

ПЕРВИЧНАЯ
ПРОДУКЦИЯ
МОРЕЙ
И
ВНУТРЕННИХ
ВОД

МИНСК 1961

14070

ПЕРВИЧНАЯ
ПРОДУКЦИЯ
МОРЕЙ
И
ВНУТРЕННИХ
ВОД

ИЗДАТЕЛЬСТВО
МИНИСТЕРСТВА ВЫСШЕГО, СРЕДНЕГО СПЕЦИАЛЬНОГО
И ПРОФЕССИОНАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ БССР
Минск 1961

574.55 (063)

Под редакцией
проф. Г. Г. ВИНБЕРГА

ПРЕДИСЛОВИЕ

Научное совещание по изучению первичной продукции водоемов было создано в г. Минске 8—13 февраля 1960 г. Белорусским государственным университетом им. В. И. Ленина совместно с научным советом по проблеме АН СССР «Гидробиологические процессы и пути управления ими» и Белорусским отделением Всесоюзного гидробиологического общества. В работе Совещания приняли участие представители университетов, институтов союзной и республиканских академий наук, рыбохозяйственных и санитарно-гигиенических институтов и учреждений и других организаций Советского Союза.

Исследования по вопросам первичной продукции заняли очень видное место в океанологических и лимнологических работах последних лет. Они приобрели основное значение для развития теории биологической продуктивности водоемов; для выяснения геохимических, гидрохимических и географических закономерностей, связанных с круговоротом и балансом вещества и энергии в водоемах; для изучения закономерностей утилизации, приходящейся на занятую водой часть поверхности земного шара энергии радиации. Количественные исследования первичной продукции водоемов необходимы для решения многих важнейших вопросов практики использования природных вод в санитарно-технических и рыбохозяйственных целях.

В представленных Совещанию докладах были освещены различные аспекты изучения первичной продукции морей и внутренних вод, методы количественного изучения первичной продукции водоемов и их применение при решении санитарно-технических и рыбохозяйственных вопросов (очистка городских сточных вод в биологических прудах, первичное действие минеральных удобрений водоемов, биолимнологическая классификация озер, массовое культивирование одноклеточных водорослей и др.).

По всем обсужденным на Совещании вопросам были приняты решения, включенные в текст резолюции Совещания, которая была опубликована в виде отдельной брошюры («Решение Научного совещания по изучению первичной продукции водоемов в г. Минске 8—13 февраля 1960 г.» Минск, Изд-во Белорусск. ун-та, 1960).

В настоящей книге собраны представленные Совещанию доклады, которые во многих случаях за недостатком места опубликованы в несколько сокращенном виде. Зачитанные на Совещании доклады Г. Г. Винберга и П. В. Остапени, Н. И. Сретенской и Т. А. Соколовой, Т. Н. Сивко, Р. И. Левиной, представленные от Белорусского

санитарно-гигиенического института, в которых освещались вопросы, связанные с участием первичной продукции фитопланктона в процессах самоочищения сточных вод в биологических прудах, опубликованы в сборнике «Очистка сточных вод в биологических прудах» (Минск, Изд-во АН БССР, 1961). Доклад Г. Г. Винберга с соавторами о сравнительном исследовании первичной продукции озерного планктона с помощью кислородного и радиоуглеродного методов опубликован в «Докладах АН СССР» (130, 446—449, 1960).

Как отмечено в решении, на Совещании было признано необходимым широко развернуть изучение первичной продукции морей и внутренних вод, а также работы по выяснению закономерностей утилизации первичной продукции в направлении наиболее эффективного ее использования для создания хозяйственно ценной продукции.

Следует надеяться, что издание настоящего сборника, в котором подводятся итоги первого периода исследования этого вопроса в Советском Союзе, будет способствовать дальнейшему углублению и расширению изучения первичной продукции водоемов и применению результатов в практике народного хозяйства СССР.

ЗАДАЧИ И ПУТИ
ИЗУЧЕНИЯ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ
ВОДОЕМОВ

РОЛЬ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ В РЕШЕНИИ ПРОБЛЕМЫ ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ И ПУТЕЙ УПРАВЛЕНИЯ ИМИ

В. И. ЖАДИН

(Научный Совет по проблеме Академии наук СССР «Гидробиологические процессы и пути управления ими»)

В Академии наук СССР принята новая система координации научных исследований—организованы научные советы по ведущим проблемам науки. Одной из таких проблем по Отделению биологических наук АН СССР признаны «Гидробиологические процессы и пути управления ими».

О существе этой проблемы, ее содержании, задачах и планах говорит вышедшая в конце 1959 года брошюра в серии «Вопросы Советской науки», издаваемая Академией наук СССР.

«Поскольку,—говорится в брошюре,—во всех водоемах, как в океанах и морях, так и в реках, озерах, водохранилищах, каналах, протекают сложные биологические процессы, имеющие и положительное и отрицательное значение для народного хозяйства, транспорта и строительства, перед наукой, изучающей биологические процессы в водоемах—гидробиологией—стоят весьма ответственные задачи: 1) раскрыть закономерности круговорота веществ и биологической продуктивности в водоемах разного типа; 2) на основе раскрытия этих закономерностей, используя наравне с новыми также и прежние достижения науки, добиться максимального повышения эффекта биологического самоочищения водоемов и внедрения методов биологической очистки загрязненных органическими и минеральными веществами сточных вод на сооружаемых очистных устройствах; 3) разработать эффективные методы по предупреждению обрастания, биологической коррозии и других биологических помех, возникающих в морях и пресных водах и наносящих порою крупный ущерб при эксплуатации кораблей, гидротехнических сооружений и водоводов».

Из этих слов видно, что гидробиология призвана решить крупные теоретические и практические задачи. Однако следует оговориться, что рыбохозяйственные вопросы, решаемые с гидробиологических позиций, идут по другой проблеме Академии наук, координируемой Бюро Ихтиологической комиссии,—«Закономерности динамики численности, поведения и распределения рыб, морских млекопитающих, промысловых беспозвоночных и водорослей в связи с условиями их существования».

Вполне понятно, что между гидробиологами, работающими по двум названным проблемам, должен установиться тесный контакт и сотрудничество. Больше того, данные исследовательской работы, полученные по той и другой проблеме, должны использоваться в практике всего народного хозяйства. Целый ряд советских гидробиологов с успехом работает по вопросам обеих проблем.

Большую роль в обеспечении результатов научной работы по проблеме гидробиологических процессов и путей управления ими должен играть правильный выбор методов исследования. Поэтому в тематике по проблеме стоит ряд методических вопросов, как-то: 1) сравнительно-методическое изучение процессов первичного биологического продуцирования в водоемах разного типа и географического положения (сравнение результатов изучения фотосинтеза фитопланктона методами радиоуглеродным, кислородным, хлорофилльным и счетно-весовым, изучение бактериального хемосинтеза в воде и грунте водоемов); 2) роль микроорганизмов в круговороте веществ и биологической продуктивности (с применением новейшей методики); 3) гидрологические и гидрохимические факторы биологических процессов в водоемах (с разработкой новых методов изучения).

В соответствии с задачами, выдвигаемыми проблемой гидробиологических процессов и путей управления ими, содержание брошюры распадается на три раздела: 1) закономерности круговорота веществ и биологической продуктивности водоемов; 2) биологическое самоочищение водоемов и охрана вод от загрязнения; 3) биологические помехи при эксплуатации гидротехнических сооружений, в водоснабжении, флоте, портовом строительстве и меры борьбы с ними.

В Советском Союзе как в системе Академии наук, так и среди ведомственных учреждений, нет ни одного института, который полностью соответствовал бы профилю проблемы гидробиологических процессов. Отдельные разделы проблемы изучаются в настоящее время различными учреждениями: Зоологическим институтом АН СССР, Институтом биологии подопхранлищ, Институтом океанологии, Севастопольской биологической станцией, кафедрами зоологии беспозвоночных и гидробиологии Московского и Белорусского государственных университетов, Институтом общей и коммунальной гигиены АМН СССР и другими санитарными институтами. Институт ВОДГЕО (бывший Центральный комитет водоохранения) в значительной степени изменил характер своей работы. Функции охраны водоемов сейчас исполняются Государственной санитарной инспекцией.

В связи с распыленностью тематики по проблеме среди учреждений различного подчинения и отсутствием единого комплекса гидробиологического института большую роль в деле координирования и направления работы призван сыграть Научный совет по проблеме, состав которого утвержден Бюро Отделения биологических наук АН СССР.

Научный совет за короткий срок своего существования завершил трудную работу по составлению, утверждению и изданию проблемной записки, которая содержит кроме декларативной части конкретные планы работы на семилетие. В течение 1959 г. Научный совет вошел в деловой контакт с рядом крупных производственных предприятий: одно из его заседаний было проведено в лаборатории Московского водопровода и посвящено вопросам питьевого водоснабжения; другое происходило на Куйбышевской биологической станции совместно с руководящими работниками и инженерами Волжской ГЭС имени В. И. Ленина и было занято обсуждением мер по охране гидросооружений от обрастания моллюском дрейссеной; на третьем заседании по просьбе Донбассводтреста был освещен вопрос о порче воды в канале «Северный Донец—Донбасс» под влиянием биологических факторов. На очереди стоят и другие вопросы, связанные с изучением гидробиологических процессов,

затрагивающих интересы народного хозяйства. Наконец, совещание по первичной продукции представляет собою до известной степени также продукт работы Научного совета по проблеме гидробиологических процессов—его организовал член Научного совета Г. Г. Винберг при консультации с Советом.

Я пользуюсь случаем, что на конференции собрались авторитетные работники в области изучения первичной продукции водоемов для того, чтобы осветить ту роль, которую играют первичные продуценты и процессы первичной продуктивности в ряде отраслей народного хозяйства.

Я напому здесь о большом положительном значении первичной продукции водоемов в рыбном хозяйстве при разведении водоплавающих птиц, когда (во втором случае) даже такой продукт, как элодея, выступает в роли положительного фактора. Велика роль процессов первичного биологического продуцирования при очистке сточных вод, попадающих в естественные водоемы. Еще больше она в биологических очистных прудах и малогабаритных сооружениях биологической очистки. Следует отметить, что первичные продуценты используются не только для очистки сточных вод, содержащих органические загрязняющие вещества, но и для очистки вод, загрязненных различными минеральными соединениями, в том числе и радиоактивными. Заслуживает внимания интересная идея А. В. Францева использовать высшую растительность для удаления избытка органического вещества из водохранилищ.

В последние годы широко поставлен вопрос о непосредственном использовании первичных продуцентов—водорослей человеком. В ряде учреждений круглогодично работают установки для массового выращивания хлореллы.

Следует сказать и об отрицательной роли первичных продуцентов и процессов первичной продуктивности. В том же рыбном хозяйстве излишняя продукция фитопланктона, водорослей или высшей растительности представляет собою отрицательный момент. Больше того, некоторые недостаточно контролируемые мероприятия по удобрению рыбохозяйственных водоемов могут привести из-за излишнего развития растительности к резко отрицательным результатам. Первичная продукция в целом ряде случаев становится помехой при водоснабжении, навигации, при эксплуатации гидротехнических и водопроводных сооружений.

Кроме общеизвестного факта цветения воды, создающего значительные затруднения при использовании водохранилищ и прудов в качестве источников водоснабжения, на сцену вышел другой фактор—развитие нитчатых водорослей в каналах, служащих для водоснабжения. Впервые отрицательная роль этого фактора была подмечена на водоводном канале, подающем воду из Учинского водохранилища на Сталинскую водопроводную станцию. Учинское водохранилище, представляя собою очистное сооружение, задерживает больше половины органических веществ, поступающих сюда из канала имени Москвы. В это же время небольшой канал, проводящий воду из водохранилища на водопроводную станцию, становится местом, где качество воды резко снижается вследствие массового развития водорослей на стенках канала. Для ликвидации этой биологической помехи А. В. Францевым предложен ряд мероприятий, в частности, механическая очистка бетонированных откосов канала.

Другой случай с порчей питьевых качеств воды наблюдается на канале «Северный Донец—Донбасс». Этот канал протяженностью свыше

затрагивающих интересы народного хозяйства. Наконец, совещание по первичной продукции представляет собою до известной степени также продукт работы Научного совета по проблеме гидробиологических процессов—его организовал член Научного совета Г. Г. Винберг при консультации с Советом.

Я пользуюсь случаем, что на конференции собрались авторитетные работники в области изучения первичной продукции водоемов для того, чтобы осветить ту роль, которую играют первичные продуценты и процессы первичной продуктивности в ряде отраслей народного хозяйства.

Я напому здесь о большом положительном значении первичной продукции водоемов в рыбном хозяйстве при разведении водоплавающих птиц, когда (во втором случае) даже такой продукт, как элодея, выступает в роли положительного фактора. Велика роль процессов первичного биологического продуцирования при очистке сточных вод, попадающих в естественные водоемы. Еще больше она в биологических очистных прудах и малогабаритных сооружениях биологической очистки. Следует отметить, что первичные продуценты используются не только для очистки сточных вод, содержащих органические загрязняющие вещества, но и для очистки вод, загрязненных различными минеральными соединениями, в том числе и радиоактивными. Заслуживает внимания интересная идея А. В. Францева использовать высшую растительность для удаления избытка органического вещества из водохранилищ.

В последние годы широко поставлен вопрос о непосредственном использовании первичных продуцентов—водорослей человеком. В ряде учреждений круглогодично работают установки для массового выращивания хлореллы.

