению нестойкого ОВ. Величины отношения БПК<sub>20</sub> при 20° к кислороду бихроматной окисляемости для старого детрита не превышают 10-15%. Повышение температуры в опытах по разложению ОВ старого детрита до 30° практически не меняет этого показателя.

Определение содержания аммиачного азота и азота нитритов в инкубированных пробах этих опытов показало, что при температуре 7° накопление азотсодержащих продуктов минерализации ОВ фитопланктона идет замедленно: количество  $\text{NH}_4^+$  и  $\text{NO}_2^-$  не превышало соответственно 0,01 и 0,005 мг N/л. При температуре 20 и 30° накопление минеральных соединений азота происходит довольно интенсивно; в первые 5 суток инкубации этот процесс идет быстрее при 30° (табл. 3).

Т а б л и ц а 3

Образование аммиачного и нитритного азота при разложении органического вещества фитопланктона

| Температура, °C | $\text{NH}_4^+$ , мг N/л |             | $\text{NO}_2^-$ , мг N/л |             |
|-----------------|--------------------------|-------------|--------------------------|-------------|
|                 | за 5 суток               | за 20 суток | за 5 суток               | за 20 суток |
| 20              | 0,00-0,07                | 0,07-0,38   | 0,000-0,010              | 0,000-0,012 |
| 30              | 0,03-0,17                | 0,05-0,11   | 0,000-0,020              | 0,000-0,014 |

При разложении ОВ старого детрита при температуре от 7 до 30° минеральные соединения азота практически не образуются.

Таким образом, при изменении температуры от 7 до 30° величины потребления кислорода при разложении ОВ фитопланктона выше, чем при разложении детрита.

Использование бихроматного метода оценки лабильности ОВ взвесей (по БПК и накоплению минеральных соединений азота) более рационально проводить при 28-30°, т.е. при той температуре, при которой изучают потенциальную продукцию бактерий для определения относительного содержания в воде усвояемого ОВ [14].

Источником детрита в природных водах могут быть не только фитопланктон и другие организмы, но и растворенное ОВ. Последнее, как показали исследования, находясь в воде частично в коллоидном состоянии, со временем коагулирует, что приводит к образованию агрегатов [9, 13]. Другим фактором, приводящим к образованию детрита из растворенного ОВ, является деятельность бактерий [13]. Представляет интерес оценка количества образующегося взвешенного ОВ из растворенного и соотношение в нем лабильной и биохимически устойчивой фракций.

Исследования проведены на воде, взятой в октябре 1972 г. из водоемов разной степени трофии: высокоэвтрофного оз. Неро, мезотрофных оз. Плещеево и Рыбинского водохранилища, дистрофного оз. Большое. Предварительно воду фильтровали через мембранный фильтр № 2 со слоем двуоксида кремния для полного извлечения взвесей размером более 0,5 мкм. Фильтраты хранили в темноте при комнатной температуре в аэробных условиях (в незаполненной доверху склянке). При таком хранении уже спустя месяц в фильтрованной воде появилась взвесь. В день постановки опыта, а также через месяц и через год инкубации в этой воде определяли pH, содержание органического углерода и цветность, во взвесах после фильтрации воды через мембранный фильтр № 2 с  $\text{SiO}_2$  — органический углерод.

В исходной воде содержание общего и взвешенного органического углерода было больше в оз. Неро, наибольшая цветность и наибольшее содержание растворенного органического углерода — в оз. Большое, воды которого богаты окрашенными гумусовыми веществами. За время хранения в течение года содержание растворенного органического углерода убыло в воде всех четырех водоемов от 12 до 22% по сравнению с исходным его количеством. Наибольшая относительная убыль была в воде оз. Большое, наименьшая — Рыбинского водохранилища. Более интенсивно этот процесс проходил в 1-й месяц. Однако эта убыль была больше по сравнению с количеством образующегося взвешенного органического углерода. Такое различие, очевидно, обусловлено окислением (минерализацией) соответствующего количества растворенного органического вещества.

Относительное количество образующихся взвесей за год колебалось от 4 до 9% от исходного. Очевидно, в природных условиях при обычном спокойном состоянии вод образование взвешенного органического вещества из растворенного протекает интенсивное, особенно в водоемах, воды которых богаты окрашенными гумусовыми веществами.

Интересно, что при близких концентрациях исходного растворенного органического углерода в воде оз. Большое и Неро, величины его общего снижения за год хранения также практически одинаковы (табл. 4). Однако, если в воде оз. Большое на долю образующихся взвесей приходится около 40% от величины общего снижения растворенного органического углерода, то в воде оз. Не-

Т а б л и ц а 4

Изменение содержания органического углерода в фильтрованной воде за время хранения, мг С/л

| Водоем | Исходная вода                 |                      |            |              | Фильтрованная вода |            |              |                      |
|--------|-------------------------------|----------------------|------------|--------------|--------------------|------------|--------------|----------------------|
|        | цветность град.               | органический углерод |            |              | спустя месяц       |            |              |                      |
|        |                               | общий                | взвешенный | растворенный | общий              | взвешенный | растворенный | органический углерод |
| Озера: | 10                            | 24,5                 | 10,5 (4,3) | 14,0         | 13,4               | 0,2 (1,4)  | 13,2         | 9,6 (4,3)            |
|        | 25                            | 13,3                 | 1,1 (8,3)  | 12,2         | 11,6               | 0,4 (3,3)  | 11,2         | 0,6 (4,9)            |
|        | 70                            | 15,9                 | 1,3 (8,2)  | 14,6         | 13,6               | 0,8 (5,5)  | 12,8         | 1,0 (8,9)            |
|        | 40                            | 11,0                 | 2,8 (25)   | 8,2          | 8,0                | 0,2 (2,4)  | 7,8          | 0,2 (2,4)            |
|        | часть Рыбачьего водохранилища |                      |            |              |                    |            |              |                      |
| Пляжи: | 10                            |                      |            |              |                    |            |              |                      |
|        | 25                            |                      |            |              |                    |            |              |                      |
|        | 70                            |                      |            |              |                    |            |              |                      |
|        | 40                            |                      |            |              |                    |            |              |                      |
|        | часть Рыбачьего водохранилища |                      |            |              |                    |            |              |                      |

Примечание. Цифры в скобках: для исходной воды — содержание углерода, % от общего, для фильтрованной — содержание углерода, % от растворенного углерода в исходной воде.

ро лишь 20%. Остальная часть растворенного ОБ подверглась окислению. В большей мере это проявилось в воде оз. Неро, где растворенное ОБ в основном планктонного происхождения, а в воде оз. Большое преобладают окрашенные гумусовые вещества, которые, очевидно, биохимически более устойчивы.

Не только количество, но и природа органического вещества взвесей, образовавшегося при хранении фильтрованных вод водоемов разной степени трофии, различны. В результате микроскопического анализа найдено, что в составе исходных взвесей оз. Неро и Плещеево преобладал фитопланктон, в 2 других водоемах (оз. Большое и Рыбинское водохранилище) взвешенное вещество преимущественно состояло из торфянистых частиц. После года инкубации только взвешенное вещество, образовавшееся в фильтрате воды оз. Большое, характеризовалось близкими величинами относительного содержания органического углерода с исходными взвесями (табл. 5).

Т а б л и ц а 5

Содержание органического углерода во взвешях, образовавшихся при длительном хранении фильтратов вод различных водоемов в темноте

| Водоем                  | Исходные взвеси |                   | Через месяц инкубации |                   | Через год инкубации |                   |
|-------------------------|-----------------|-------------------|-----------------------|-------------------|---------------------|-------------------|
|                         | мг/л            | % от веса взвесей | мг/л                  | % от веса взвесей | мг/л                | % от веса взвесей |
| Озера:                  |                 |                   |                       |                   |                     |                   |
| Неро                    | 10,50           | 23,8              | 0,22                  | 12,1              | 0,57                | 15,8              |
| Плещеево                | 1,10            | 21,2              | 0,39                  | 10,9              | 0,84                | 19,1              |
| Большое                 | 1,32            | 20,6              | 0,76                  | 23,7              | 1,26                | 22,5              |
| Рыбинское водохранилище | 2,84            | 20,0              | 0,22                  | 14,7              | 0,35                | 16,9              |

Этот факт также указывает на преобладание гумусовых веществ болотного происхождения в органических взвешях, образовавшихся при хранении вод этого озера. По-видимому, образованию этих веществ способствовали и низкие значения pH - 4,7 [4, 20] в воде оз. Большое.

Если после 1-го месяца инкубации фильтрованных вод оз. Плещеево и Неро, а также Рыбинского водохранилища относительное содержание органического углерода во взвешях (в расчете на



воздушно-сухой вес) составляло 11-17%, то после года инкубации оно равно 16-19%, что, очевидно, обусловлено более интенсивной минерализацией азот- и фосфорсодержащих соединений органического вещества взвесей [9].

Таким образом, изучена кинетика разложения органического вещества природных взвесей при разной температуре. При инкубации вод, не содержащей лабильного органического вещества, со скоростью в темноте при 20° константа скорости потребления кислорода (КБК) составляла 0,2-0,3/сутки. По мере снижения во взвешях нестойкого органического вещества и, следовательно, накопления устойчивой фракции величина КБК уменьшалась до 0,06/сутки.

В опытах по разложению органического вещества взвесей, богатых фитопланктоном, средние величины температурного коэффициента в интервале температур от 7 до 30° за 5 и 20 суток выше по сравнению со „старым“ детритом.

Показано, что при длительном хранении фильтратов природных вод (фильтрация через мембранный фильтр с размером пор 0,5 мкм) происходит не только образование взвесей, но и дальнейшая трансформация их ОВ, приводящая к относительному возрастанию в них органического углерода.

#### Л и т е р а т у р а

1. Б и к б у л а т о в Э.С., Б и к б у л а т о в а Е.М. Скорость распада органического вещества отмершего фитопланктона. - Наст. сб.
2. К а п л и н В.Т. Превращение органических веществ в природных водах. - Автореф. докт. дис., Иркутск, 1973. 46 с.
3. К у д р я в ц е в В.М. О способности бактерий к минерализации органического вещества водорослей. - Гидробиол. журн., 1972, т.8, с. 67-71.
4. Л а р и о н о в Ю.В. Влияние pH на некоторые свойства окрашенных органических соединений природных вод. - Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1972, № 16, с. 58-62.
5. О с т а п е н я А.П. Биохимическое потребление кислорода. - В кн.: Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. М., 1971, с. 250-254.
6. О с т а п е н я А.П. Соотношение между легко- и трудно-окисляемыми органическими веществами sestона озер разного типа. - Тр. X науч. конф. по изуч. внутр. водоемов Прибалтики, Минск, 1972, с. 12-15.
7. С а м н е р Д.Б., С о м е р с Г.Ф. Химия ферментов и методы их исследования. М., 1948. 320 с.
8. С е м е н о в и ч Н.И. Исследование химического обмена между дном и водной массой озера. - Тр. лаб. озеровед., 1960, т. 11, с. 3-47.