Следует сказать и об отрицательной роли первичных продуцентов и процессов первичной продуктивности. В том же рыбном хозяйстве излишняя продукция фитопланктона, водорослей или высшей растительности представляет собою отрицательный момент. Больше того, некоторые недостаточно контролируемые мероприятия по удобрению рыбохозяйственных водоемов могут привести из-за излишнего развития растительности к резко отрицательным результатам. Первичная продукция в целом ряде случаев становится помехой при водоснабжении, навигации, при эксплуатации гидротехнических и водопроводных сооружений.

Кроме общеизвестного факта цветения воды, создающего значительные затруднения при использовании водохранилищ и прудов в качестве источников водоснабжения, на сцену вышел другой фактор—развитие нитчатых водорослей в каналах, служащих для водоснабжения. Впервые отрицательная роль этого фактора была подмечена на водоводном канале, подающем воду из Учинского водохранилища на Сталинскую водопроводную станцию. Учинское водохранилище, представляя собою очистное сооружение, задерживает больше половины органических веществ, поступающих сюда из канала имени Москвы. В это же время небольшой канал, проводящий воду из водохранилища на водопроводную станцию, становится местом, где качество воды резко снижается вследствие массового развития водорослей на стенках канала. Для ликвидации этой биологической помехи А. В. Францевым предложен ряд мероприятий, в частности, механическая очистка бетонированных откосов канала.

Другой случай с порчей питьевых качеств воды наблюдается на канале «Северный Донец—Донбасс». Этот канал протяженностью свыше

100 км должен дать воду для городов Донбасса взамен воды из многочисленных, небольших по размерам водохранилищ, в которых цветение воды было настоящим бичом. Во вновь сооруженном канале создались в силу некоторых обстоятельств условия замедленного течения, и на стенках-откосах канала развилось громадное количество водорослей, преимущественно кладофоры. Водоросли отрываются водой, плывут и в местах забора забивают водовсасывающие трубы, а осенью гниют, и вода становится негодной для питья. Как оздоровить канал—вопрос, поставленный перед нами Донбассводтрестом. К сожалению, исчерпывающего ответа на этот вопрос мы дать пока не можем: каналы такого рода не изучались, а механические меры борьбы с водорослями здесь затруднены тем, что откосы канала сделаны из щебенки.

Аналогичный вопрос о биологических помехах для водоснабжения встает при проектировании каналов «Ока—Москва», Днепровско-Кировского и Карагандинского.

Биологические помехи другого рода—в виде массового развития высшей водной и болотной растительности—издавна существуют на каналах оросительных систем Средней Азии и других засушливых районов. Особенно яркий пример такого рода можно привести на Южном Каракумском канале. Водохранилища этого канала настолько заросли макрофитами, что вода в них сильнейшим образом испаряется в процессе транспирации. Больше того, когда возникает потребность в пропускании больших количеств воды, заросли растительности уподобляются плотине, и вода выше водохранилища выходит из берегов.

Можно было бы привести еще многие примеры биологических помех, возникающих в результате массового развития первичных продуцентов на днищах судов, на стенках портовых сооружений, внутри различного рода труб и водопроводов. Однако и сказанного достаточно, чтобы проникнуться важностью задач, стоящих перед гидробиологами при изучении процессов первичного продуцирования.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И ЗАДАЧИ ИЗУЧЕНИЯ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ВОДОЕМОВ

Г. Г. ВИНБЕРГ

(Белорусский государственный университет)

При океанологических и лимнологических исследованиях последних лет очень большое внимание уделяется изучению первичной продукции водоемов. Можно сказать даже, что первичная продукция в настоящее время представляет собой наиболее интенсивно развивающуюся «точку роста» гидробиологии. В то же время сама проблема не отличается новизной и существует с начала развития гидробиологических исследований, если не с более раннего времени. Однако теперь она трактуется с новых позиций и изучается новыми методами.

Первичная продукция, т. е. первый уровень продукционного процесса, имеет особый характер. Здесь и только здесь идет новообразование органических веществ, которое, если отвлечься от некоторых побочных явлений, может идти только одним путем—с помощью фотосинтеза. Когда эта физиологическая точка зрения на сущность первичной продукции дополнила и даже потеснила первоначальные морфологические представления о некотором количестве клеток определенных видов водорослей в известном объеме воды, стал возможен быстрый прогресс в изучении количественной стороны первичной продукции водоемов.

Именно методы, позволяющие измерить, с какой интенсивностью идет процесс фотосинтеза при данных условиях, дали возможность получить количественные данные, характеризующие первичную продукцию, которые в современной лимнологии и океанологии заняли столь видное место. В сущности, широко применяемый термин «первичная продукция» при современных методах изучения ее эквивалентен термину «интенсивность фотосинтеза», и соответственно этому величины первичной продукции выражаются в тех же единицах, что и интенсивность фотосинтеза, например, в количестве ассимилированной углекислоты или углерода, выделенного кислорода, поглощенной энергии или условно принимаемых первых стабильных продуктов фотосинтеза («глюкоза»). Можно принимать или оспаривать такое сужение понятия первичной продукции, считать его достаточным или слишком узким, но нельзя отрицать, что именно так понимается первичная продукция во всех лимнологических и океанологических исследованиях, которые в последние годы получили широкий размах.

Из всех предложенных методов только метод склянок, в двух его главнейших модификациях—кислородной и радиоуглеродной, может применяться при самых разных условиях. Только этим методом накоплены данные, которые поддаются сравнению и могут служить основой для суждения о величине первичной продукции различных водоемов.

Разность между содержанием кислорода в светлой и темной склянках после их экспозиции пропорциональна валовой первичной продукции, или истинному фотосинтезу (Φ).

По скорости потребления кислорода в темной склянке судят о суммарном дыхании планктона, которое может служить мерой окисления или разрушения органических веществ—деструкции (D).

Зная эти две величины, легко найти разность между ними—чистую продукцию, или видимый фотосинтез планктона ($\Phi - D$). Эта разность может иметь как положительное, так и отрицательное значение.

Показания метода склянок в его кислородной форме дают представление о дыхании планктона в целом, которое представляет собой сумму скоростей дыхания бактерий, фитопланктона и зоопланктона. Применяя метод склянок, мы фактически рассматриваем весь планктон в качестве единой системы и фотосинтез как одну из ее функций.

Хотя и есть вполне определенный смысл рассчитывать чистую продукцию планктона, было бы очень полезным знать также и разность между валовой продукцией и дыханием фитопланктона, т. е. чистую продукцию, или видимый фотосинтез, но не планктона в целом, а только фитопланктона. Я бы считал правильным последнюю величину называть эффективной продукцией фитопланктона, так как она должна соответствовать приросту или убыли биомассы фитопланктона.

Кислородная модификация метода склянок неприменима в малопродуктивных водах, таких, например, как воды оз. Севан и в особенности океанические воды. Поэтому вполне естественно, что радиоуглеродная форма метода, впервые примененная Стеманом-Нильсоном в 1951 г., за короткий срок получила очень широкое признание и в настоящее время входит в число распространенных методов гидробиологических работ. Радиоуглеродная форма метода склянок по меньшей мере в сто раз чувствительнее кислородной и в этом ее неоценимое преимущество.

Принцип радиоуглеродной модификации состоит в том, что к заключенной в склянку воде добавляется известное количество карбонатных ионов, содержащих радиоуглерод C^{14} . После экспозиции вода профильтровывается через мембранный фильтр и на счетчике просчитывается активность оставшегося на фильтре планктона, зная которую, можно рассчитать, какое количество углерода ассимилировано за время опыта. Радиоуглеродный метод, отличаясь очень высокой чувствительностью, не обладает, однако, большой точностью и в сущности способен давать только приближенные величины.

При использовании радиоуглеродного метода результаты измерений оказываются выраженными в весовых единицах ассимилированного углерода, в то время как с помощью кислородного метода измеряют количество освобожденного при фотосинтезе кислорода. Переход от одних единиц к другим, необходимый при сопоставлении данных, возможен только на основе некоторых допущений. До самого последнего времени всеми авторами расчеты делались на основе общеизвестного балансового равенства фотосинтеза, в основу которого положено представление, что продуктами фотосинтеза являются углеводы. В этом случае дыхательный и фотосинтетические коэффициенты равны единице. В действительности, элементарный состав вещества, синтезируемого в клетках фитопланктона, во-первых, может варьировать, во-вторых, содержит в

среднем относительно меньше кислорода, чем углеводы, чему соответствует дыхательный коэффициент меньше единицы. Предложено считать, что средний дыхательный коэффициент равен 0,8. В последнее время это стало приниматься во внимание при переходе от одной формы выражения продукции к другой, что, конечно, вполне правильно и должно войти во всеобщее употребление. Если принять, что $DK=0,8$, то 1 мг С эквивалентен 3,33 мг O_2 .

Изложенные источники погрешностей и неточностей не имеют принципиального характера и при дальнейшем усовершенствовании методики могут быть если не устранены, то существенно уменьшены. Значительно большее значение имеет то, что и по существу показания кислородного и радиоуглеродного методов неравноценны. Как ясно из изложенного выше, с помощью радиоуглеродного метода нельзя измерить скорость дыхания. Он дает возможность учесть только количество радиоактивного углерода, которое к концу опыта оказывается включенным в состав клеток фитопланктона. Очевидно, что за время опыта некоторая часть ассимилированного углерода вовлекается в процесс дыхания и вновь выходит во внешнюю среду. Следовательно, в принципе ясно, что показания радиоуглеродного метода должны быть несколько меньше величины истинного фотосинтеза, или валовой первичной продукции, полученной кислородным методом. Вопрос заключается в том, насколько велико это различие. Относительное значение дыхания достигает наименьших величин в оптимальных для фотосинтеза условиях. В высокопродуктивных водах, когда интенсивность дыхания водорослей составляет одну десятую или даже двадцатую долю интенсивности фотосинтеза и дыхание планктона в целом намного меньше фотосинтеза, различия между валовой и эффективными продукциями фитопланктона невелики.

Из-за больших трудностей экспериментального решения вопроса возникли очень серьезные разногласия в оценке итогов применения обоих методов. Автор радиоуглеродного метода Сteman-Нильсен твердо придерживается точки зрения, что радиоуглеродный метод дает результаты, близкие к валовой первичной продукции. Райтер и другие американские исследователи из Вудс-Голла на основании своих весьма интересных экспериментальных работ считают, что радиоуглеродный метод дает эффективную продукцию. По их мнению, в открытом океане фотосинтез в результате угнетения водорослей скудным минеральным питанием лишь ненамного выше дыхания, так что эффективная продукция очень сильно отличается от валовой. Сteman-Нильсен считает, что в природе нет угнетенного планктона. Этот основной вопрос до сих пор не может считаться решенным. Тем более, что сам Райтер отмечает неожиданные результаты наблюдений, полученные как во время его круглогодичных измерений обоими методами продукции планктона в проливе Лонг-Айленд, так и в последней работе по Саргассовому морю, где валовая продукция была рассчитана по содержанию хлорофилла. Согласно представлениям Райтера в сезоны активного роста планктона эффективная продукция должна меньше отличаться от валовой, чем в менее благоприятные для фотосинтеза и роста планктона периоды. В действительности наблюдения дали обратный результат. Возможно, что эти, пока непонятные, данные связаны с резким усилением дыхания водорослей в периоды активного фотосинтеза. Это прояснится только тогда, когда будет лучше изучен сложный и запутанный

вопрос о том, как изменяется интенсивность дыхания под влиянием фотосинтеза, что потребует углубленных и методически очень трудных физиологических экспериментальных работ. Упомянутые разногласия касаются только того, следует ли рассматривать данные радиоуглеродного метода равноценными валовой или эффективной продукции. Вполне очевидно, что нет никаких оснований и совершенно ошибочно сравнивать их с чистой продукцией планктона в целом, получаемой кислородным методом, так как в последнем случае из величины валовой продукции вычитается дыхание планктона в целом, а не только фито-планктона.

Нашими исследованиями, проведенными в 1958 г. на озерах разной продуктивности было показано, что действительно при параллельном применении обоих методов радиоизотопный метод дает величины, очень близкие к валовой, а не к чистой продукции планктона, измеренной кислородным методом.

Многие принципиальные и методические трудности, встречающиеся при измерениях интенсивности фотосинтеза, заставляют искать других путей определения величины первичной продукции, например, по сезонному и суточному ходу содержания в воде кислорода и биогенных элементов. Для исследований последних лет характерно широкое распространение определений количества хлорофилла в планктоне, итоги и значение которых рассматриваются в особом докладе (стр. 231).

О величине первичной продукции на огромных пространствах открытых вод мирового океана известно еще немного. Стеман-Нильсен на основании своих наблюдений различает четыре класса низкоширотных вод разной продуктивности: I. Наиболее продуктивные воды в районах поднятия глубинных вод. II. Воды, постоянно смешивающиеся с глубинными, как в районах дивергенции. III. Воды, практически не смешивающиеся с глубинными, как в обширных районах тропической и субтропической зон. IV. Наиболее старые воды, как в Саргассовом море. Добавим к этому, что воды полярного бассейна имеют очень низкую величину первичной продукции, как это показали систематические наблюдения 1957 и 1958 гг. на американской дрейфующей станции (Саундерс Инглиш, 1959). Низкопродуктивные воды полярного бассейна в области полярного фронта сменяются поясом высокопродуктивных вод.