9. Скопинцев Б.А. Органическое вещество в природных водах. - Тр. ГОИН, 1950, вып. 17 (29), 290 с.
10. Скопинцев Б.А., Брук Е.С. Исследование окислительных процессов, протекающих в воде при разложении фитопланктона в аэробных условиях. Микробиология, 1940, т. 9, № 6, с. 595-607.
11. Скопинцев Б.А., Бакулина А.Г., Мельникова Н.И. Органическое вещество в воде Онежского озера и некоторых водоемов Волго-Балтийского водного пути летом 1968 г. - В кн.: Органическое вещество и элементы гидрологического режима волжских водохранилищ. Л., 1972, с. 54-61.
12. Сорокин Ю.И. Экспериментальная оценка влияния давления и температуры на метаболизм микрофлоры глубинных вод океана. - Микробиология, 1969, т. 38, № 5, с. 868-872.
13. Сорокин Ю.И. Об агрегированности морского бактериопланктона. - ДАН СССР, 1970, т. 192, № 4, с. 905-907.
14. Сорокин Ю.И. Количественная оценка роли бактериопланктона в биологической продуктивности тропических вод Тихого океана. - В кн.: Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. М., 1971, с. 92-122.
15. Сущеня Л.М. Интенсивность дыхания ракообразных. Киев, 1972. 196 с.
16. Финенко З.З. Детрит и его значение в море. - В кн.: Проблемы морской биологии. Киев, 1971, с. 214-218.
17. Финенко З.З., Остапеня А.П. Вертикальное распределение взвешенного органического вещества в тропических водах южного полушария Тихого океана. - В кн.: Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. М., 1971, с. 241-249.
18. Jewell W. I., McCarty P.L. Aerobic decomposition of Algae. - Environmental Science and Technology, 1971, vol. 6, N 10, p. 1023-1031.
19. Moore E.W. Long time biochemical oxygen demands at low temperatures. - Sew. Works, J., 1941, vol. 13, N 5, p. 561.
20. Shapiro I. Chemical and biological studies on the yellow organic acids of lake waters. - Limnol. and Oceanogr., 1957, vol. 11, p. 161-179.
21. Standard methods for examination of water and wastewater. N.-Y., 1960. 626 S.

ВЗВЕШЕННОЕ И РАСТВОРЕННОЕ ОРГАНИЧЕСКОЕ  
ВЕЩЕСТВО В ПРИРОДНЫХ ВОДАХ ПО  
ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫМ ДАННЫМ И НАТУРНЫМ  
НАБЛЮДЕНИЯМ

В статье, посвященной химическому составу ОВ фитопланктона, приведены результаты расчета „биохимической“ формулы среднего фитопланктона с учетом современных данных по его элементному и полному биохимическому составу [2]. Она выгодно отличается от соответствующих зарубежных формул, при построении которых учитывались только углеводы. Величина вычисленного заново кислородного эквивалента ОВ фитопланктона, используемого при расчетах скисления в аэробных условиях, и величина отношения  $S:C$ , применяемая при аналогичных расчетах в анаэробных условиях, практически совпадают с ранее опубликованными отечественными данными, при расчете которых были учтены не только углеводы, но белки и жиры.

Для сопоставления результатов изучения интенсивности распада (разложения) ОВ отмершего фитопланктона и его остатков приведены соответствующие сводные данные, полученные во всех аэробных и анаэробных опытах (табл. 1, 2) [5, 29]. Наблюдавшиеся в первые несколько дней значительные колебания убыли разных показателей ОВ во всех аэробных опытах, очевидно, связаны с неодинаковой синтетической деятельностью организмов, использовавших имевшиеся в воде в начале опыта минеральные соединения азота и фосфора. Массовое развитие жгутиковых в первые дни и столь же резкая их убыль в последующие ранее не отмечались. В наших опытах это удалось установить при практически ежедневном отборе проб на анализ. Отсутствие таких колебаний содержания исследованных компонентов в первые дни анаэробных опытов подтверждают обоснованность высказанного предположения о причине данного явления в аэробных опытах. Следует подчеркнуть, что, начиная примерно с 20-го дня, степень распада, установленная для одинаковых (близких) сроков разных опытов по таким показателям органического вещества, как органический углерод, азот, углеводы, белки, а также сухой вес, близка, а иногда практически и совпадала. Ранее такая склонность изменения концентрации отдельных показателей орга-

Таблица 1

Степень распада органических компонентов отмершего фитопланктона в аэробных условиях при температуре около 20°, % от исходного

| Номер опытов | Дни          | Сухой вес | Органический |      |        | Углеводы | Белки | Липиды |
|--------------|--------------|-----------|--------------|------|--------|----------|-------|--------|
|              |              |           | С            | N    | P      |          |       |        |
| 1-6          | Начало опыта | 0         | 0            | 0    | 0      | 0        | 0     | 0      |
| 1-4          | 1            | 8-23      | 4-26         | 1-12 | 12-61  | 4-27     | 4-16  |        |
|              | 3            | 28-35     | 25           | 1-22 | 12-110 | 24-35    | 16-55 |        |
| 2            | 16           | 66        | 60           | 43   | 36     | 31       | 56    |        |
| 1            | 20           | -         | 51           | 58   | 60     | 37       | 51    |        |
| 6            | 20           | 52        | -            | -    | -      | -        | -     | 33     |
| 3            | 21           | 48        | 49           | 48   | 50     | 49       | 64    | -      |
| 5            | 24           | 57        | 58           | -    | -      | -        | -     | 25     |
| 4            | 33           | 65        | 69           | 68   | -      | 69       | 59    |        |
| 3            | 55           | 60        | 61           | 67   | 64     | 67       | 83    |        |
| 6            | 75           | 65        | -            | -    | -      | -        | -     | 55     |
| 5            | 146          | 70        | 74           | -    | -      | -        | -     | 61     |
| 3            | 185          | 72        | 71           | 86   | 70     | 76       | 87    |        |
| 3-4          | 330          | 82        | 78           | -    | -      | 75       | 84    |        |
| 3            | 390          | 82        | 82           | -    | 77     | 85       | 90    |        |

Примечание. Опыт 1-й проведен с хлореллой, 2-й и 5-й с диатомовыми водорослями, остальные с синезелеными. В 1-й и 3-й дни количество органического фосфора и белка было большим по сравнению с исходным на соответствующую величину, приведенную в скобках. Опыт 3-й поставлен на воде с высокой цветностью, в 5-м и 6-м изучалось разложение липидов на фоне убыли сухого веса.

Таблица 2

Степень распада органических компонентов отмершего фитопланктона в аэробных условиях при температуре около 20°, % от исходного

| Номер опытов | Дни          | Сухой вес | Органический |    |    | Углеводы | Белки | Липиды |
|--------------|--------------|-----------|--------------|----|----|----------|-------|--------|
|              |              |           | С            | N  | P  |          |       |        |
| 6-7          | Начало опыта | 0         | 0            | 0  | 0  | 0        | 0     | 0      |
| 6            | 3            | 5         | 13           | -  | 3  | 17       | 14    | -      |
| 7            | 4            | 18        | 21           | 21 | 33 | 52       | 15    | 6      |
| 7            | 25           | 58        | 55           | 55 | 77 | 68       | 63    | 21     |
| 6            | 76           | 54        | 45           | -  | -  | 57       | 53    | -      |
| 7            | 76           | 60        | 58           | 67 | -  | 71       | 80    | 37     |
| 7            | 185          | 65        | 66           | 69 | 81 | 72       | 82    | 52     |

Примечание. Опыт 6-й проведен с хлореллой, 7-й с синезелеными водорослями.

нического вещества во взвешях в аналогичных опытах была установлена только по скорости накопления в воде аммония и количеству биохимического потребления за 5 суток - БПК<sub>5</sub> [30]. Интенсивность убыли биомассы и особенно органического фосфора обычно несколько выше, что соответствует наибольшей скорости оборачиваемости фосфора во многих биохимических процессах. Наименьшая скорость распада характерна для липидов.

Установленная в аэробных опытах убыль всех компонентов, за исключением липидов, на 20-й день при температуре около 20° в среднем составляла 50% от исходного, а на 55-й от 60 до 83%, в среднем 67%. Эти данные согласуются с результатами аналогичных исследований, проведенных до 1964 г. [28], включая работу, выполненную в 1955-1961 гг. на черноморском планктоне [31]. Отметим, что в этих исследованиях интенсивность распада ОВ учитывалась по убыли во взвешях органического С, N и P или по приросту в воде таких продуктов минерализации как аммоний и фосфаты.

В данных опытах, как и ранее [24, 28], интенсивность распада ОВ протекала во времени с убывающей скоростью, что может быть приблизительно описано уравнением реакции 1-го порядка для первых 10 дней опыта, когда уменьшение величины константы этого процесса со временем еще невелико.

Снижение величин констант скорости распада несомненно обусловлено наличием в исходном ОВ отмершего планктона и его остатков не только лабильных, но и более биохимически стойких органических соединений (как бывших в исходном планктоне, так и образовавшихся в процессе распада и трансформации ОВ). Естественно, что в первое время распадаются преимущественно лабильные формы ОВ, а в последующем его устойчивая фракция. Согласно расчетам [3], более надежно использование для определения кинетики распада ОВ отмершего планктона в аэробных условиях уравнения реакции 2-го порядка. Получаемая величина константы практически постоянна в течение 10 и последующих дней. Эти результаты подтвердили практическую (для расчетов) целесообразность предложенного выделения в составе исходного материала нескольких фракций ОВ, отличающихся различной степенью биохимической устойчивости.

В последующие (после 33-го дня) сроки длительных опытов интенсивность убыли взвешенного ОВ продолжала уменьшаться. По всем показателям органического вещества, исключая липиды, на 195-й день убыло от 63 до 76% (в среднем 72%) от исходного, на 330-380-й - от 75 до 86% (в среднем 81%). Если за 1-й месяц убыло в среднем по всем показателям 66% от исходного ОВ, то за последующие 11 месяцев - 14%, т.е. практически в 5 раз меньше.

Средняя скорость распада взвешенного ОВ в расчете на сутки за это время была в 50 раз меньше по сравнению с первыми 33 сутками. За весь длившийся более 1 года опыт осталось

около 20% от исходного взвешенного ОВ. Эти результаты также согласуются с опубликованными данными длительных опытов, но они выше тех, которые были получены в зарубежных исследованиях, начиная с 1969 г. [28]. Однако в природных условиях степень использования синтезированного планктоном органического вещества выше.

Углеводы и белки, найденные в органическом материале, оставшемся после длительных опытов, очевидно, принципиально подобны найденным в донных отложениях ряда водоемов и в почвенном гумусе; это не истинные углеводы и белки, а углеводо- и белкоподобные вещества, характеризующиеся повышенной биохимической устойчивостью.

Распад ОВ отмершего планктона в анаэробных опытах в присутствии большого количества сульфатов также протекал с убывающей скоростью и в первое время приблизительно описывался уравнением реакции 1-го порядка. Величины рассчитанных констант близки к соответствующим значениям, полученным в аэробных опытах. Но все же в первые 10 дней, когда во взвесах преобладало лабильное ОВ, скорость распада была меньше, чем в аэробных опытах. Одной из причин такого отставания может быть естественная при постановке таких опытов смена аэробных бактерий на анаэробные; при удалении кислорода из опытных склянок азотом анаэробная микрофлора не вносилась.

Оказалось, что при расчете констант распада ОВ планктона в анаэробных опытах более надежно применять уравнение реакции 1-го порядка, что также может быть связано со сменой бактериальных форм [13].

В последующее время степень распада ОВ отмершего планктона в анаэробных опытах была близкой к таковой в длительных аэробных опытах. Поэтому ряд выводов, вытекающих из рассмотрения результатов изучения распада ОВ планктона в аэробных опытах, применим и к анаэробным условиям. Практическое совпадение степени распада ОВ отмершего планктона в анаэробных и аэробных опытах наблюдалось и в аналогичных исследованиях, выполненных ранее отечественными и зарубежными исследователями [28]. Это дает основание полагать, что в аэробных опытах, как и в анаэробных, имеется общий фактор, ограничивающий интенсивность распада органического вещества.

Известно, что разложение всякого ОВ в анаэробных условиях, особенно в присутствии сероводорода, протекает медленнее, чем при наличии кислорода. В качестве примера можно привести Черное море, воды которого с глубины 200 м содержат сероводород. Согласно Криссу и др. [11], в глубинных водах этого моря имеется значительное количество неполностью разложившихся остатков организмов, а в его донных отложениях содержание органического углерода повышено. По мнению этих авторов, данное явление обусловлено тем, что опускающиеся на дно остатки животных и растений не становятся достоянием глубоководной

фауны, использующей их в пищевых целях. Согласно Одуму [18], если бактерии и грибы разлагают сложные составные компоненты мертвой протоплазмы, абсорбируют продукты распада и освобождают простые вещества, то зоопланктон поедает фитопланктон, измельчая органические вещества. Говоря о потребителях детрита, это же автор отмечает, что мелкие, питающиеся детритом животные, а также бактерии и грибы „работают совместно, так как превращение животными больших кусков в мелкие делает пищу более доступной для микроорганизмов“.

Естественно, что в анаэробных опытах по изучению распада ОВ планктона полностью исключается присутствие зоопланктона и других животных организмов, и таким образом устраняется их участие в использовании детрита. Такие же условия, очевидно, имеют место и в аэробных опытах, что и является причиной пониженной степени использования в них ОВ. В то же время можно полагать, что установленная в длительных анаэробных опытах степень распада ОВ отмершего планктона и его остатков (около 70–80%) близка к степени его использования соответствующими микроорганизмами анаэробной зоны сероводородсодержащих водоемов. Но, хотя в природных водоемах в эту зону поступает относительно меньше остатков планктонных организмов, чем в опытах, замедленный (вследствие стратификации) обмен вод этой зоны с водами аэробной зоны приводит к накоплению в воде и на дне сероводородной зоны растворенного и взвешенного ОВ, особенно при постоянно пониженной температуре воды. Все это обуславливает те особенности химического состава воды анаэробной зоны, какие наблюдаются в воде соответствующих опытов. Это относится и к органическим и к неорганическим компонентам: накопление аммония и сероводорода, понижение величины рН, повышение щелочности.

Какова же степень использования ОВ, ежегодно продуцируемого фитопланктоном? Согласно расчету С.И. Кузнецова [13], проведенного им по данным Т.А. Сперанской [34] о биохимическом составе ОВ планктона и поверхностного ила в оз. Белом в Косине, в водном слое толщиной около 12 м распадается примерно 80% от ОВ, ежегодно продуцируемого фитопланктона. Такая же величина принята и для Рыбинского водохранилища [20].

Исходя из накопления двуокиси углерода в воде слоя, расположенного ниже слоя температурного скачка, Оле [45] установил, что в 3 голштинских озерах минерализуется 86, 89 и 96% от ежегодной продукции органического вещества. Остальное представляет собой устойчивое ОВ как нерастворимое, так и растворимое в воде (водный гумус). Однако в некоторых кислородсодержащих озерах может иметь место пониженная степень использования гидробионтами ОВ планктона и его остатков в водной среде. Сюда относятся те озера, в донных отложениях которых накапливаются сапропели. Это нередко наблюдается в мелких и в то же время

микропродуктивных озерах, получающих значительное количество глинистых частиц [23].

Формирование водного гумуса было установлено в рассмотренных опытах [5, 29] и в ряде работ, опубликованных ранее [25]: спустя 25–30 дней опыта, когда при 20° разлагается основная масса лабильной фракции ОБ отмершего фитопланктона, и в последующее время в воде остается растворенный органический углерод и углеводоподобные соединения. Именно это относительно устойчивое органическое вещество планктонного происхождения формирует растворенное автохтонное ОБ (водный гумус) в водах озер, водохранилищ, морей, океанов. Говоря об устойчивости минералов углерода, В.И. Вернадский [7] отмечал: „всюду в живом веществе можно наблюдать образование устойчивых и косных углеродных тел. Они собираются в его остатках после смерти“. Указывая на непреходящее время и повсеместность существования гумуса, С. Ваксман [6] писал: „... Гумус – это природное тело, образующееся везде, где растительные и животные остатки подвергаются разложению“. По Одуму [17], „Наиболее устойчивыми продуктами разложения являются гуминовые вещества (гумус), которые представляют собой обязательный компонент экосистем“. Как было упомянуто выше [29], прямое подтверждение образования органического вещества в природной воде из продуктов разложения планктона было установлено по близости величин отношения изотопов углерода  $C^{12}$  и  $C^{13}$  в ОБ воды, планктона и взвесей океана.

К.М. Хайлов пишет, что „в некоторых сообществах 95% органического вещества из звена первичной органической продукции утилизируется вторичными продуцентами в виде детрита“ [36]. При расчете баланса ОБ в водах Мирового океана было принято, что 92% годовой продукции фитопланктона используется бактериями и зоопланктоном, 5% осаждается на дно и 3% приходится на водный гумус. Исходя из установившегося динамического равновесия, принято, что равное количество имевшегося в воде океана растворенного ОБ ежегодно окисляется и сорбируется на взвешях [26].

Если закономерности процесса распада ОБ планктона в аэробных и анаэробных условиях практически подобны, то этого нельзя сказать о переходящих в воду растворимых компонентах. Когда органический фосфор в обоих опытах убывал до предела чувствительности метода буквально за первые 10 дней, то убывл органического азота и аминокислот в анаэробных опытах была постепенной. „Поведение“ во времени растворенного органического углерода и углеводов не имело той закономерной последовательности, как это наблюдалось для взвешенной фракции ОБ. В некоторых аэробных опытах имело место возрастание их концентраций в промежуточные сроки начального периода опытов. Очевидно, это обусловлено небольшим, но постоянным поступлением в воду ОБ пониженной лабильности. В последующее время концентрация углеводов и растворенного органического углерода убывала. Последний имелся в воде в конце длительных опытов, и его количество было



Т а б л и ц а 3

Содержание растворенных органических компонентов, образовавшихся при распаде органического вещества отмершего планктона при температуре около 20°

| Номер опыта        | Компоненты           | В начале опыта |     | В промежуточные сроки |      |      |     | В конце опыта |     |
|--------------------|----------------------|----------------|-----|-----------------------|------|------|-----|---------------|-----|
|                    |                      | мг/л           | %   | дни                   | мг/л | %    | дни | мг/л          | %   |
| Аэробные условия   |                      |                |     |                       |      |      |     |               |     |
| 1                  | С органический       | 1.1            | 100 | 10                    | 2.5  | 227  | 20  | 3.6           | 327 |
|                    | Углеводы             | 3.0            | 100 | 10                    | 3.1  | 103  | -   | 5.5           | 183 |
| 2                  | Углеводы             | 167            | 100 | 6                     | 80   | 48   | -   | -             | -   |
| 3                  | С органический       | 38             | 100 | 55                    | 27   | 70   | 390 | 12            | 31  |
|                    | Углеводы             | 16             | 100 |                       | 24   | 150  | -   | -             | -   |
| 4                  | С органический       | 114            | 100 | 33                    | 27   | 23   | 330 | 2.3           | 2   |
|                    | Углеводы             | 44.8           | 100 |                       | 21.2 | 47   | -   | -             | -   |
| Анаэробные условия |                      |                |     |                       |      |      |     |               |     |
| 6                  | С органический       | 7.5            | 100 | 32                    | 6.7  | 89   | 76  | -             | -   |
|                    | Углеводы             | 2.6            | 100 |                       | 6.0  | 231  | -   | 5.8           | 223 |
| 7                  | С органический       | 65             | 100 | 25                    | 206  | 317  | 195 | 62.5          | 96  |
|                    | Углеводы             | 40             | 100 |                       | 28.2 | 71   | -   | -             | -   |
|                    | Органические кислоты | 30             | 100 |                       | 300  | 1000 | 30  | 30            | 100 |

Примечание. Опыты 1-й и 6-й проведены с хлореллой, 2-й с диатомовыми водорослями, остальные с синезелеными, из которых опыт 3-й на воде с высокой цветностью.