На карте (рис. 1) показано распределение вод с разными величинами годовой продукции планктона. Эта карта, представленная в 1957 г. на Международный симпозиум по первичной продукции от ФАО ООН, составлена, по-видимому, в основном по данным Стемана-Нильсена. Конечно, это только первая отчаянно смелая попытка, недостаточно обоснованная имевшимися в то время данными. В частности, очень условны обозначенные на карте пределы годовых продукций. По тем же данным Стемана-Нильсена можно прийти к несколько иным, впрочем, не сильно отличающимся, величинам вероятных годовых продукций вод разных классов (табл. 1).

Если суммировать результаты измерений первичной продукции озер умеренной зоны, которые в отличие от морских данных получены в основном кислородным методом, но вполне согласуются с новейшими результатами применения радиоуглеродного метода на озерах Советского Союза, Швеции, Дании, Швейцарии и Италии, получим следующие ориентировочные границы годовых величин валовых первичных продукций планктона (табл. 2).

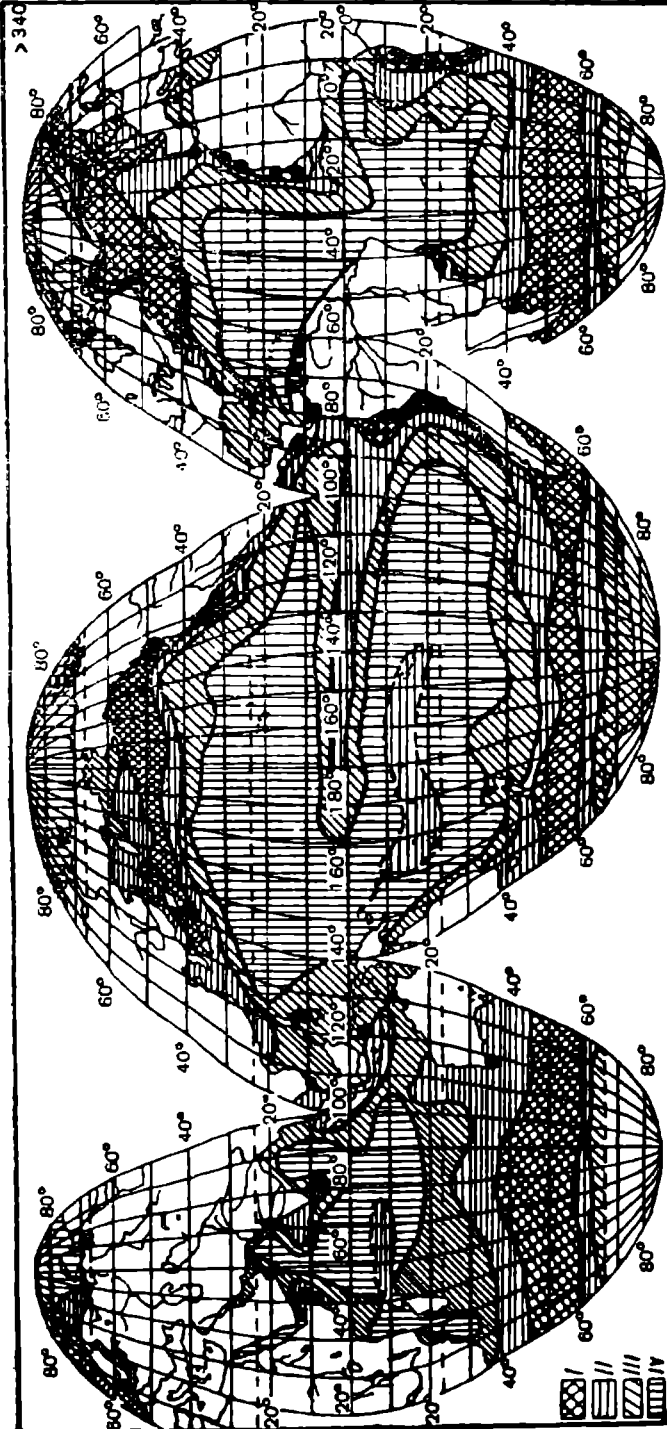


Рис. 1. Распределение вод с разной величиной первичной продукции планктона: I—IV—классы вод разной продуктивности (см. табл. 1); зачерченные кружки—районы интенсивного рыбного промысла. Из кн. Н е с н е р Ф. Гидробиологик, 2, 1950.

Таблица 1

**Примерные величины первичной продукции планктона
морских вод разной продуктивности**

Класс вод	Продукция планктона под 1 м ²			
	за сутки		за год	
	г С	ккал	г С	ккал
I	0,5—3,0	5—30	200—1100(?)	2000—10 000(?)
II	0,2—0,5	2—5	70—200	650—2000
III	0,1—0,2	1—2	35—70	300—650
IV	0,05	0,5	20	200

Таблица 2

Валовая первичная продукция планктона озер под 1 м²

Тип озера	Максимальные величины за сутки		Годовая	
	г О ₂	г С	г С	тыс. ккал
Высокоэвтрофные (политроф- ные)	7,5—10 (до 14)	2—3 (до 4)	200—300 (до 400)	2,5—3,5 (до 5)
Эвтрофные	2,5—7,5	0,7—2	70—200	1—2,5
Мезотрофные и вторично оли- готрофные.	1—7,5	0,3—2	30—200	0,3—2,5
Олиготрофные и малопродук- тивные	0,5—1,0	0,1—0,3	10—30	0,1—0,3

В высокоэвтрофных озерах с сильно развитым планктоном интенсивность фотосинтеза, очень высокая в поверхностных слоях воды, быстро снижается с глубиной. Несмотря на это, наибольших величин продукция планктона достигает именно в озерах с очень большой биомассой фитопланктона и малой мощностью фотосинтетического слоя. Годовая продукция в таких водоемах составляет 200—300 г С/м², или 2,5—3,5 ккал/м² и в отдельных случаях может, по-видимому, доходить до 400 г С/м², или 5 тыс. ккал/м². Несколько меньшие величины характерны для наиболее часто встречающихся эвтрофных озер, в которых развитие фитопланктона не достигает предельно высоких величин.

Особый интерес представляют данные для мезотрофных и вторично-, или морфометрически-олиготрофных озер, для которых при значительно меньшей биомассе фитопланктона характерна высокая прозрачность воды. В достаточно глубоких мезотрофных озерах, несмотря на малую интенсивность фотосинтеза, благодаря большой мощности фотосинтетического слоя продукция на единицу площади не уступает величинам, характерным для эвтрофных озер. Особенно важно, что это характерно и для вторично-, или морфометрически-олиготрофных озер. Так же и биомасса зоопланктона, рассчитанная на единицу площади, во вторично-олиготрофных озерах не уступает биомассе планктона мезотрофных и эвтрофных озер. Как известно, часто и общая рыбопродуктивность

вторично-олиготрофных озер при ином видовом составе рыб выражается такими же цифрами, как и рыбопродуктивность эвтрофных озер.

В отличие от этого первично-, или эдафически-олиготрофные озера несомненно характеризуются очень низкой первичной продукцией, которая в данном случае лимитируется условиями минерального питания. В этих водоемах она может быть успешно повышена минеральными удобрениями, как это было показано в интересных опытах Нелсона и Эдмондсона [4] на озерах острова Кодьяк на Аляске. В первично-олиготрофных, как и в малопродуктивных озерах другого типа, например, в озерах на болотных массивах с кислой водой высокой цветности, валовая первичная продукция планктона составляет всего 10—20 г С/м², или 100—300 ккал/м² за год.

Вряд ли нужно особо указывать, что все приведенные величины сугубо ориентировочны и подлежат уточнению. Тем не менее сама возможность представить для последующих исследований и исправлений эти предварительные итоги говорит о завершении первого этапа исследований. Более того, можно даже утверждать, что, несмотря на необходимость дальнейших уточнений, больше нет надобности в работах, единственная цель которых измерить валовую первичную продукцию планктона определенного водоема. Такие чисто описательные работы могут быть оправданы только по отношению к некоторым водоемам, индивидуальные особенности которых по той или иной причине должны быть известны. Необходимое углубление представлений о первичной продукции требует не описательных работ, которые могут только показать, что в данном водоеме первичная продукция выражается такой-то цифрой, а исследований, специально направленных на выяснение закономерных соотношений между величиной первичной продукции и другими особенностями водоемов. Важно, например, установить, в каком соотношении величины первичной продукции находятся с системой трофических типов озер.

Однако следует помнить, что в озерах очень большое значение может иметь продукция зарослей донных растений. Так, количественные исследования Г. Ф. Захаренковой [2] показали, что в крупнейшем в Белоруссии водоеме—оз. Нарочь, где благодаря большой прозрачности воды подводные луга харовых водорослей распространяются до глубины 8—9 м и занимают большую площадь обширной литорали, годовая продукция их в несколько раз превышает чистую первичную продукцию планктона. Иное положение в соседнем эвтрофном оз. Баторин с сильным развитием планктона и малой прозрачностью воды, где продукция планктона намного выше продукции макрофитов.

Следует усилить внимание к количественным исследованиям, которые бы дали возможность судить об относительной роли макрофитов и планктона в первичной продукции озер в зависимости от прозрачности воды, формы ложа и других особенностей их.

До сих пор мы упоминали только валовую продукцию планктона, которая, как мы видели, по-видимому, оказывается сходной в эвтрофных и в морфометрически-олиготрофных озерах. Есть много оснований думать, что совершенно иначе обстоит дело по отношению к величине чистой продукции планктона. Как наши наблюдения на многих озерах, так и общелингологические представления позволяют предполагать, что для эвтрофных озер наиболее характерна не столько большая величина валовой продукции, сколько большая чистая продукция планктона или,

14010

43443

иначе говоря, ясно выраженный положительный итог биотического баланса. В отличие от этого в олиготрофных и в том числе морфометрически-олиготрофных озерах большая обратимость метаболизма приводит к относительно очень малой чистой продукции планктона. К сожалению, чистая продукция планктона определяется со значительно большим трудом и с меньшей точностью, чем валовая. В этом направлении нужны дальнейшие уточнения методов и накопление необходимых опорных данных.

Чрезмерно упрощенные представления о том, что по величине валовой первичной продукции планктона можно будет определять, к какому типу относится озеро, не могут быть признаны правильными, но и без знания важнейших величин, характеризующих биотический баланс озера, уже больше невозможно надеяться построить рациональную систему типов озер, правильно отражающую их природные особенности.

Следует различать две главных формы выражения результатов измерений первичной продукции, как впрочем и других величин, характеризующих жизнедеятельность планктона, которые могут быть отнесены либо к единице объема воды, либо к единице поверхности водоема. Это не только разные способы расчета полученных данных, здесь кроются и более глубокие, даже принципиальные различия, касающиеся различного содержания величин, выраженных в одной из этих двух форм.

Величины, отнесенные к объему воды, например, к литру или кубическому метру, в первую очередь зависят от видового состава, количественного развития, физиологического состояния планктона и взаимодействия его с наличными в данном месте и в данное время условиями среды. Особое значение имеют максимальные величины первичной продукции, достигаемые при данных условиях на некоторой глубине с оптимальным освещением. Именно эти величины, по удачному выражению Рутнера, могут характеризовать «плодородие воды» водоема, но они, конечно, недостаточны и непригодны как мера продукции водоема.

При изучении вопроса, чем определяется «плодородие воды», встречаемся с необходимостью оценки условий среды по отношению к их физиологическому действию на фитопланктон. Например, оказывается нужным знать, как условия углеродного питания, солевой состав или реакция воды могут влиять на скорость фотосинтеза, темп роста и другие проявления жизнедеятельности фитопланктона, вернее, отдельных составляющих его видов. Однако, когда объектом продукционно-биологических работ служит фитопланктон в связи с условиями его обитания, т. е. экосистема в целом, и «плодородие воды» анализируется с продукционно-биологических позиций, речь идет не об экологических условиях развития популяций отдельных видов, а об некотором этапе или стадии продукционного процесса, об условиях развития планктона в целом, которые не совпадают с условиями развития отдельных видов. Например, для развития некоторых видов фитопланктона необходимо наличие в воде определенных витаминов. Развитие же фитопланктона в целом не может лимитироваться витаминами, так как для многих видов водорослей они не нужны. Ограниченный запас кремния лимитирует развитие диатомовых водорослей, но при наличии в воде других элементов вряд ли по этой причине может снизиться первичная продукция планктона в целом, так как есть много видов, не нуждающихся в кремнии, которые и смогут преобладать в этих условиях. Аналогично этому высокое

содержание азотных или фосфорных соединений часто препятствует развитию некоторых определенных видов, но вряд ли может ограничивать развитие фитопланктона в целом, так как есть достаточно много видов, для которых высокое содержание в воде биогенных элементов не служит неблагоприятным фактором. С другой стороны, общее количество поступающих в воду биогенных элементов лишь косвенно влияет на пределы возможного развития отдельных видовых популяций, зависящих от многих факторов, и, в частности, от биотических, в то время как создание определенной продукции фитопланктона невозможно без строго определенного количества азота или фосфора. При общем сходстве химического состава различных водорослей количество фосфора или азота, нужное для создания единицы биомассы, лишь в слабой мере зависит от видового состава фитопланктона. Здесь биогенные элементы выступают не как экологические условия среды, а как необходимая материальная основа построения определенного количества органического вещества.

При продукционно-биологическом рассмотрении «плодородия воды» необходимо располагать понятиями и методами, позволяющими судить, во-первых, о количестве вещества и энергии, вовлеченных в разные стадии процесса, и во-вторых, о скорости отдельных этапов их превращений.

О наличном количестве вовлеченного в круговорот вещества судят по результатам гидрохимических анализов, с помощью которых можно выяснить, например, общее количество азота или органического вещества в данном объеме воды, и по получаемым разными путями величинам, пропорциональным биомассе наличных в данный момент организмов. Зная эти величины и измерив продукцию и деструкцию, получаем возможность судить о скорости биотического круговорота. Очевидно, что для этой цели все величины должны быть сопоставимы, т. е. выражены в объективных единицах массы или энергии.

В общем виде все это ясно, но на практике возникает много методических затруднений, которые подлежат устранению. Известно, например, что биомассу планктона обычно получают, суммируя вычисленные объемы клеток. Этот трудоемкий прием приводит к величинам, действительный смысл которых неясен. Часто принимают, что на сухое вещество приходится 10% рассчитанного объема. Однако это мало обосновано. Многие данные последнего времени показывают, что в действительности содержание сухого вещества в рассчитанной по объему биомассе часто намного больше, а в отдельных случаях, возможно, и меньше указанного. Поскольку биомасса, рассчитанная по объему клеток, вошла в практику гидробиологических исследований, большой интерес имеют специальные исследования, направленные на выяснение, каким абсолютным величинам сухого или беззольного веса, содержания хлорофилла, азота и пр. эквивалентна единица объема фитопланктона при разном его составе и при разных условиях. Такие данные сильно способствовали бы использованию для продукционно-биологических целей большого материала, накопленного при фитопланктологических исследованиях.

Наконец, большой интерес имеют сопоставления рассчитанной биомассы фитопланктона с величинами продукции. Сделаны лишь немногие попытки в этом отношении, но и они позволяют представить встречающиеся здесь трудности. Роде [6] на пресноводном планктоне

шведских озер, Вердайн [9] на планктоне оз. Эри в США, некоторые авторы на морском планктоне показали, что хотя между биомассой, получаемой расчетным методом, и продукцией и существует известная положительная корреляция, она выражена очень слабо. Этому не приходится удивляться по многим причинам. Во-первых, сами величины рассчитанной биомассы в зависимости от состава планктона и методов расчета имеют разное содержание при разном составе планктона; во-вторых, часто величины продукции определяются трудноучитываемыми мельчайшими видами наннопланктона; в-третьих, фотосинтез и темп роста могут в очень сильной степени отличаться в разные фазы развития данного вида и в зависимости от физиологического состояния клеток, определяемого наличными и предшествующими условиями среды.

Тем не менее рассчитанные величины биомассы фитопланктона прочно вошли в обиход гидробиологических исследований и во многих случаях, например, когда нужно знать биомассу отдельных видов, не могут быть заменены другими показателями. Поэтому представляет большой интерес изучить, как связаны с биомассой интенсивность фотосинтеза и дыхания при разных условиях и в разные фазы роста видовых популяций или в разные сезоны. Все это потребует многих специальных исследований и может быть достигнуто только применением на одном материале разных методов. Для этого нужно преодолеть «ведомственные» перегородки между альгологами и гидрохимиками, морфологами и физиологами и даже между фито- и зоопланктонологами. Это не означает устранения необходимой и неизбежной специализации, а означает только, что настало время, когда нужно достигнуть взаимопонимания для достаточно всестороннего, комплексного изучения отдельных вопросов взамен «комплекса» исследований разных вопросов, объединенных только тем, что они выполняются на одном водоеме или на одном судне.

Величины продукции, отнесенные к единице площади водоема, например к 1 м^2 , и характеризующие не «плодородие воды», а «продуктивность водоема», в сильнейшей степени зависят от глубины и прозрачности воды, от расположения термоклина, точнее, от соотношений между ними, от условий перемешивания и обмена с дном и от других особенностей водоема. Следовательно, при анализе условий, определяющих величину продукции, рассчитанную на 1 м^2 , встречаемся с явлениями и закономерностями лимнологического и океанологического порядка (биогеографическими). Например, в последние годы в океанологии очень много внимания уделяется зависимости величины первичной продукции планктона от условий перемешивания в соотношении с глубиной проникновения света. Думают, что более раннее развитие планктона в прибрежных районах, чем в более удаленных от берега и более глубоких частях моря, определяется тем, что в начале развития фитопланктона благоприятные условия для фотосинтеза создаются в районах, где вследствие малой глубины или высокого расположения термоклина клетки водорослей при перемешивании остаются в пределах трофогенного слоя. Важно, что при одних и тех же условиях минерального питания, определяющих потенциальное плодородие определенного объема воды, темп начального развития фитопланктона зависит от соотношения между распространением света по глубинам и положением слоя температурного скачка. Темп начального развития

может иметь решающее значение, так как, начиная с известного момента, количество фитопланктона будет лимитироваться выеданием со стороны развившегося к этому времени зоопланктона.

Замечательно, что влияние температурного фактора на величину «плодородия воды» и на продукцию под 1 м² будет существенно различно. Как известно, в условиях светового насыщения фотосинтез возрастает с температурой по тому же закону, что и дыхание. Иначе зависит от температуры продукция под 1 м². Если мощность перемешивающегося слоя достаточно велика, а прозрачность воды относительно мала, то клетки большую часть времени находятся в условиях слабого света. При слабом свете снижение температуры не приводит к снижению фотосинтеза, в то время как дыхание самих водорослей понижается соответственно температуре, и, что еще важнее, при сниженной температуре замедляется обмен зоопланктона и, в частности, скорость выедания им фитопланктона. В результате этого метаболизм системы в целом при высоких температурах будет сдвинут в сторону гетеротрофного, при низких—в сторону автотрофного обмена, что, видимо, и служит одной из важных причин осеннего максимума фитопланктона.

Таким образом, для понимания закономерностей, определяющих величину продукции планктона на единицу поверхности водоема, встречаемся с важнейшим значением гидрологических условий. Здесь уже оказывается необходимым не только кооперирование различных биологических специальностей, но и тесная органическая связь между биологическими и гидрологическими исследованиями. В данном случае биогеографический аспект вопроса о первичной продукции выступает весьма отчетливо. В частности, при сравнении величин первичной продукции разных районов они приобретают значение количественного показателя, характеризующего закономерный биологический результат географического процесса.

Все это в настоящее время отнюдь не остается общими рассуждениями. В океанологии ряд авторов (Райли, Стил, Кушинг) уже перевели на строгий язык математики связь между величиной первичной продукции и гидрологическими факторами и дали примеры расчета величины первичной продукции, исходя только из немногих гидрологических предпосылок. Например, весеннее развитие фитопланктона Райли [5] выразил в виде простой функции всего двух переменных: интенсивности радиации и температуры. Лимнология отстала от океанологии в этом отношении, и здесь еще господствуют примитивные словесные толкования, при которых сезонный ход биологических явлений сопоставляется с температурной кривой или с каким-либо другим произвольно взятым показателем условий среды.

Большой размах, который приняли исследования первичной продукции, связан с тем, что изучение этого вопроса не представляет собой самоцель, а имеет более широкое значение. Во-первых, результаты исследований первичной продукции оказываются непосредственно нужными при решении многих вопросов, возникающих в практике использования природных вод, во-вторых, первичная продукция представляет собой первое звено продукционного процесса в целом.

Величина первичной продукции может служить одной из наиболее содержательных мер напряженности биогенного круговорота веществ в водоемах. Отсюда очевидна необходимость привлечения данных по

первичной продукции для понимания процессов формирования, сезонного хода и распределения гидрохимических особенностей водоемов и значение их во всех многообразных применениях гидрохимических данных в практике использования вод естественных водоемов для самых различных целей. В особенности тесна связь первичной продукции с газовым режимом и режимом биогенных элементов. Среди многих примеров практически важных вопросов, требующих знания соответствующих закономерностей, назовем значение фотосинтетической азотации в процессах самоочищения вод, что в последнее время привлекает большое внимание при санитарно-гидробиологических исследованиях. Что касается связи первичной продукции и режима биогенных элементов, то здесь один из наиболее известных и ярких примеров дают исследования по изучению закономерностей действия минеральных удобрений в рыбохозяйственных прудах.

Исследование первичной продукции неразрывно связано с разработкой проблемы биологической продуктивности водоемов. В сущности само представление о первичной продукции возникло в результате абстракции. На самом деле нет такой реальной системы, в которой возможно было бы наблюдать процессы первичной продукции в «чистом виде». Первичная продукция представляет собой один из аспектов метаболизма некоторого природного сообщества, включающего в себя автотрофные и гетеротрофные формы, процессы построения и разрушения органических веществ. Кроме того, и сами продуценты дышат, т. е. новообразование органических веществ не может не сопровождаться их разрушением, продукция—деструкцией.

Встает вопрос, каким образом количественные данные, характеризующие первичную продукцию, могут быть связаны с теми многообразными и разнородными биологическими процессами утилизации ее на последующих стадиях продукционного процесса, которые протекают при участии многих различных организмов? Это может быть сделано только путем последовательного энергетического подхода к изучению продукционного процесса в целом. В настоящее время это уже может считаться общепризнанным в теории, хотя еще далеко не осознанным в практике гидробиологических исследований. Между тем ведущими экологами нашего времени (Макфадием, Кларк, Одум) энергетический принцип исследования продукционного процесса возводится в ранг основных начал экологии, что, к сожалению, еще не нашло отражения даже в новейших советских пособиях по экологии.

Сущность энергетического принципа изучения продукционного процесса необычайно проста. В основу его положен тот несомненный факт, что энергия первичной продукции на последующих ступенях продукционного процесса может быть использована только один раз, в то время как одно и то же вещество продукции разных звеньев пищевой цепи, даже одни и те же атомы биогенных элементов, могут повторно участвовать в создании первичной продукции. Поэтому сумма продукции отдельных видов, которые хотя бы частично принадлежат к разным трофическим уровням, не имеет реального смысла, в то время как суммирование энергетических затрат в процессе обмена организмами разных трофических уровней имеет вполне определенный смысл.

Изучение этого вопроса может идти двумя путями, первый из которых—аналитический—направлен на прослеживание отдельных звеньев процесса, что требует углубленных исследований, преимущественно

экспериментально-экологического характера. Этот путь труден и долг, но неизбежен, так как гидробиологические исследования вплотную подошли к необходимости понимания физиологических закономерностей продукционного процесса.

Второй путь—сопоставление доступных измерению результатов продукционного процесса на разных его уровнях. Например, представляет интерес выяснить, в каком соотношении находятся годовая продукция планктона или вылов рыб, выраженные в соизмеримых единицах, с первичной продукцией данного водоема. Хотя при этом интимный механизм явления остается в стороне, но и таким эмпирическим путем можно получать весьма интересные данные, так как нет сомнений, что в водоемах определенного типа отдельные этапы продукционного процесса находятся между собой в закономерных количественных соотношениях. Однако и здесь руководящим принципом остаются энергетические представления.

Впрочем, значение подобных сопоставлений снижается при переходе от низших звеньев продукционного процесса к высшим. Высшие звенья трофической цепи представлены в водоеме небольшим числом видов и особей с длительным жизненным циклом, по отношению к которым экологический анализ динамики и приспособительных особенностей видовых популяций приобретает основное значение.

Как мы имели возможность убедиться, многие трудные вопросы, встречающиеся при изучении первичной продуктивности, могут быть решены только совместными и целенаправленными усилиями биологов разных специальностей в сотрудничестве с гидрофизиками, гидрохимиками и географами. Эта весьма характерная для современного естествознания особенность исследований сильно повышает значение организационного момента. Многие вопросы долгие годы ждут своего решения не столько из-за отсутствия методов и возможностей, сколько из-за организационно-научных препятствий. Зачастую детальные и трудные исследования ведутся раздельно гидрологами и биологами и дают намного меньший эффект, чем если бы эти исследования были согласованы между собой. Простейший пример: изучение проникновения в воду солнечной радиации и измерение первичной продукции лишь в редких случаях ведутся согласованно и на одном и том же объекте.

В советской науке есть все возможности для планового и целенаправленного решения сложных проблем, требующих совместных работ различных специалистов. Для улучшения организации работ по первичной продукции водоемов и всех их применений в практике рыбного хозяйства и санитарно-технического использования вод очень много может сделать настоящее совещание, которое призвано способствовать решению многих важных вопросов гидробиологии и их применению в практике коммунистического строительства.

экспериментально-экологического характера. Этот путь труден и долг, но неизбежен, так как гидробиологические исследования вплотную подошли к необходимости понимания физиологических закономерностей продукционного процесса.

Второй путь—сопоставление доступных измерению результатов продукционного процесса на разных его уровнях. Например, представляет интерес выяснить, в каком соотношении находятся годовая продукция планктона или вылов рыб, выраженные в соизмеримых единицах, с первичной продукцией данного водоема. Хотя при этом интимный механизм явления остается в стороне, но и таким эмпирическим путем можно получать весьма интересные данные, так как нет сомнений, что в водоемах определенного типа отдельные этапы продукционного процесса находятся между собой в закономерных количественных соотношениях. Однако и здесь руководящим принципом остаются энергетические представления.

Впрочем, значение подобных сопоставлений снижается при переходе от низших звеньев продукционного процесса к высшим. Высшие звенья трофической цепи представлены в водоеме небольшим числом видов и особей с длительным жизненным циклом, по отношению к которым экологический анализ динамики и приспособительных особенностей видовых популяций приобретает основное значение.