значительным, когда опыт был поставлен на высокоцветной воде (табл. 3). Наибольшее содержание названных органических компонентов в 1-й день опыта в основном было обусловлено процессами автолиза и лизиса отмерших клеток фитопланктона. В последующие дни их образование определялось деятельностью микроорганизмов, участвующих в распаде органических взвесей, а скорость образования и распада органического Р, N и аминокислот, по-видимому, была одинакова<sup>1</sup>. Согласно исследованиям на водоемах [22, 37], концентрация изученных растворенных органических компонентов в вегетационный период менялась в зависимости от смены периодов интенсивного и малого развития фитопланктона.

При анаэробном распаде (в присутствии сульфатов) в первое время в воде накапливалось по сравнению с аэробным значительно больше органического вещества (судя по органическому углероду), в котором преобладали органические кислоты. Таким образом, при анаэробном распаде путем сульфатредукции из первичного ОБ отмершего планктона, как и при метановом брожении, образуются органические кислоты. В первое время в опытах образование их было выше убыли, также обусловленной использованием этих кислот соответствующими микроорганизмами, в последующем преобладала убыль. Очевидно, в природных водоемах при условии постоянного поступления в воду анаэробной зоны органических остатков устанавливается равновесие между образованием слабых органических кислот и их использованием. Эти кислоты обнаружены в поверхностном слое донных отложений озер и водохранилищ. По-видимому, они имеются и в глубинных водах этих водоемов. Косвенное подтверждение этого — результаты определения органического углерода в водах сероводородной зоны Черного моря: его содержание, определенное непосредственно в воде [40], было больше, нежели в сухих остатках от выпаривания воды [27].

Рассмотрение полученных в анаэробных и аэробных опытах данных позволяет утверждать, что накопление нерастворимого устойчивого ОБ при разложении остатков фитопланктона в сероводородной зоне соответствующих природных водоемов обусловлено состоянием анюксии этой зоны. Фори и Мак-Карти [41] считают, что накопление сероводорода в таких водоемах — следствие аккумуляции ОБ. Очевидно, такое мнение справедливо лишь для 1-го периода становления сероводородной зоны, обязательной предпосылкой чего должна быть значительная стратификация вод, нарушающая нормальный водообмен. Полное использование растворенного в воде кислорода приводит к условиям, исключаящим жизнедеятель-

---

<sup>1</sup> Естественно, что растворенный органический N и P имелись в воде и в конце длительных опытов (как это имеет место в природных водоемах и эстон), но обнаружить их трудно из-за накопления большого количества N и P-содержащих минеральных соединений.

ность животных организмов, что в дальнейшем усугубляется появлением сероводорода. Это и создает условия для менее полного разложения органических остатков.

Проведенное во всех опытах по разложению ОВ отмершего планктона исследование в воде поглощения света в ультрафиолетовой и видимой областях спектра оказалось весьма эффективным. Оно позволило сравнительно легко проследить за изменением во времени малых концентраций растворенных в воде лабильных органических соединений.

Наблюдавшаяся убыль содержания органического вещества отмершего планктона сопровождалась соответственным накоплением минеральных соединений азота и фосфатов. Это было подтверждено результатами вычисления баланса всех форм N и P в последовательные сроки опытов. В преобладающем числе аэробных опытов баланс был полным. Выяснение причин нехватки фосфатов в конце анаэробных опытов, что характерно и для природных сероводородных водоемов, требует дальнейших исследований.

В опытах по разложению ОВ отмершего планктона и его остатков, проведенных при температуре 8° [4], интенсивность распада лабильной фракции ОВ была понижена соответственно величинам температурного коэффициента, установленного по правилу Вант-Гоффа. Эти выводы имеют особенно важное значение для эвтрофированных водоемов в зимние месяцы. Скорость распада устойчивой фракции ОВ также снижается при понижении температуры.

Проведенные опыты по непосредственному изучению „поведения“ растворенных окрашенных гумусовых веществ в присутствии разлагающихся остатков фитопланктона позволили количественно оценить значение этого процесса [28]. В таких условиях концентрация окрашенных гумусовых веществ убывала, что было констатировано не только по понижению цветности, определяемой по хромовокобальтовой шкале, но и по понижению концентрации растворенного органического углерода и величинам оптической плотности в коротковолновой части спектра. Эти данные согласуются с результатами опубликованных ранее косвенных исследований [29]. Повышенное использование окрашенных гумусовых веществ в определенных условиях имеет значение для ускорения круговорота окрашенного ОВ гумусовых веществ терригенной природы. Ранее это явление было установлено для морского водного гумуса планктонного происхождения в аналогичных опытах с фито- и зоопланктоном [38, 39]: в конце опыта количество минеральных соединений N и P было больше внесенного с планктоном органического N и P. Добавка в почву легкоусвояемого органического материала также способствует разложению почвенного гумуса [10]. Установлено влияние выделенных из воды фульвокислот на рост бактерий рода *Pseudomonas* [42]. Все эти явления рассматриваются в плане сопряженного микробного метаболизма (Co-metabolism), приводящего к разложению устой-

чивых органических соединений [43]. Актуальность таких исследований несомненна.

Безусловно, желательнее дальнейшее изучение распада органического вещества отмершего планктона и его остатков. При осуществлении таких работ следует расширить число определяемых в воде растворимых органических компонентов и производить учет газообразных продуктов распада в анаэробных опытах. В последних необходимо также измерять окислительно-восстановительный потенциал, все формы минеральных серосодержащих соединений и продолжать поиски причин потери фосфора. При проведении этих работ необходим и последовательный „биологический” контроль по учету живых клеток планктона и бактерий. Отбор исследуемых проб воды для анализа следует проводить чаще, особенно в первое время.

Успешное осуществление таких исследований возможно лишь при постоянном усовершенствовании и разработке новых более чувствительных и надежных методов химического и биохимического анализов, что частично и было осуществлено в рассмотренных работах. Желательно также в течение всего опыта проводить контрольные определения всех компонентов в той же воде, которая используется при постановке опытов; это особенно важно при использовании в опытах малых навесок вносимого планктона.

Водоросли для этих исследований должны быть свежесобранными и не подвергшимися какой-либо предварительной обработке. Хранение водорослей в холодильнике, а тем более в морозильной камере приводит к значительным изменениям их биохимического состава. Результаты выполненных исследований позволили установить оптимальные пределы концентраций фитопланктона при проведении аналогичных опытов [29].

Изучение органического вещества взвесей в водоемах с различными физико-географическими и экологическими характеристиками, т.е. лимнологическими, позволило установить ряд показателей степени лабильности их ОВ [15]. В качестве основного критерия обычно использовалось содержание во взвешях белка. В указанном плане эффективными оказались и другие показатели. Естественно, что их числовые значения (когда использовалось процентное их содержание во взвешях) не были одинаковыми: они изменились в зависимости от лимнологических особенностей водоемов. Дополнительное использование величин отношений содержания во взвешях отдельных характеристик ОВ дало возможность получать более надежную оценку лабильности исследуемого органического вещества.

Едва ли можно считать, что органическое вещество взвесей только 3 исследованных озер Ярославской обл. характеризуется определенно отличающимися показателями его лабильности. Найденные значения различных показателей ОВ взвесей плесов Рыбинского и Иваньковского водохранилищ, а также Ладожского, Онежского и Кубовского озер нередко имели общие черты с показателями ОВ взвесей из 3 озер Ярославской обл. Это обусловлено сочетанием

ряда характерных особенностей исследованного химического состава воды и взвесей эвтрофного водоема и водоема со значительным содержанием гумусовых веществ болотного происхождения. Безусловно, желательное проведение аналогичных исследований и на других водоемах; это позволит уточнить эффективность использования рекомендуемых показателей лабильности ОВ взвесей и дополнить их новыми.

Несомненно, что полученный большой материал по общему содержанию взвесей в исследованных водоемах в разные сезоны и по качественному составу их органического вещества имеет широкое значение.

Эти работы подтвердили возможность использования тех отношений различных показателей ОВ, которые были предложены для установления нестойкости общего (растворенного и взвешенного) органического вещества в природных водах [25].

В органическом веществе взвесей в вегетационный период и при повышенной трофности водоема величины отношений кислорода перманганатной окисляемости к органическому углероду и к кислороду бихроматной окисляемости в большинстве случаев уменьшаются (табл. 4).

В то же время величины кислородного эквивалента и отношений БПК<sub>5</sub> к органическому углероду и БПК<sub>20</sub> к кислороду бихроматной окисляемости чаще возрастают. Характерно, что отношения максимальных величин  $\frac{O_2 BO}{C_{орг}}$  и  $\frac{БПК_5}{C_{орг}}$  (к их минимальным

значениям) в большинстве случаев близки: они являются прямыми показателями лабильности органического вещества.

Весьма примечательно, что величины отношений кислорода бихроматной окисляемости к органическому углероду, т.е. величины кислородных эквивалентов общего (растворенного + взвешенного) органического вещества, в водах ранее исследованных водоемов [16] изменялись с той закономерностью, как это было установлено для ОВ взвесей [15].

Оказалось, что в период весеннего половодья, когда продуцирование фитопланктона незначительно, величины КЭ в воде рек и озер были меньше величины КЭ, характерной для глюкозы (2.67) и больше таковой в вегетационный период. Это дает основание полагать, что некоторые биохимические компоненты, которые обуславливают лабильность органического вещества взвесей, находятся и в растворенном состоянии.

Ввиду сложности анализа всех растворенных в воде лабильных органических соединений, определение бихроматной окисляемости и органического углерода в исследуемой воде позволит получить сравнительное представление о степени лабильности суммы всех органических компонентов, конечно, при условии соблюдения всех условий, определяющих правильность получаемых результатов.