Как мы имели возможность убедиться, многие трудные вопросы, встречающиеся при изучении первичной продуктивности, могут быть решены только совместными и целенаправленными усилиями биологов разных специальностей в сотрудничестве с гидрофизиками, гидрохимиками и географами. Эта весьма характерная для современного естествознания особенность исследований сильно повышает значение организационного момента. Многие вопросы долгие годы ждут своего решения не столько из-за отсутствия методов и возможностей, сколько из-за организационно-научных препятствий. Зачастую детальные и трудные исследования ведутся раздельно гидрологами и биологами и дают намного меньший эффект, чем если бы эти исследования были согласованы между собой. Простейший пример: изучение проникновения в воду солнечной радиации и измерение первичной продукции лишь в редких случаях ведутся согласованно и на одном и том же объекте.

В советской науке есть все возможности для планового и целенаправленного решения сложных проблем, требующих совместных работ различных специалистов. Для улучшения организации работ по первичной продукции водоемов и всех их применений в практике рыбного хозяйства и санитарно-технического использования вод очень много может сделать настоящее совещание, которое призвано способствовать решению многих важных вопросов гидробиологии и их применению в практике коммунистического строительства.

РАЗДЕЛ 1

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ
МОРЯ

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Винберг Г. Г. 1960. Первичная продукция водоемов. Минск. [2] Захаренкова Г. Ф. 1959. Тр. Пятой конфер. по изуч. внутр. водоемов Прибалтики. [3] Hessner F. 1959. Hydrobotanik, 2. [4] Nelson P. R., Edmondson W. T. 1955. U. S. Fish. Wildlife Serw., Fish. Bull., 102. [5] Riley G. A. 1959. Internat. Oceanogr. Congress (текст доклада). [6] Rodhe W. 1958. Verh. Intern. Verein. Limnol., 13. [7] Saunders English T. 1959. Internat. Oceanogr. Congress (текст доклада). [8] Steemann-Nielsen E. 1952. J. Consell. perman. internat. mer, 18. [9] Verduin J. 1956. Ecology, 37.
-

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ МОРЯ В ЕЕ ГЕОГРАФИЧЕСКОМ АСПЕКТЕ

О. И. КОБЛЕНЦ-МИШКЕ

(Институт океанологии Академии наук СССР)

В изучении первичной продукции моря проявляются два направления—условно их можно назвать «эколого-географическим» и «физиологическим». Основной задачей эколого-географических работ является типизация вод Мирового океана по их продуктивности. Имеющаяся в настоящее время схема, предложенная Стеманом-Нильсеном, относится только к тропическим и субтропическим водам. Будучи распространена Гесснером на весь Мировой океан и представлена в виде карты (рис. 1), эта схема, как выясняется в настоящее время, не отвечает действительному положению вещей. Некоторые представления о сравнительной продуктивности различных частей Тихого океана можно получить из рис. 1 и 2, которые отражают максимальную возможную в отдельных районах продукцию. Площадь кружков пропорциональна продукции, измеренной в поверхностном слое воды кислородным или радиоуглеродным методами разными авторами (Холмс, Джиттс, Сайд-жо, Стеман-Нильсен, Богоров, Деппаш, Сорокин, Кобленц-Мишке).

Рис. 2 отражает максимальную величину перенасыщения поверхностной воды (0—10 м) кислородом (в процентах по Фоксу). Для составления карты океан был разбит на квадраты со сторонами в 10°. Из разных литературных источников выделены случаи перенасыщения воды кислородом. Наибольшая для каждого квадрата цифра нанесена на карту, и по этим максимальным величинам проведены изолинии. Поскольку содержание кислорода в воде связано с процессом фотосинтеза, рис. 2 дает сравнительное представление о продуктивности различных участков Тихого океана.

Если бы карты 2 и 3 были составлены на основании достаточного материала, собранного в разные сезоны, они отразили бы весеннюю картину, поскольку продукция и насыщение воды кислородом достигают своих максимумов весной. Можно считать, что это удалось на «кислородной» карте (рис. 2) для северной части океана, где по каждому квадрату имеется от нескольких десятков до сотен данных, относящихся к разным временам года. Хорошо освещен также район, прилегающий к Австралии. Что же касается большей части южной половины океана и вод, прилегающих к Индонезии, то здесь сведений собрано еще мало.

Если «кислородная» карта, построенная на основании более чем 11 тысяч определений, не во всех своих частях достаточно точна, то тем более карта продукции, на которую нанесено только несколько

сотен данных, носит предварительный характер. Тем не менее, обе карты сходным образом отражают различия в продуктивности отдельных биогеографических районов океана.

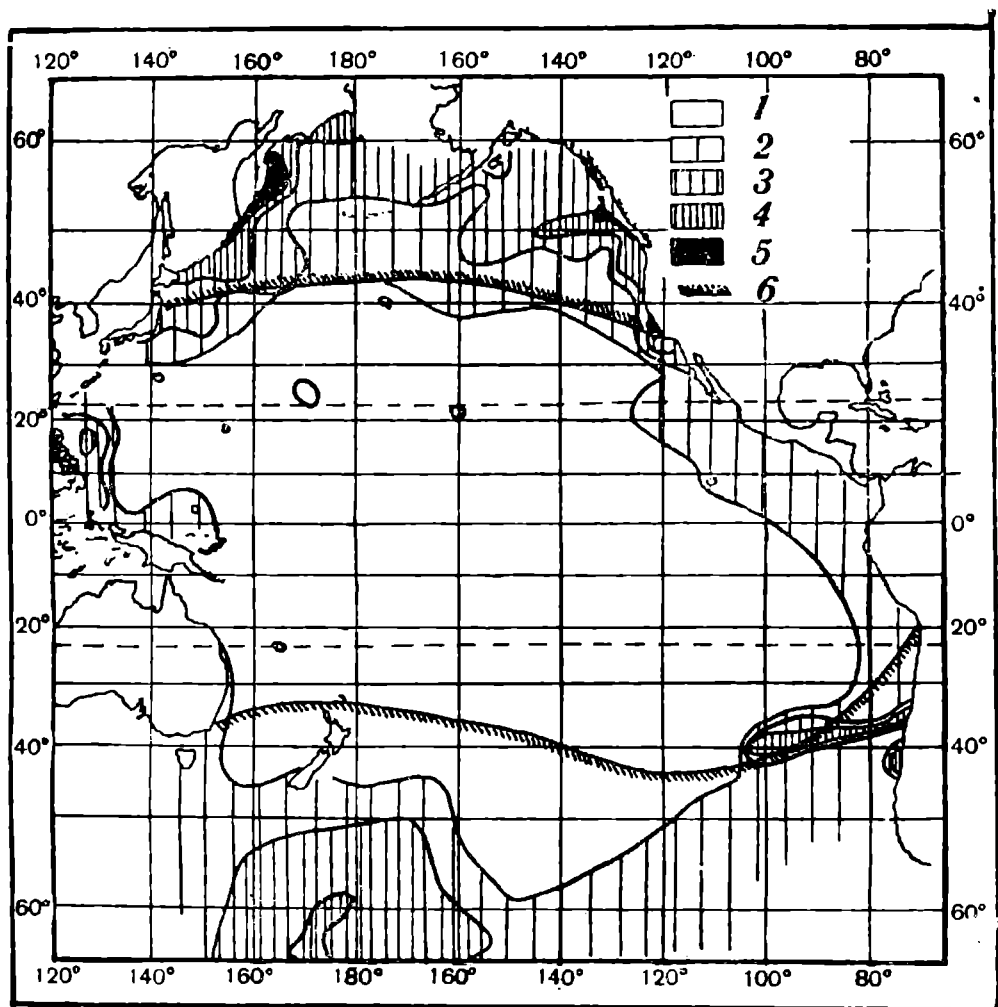


Рис. 2. Максимальное перенасыщение кислородом поверхностной воды Тихого океана в процентах по данным разных авторов:
1—более 105; 2—105—110; 3—110—120; 4—120—140; 5—40; 6—южная и северная границы умеренных областей по Бродскому.

При районировании океана по его продуктивности полезно применять обычную схему деления на биогеографические области: тропическую и умеренные. Внутри каждой из них следует особо рассматривать перитическую и океаническую зоны. В тропической области выделяются также районы подъема вод, характеризующиеся повышенной продукцией. Более дробное деление областей, например выделение субтропической подобласти и т. п., по имеющимся материалам не представляется достаточно обоснованным.

Южная граница бореальной и северная граница натальной областей, показанные на рис. 1 и 2, заимствованы из карты Морского атласа, составленной К. А. Бродским. При этом южная граница бореальной области в общих чертах совпадает с границами, установленными в отдельных рейсах экспедиционного судна «Витязь» Г. И. Семиной и автором настоящего доклада. Северная граница натальной области носит более предварительный характер.

Неритическая зона умеренных областей (бореальной и натальной) хорошо выражена как на «кислородной» карте, так и на карте продукции у берегов Камчатки, у Курильских островов и у Северной Америки. На рис. 2 неритическая зона ограничивается изооксигеной 140%. Перенасыщение поверхностной воды кислородом здесь часто превышает 200%. Продукция, по имеющимся данным, доходит до 1000 мгС/м³·день.

Характерная особенность неритической зоны—массовое весеннее развитие фитопланктона, так называемое «цветение моря». Оно возможно благодаря сочетанию ряда условий, необходимых для интенсивного размножения водорослей. Среди них—высокий уровень содержания как минеральных, так и органических питательных веществ и стратификация верхнего (в пределах до 20—30 м) слоя воды благодаря весеннему прогреву и распреснению. Последнее условие является решающим, определяющим начало весеннего «цветения» и его протяженность.

Неритическая зона, выделяемая по продукции, шире, чем зона, населенная неритическими формами, поскольку по ее краю проходит массовое развитие океанических форм. В свою очередь зона, выделяемая как по продукции, так и по составу фитопланктона шире, чем область прибрежного мелководья, во-первых, потому, что весенняя стратификация захватывает более широкие пространства, во-вторых, потому, что «цветение» разносится течениями.

По величине продукции неритическая зона умеренных областей стоит либо на первом месте во всем Мировом океане, либо уступает в этом отношении только тропической зоне тропической области.

Океанические зоны умеренных областей на «кислородной» карте ограничиваются изооксигеной 105%. В участках, прилегающих к неритической зоне, встречается перенасыщение воды кислородом до 140%. Продукция изучена здесь сравнительно плохо. По имеющимся данным летних работ Холмса и зимних работ «Витязя» продукция на поверхности колеблется от 0,3 до 10 мгС/м³·день. Сведения о величине продукции весной в литературе отсутствуют.

Океаническая зона умеренных областей стоит по своей продуктивности на предпоследнем месте, превосходя только океаническую зону тропической области.

Неритическая зона тропической области на рис. 1 и 2 почти не отражена. Это объясняется тем, что в тропической области эта зона чрезвычайно узка и обычно не затрагивается морскими исследованиями. Ее протяженность ограничивается глубинами океана в несколько десятков метров. Дно играет здесь ту же роль, что и «призрачное дно»—скачок плотности воды—весной в умеренных водах. В тропиках «призрачное дно» расположено значительно глубже, чем в умеренных областях, и поэтому фитопланктон вертикальными токами

воды уносится в глубокие, плохо освещенные слои воды, где он не может осуществлять фотосинтез. Кроме того, стратификация водной толщи в тропиках наблюдается круглогодично, благодаря чему трофогенный слой обеднен питательными веществами.

Неритическая зона тропической области в своем чистом виде существует только в западной части океана. В восточной части картина нарушается благодаря подъему глубинных вод.

Данные непосредственных измерений первичной продукции в неритической зоне тропической области Тихого океана нам неизвестны. Имеются лишь определения, сделанные в Атлантическом океане у западного берега Африки Стеманом-Нильсеном. Он определил продукцию в мелководном заливе Walvis Bay, которая оказалась равной $3700 \text{ мгС/м}^3 \cdot \text{день}$. Априори можно предположить, что в мелких бухтах тропических морей продукция достигает рекордных для Мирового океана величин. Такое предположение основано на том, что здесь имеют место наиболее благоприятные условия освещения, а следовательно, и наиболее благоприятные условия снабжения биогенными элементами.

Районы подъема вод на рис. 1 заметны по повышенной продукции к западу от центральной Америки, к юго-востоку от Японии и в центральной части океана. Продукция колеблется здесь от нескольких единиц до нескольких десятков $\text{мгС/м}^3 \cdot \text{день}$. В районах подъема глубинных вод наблюдается также повышенное содержание в поверхностной воде кислорода (105—120%). Помимо районов, уже отмеченных по карте продукции, на «кислородной» карте (рис. 2) подъем глубинных вод можно зафиксировать у берегов Южной Америки. Подъем вод в районе экваториального противотечения, заметный на карте продукции, не сопровождается перенасыщением воды кислородом свыше 105%.

Районы подъема глубинных вод, происходящего либо за счет сгонных явлений (у западного побережья Америки), либо за счет дивергенций течений и водоворотов (к юго-востоку от Японии) обладают повышенной продуктивностью из-за поступления в трофогенный слой биогенных элементов и высокого положения слоя скачка плотности.

Океаническая зона занимает центральную часть океана. На «кислородной» карте она ограничена изолинией 105%. Продукция здесь ниже, чем где-либо в другом месте, и не превышает нескольких $\text{мгС/м}^3 \cdot \text{день}$.

Низкая продукция океанической зоны тропической области является результатом постоянной стратификации, в результате которой трофогенный слой обеднен биогенными веществами и нарушены условия снабжения водорослей световой энергией.

Помимо тропической и умеренных областей в Мировом океане следует выделить **арктическую и антарктическую области**. Продукция изучена в них очень слабо. Пока неясно, следует ли внутри этих областей выделять неритическую и океаническую зоны, поскольку между льдами условия существования фитопланктона сходны с прибрежными условиями. С другой стороны, определения Ширшова в Карском и Восточно-Сибирском морях («неритическая зона») дали величины, в сотни раз превосходящие те, которые приводит как максимальные Инглиш, работавший в районе северного полюса («океаническая зона»).

Если расположить все упомянутые географические категории вод по их продуктивности, то получится такой ряд:

	Место
Неритическая зона тропической области . . .	1 ?
Неритическая зона умеренных областей . . .	2 ?
Высокоширотные арктические и антарктические воды	3
Районы подъема глубинных вод	4
Океанические зоны умеренных областей . . .	5
Океаническая зона тропической области . . .	6

Здесь следует еще раз подчеркнуть, что имеется в виду не продукция за год, а максимальная для данного типа вод продукция, возможная в момент наиболее благоприятного сочетания факторов..

Климатические и гидрологические особенности, характерные для каждого из перечисленных типов вод, определяют факторы, лимитирующие продукцию. Для каждого типа вод имеется свой цикл смены лимитирующих факторов по сезонам. Например, зимой в высокоширотных частях Мирового океана продукция лимитируется недостатком света, в умеренных областях—условиями перемешивания, а в тропической, по-видимому, недостатком биогенных элементов. По имеющимся в литературе сведениям пока еще трудно составить полную картину смены лимитирующих факторов для всех типов вод. С увеличением наших знаний об этих факторах появится новый, более строгий критерий для районирования Мирового океана по продуктивности.

ВЛИЯНИЕ СТРАТИФИКАЦИИ ВОДНЫХ МАСС И ПОДВОДНОЙ ОСВЕЩЕННОСТИ НА ПЕРВИЧНУЮ ПРОДУКЦИЮ В ОКЕАНЕ

Ю. И. СОРОКИН

(Институт биологии водохранилищ Академии наук СССР)

Поверхностный слой вод морей и океанов характеризуется неравномерностью вертикального распределения физических и химических факторов, влияющих на развитие планктонных водорослей и на продуктивность их фотосинтеза. К числу главных из этих факторов следует отнести подводную освещенность, плотность воды и содержание в ней биогенов. Неравномерное распределение указанных факторов в толще воды связано как с чисто физическими явлениями (энергия радиации, абсорбция света водой, течения, ветер), так и с деятельностью самих организмов (абсорбция света водорослями и поглощение ими биогенов). Изучение суммарного действия этих факторов на первичную продуктивность океанических вод является первоочередной задачей. Подобные исследования позволяют выяснять причины различной продуктивности вод Мирового океана и облегчают задачу разработки удобных методов ее определения.

Изучению факторов, влияющих на продуктивность фотосинтеза в море, посвящен ряд интересных работ, сводку которых можно найти в книгах Свердруп [18] и Харвея [9]. Однако возможности проведения подобных исследований, особенно в малопродуктивных океанических водах, до появления радиоуглеродного метода были весьма ограниченными. Радиоуглеродный метод Стемана-Нильсена [15] позволяет разработать новые способы изучения влияния факторов среды на продуктивность.

В наших работах, выполненных на Рыбинском водохранилище, были разработаны приемы изучения зависимости фотосинтеза в водной толще от подводной освещенности, вертикального распределения живого фитопланктона, светового голодания фитопланктона [5, 7]. Участвуя в экспедициях Института океанологии АН СССР в Тихом и Атлантическом океанах, мы выполнили исследования, выясняющие суммарное влияние подводной освещенности и стратификации водных масс на скорость фотосинтеза в толще воды. Для этого были проведены следующие определения: 1) зависимость скорости фотосинтеза в толще воды от подводной освещенности (K_T); 2) относительное содержание живого фитопланктона в толще воды (K_p); 3) суточная продукция фотосинтеза под 1 м² поверхности (P); 4) вертикальное распределение температуры и плотности воды (σ_t) и подводная освещенность на разных глубинах. Все определения скорости фотосинтеза были выполнены с помощью C^{14} . Величины K_T определялись, как относительная вели-

чина фотосинтеза в одинаковых пробах воды, помещенных в склянках на половину или полный световой день на разные горизонты. Кривая, которая получается при графическом изображении величин K_T относительно глубины, описывает толщину эвфотической зоны. Об относительном содержании живого фитопланктона (K_p) на разных горизонтах судим по величине фотосинтеза в пробах воды, взятых с этих горизонтов и экспонированных в склянках 2—4 часа при умеренной освещенности. Специальными опытами, проведенными как на пресных водоемах, так и в океане было показано, что произведение величин K_T и K_p , найденных для одного и того же горизонта, дает величины (K_c), близкие к относительной скорости фотосинтеза (K_{cl}), определяемой прямым методом, т. е. путем экспозиции склянок с пробами на тех же глубинах, с которых была взята вода. Результаты этих опытов позволили разработать удобный экспедиционный метод определения первичной продукции под 1 м^2 [7, 8]. Графическое изображение величины K_c (или K_{cl}) относительно глубины дает кривую, описывающую толщину трофогенного слоя.

На рис. 1 представлены в качестве примера результаты определения K_T , K_p , K_c на станции №3590 24-го рейса э/с (экспедиционного судна) «Витязь», расположенной в Тихом океане вблизи о. Хоккайдо. С целью выяснения влияния световой адаптации фитопланктона величины K_T определялись на этой станции с помощью двух серий проб, одна из которых была взята с поверхности, а другая с глубины 75 м. Как видно из графика, кривые K_T , полученные с поверхностным и с глубинным фитопланктоном, несколько отличаются друг от друга, что выявляет наличие световой адаптации, на существование которой указывают многие авторы [4]. В других подобных опытах мы наблюдали небольшое расхождение этих кривых (в основном вблизи поверхности), иногда же они полностью совпадали.

Фитопланктон на этой станции был распределен по вертикали крайне неравномерно. Его концентрация достигала максимума на глубине 25—35 м, т. е. несколько выше слоя скачка температуры, максимальный градиент которой находился на глубине 40—50 м. Прямое опре-

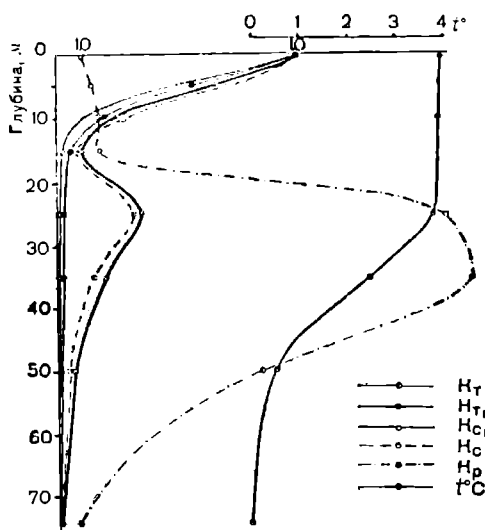


Рис. 1. Вертикальное распределение скорости фотосинтеза и факторов, ее определяющих, на ст. 3590, Тихий океан, конец мая 1957 г.:

1— K_T (пробы воды взяты с поверхности);
2— K_T (пробы воды взяты с 70 м);
3— K_{cl} ; 4— K_c ; 5— K_p ; 6—температура, °C

деление скорости фотосинтеза (K_{cl}) показало, что на глубине 25 м она составляет около 35% скорости фотосинтеза в поверхностном слое, тогда как величина K_T равна здесь всего 1,6% этой величины у поверхности.

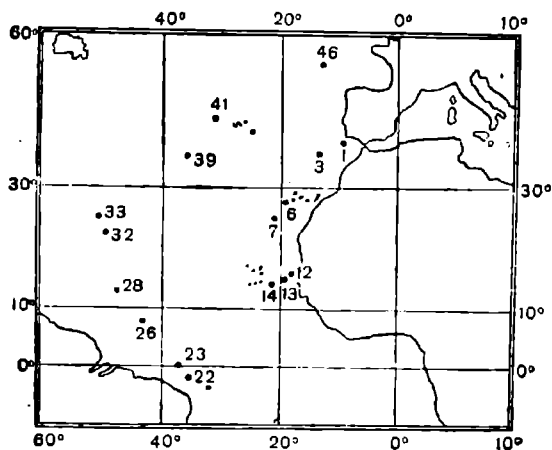


Рис. 2. Местоположение станций в Атлантическом океане

ных зонах океана зависит не только освещенности, но и от вертикальной стратификации водных масс в эвфотической зоне, поскольку последняя влияет на вертикальное распределение фитопланктона. Характер же последнего, как видно из рис. 1, оказывает столь же сильное влияние на относительную скорость фотосинтеза в толще воды, как и подводная освещенность.

Для более подробного изучения влияния стратификации на характер вертикального распределения фитопланктона и через последний—на относительную скорость фотосинтеза в водной толще были выполнены наблюдения на 49 станциях, расположенных в умеренной и тропической зонах Атлантического океана (рис. 2).

Определение зависимости фотосинтеза от подводной освещенности (K_T) показало, что можно выделить следующие районы Атлантики, различающиеся по толщине эвфотической зоны (рис. 3): 1) прибрежные воды с высокой продукцией и низкой прозрачностью (8—10 м)—ст. 12; 2) воды пассатных течений и воды умеренной зоны со средней продуктивностью и прозрачностью (20—30 м)—ст. 15, 39; 3) малопродуктивные воды Саргассова моря с высокой прозрачностью (40—45 м)—ст. 34. В первом случае фотосинтез угнетается избыточной освещенностью до глубины 5 м и идет до глубины

в данном случае скопление фитопланктона на нижнем горизонте эвфотической зоны, вызванное температурной стратификацией, оказало существенное влияние на форму кривой K_{cl} , характеризующей толщину трофогенного слоя и тем самым частично определяющей продуктивность фотосинтеза под 1 м² поверхности океана. Подобные же данные, полученные и на других станциях в Тихом океане, позволяют предположить, что толщина трофогенного слоя в раз-

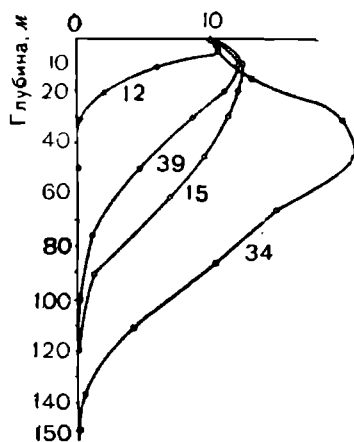


Рис. 3. Толщина эвфотической зоны в разных районах Атлантического океана. Цифры под кривыми обозначают номера станций. На горизонтальной оси фотосинтез в относительных единицах

35 м, во втором случае угнетается до 10—20 м и идет до 100—110 м и в третьем случае угнетается до 50 м и идет до 140 м.

Измерения подводной освещенности и K_T , выполненные весной 1957 г. в холодных водах северо-западной части Тихого океана, где угнетение фотосинтеза в поверхностном слое избыточной освещенностью отсутствует, показали, что в этих условиях кривая K_T аналогична кривой убывания освещенности с глубиной [6]. В умеренных и тропических зонах Атлантики, где в поверхностном слое наблюдается угнетение фотосинтеза, та же закономерность обнаруживается, если рассчитать относительную освещенность и скорость фотосинтеза, приняв за 100% их величину на глубине максимального значения K_T (рис. 4).

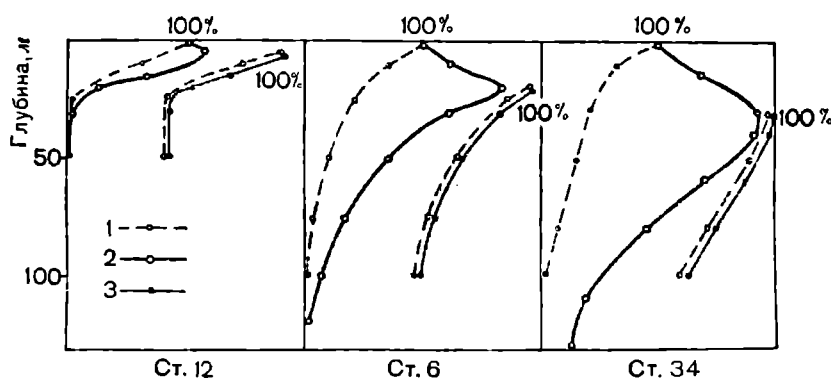


Рис. 4. Вертикальное распределение подводной освещенности (1) и скорости фотосинтеза (2 и 3) в Атлантике в процентах от величин у поверхности и на глубине максимального фотосинтеза

В результате изучения влияния стратификации (Δt° и $\Delta \delta_1$) на вертикальное распределение фитопланктона (K_p) и толщину трофогенного слоя (K_c) были выявлены следующие закономерности. Оказалось, что при отсутствии заметной стратификации водных масс в пределах эвфотической зоны максимальная концентрация фитопланктона наблюдается в слоях, близких к поверхности, где условия освещенности наиболее благоприятны для его размножения (рис. 5). В общем, кривые вертикального распределения фитопланктона (K_p) в этих районах до некоторой степени сходны с кривыми, показывающими зависимость фотосинтеза от подводной освещенности (K_T). Это происходит, по-видимому, вследствие того, что скорость размножения клеток водорослей зависит здесь главным образом от подводной освещенности, поскольку в условиях гомотермии имеет место равномерное распределение других факторов, влияющих на фотосинтез. Кроме того, клетки водорослей не находят препятствий, которые могли бы затормозить их погружение или вызвать их накопление на каком-либо горизонте.