Т а б л и ц а 4

Величины отношений показателей органического вещества взвесей

| Показатель                | Период | Озера     |           |           | Рыбное водохранилище |                |
|---------------------------|--------|-----------|-----------|-----------|----------------------|----------------|
|                           |        | Большое   | Плещеево  | Неро      | центральная часть    | Моложский плес |
| $\frac{O_2 PO}{C_{орг.}}$ | а      | 0,84-0,92 | 0,64-0,80 | 0,56-0,63 | 0,55-1,04            | 0,68-0,83      |
|                           | б      | 0,81-0,94 | 0,78-0,90 | 0,56-0,68 | 0,86-1,06            | 0,85-0,96      |
| $\frac{O_2 PO}{O_2 BO}$   | а      | 27-39     | 18-28     | 18-19     | 20-42                | 21-34          |
|                           | б      | 37-48     | 30-37     | 18-23     | 36-51                | 35-44          |
| $\frac{O_2 BO}{C_{орг.}}$ | а      | 2,1-3,3   | 2,8-3,5   | 3,0-3,3   | 1,7-3,1              | 2,7-3,3        |
|                           | б      | 1,9-2,2   | 2,4-2,9   | 2,9-3,0   | 1,8-2,4              | 2,1-3,0        |
| $\frac{BPK_5}{C_{орг.}}$  | а      | 0,30-0,74 | 0,44-0,55 | 0,55-0,72 | 0,09-0,57            | 0,37-0,65      |
|                           | б      | 0,20-0,28 | 0,44-0,54 | 0,49-0,05 | 0,10-0,16            | 0,33-0,45      |
| $\frac{BPK_{20}}{O_2 BO}$ | а      | 17-45     | 21-43     | 42-55     | 8-36                 | 19-35          |
|                           | б      | 14-20     | 28-32     | 34-36     | 6-13                 | 21-30          |

Примечания: а - вегетационный период, б - зима, подо льдом; ПО - перманганатная окисляемость, БО - биохимическая.

Вычисленные кислородные эквиваленты и значения степени окисленности<sup>1</sup> ОВ взвесей изученных водоемов соответственно колебались от 1,01 до 3,51 и от +28% до -31%. Последняя величина характерна для взвесей оз. Плещеево в июне 1973 г., когда озеро сильно „шело“. Близкие величины пониженной окисленности взвесей наблюдались и в других озерах во время большого развития фитопланктона; их ОВ характеризовались значительной восстановленностью. При пересчете величины КЭ в калорийность полученные ее значения близки к калорийности горючих сланцев, что свидетельствует о большом запасе потенциальной энергии в органическом веществе взвесей в период „цветения водоемов“. Однако если высокая „физическая“ калорийность ОВ взвесей соответствует их высокой усвояемости, то этого нельзя сказать о горючих сланцах. Таким образом, величины КЭ и степень окисленности взвешенного и суммарного органического вещества в природных водах изменяются сообразно его природе (происхождению) и последующей трансформации, обусловленной протекающими биохимическими процессами. Степень окисленности растворенного и взвешенного ОВ природных вод тем выше, чем относительно меньше содержание лабильной его фракции.

Несомненно, что значение этой характеристики ОВ взвесей имеет большое значение при рассмотрении условий его трансформации в донных отложениях разных водоемов, отличающихся по их физико-географической обстановке.

Вычисленные Ю.В. Ларионовым [14] по уравнению реакции 1-го порядка константы скорости биохимического потребления кислорода органическим веществом взвесей при температуре около 20° в первые 10 дней близки к соответствующим значениям констант скорости распада ОВ фитопланктона, рассчитанным по ряду показателей [3] для этого же срока и при той же температуре. Это свидетельствует об общей направленности и скорости процессов разложения ОВ в природных условиях и в эксперименте. Следует отметить, что величины температурных коэффициентов ( $Q_{10}$ ) биохимического потребления кислорода при разложении органического вещества отмершего планктона и детрита уменьшались по мере убыли в составе ОВ взвесей лабильной фракции.

Экспериментальные исследования убыли (по органическому углероду) содержания окрашенных гумусовых веществ во время длительного хранения болотной воды в темноте дали возможность установить роль процессов агрегирования коллоидно-растворенных органических соединений и биохимического их окисления [14]. Полученные результаты дополняют те данные, которые были получены

---

<sup>1</sup> Степень окисленности рассчитывается по формуле:  

$$\frac{KЭ_{гл} - KЭ_{ов}}{KЭ_{гл}} \times 100$$
, где  $KЭ_{гл}$  и  $KЭ_{ов}$  — кислородные эквиваленты глюкозы и исследуемого ОВ.

при изучении „поведения“ окрашенных гумусовых соединений при разложении ОБ отмершего планктона [29].

Имеется общая закономерность в сезонном изменении величин кислородного эквивалента как взвешенного, так и общего (растворенного и взвешенного) органического вещества. Это обстоятельство косвенно свидетельствует о наличии в воде в вегетационный период лабильных органических соединений, что подтверждается их наличием не только в экспериментальных исследованиях, но и в водоеме. В качестве примера сошлемся на результаты изучения сезонного содержания отдельных органических компонентов в воде 2 продуктивных водоемов и одновременно проводившегося учета продукции и распада ОБ, а также биомассы фитопланктона [22, 37]. Эти обстоятельные комплексные исследования отчетливо показали связь между суммарным содержанием органического углерода и биомассой фитопланктона. Однако динамика содержания отдельных групп органических компонентов (органических кислот, сложных эфиров, углеводов, карбонильных соединений) за время наблюдения выражается более резко, чем изменение суммарного содержания ОБ, определенного по органическому углероду. Естественно, что наиболее ярко эти изменения проявляются при работе во все сезоны года, что и было установлено для Кадамовского пруда: наиболее значительное увеличение содержания в воде названных групп органических соединений (а среди них органических кислот<sup>1</sup> и сложных эфиров, т.е. наименее окисленных соединений) наблюдалось во время „цветения“ водоема и при последующем отмирании водорослей. Отмеченная выше малая динамичность общего содержания в воде органического вещества в течение года по сравнению с перечисленными органическими компонентами (лабильными по своей природе), очевидно, обусловлена значительным преобладанием в воде стойкого органического вещества – водного гумуса. Это предположение находит подтверждение в результатах сопоставления содержания в воде Цимлянского водохранилища [37] суммы свободных аминокислот, сахаров, органических кислот и карбонильных соединений с общим содержанием органического вещества, вычисленного по органическому углероду: перечисленные компоненты составляли лишь небольшую часть от суммарного ОБ. Образующиеся при гидролизе аминокислоты и углеводы в несколько раз превышают свободные. Однако здесь следует иметь в виду, что эти органические соединения также являются и продуктами гидролиза белковоподобных и углеводоподобных соединений водного гумуса.

К сожалению, работы, посвященные изучению содержания в водах суши определенных органических соединений и оценки доли

---

<sup>1</sup> Отметим, что максимальное их содержание в поверхностном слое не превышало 70 мкг-экв/л в воде Кадамовского пруда и 20 мкг-экв/л в Цимлянском водохранилище, что значительно меньше, чем в 1965 г. [21].



их участия во всей массе растворенного ОВ, весьма малочисленны. В то же время количество аналогичных работ в водах морей и океанов значительно больше, и их число продолжает расти. В результате удалось установить, что в расчете на всю толщу океана известные органические соединения составляют лишь около 10% от суммарного ОВ [48], остальное приходится на долю неизвестного, но относительно устойчивого ОВ – водный гумус. Очевидно, что в верхнем фотическом слое вод океана доля известных растворенных органических соединений выше, и еще выше она в водах суши.

Несмотря на преобладание в природных водах водного гумуса, изучение его продвигается медленно. Многие исследователи полагают, что это ОВ представляет собой ассоциированный комплекс органических и неорганических соединений. Важное значение в этом плане имеет установление его происхождения, чему способствовало изучение соотношения стабильных изотопов углерода ( $C^{12}$  и  $C^{13}$ ) в органическом веществе вод океана и суши (т.е. в их водном гумусе). В дополнение к ранее изложенным данным [29] приводим результаты новых исследований. Величины  $\delta C^{13}$  в фульвокислотах и гуминовых кислотах, выделенных из морской воды [46], а также в гумусовых соединениях, извлеченных из морских и донных отложений по методу, принятому в химии почв [44], соответственно составляют от -22,8 до -23,7‰ и от -20 до -22‰. В фульвокислотах и гуминовых кислотах почв показатели  $\delta C^{13}$  колеблются от -25 до -27‰ [44, 48]; кроме того, гумусовые кислоты донных отложений содержат относительно больше азота и серы. И в данном случае величины  $\delta C^{13}$  гумусовых веществ морской воды и морских донных отложений близки к  $\delta C^{13}$  в морском планктоне, а в почвенном гумусе к  $\delta C^{13}$  в наземных растениях. Эти результаты в свою очередь подтверждают непереносимость образования гумуса в процессе бактериального разложения органических остатков. Установленное различие величин  $\delta C^{13}$ , как полагают, в значительной степени обусловлено тем, что при фотосинтезе морские водоросли используют углерод бикарбонатов и карбонатов морской воды, а наземные растения – углерод атмосферной  $CO_2$ , в которой величина  $\delta C^{13}$  более отрицательна [48]. Соответствующие данные для пресноводного планктона, к сожалению, неизвестны.

Применение химических методов исследования в свою очередь показало различие химического состава ОВ пресноводных сапропелей и морских донных отложений по сравнению с почвенным гумусом. Было установлено, что в основе так называемых гуминовых кислот сапропелей заложена алифатическая или алициклическая структура; в то же время гуминовые кислоты торфа, лигнитов и каменных углей в основном построены из циклических – ароматических ядер [9]. Можно предположить, что такое же различие химического состава имеет место в гумусе планктонной и терригенной природы.

Здесь следует упомянуть еще об одной характеристике, а именно об отношении количества кислорода перманганатной окисляемости (в кислой среде – в пресных водах, в щелочной – в

морских) к органическому углероду в той же воде. В водах суши средняя величина этого отношения близка к 1,0, в водах высокопродуктивных озер величина этого отношения снижалась до 0,6, а в высокощелочных водах доходила до 1,2 [12]. В водах Атлантического океана величина этого отношения колебалась от 0,35 до 0,75, в среднем равна 0,5 [33]. Весьма примечательно, что в водах суши наименьшие величины этого отношения характерны для водоемов, где главным источником водного гумуса, как и в океане, был планктон. Экспериментальным путем установлено, что наименьшая степень окисления в кислой среде перманганатом калия характерна для углеводов и белка, наименьшая — для гуминовой кислоты почвы, ароматических аминокислот, фенолов [25]. Здесь имеется аналогия с вышеупомянутым соответствующим различием химического состава гуминовой кислоты сапропелей и торфа. Таковы известные в настоящее время сведения о различии водного гумуса терригенного и планктонного происхождения.

Но если в океанских водах абсолютно преобладает планктонный гумус и лишь в прибрежных областях несколько возрастает доля терригенного гумуса, то в морях (особенно гумидной зоны) роль последнего уже более значительна. В водах открытых водоемов суши соотношение обеих форм гумуса различно, но в большинстве случаев преобладает водный гумус терригенной природы.