Совершенно другая закономерность наблюдается в районах стратификации водной толщи, расположенных в тропических водах Северного и Южного Экваториального течения (рис. 6). Фитопланктон здесь аккумулируется в верхней зоне термоклина. Например, на ст. 12 и 13, расположенных вблизи западного побережья Африки, где наблюдается

подъем холодных глубинных вод к поверхности, плотность возрастает на 1 единицу σ_t в слое толщиной 8—15 м на глубине 30—40 м. Содержание живого фитопланктона в слое скачка на этих станциях в 30—50 раз больше, чем в поверхностном слое. Толщина слоя, в котором аккумулируется фитопланктон, очень невелика. С увеличением глубин залегания термоклина увеличиваются и глубины залегания горизонта аккумуляции фитопланктона.

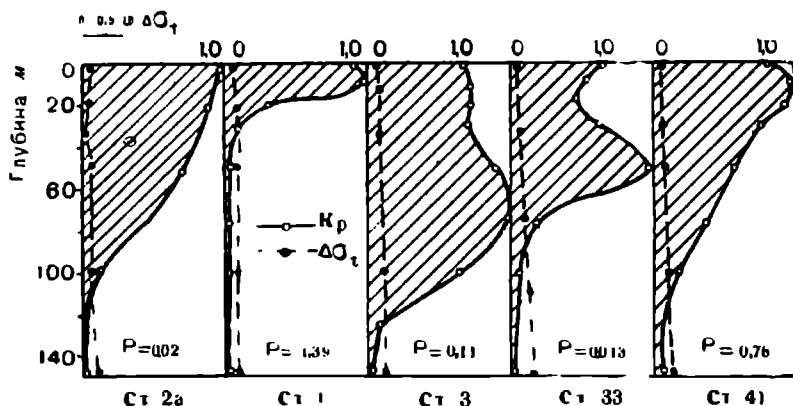


Рис. 5. Вертикальное распределение фитопланктона (K_p) и плотности воды ($\Delta\sigma_t$). P —первичная продукция ($г\ C/м^2$)

Отмеченная аккумуляция живого фитопланктона в верхней зоне термоклина вызывается не только задержкой его погружения в скачке плотности. Можно думать, что в нем происходит более активное размножение клеток водорослей, поскольку скачок плотности содержит больше биогенных элементов, чем поверхностный слой.

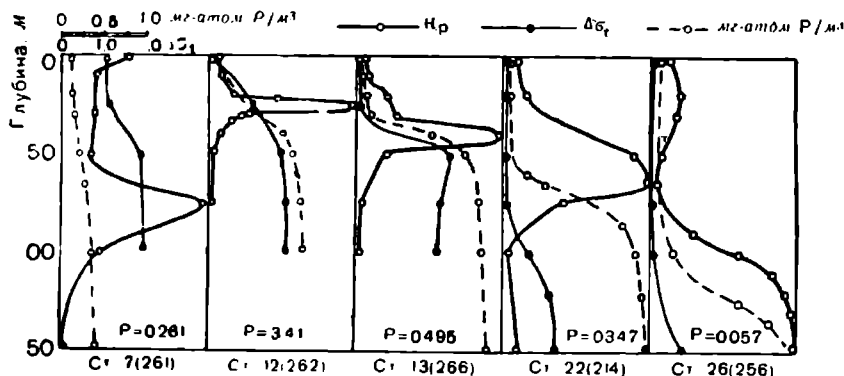


Рис. 6. Вертикальное распределение K_p , $\Delta\sigma_t$ и фосфатов

На рис. 6 приводятся кривые вертикального распределения фосфатов по данным э/с «Метеор» [10] для станций, смежных со станциями «Седова». Как видно из графика, эти кривые имеют сходный характер с кривыми изменения плотности. Фосфаты появляются только в зоне термоклина и почти полностью отсутствуют у поверхности. Зона тер-

моклина обогащается биогенными элементами за счет перемешивания с глубинными холодными водами и за счет процессов минерализации частиц детрита и мертвых организмов, погружение которых задерживается в слое термоклина. Доказательством этого служат данные Брандхорста [19], показавшего приуроченность процесса нитрификации к горизонтам максимального градиента плотности в тропической зоне восточной части Тихого океана.

Приведенные данные позволяют заключить, что зависимость между вертикальным распределением живого фитопланктона и интенсивностью подводной освещенности можно наблюдать только в условиях полного отсутствия стратификации в зоне фотосинтеза. В случае наличия стратификации в зоне фотосинтеза подобная непосредственная связь исчезает, и главным фактором, который определяет вертикальное распределение фитопланктона, становится стратификация водной толщи. Влияние стратификации на вертикальное распределение фитопланктона отмечено рядом авторов [1, 3, 4, 11].

Та же закономерность наблюдается и в отношении толщины трофогенного слоя, поскольку она находится в прямой зависимости от характера распределения живых водорослей. Действительно, в Атлантическом океане мы наблюдали зависимость толщины трофогенного слоя от стратификации водной толщи в освещенной зоне. На рис. 7 приводятся типичные результаты

следующих параллельных определений: толщина трофогенного слоя, зависимость скорости фотосинтеза от подводной освещенности и вертикальное распределение плотности и температуры на станциях, расположенных в разных гидрологических условиях. В случае отсутствия заметной стратификации кривые, характеризующие толщину трофогенного слоя, почти совпадают с кривыми, характеризующими зависимость скорости фотосинтеза от освещенности. При наличии стратификации эти две кривые не совпадают, поскольку здесь оказывает влияние вертикальное распределение фитопланктона, которое зависит от положения термоклина. Мы постоянно наблюдали увеличение фактической скорости фотосинтеза в слое термоклина.

Приведенные данные показывают также, что перед отбором проб для определения первичной продукции под 1 м² любым способом необходимо определять температурную стратификацию водной толщи.

Наши наблюдения дают возможность высказать мнение о влиянии термической стратификации на размеры первичной продукции и на ин-

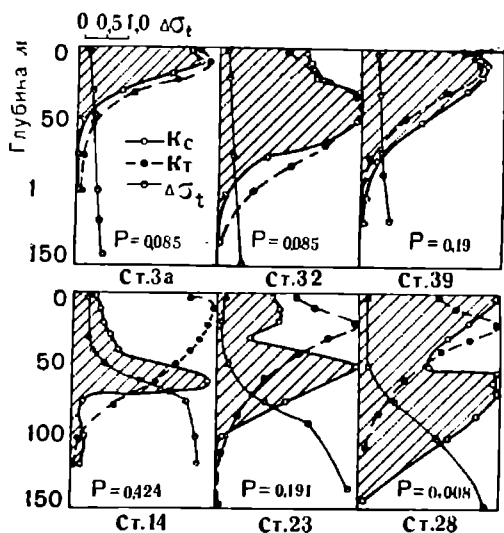


Рис. 7. Зависимость толщины трофогенного слоя (заштриховано) от вертикального распределения плотности ($\Delta\sigma_t$)

тенсивность фитопланктона. Как указывалось некоторыми авторами [2, 4, 11, 17], стратификация оказывает положительное влияние на интенсивность развития фитопланктона. В условиях стратификации клетки водорослей долго остаются в пределах освещенной зоны, задерживаясь в слое скачка.

Однако, с другой стороны, неустойчивые водные массы лучше снабжаются биогенами путем перемешивания с глубинными водами [17]. Наши данные показывают (см. рис. 3, 4, 5), что абсолютные величины первичной продукции зависят больше от происхождения поверхностных вод и от условий снабжения их биогенными элементами, чем от устойчивости водных масс. Например, на прибрежной ст. 1, расположенной в неустойчивых водах, и на прибрежной ст. 12, находящейся в очень устойчивых водах, первичная продукция была весьма высокой. В открытом океане как в устойчивых, так и в неустойчивых водах продукция была меньше. В сравнительно «молодых» поверхностных водах открытого океана продуктивность имела средние величины.

Можно полагать, что в умеренных и холодных водах, где существуют сезонные колебания температуры, временно возникающая стратификация оказывает положительное влияние на развитие фитопланктона и продуктивность фотосинтеза. В этих водах стратификация задерживает погружение клеток водорослей под действием силы тяжести за нижнюю границу эвфотической зоны, не являясь в то же время постоянным препятствием для снабжения ее биогенными элементами.

В тропической же зоне океана, где почти отсутствуют сезонные колебания температуры, постоянная стратификация водных масс в пределах эвфотической зоны является главной причиной бедности жизни, поскольку она препятствует поступлению биогенов из глубинных слоев в верхние освещенные слои воды.

В будущем, когда человечество овладеет новыми мощными источниками энергии, следует ожидать, что применение искусственного нарушения стратификации и выброс глубинных вод, богатых биогенами, к поверхности поможет поднять продуктивность тропической зоны океана, которая, несмотря на обилие света и тепла, является в настоящее время самой малопродуктивной зоной Мирового океана.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Добржанская М. А. 1954. Тр. Севаст. биол. ст., 8. [2] Кобленц-Мишке О. И. Докл. АН СССР, 116. [3] Морозова-Водяницкая Н. В. 1954. Тр. Севаст. биол. ст., 8. [4] Семин Г. И. 1957. Тр. Всес. гидробиол. о-ва, 8. [5] Сорокин Ю. И. 1956. Там же. 7. [6] Сорокин Ю. И., Козлянинов М. В. 1957. Докл. АН СССР, 116. [7] Сорокин Ю. И. 1958. Intern. Conf. on Radioisotopes, UNESCO, Paris, 4. [8] Сорокин Ю. И. Физиол. раст., 6. [9] Харвей Х. В. 1948. Современные успехи химии и биологии моря, М. [10] Hentschel E., Waltenberg H. 1930. Ann. Hydrogr. und mar. Meteorol., 88. [11] Hasle L. R. 1956. Nature, 177, N 4509. [12] Jitts H., Rotchl H. 1958. Contr. Conf. on Radioisotopes (UNESCO),

Paris, 4 [13] Ketchum. 1947. Ecol. Monogr., 17. [14] Miyake J 1958. Contr. Conf. on Radioisotopes (UNESCO), Paris., 4. [15] Steemann-Nielsen E. 1952. J. Conseil perman. internat. explorat. mer, 18. [16] Steemann-Nielsen E., Jensen A. 1957. "Galathea" Rep., 1. [17] Sverdrup H. U. 1953. J. Conseil perman. internat. explorat. mer, 18. [18] Sverdrup H. U., Johnson M. W., Fleming K. H. 1955. The Oceans, N.-Y.

ИНТЕНСИВНОСТЬ ОБРАЗОВАНИЯ И РАСПАДА ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В СЕВЕРНЫХ МОРЯХ

М. В. ФЕДОСОВ, И. А. ЕРМАЧЕНКО

*(Всесоюзный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства
и океанографии)*

Исследование интенсивности фотосинтеза в северных морях велось путем анализа материала по содержанию кислорода в воде. Массовость материала обеспечивала надежность средних величин интенсивности фотосинтеза, вычисленных для данных суток по максимальной разнице в содержании абсорбированного кислорода в предутренние и послеполуденные часы (« Δ максимум O_2 »).

Метод « Δ максимум O_2 » для исследований в морях применялся и ранее. Нами введены необходимые поправки и дополнения, устраняющие ошибки первоначального варианта. Осреднялись минимальные и отдельно максимальные данные наблюдений на станциях для данных суток по всем горизонтам фотического слоя, определяемого по степени насыщенности воды кислородом. Перед определением в первоначальные величины « Δ максимум O_2 » вводились поправки на изменение насыщенности воды кислородом за счет изменения температуры воды в предутренние и послеполуденные часы. При необходимости аналогичные поправки вводились и на разницу в величинах солености морской воды. По отношению к первоначальным величинам « Δ максимум O_2 » соблюдались знаки поправки по t° и $S^\circ/_{\text{‰}}$. При осреднении данных проверялась репрезентативность (отображающая значимость) величин для отдельных горизонтов по отношению к средней величине для всей станции.

В большинстве случаев наблюдения на «нулевом» горизонте не принимались в расчет. Наиболее характерные и воспроизводимые величины получены с 10- и 20—25-метрового горизонта. Величины, полученные по « Δ максимум O_2 », контролировались наблюдениями на отдельных суточных и полусуточных станциях.

Толща фотического слоя определялась по величине насыщенности воды абсорбированным кислородом. При этом нижняя граница фотического слоя бралась по изооксигене, соответствовавшей насыщенности воды кислородом меньше 100% табличного расчета (97,5%). Такая изооксигена выбрана вследствие более низкого атмосферного давления в основных обследованных районах против принятого при расчете по океанологическим таблицам [1] и по результатам наблюдений в невегетационный период [2]. Данные этих наблюдений отражают влияние постоянно идущего процесса потребления кислорода в морской воде.

Продолжительность вегетационного периода определялась по массовому материалу, характеризующему во времени степень насыщен-

ности воды фотического слоя абсорбированным кислородом. При этом учитывалась скорость осенней деаэрации воды фотического слоя. (Период осенней деаэрации не входил в вегетационный сезон.)

Интенсивность распада органического вещества определялась по величине биохимического потребления кислорода при инкубации проб воды на разные кратные сроки (от 5 до 20 и 40 дней) при постоянной температуре. Температура термостата соответствовала средней температуре фотического слоя в море. С учетом константы биохимического потребления кислорода определялась среднесуточная величина потребления его как мера интенсивности окисления органического вещества [3]. Эти результаты использовались при расчете величин активного фотосинтеза. Вычисленные вышеуказанным методом, они изменяются в широтном направлении от 0,027 (69—70° с. ш.) до 0,087 мл/л (79—80° с. ш.). Наиболее интенсивный фотосинтез в вегетационный период происходит в зоне, покрываемой в холодные сезоны года плавучими льдами.