Общие черты обеих форм гумуса не ограничиваются их относительной биохимической устойчивостью. Наличие в воде водоемов суши относительно большого количества органического N и P в невегетационный период дает основание полагать, что эта форма названных 2 элементов является их важным резервом. Проведенные расчеты показали, что общее содержание органического N и P в водах океанов соизмеримо с количеством минерального N и P. По-видимому, то же имеет место и в открытых водах суши<sup>1</sup>. Таким образом, органическое вещество природных вод, как и гумус почвы, не только источник потенциальной энергии, но и резерв биогенных элементов. Согласно многочисленным исследованиям, это органическое вещество используется помимо бактерий и другими гидробионтами. Пути повышения скорости оборота органического вещества водного гумуса уже были рассмотрены [28].

Органометаллические комплексы, характерные для водного гумуса суши, как и для почвенного гумуса, имеются и в ОБ вод океанов. Характерно, что особенности поведения в морской воде ионов ряда металлов по сравнению с их растворами позволили выявить определенное влияние даже малого количества органических компонентов на минеральные соединения [47]. Этот вывод согласуется с высказанным ранее представлением о том, что именно ОБ в основ-

---

<sup>1</sup> Например, по Н.А. Трифиновой, в Рыбинском водохранилище ранней весной на долю органического азота приходится до 45% от общего [20].

ном определяет ту разницу в свойствах, которая существует между природными водами и растворами тех же солей и газов в дистиллированной воде [25]. Известная способность к агрегации коллоидной формы ОВ вод суши и океанов имеет важное значение для питания (как и взвешенные остатки отмерших организмов и их жизненные выделения) обитателей глубинных вод.

Детальное изучение органоминеральных комплексов, как и всего органического вещества природных вод, приобретает особое значение в настоящее время ввиду все возрастающего влияния антропогенного фактора на водоемы. Значение химизма и свойств природных органических соединений нередко позволяет предугадывать влияние вносимых посторонних органических продуктов на различные характеристики водоемов. Напомним, что включение в органометаллический комплекс ряда металлов, обладающих токсичностью, приводит к ее снижению.

Поступление даже очищенных сточных вод в отдельные водоемы несомненно должно сказываться и на свойствах водного гумуса (растворенного и взвешенного). Это следует из того, что органическое вещество сточных вод также полностью не минерализуется. Это было установлено при изучении процессов распада ОВ бытовых сточных вод при аэрации в присутствии активного ила: даже при полной нитрификации в очищенной жидкости не удается понизить перманганатную окисляемость (в кислой среде) ниже 20 мг  $O_2/l$ . Сама жидкость при длительной аэрации приобретает желтоватый оттенок; можно предполагать, что образуются гумусовые вещества [1, 35]. Это остающееся относительно стойкое ОВ было названо „водным гумусом сточных вод“ [25]. Твердая фракция ОВ этих сточных вод также полностью не окисляется. Оказалось, что величины констант скорости распада их ОВ и планктона близки (0,1/сутки при 20° за первые 10 суток); то же следует сказать и с степени распада [32].

В органическом веществе сточных вод промышленных производств, особенно органических синтетических материалов, обычно преобладают устойчивые органические компоненты. Так, согласно В.Т. Каллина [8], константы скорости распада при 20° за первые 10 суток для „биологически жестких“ веществ снижались до 0,02–0,002/сутки. Окисление ОВ „биологически мягких“ веществ составляет более 80%, „промежуточной“ группы веществ – 40–80%, „биологически жестких“ веществ – менее 40%. По Г.В. Порушкому [18], величины биохимического показателя (отношение полного БПК к ХПК) ОВ хозяйственно-бытовых сточных вод равны 0,9–1,0; показатели ОВ сточных вод по переработке сельскохозяйственных продуктов и производства синтетических жирных кислот соответственно равны 0,6–0,8 и 0,4. Для ОВ промышленных сточных вод величины этого показателя в большинстве случаев меньше 0,1 (до 0,003).

Поскольку константы скорости и степень распада в ОВ те же, что и в ОВ планктона и хозяйст-

венно-бытовых сточных вод, то и „выход“ водного гумуса (рас-творенного и взвешенного), образующегося из ОВ стоков промыш-ленных органических производств, значительно выше. Очевидно, и химизм водного гумуса ОВ таких сточных вод будет различным (в зависимости от природы исходного ОВ) и отличным от водного гу-муса природного происхождения.

В результате можно предполагать, что в водоемах, принимаю-щих такие сбросные воды, будет не только изменяться первичная природа водного гумуса, но со временем его концентрация будет возрастать. Все это несомненно скажется на ряде характеристик вод таких водоемов.

## Л и т е р а т у р а

1. Б а з я к и н а Н.А. Лабораторные исследования по изучению процесса очистки сточной жидкости путем аэрации. – Тр. совещ. по очистке сточных вод, состоявшегося при Управлении канализа-ции МКХ, 1923–1925, т. 1, № 3, с. 1–45.
2. Б и к б у л а т о в Э.С. Химический состав органического вещества фитопланктона. Наст. кн.
3. Б и к б у л а т о в Э.С., Б и к б у л а т о в а Е.М. Ско-рость распада органического вещества отмершего фитопланктона. Наст. кн.
4. Б и к б у л а т о в а Е.М., Б и к б у л а т о в Э.С., М е л ь н и к о в а Н.И. Влияние температуры на распад ор-ганического вещества синезеленых водорослей. Наст. кн.
5. Б и к б у л а т о в а Е.М., С к о п и н ц е в Б.А., Б и к - б у л а т о в Э.С. Изменение химического состава воды и взвесей при распаде органического вещества фитопланктона в анаэробных условиях. Наст. кн.
6. В а к с м а н С. Гумус. М., 1937. 471 с.
7. В е р н а д с к и й В.И. История минералов земной коры. 2. История природных вод. Л., 1933–1934, ч. 1, вып. 1. 201 с.
8. К а п л и н В.Т. Превращение органических веществ в при-родных водах. – Автореф. докт. дис., Иркутск, 1973. 46 с.
9. К а р а в а е в Н.М., Б у д я к Н.Ф. Исследование так называемых гуминовых кислот пресноводных сапропелей. – ДАН СССР, 1960, т. 132, № 1, с. 192–194.
10. К о н о н о в а М.М. Органические вещества почвы. М., 1963. 214 с.
11. К р и с с А.Е., Р у к и н а Е.А., Б и р ю з о в а В.И. Судьба мертвого органического вещества в Черном море. – Микробиология, 1951, т. 20, вып. 2, с. 90–102.
12. К р ы л о в а Л.П., С к о п и н ц е в Б.А. Содержание органического углерода в водах рек и озер Подмосковья и круп-

- нах рек Советского Союза. - Гидрохим. матер., 1950, т. 28, с. 28-44.
13. Кузнецов С.Н. Роль микроорганизмов в круговороте веществ в озерах. М., 1952. 440 с.
  14. Ларионов Ю.В. О скорости разложения органического вещества фитопланктона и детрита. - Информ. бюл. „Биол. внутр. вод“, 1975, № 27, с. 43-46.
  15. Ларионов Ю.В., Скопинцев Б.А. Показатели лабильности органических взвесей. - Гидробиол. журн., 1977, т. 8, вып. 4, с. 95-101.
  16. Николаева Е.А., Скопинцев Б.А. Бихроматная окисляемость в водах рек и озер Подмоскovie и крупных рек Советского Союза. - Гидрохим. матер., 1961, т. 31, с. 113-126.
  17. Одум Е. Экология. М., 1968. 168 с.
  18. Одум Е. Основы экологии. М., 1975. 740 с.
  19. Перуцкий Г.В. Биохимическая очистка сточных вод органических производств. М., 1975. 253 с.
  20. Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л., 1972. 364 с.
  21. Семенов А.Д., Брызгалов В.А. Сезонные изменения содержания органических кислот и сложных эфиров в воде р. Дона. - Гидрохим. матер., 1966, т. 42, с. 178-181.
  22. Семенов А.Д., Брызгалов В.А., Позднякова А.Н. О связи между динамикой биомассы, составом фитопланктона и внутригодовыми изменениями содержания растворенных органических веществ в водоеме. - Гидрохим. матер., 1974, т. 60, с. 155-166.
  23. Скадовский С.И. Факторы накопления и преобразования органических веществ иловых отложений. - Тр. Лабор. генезиса сапропеля, 1941, № 2, с. 169-184.
  24. Скопинцев Б.А. О скоростях регенерации биогенных элементов (N и P) при бактериальном разложении планктонных организмов. - Микробиология, 1938, т. 7, № 6, с. 756-765.
  25. Скопинцев Б.А. Органическое вещество в природных водах. - Тр. Гос. Океанограф. ин-та, 1950, № 17 (29), с. 1-280.
  26. Скопинцев Б.А. Современные достижения в изучении органического вещества вод океанов. - Океанология, 1971, т. 11, вып. 6, с. 939-956.
  27. Скопинцев Б.А. Формирование современного химического состава вод Черного моря. Л., 1975. 336 с.
  28. Скопинцев Б.А. Закономерности разложения (минерализации) органического вещества отмершего планктона. - Водн. ресурсы, 1976, № 2, с. 150-160.
  29. Скопинцев Б.А., Бикбулатов Э.С., Бикбулатова Е.М., Мельникова Н.И. Изме-

- ние химического состава воды и взвесей при распаде органического вещества фитопланктона в аэробных условиях. Наст. кн.
30. Скопинцев Б.А., Брук Е.С. Исследование окислительных процессов, протекающих в воде при разложении фитопланктона в аэробных условиях. - Микробиология, 1940, т. 8, № 6, с. 595-607.
  31. Скопинцев Б.А., Любимова Е.М., Тимофеева С.Н. Изучение минерализации органического вещества отмершего планктона в анаэробных условиях. - В кн.: Технология воды. Прага, 1964, с. 209-224.
  32. Скопинцев Б.А., Овчинников Ю.С. Изучение окислительных процессов, протекающих в загрязненных водах в аэробных условиях. - Микробиология, 1934, т. 3, № 1, с. 138-148.
  33. Скопинцев Б.А., Тимофеева С.Н., Вершинина О.А. Органический углерод в водах приэкваториальной и южной части Атлантического океана и Средиземного моря. - Океанология, 1966, т. 6, № 2, с. 251-260.
  34. Сперанская Т.А. Данные по изучению органического вещества озерных иловых отложений. - Тр. лимнол. ст. в Косине, 1935, вып. 20, с. 67-80.
  35. Строганов С.Н. Обзор современного состояния очистки сточных вод посредством искусственной аэрации с активным илом. - Тр. совещ. по очистке сточных вод, состоящего при Управлении канализации МКХ, 1923-1925, т. 1, № 6, с. 177-316.
  36. Хайлов К.М. Экологический метаболизм в море. Киев. 1971. 252 с.
  37. Цыба Н.П., Позднякова А.Н., Семенов А.Д. О продуцировании и деструкции органических веществ в Цимлянском водохранилище. - Гидрохим. матер., 1975, т. 64, с. 127-136.
  38. Brandt Th., Rakestraw N., Renn Ch. Experimental decomposition and regeneration of nitrogenous organic matter in Sea water. - Biological Bull., 1937, vol. 72, N 2, p. 165-174.
  39. Cooper L. The rate of liberation of phosphate in Sea water by the breakdown of plankton organisms. - Marine Biol. Assoc., 1935, vol. 20, p. 197-209.
  40. Deuser W.G. Organic carbon budget of the Black Sea. - Deep-Sea Res., 1971, vol. 18, N 10, p. 995-1004.
  41. Foree E.G., McCarty O.L. Anaerobic decomposition of Algae. - Environmental Sci. and Technol., 1970, vol. 4, N 10, p. 842-849.

42. H a a n H. de. Effect of fulvic acid fraction on the growth of a *Pseudomonas* from Tjeukemeer, - *Freshwater Biol.*, 1974, vol. 4, p. 301-309.
43. H o r w a t h R. Microbial Co-metabolism and the Degradation of organic compounds in Nature, - *Bacteriol Revs.*, 1972, vol. 36, N 2, p. 146-155.
44. N i s s e n b a u m A., K a p l a n I. Chemical and isotopic evidence for the in situ origin of marine humus Substances, - *Limnol. and Oceanogr.*, 1972, vol. 17, N 4, p. 570-582.
45. O h l e W. Der Stoffhaushalt der Seen als Grundlage einer allgemeinen Stoffwechsel dynamik der Gewässer, - *Kieler Meeresforsch.*, 1962, Bd 18, N 3, S. 107-120.
46. S t u c r m e r D.H., H a v e y G.R. Humic substances from Sea water, - *Nature*, 1974, vol. 250, N 5466, p. 480-481.
47. S t u m m W., B r a u n e r P.A. Chemical Speciation, - In: *Chemical Oceanography*, London, 1975, vol. 1, p. 173-239.
48. W i l l i a m s P.M. The distribution and cycling of organic Matter in the Ocean, - In: *Organic Compounds in Aquatic Environments*, - Marcel Dekker Inc, N. Y., 1971, p. 145-163.

|   |     |
|---|-----|
| Предисловие .....   | 3   |
| С.И. Кузнецов, В.И. Романенко, Н.С. Карпова. Характеристика численности бактерий и микробиологические процессы круговорота органического вещества в Рыбинском водохранилище в 1975 г. ....  | 5   |
| В.И. Романенко, М. Перес Ейрис, В.М. Кудрявцев, М. Аврора Публиенес. Интенсивность фотосинтеза фитопланктона в водохранилищах Кубы.....   | 21  |
| Э.Г. Добрынин. Характеристика круговорота органического вещества в гипергалинных водоемах Крыма .....   | 60  |
| Н.А. Лаптева, С.И. Кузнецов. Автохтонная микрофлора пресных водоемов .....  | 75  |
| А.И. Саралов, М.Б. Вайнштейн, А.Н. Дзюбан. Фиксация молекулярного азота в меромиктических озерах Марийской АССР .....   | 95  |
| М.Б. Вайнштейн. Распространение тионовых бактерий в озерах .....  | 115 |
| С.В. Монакова. Летучие жирные кислоты в донных отложениях водоемов .....  | 129 |
| А.Н. Дзюбан. Деструкция органического вещества в донных отложениях водохранилищ Волги .....   | 142 |
| Э.С. Бикбулатов. Химический состав органического вещества фитопланктона .....   | 151 |
| Б.А. Скопинцев, Э.С. Бикбулатов, Е.М. Бикбулатова, Н.И. Мельникова. Изменение химического состава воды и взвесей при распаде органического вещества фитопланктона в аэробных условиях ..... | 159 |
| Е.М. Бикбулатова, Б.А. Скопинцев, Э.С. Бикбулатов. Изменение химического состава воды и взвесей при распаде органического вещества фитопланктона в анаэробных условиях .....                | 187 |
| Е.М. Бикбулатова, Э.С. Бикбулатов, Н.И. Мельникова. Влияние температуры на распад органического вещества синезеленых водорослей .....   | 204 |
| Э.С. Бикбулатов, Е.М. Бикбулатова. Скорость распада органического вещества отмершего фитопланктона .....  | 213 |
| Ю.В. Ларионов. Кинетика биохимического потребления кислорода взвесями и роль растворенного органического вещества в их образовании .....  | 225 |
| Б.А. Скопинцев. Вяземное и растворенное органическое вещество в природных водах по экспериментальным данным и натурным наблюдениям .....  | 236 |
| Рефераты .....  | 259 |



МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИЕ И ХИМИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ ДЕСТРУКЦИИ  
ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В ВОДОЕМАХ

Труды Института биологии внутренних вод. Вып. 37 (40)

Утверждено к печати  
Институтом биологии внутренних вод  
Академии наук СССР

Редактор издательства Л.М. Маковская  
Технический редактор З.А. Соловьева  
Корректоры Г.М. Алымова и Г.Н. Атлас

ИБ № 8793

Подписано к печати 30.08.79. М-27243. Формат бумаги 60х90 1/16.  
Бумага офсетная. № 1. Печать офсетная. Печ. л. 16 1/2+2 вкл.(1/4 печ.л.)=  
16,75 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 16,97. Тираж 1000. Изд. № 7156. Тип.  
зак. № 636. Цена 2 р. 70 к.

Ленинградское отделение издательства „Наука“  
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., 1

---

Ордена Трудового Красного Знамени  
первая типография издательства „Наука“  
199034, Ленинград, В-34, 8 линия, 12

УДК 541.144.7:576.8

Характеристика численности бактерий и микробиологические процессы круговорота органического вещества в Рыбинском водохранилище в 1975 г.  
Кузнецов С.И., Романенко В.И., Карпова Н.С.  
 В кн.: Микробиологические и химические процессы разрушения органического вещества в водоемах. Л., „Наука“, 1979, с. 5-20.

Данная работа — одна из серии стандартных наблюдений на Рыбинском водохранилище, которые проводятся уже в течение 22 лет на 6 станциях в центральной части водоема 2 раза в месяц. В 1975 г. численность бактерий в среднем с апреля по октябрь составила 1,63 млн/мл. В процессе фотосинтеза было синтезировано 48 г  $C/m^2$  органического вещества при анализе по  $^{14}C$  или около 60 г  $C$  в валовом выражении. Эффективность использования солнечной энергии фитопланктона в этом году составила 0,12%. В результате разрушения за тот же период было разрушено 99 г  $C/m^2$  органического вещества. При этом продукция бактериальной биомассы составила 25 г  $C/m^2$ . Лит. — 4 назв., ил. — 3, табл. — 14.

УДК 541.144.7.

Интенсивность фотосинтеза фитопланктона в водохранилищах Кубы. Романенко В.И., Перес Эйрис М., Кудрявцев В.М., Пубиенес Аврора М. В кн.: Микробиологические и химические процессы разрушения органического вещества в водоемах. Л., „Наука“, 1979, с. 21-59.

В экспедиции 1973 г. была определена интенсивность фотосинтеза фитопланктона в 12 водохранилищах, расположенных в разных провинциях Кубы. Установлено, что фитопланктон в тропических водоемах приспособлен к высокой температуре, и в его функционировании не происходит нарушений при экспонировании проб в течение суток. Между интенсивностью фотосинтеза и прозрачностью воды по диску Секки при равномерном распределении водорослей имеется теснейшая связь, которая может быть выражена коэффициентом. В середине дня за 1 час в среднем образуется 8,8% органического вещества фитопланктона от дневной величины. В водохранилищах Кубы световой энергией обеспечены 30% водорослей, 2% испытывают световое угнетение, 6,3% находятся при оптимальном освещении, 63% испытывают полное световое голодание. Разрушение немного превышает продукцию. Одна из особенностей разрушения состоит в том, что она протекает при более низком содержании бактерий, чем в умеренных широтах. Средняя продукция фитопланктона для исследованных водохранилищ равна 1,81 с колебанием от 0,22 до 9 г  $C/m^2$  сут $^{-1}$ . Между интенсивностью фотосинтеза, общей минерализацией воды, содержанием карбонатов, магнием, активностью бактерий имеется теснейшая положительная корреляция. Лит. — 38 назв., ил. — 9, табл. — 14.

Характеристика круговорота органического вещества в гипергалинных водоемах Крыма. Д о б р ы н и н Э.Г. В кн.: Микробиологические и химические процессы разрушения органического вещества в водоемах. Л., «Наука», 1979, с. 60-74.

В соответствии с динамикой солевого режима 6 обследованных водоемов разделены на 2 группы: соленые — Сакское и Сасык озера, концентрация солей в которых в течение года подвержена большим колебаниям (70-200 г/л), и ралпные — Чокракское оз., Зап. Сиваш и испарительные бассейны Евпаторийского соляного с относительно постоянной соленостью (180-230 г/л). Первичная продукция с мая по октябрь в соленых озерах характеризовалась большими колебаниями — 0,20-10,9 мг С/л, сутки<sup>-1</sup>. В ралпных водоемах эти колебания имели размах только в 2-2,5 раза. В целом интенсивность фотосинтеза в ралпных водоемах была выше. Численность бактерий в рале очень высока, достигала 70 млн/мл. Гетеротрофная ассимиляция CO<sub>2</sub>, Р/Б коэффициенты указывали на низкую активность бактериопланктона как в соленых, так и в ралпных водоемах. Лит. — 14 назв., табл. — 12.

УДК 628.353.153.

Автохтонная микрофлора пресных водоемов. Л а п т е в а Н.А., К у з - н е ц о в С.И. В кн.: Микробиологические и химические процессы разрушения органического вещества в водоемах. Л., «Наука», 1979, с. 75-94.

В работе приводятся результаты исследований видового состава автохтонной водной микрофлоры. Изучена экология их распределения в водоемах разного типа. Выявлено, что бактерии принадлежат к различным систематическим группам: Pseudomonas, Arthrobacter, Corynebacterium, Flavobacterium, Achromobacter, Brevibacterium, Mycobacterium, Micrococcus, Caulobacter. Наиболее распространенными являются микроорганизмы из семейств Pseudomonadaceae, Achromobacteraceae, Corynebacteriaceae. Показана явственная приуроченность бактерий отдельных родов к определенному типу водоемов. Обнаружены организмы, которые присутствовали в значительных количествах в водоемах, но не росли в лабораторных условиях. Это в основном Planctomycetes, спириллы, микоплазмы, бактерии с газовыми вакуолями. Лит. — 35 назв., ил. — 2, табл. — 4.

УДК 577.472 (28)

Фиксация молекулярного азота в меромиктических озерах Марийской АССР. С а р а л о в А.И., В а й н ш т е й н М.Б., Д з ю б а н А.Н. В кн.: Микробиологические и химические процессы разрушения органического вещества в водоемах. Л., «Наука», 1979, с. 95-114.

В меромиктических озерах Марийской АССР были найдены разнообразные азотфиксирующие микроорганизмы. Они относятся к различным се- ластам фототрофных бактерий, к анаэробным сульфатвосстанавливающим и маслянокислым бактериям, к одноклеточным и гетероцистным синезеленым водорослям. Их вертикальное распределение и соответствующие физико-химические

факторы среды определяли интенсивность фиксации молекулярного азота в водной толще и в донных отложениях. Лит. - 18 назв., ил. - 9, табл. - 6.

УДК 576.854 : 577.472 : 574.5 (28)

Распространение тионовых бактерий в озерах, В а й н ш т е й н М.Б.  
В кн.: Микробиологические и химические процессы разрушения органического вещества в водоемах. Л., „Наука“, 1979, с. 115-128.

Обследованы 23 озера различного типа. В них обнаружены тионовые бактерии *Thiobacillus thioparus*, *Th. neapolitanus*, *Th. intermedius*, *Pseudomonas (Trautwenia) trautwenii*, *Ps. (Tr.) tuttlei*, *Ps. (Tr.) coloratus* с р.п. Прослежены основные закономерности распределения тионовых бактерий в озерах. Определены их экологические ниши по pH и Eh. Лит. - 18 назв., ил. - 11, табл. - 3.

УДК 556.555,6 : 574.5 (024)

Летучие жирные кислоты в донных отложениях водоемов. М о н а к о -  
в а С.В. В кн.: Микробиологические и химические процессы разрушения органического вещества в водоемах. Л., „Наука“, 1979, с. 129-141.

Приводятся результаты определения содержания летучих жирных кислот в волжских водохранилищах, в водоемах Волго-Балтийской системы, в озерах Ярославской обл., Латвии и Карелии. Определение проводилось путем отгонки кислот из илов с водяным паром с последующим хроматографированием на бумаге в виде гидроксамовых производных. Сравнение интенсивности окраски пятен на хроматограммах проведено на денситометре ДФЗ-10. Лит. - 11 назв., ил. - 3, табл. - 6.

УДК 543.842 : 577.472 (28)

Деструкция органического вещества в донных отложениях водохранилищ  
Волги. Д з ю б а н А.Н. В кн.: Микробиологические и химические процессы разрушения органического вещества в водоемах. Л., „Наука“, 1979, с. 142-150.

Обнаружена зависимость интенсивности деструкционных процессов в донных отложениях водохранилищ Волги от изменения количества и состава органических веществ и численности микроорганизмов. Эти изменения носят выраженную географическую зональность. Максимальная деструкция отмечена в илах Горьковского водохранилища - 410 мг C/м<sup>2</sup>, минимальная - на речных участках Волги (незарегулированных) - 20-80 мг C/м<sup>2</sup> за сутки. В результате более энергичной минерализации донных отложений нижних водохранилищ концентрация органических соединений в них ниже и составляет 3-8 мг C орг. в 1 мл ила. Маслянокислые бактерии, обнаруженные в илах в количестве до 1 млн кл. в 1 мл, играют, по-видимому, важную роль в деструкционных процессах. Лит. - 14 назв., табл. - 4.

Химический состав органического вещества фитопланктона. Б и к б у л а - т о в Э.С. В кн.: Микробиологические и химические процессы разрушения органического вещества в водоемах. Л., «Наука», 1979, с. 151-158.

Прямой анализ литературных данных по элементному и биохимическому составу органического вещества фитопланктона показал, что известная формула Ричардса не согласуется со средним содержанием углерода (50%) и вычисленных по новым данным средним значениям кислородного эквивалента (1,45). Предложено пользоваться соотношением элементов  $C:H:N:P = 100:175:50:16:1$  (в атомах), которое удовлетворяет всем показателям органического вещества фитопланктона среднего состава. Приведена также возможная биохимическая формула среднего состава планктона. Лит. - 26 назв., табл. - 1.

УДК 556.114.6/7 : [574.583 : 581]

Изменение химического состава воды и взвесей при распаде органического вещества фитопланктона в аэробных условиях. Скопинцев Б.А., Бикбулатов Э.С., Бикбулатова Е.М., Мельникова И.И. В кн.: Микробиологические и химические процессы разрушения органического вещества в водоемах. Л., «Наука», 1979, с. 159-186.

В аэробных условиях изучена динамика органического вещества различных видов отмерших водорослей. В первые дни убыли компонентов взвеси отмечалась разлитием жгутиковых и бактерий, отмечено увеличение содержания белка и фосфора. Поступавшие в воду растворенные органические продукты распада быстро убывают, и только незначительная часть накапливалась в виде трансформированных соединений. Получен практически полный баланс исследованных форм азота и фосфора. Компоненты биохимического состава взвеси (белки, углеводы) обнаружены и после длительного времени инкубации: трансформированные исходные, а также новообразованные углеводо- и белковоподобные соединения. Относительное содержание белков во взвеси со временем уменьшилось в большей степени, чем углеводов. В присутствии разлагающегося ОВ планктона интенсивность убыли окрашенных растворенных гумусовых соединений выше по сравнению с контролем. Лит. - 17 назв., ил. - 11, табл. - 12.

УДК 556.114.6/7 : [574.583 : 581]

Изменение химического состава воды и взвесей при распаде органического вещества фитопланктона в анаэробных условиях. Бикбулатов Е.М., Скопинцев Б.А., Бикбулатов Э.С. В кн.: Микробиологические и химические процессы разрушения органического вещества в водоемах. Л., «Наука», 1979, с. 187-203.

Рассмотрены особенности распада органического вещества отмершего фитопланктона в анаэробных условиях. Отмечена четко выраженная трансформация исходного взвешенного ОВ в растворенные органические веще- гда, среди которых преобладали органические кислоты. Состав растворенной фазы и

тчение процесса распада претерпевал значительные изменения. Увеличение и последующее уменьшение содержания органических кислот приводили к соответствующим понижению и увеличению величины pH и изменению природы щелочности, накапливались фосфаты, аммоний, сероводород. Выделено 4 временных периода распада, характеризующихся различной интенсивностью и направленностью изменения ОВ взвешенной и растворенной фракций. Различная скорость убыли основных составляющих взвеси (белков, жиров и углеводов) приводит к своеобразному изменению их относительного содержания со временем во взвеси: содержание липидов возрастало, количество белков и углеводов убывало. Лит. — 22 назв., ил. — 10, табл. — 6.

УДК 556.114.6/.7 : [574.583 : 581.]

Влияние температуры на распад органического вещества синезеленых водорослей. Бикбулатова Е.М., Бикбулатов Э.С., Мельникова Н.И. В кн.: Микробиологические и химические процессы разрушения органического вещества в водоемах. Л., „Наука“, 1979, с. 204-212.

Экспериментально показано, что понижение температуры в основном сказывается на скорости распада лабильной фракции органического вещества синезеленых водорослей. В начальный период скорость распада при температуре 8° примерно в 2 раза меньше, чем при 20°. К концу длительного срока инкубации степень распада при обеих температурах близка: к этому времени во взвеси остается только трудноразлагаемая фракция. Лит. — 7 назв., ил. — 6, табл. — 5.

УДК 556.114.7.573.

Скорость распада органического вещества отмершего фитопланктона. Бикбулатов Э.С., Бикбулатова Е.М. В кн.: Микробиологические и химические процессы разрушения органического вещества в водоемах. Л., „Наука“, 1979, с. 213-224.

Исследование кинетики распада органического вещества фитопланктона в аэробных и анаэробных условиях показало, что скорость распада может быть математически удовлетворительно описана, исходя из предположения, что органическое вещество состоит из 2 фракций. Распад лабильной фракции в аэробных условиях лучше описывается уравнением реакции 2-го порядка с константой скорости  $K = (2.4-2.9) \cdot 10^{-3} / \text{сутки}^{-1}$ , в анаэробных — уравнением реакции 1-го порядка с  $K = 0.058 / \text{сутки}^{-1}$ . Распад трудноразлагаемой фракции вследствие малых ее изменений может быть описан уравнениями нулевого, 1-го и 2-го порядков как в аэробных, так и в анаэробных условиях. Лит. — 17 назв., ил. — 3, табл. — 4.

УДК 556.114.7+543.3

Кинетика биохимического потребления кислорода взвесьями и роль растворенного органического вещества в их образовании. Ларионов Ю.В. В кн.: Микробиологические и химические процессы разрушения органического вещества в водоемах. Л., „Наука“, 1979, с. 225-235.

В работе рассмотрены результаты изучения кинетики распада лабиль-ного и стойкого органического вещества взвесей при разной температуре. По мере накопления во взвешях стойкого органического вещества величины константы скорости потребления кислорода ( $K_{BPK}$ ) и температурного коэффициента  $Q_{10}$  уменьшаются. В длительных опытах прослежено образование взвесей из растворенного органического вещества. Рассмотрено влияние pH среды на диспергирование и агрегацию органических взвесей гумусовой природы. Лит. - 22 назв., табл. - 5.

УДК 556.114.7

Взвешенное и растворенное органическое вещество в природных водах по экспериментальным данным и натурным наблюдениям. С к о п и н-  
ц е в Б.А. В кн.: Микробиологические и химические процессы деградации органического вещества в водоемах. Л., "Наука", 1979, с. 236-256.

Дана оценка современных экспериментальных и литературных данных о свойствах и поведении взвешенного и растворенного органического вещества в водах ряда открытых водоемов суши. Особое внимание уделено устойчивой его фракции - водному гумусу. Это имеет значение при рассмотрении условий зотофирования водоемов. Лит. - 48 назв., табл. - 4.