Суточные наблюдения в море за содержанием абсорбированного кислорода, проведенные в прежние годы и в 1959 г., и наблюдения за интенсивностью фотосинтеза скляночным методом позволили выборочно проверить результаты вычислений, сделанных по массовым наблюдениям, проведенным в 1928—1933 и в 1958—1959 гг. Результаты получились одного порядка, весьма близкими к осредненным величинам, вычисленным по « ΔO_2 максимум» (табл. 1).

Таблица 1
Фотосинтетическая продукция кислорода в Баренцевом море (мл O_2 ·сутки)

	Вычисленные по O_2 максимум (средние взвешенные)	По суточным станциям (август)
Собственно Баренцевоморские воды	0,09	0,07 („Персей“, 16-й рейс, ст. 968)
Полярные воды	0,15—0,35	0,37 („Персей“, 21-й рейс, ст. 1253)
Прибрежно-приконтинентальные воды	0,07	0,02 („Тунец“, 9-й рейс)
„		0,07 (то же, скл. метод)

Таблица 2
Фотосинтетическая продукция кислорода в Норвежском и Гренландском морях (мл O_2 ·сутки)

	Март	Апрель	Май	Июль	Август
Атлантические воды в Норвежском море:					
центральная часть	0,015	0,10	0,09	0,14	—
южный район	0,0	0,07	0,10	0,18	0,02
Полярные воды в Гренландском море	—	—	—	—	0,34*
Датский пролив и район Исландии—о. Ян. Майн	0,0	0,18	0,35	0,0*	0,11
Зона „ледовых“ вод в районе юго-восточного побережья Гренландии	—	—	—	—	0,53*

Для вод Норвежско-Гренландского бассейна (в основном по материалам исследований 1958 г.) получены следующие величины (табл. 2) интенсивности фотосинтетического образования кислорода, рассчитанные по « ΔO_2 максимум» и выраженные в мл/л за сутки [4].

Интенсивность образования нового органического вещества в море может быть охарактеризована по приросту биогенных элементов, входящих в его состав. Весной в период наиболее интенсивного фотосинтеза наблюдается увеличение органических соединений азота и фосфора в морях:

	Атлантические струи Норг.	Баренцевоморские воды Норг.
Зима	176	170
Весна	300	309
Прирост	124	139

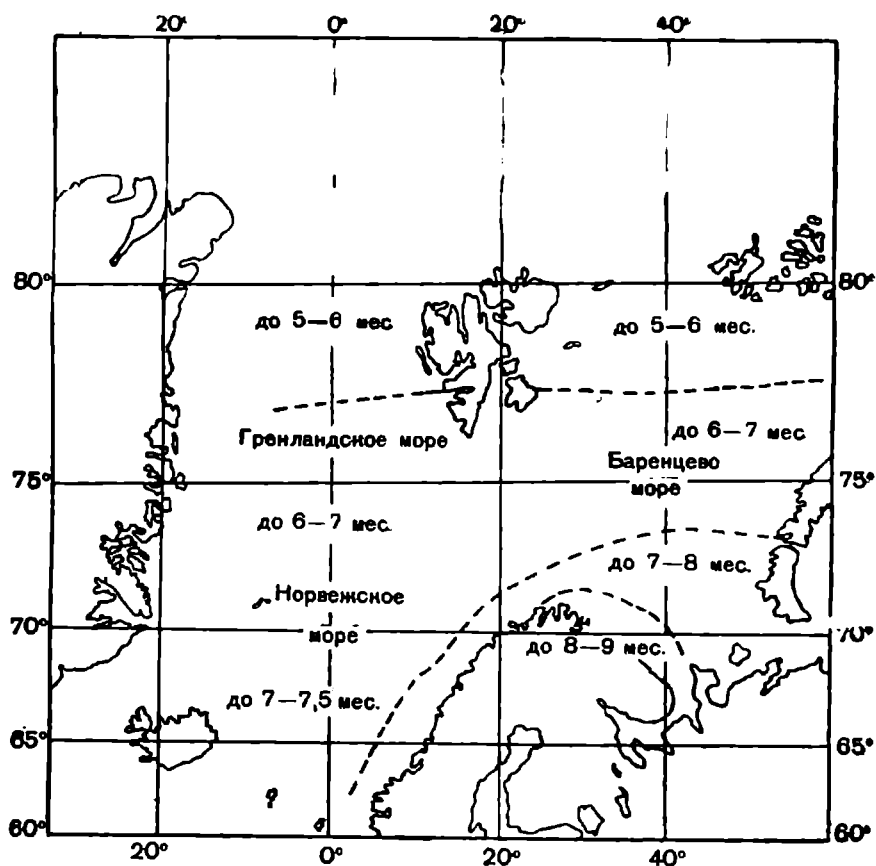


Рис. 1. Карта районов по продолжительности вегетационного периода

Прирост в фотическом слое для этих вод в среднем достигает от зимы к весне 131 мкг/л. Можно считать, что прирост содержания в воде азота органических соединений характеризует «урожай» нового органического вещества за обследованный вегетационный период (март—май). Считая, что в органическом веществе морского фитопланктона в среднем содержится 5,5% азота [5], получаем, что за весен-

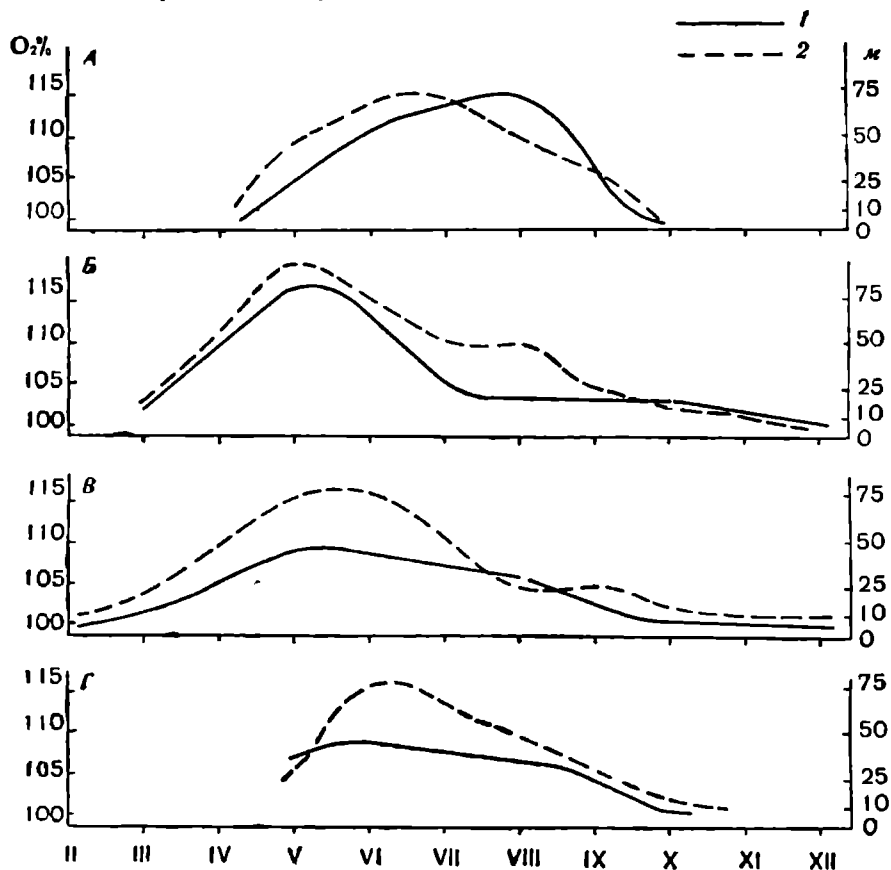


Рис. 2. Интенсивность и продолжительность фотосинтеза в различных районах Баренцева моря:

А—север; Б—центральный район; В—юго-западный (береговой); Г—колгуево-печерский. 1—насыщение кислородом, %; 2—глубина слоя фотосинтеза, м

ний вегетационный период образуется в среднем 2,7 мг/л органического вещества (сухой вес) в баренцевоморских водах и 2,3 мг/л в атлантических струях восточной части Норвежского моря. В водах южной части Норвежского моря прирост содержания азота органических соединений по аналогичным вычислениям равен 1,82 мг/л нового органического вещества.

Расчет прироста органического вещества в море за вегетационный период от зимы к весне по уменьшению средней концентрации фосфора фосфатов в струях атлантических вод в пределах западной части Барен-

цева моря дает величины в среднем 2,25 мг/л органического вещества при коэффициенте орг. вещ. фосфор=150. Подобные расчеты для вод южной части Норвежского моря по материалам, собранным в 1958 г., дают 1,95 мг/л. Прирост нового органического вещества в баренцево-морских водах порядка 2 мг/л получается, если учесть ежегодный при-

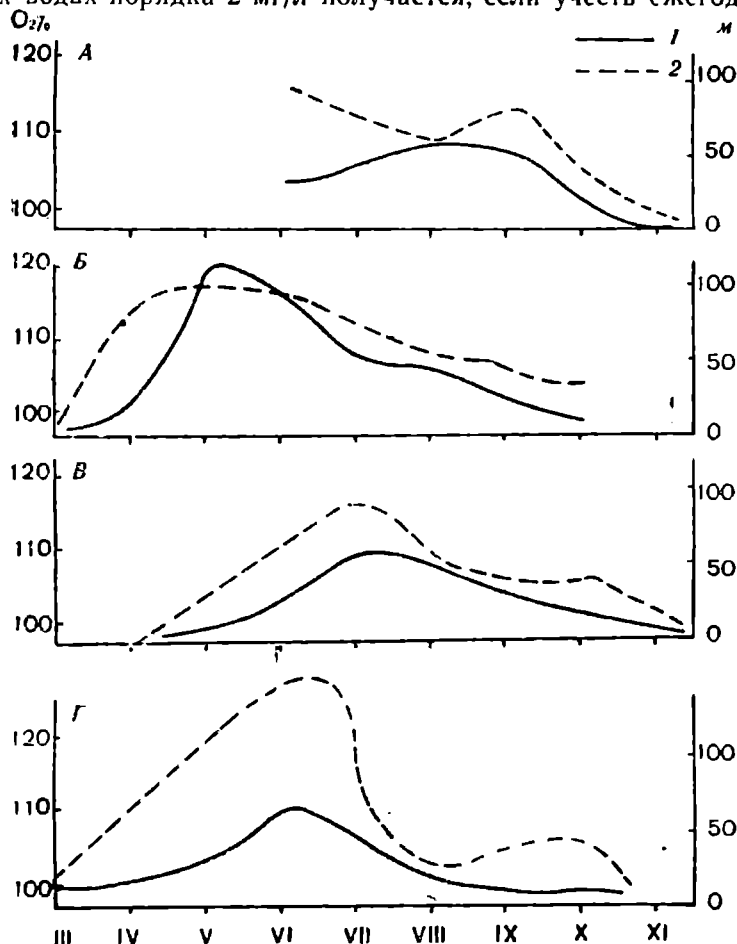


Рис. 3. Интенсивность и продолжительность фотосинтеза в различных районах Норвежско-Гренландского бассейна: Полярные воды (А—север, Б—Датский пролив, Исландия, Ян-Майен); Атлантические воды (В—северо-восток, Г—юг)

ход минеральных соединений фосфора в Баренцево море и считать, что половина фосфора первоначально образовавшегося органического вещества подвергается регенерации.

Продолжительность процесса фотосинтетического образования новых масс первичного органического вещества различна в отдельных районах морей. Баренцево море в этом отношении разделяется в широтном направлении в основном по 76, 73 и 71° сев. ш. Период фотосинтеза продолжается здесь от пяти до восьми—девяти месяцев (рис. 1, 2). С этими районами моря в некоторой степени совпадают зоны наибольшего истощения запасов минеральных форм биогенных элемен-

тов. На севере и востоке истощение питательных солей в фотическом слое наступает позднее (июнь—сентябрь), чем в центральных и южных частях моря (март, май и август). В Гренландско-Норвежском бассейне фотосинтетический период начинается в марте в южных районах и в апреле—мае в северных районах. В южной части бассейна в атлантических водах максимум продукции кислорода приходится на

Таблица 3

Среднесуточное потребление кислорода в водах северных морей
в различные сезоны (мл О₂·сутки)

	Весна	Лето	Осень
Полярные воды			
Гренландское море	0,14	—	0,05
	0,25		0,05
Норвежское море	0,19	—	0,05
	0,12		0,10
Баренцево море	—	0,05	—
		0,10	
В районе Исландии	0,08	—	0,025
	0,10		0,005
Атлантические воды			
Гренландское море	0,08	—	0,04
	0,11		0,03
Норвежское море	0,12	—	0,04
	0,10		0,05
Баренцево море	—	0,02	—
		0,008	
Прибрежно-континентальные воды Норвежского моря			
Южный район	0,15	—	0,09
	0,16		0,02
Центральный район	0,24	—	0,04
	0,07		0,03
Северный район	0,19	—	0,025
	0,10		0,035

июнь, а в северо-восточном районе—на июль. В водах, поступающих из Полярного бассейна в Гренландское море, наибольшая интенсивность фотосинтетического процесса наблюдается в августе и отчасти в сентябре, а в южной части этого течения (в зоне Датского пролива и Исландии)—в мае. В центральных и северо-восточных районах и в более холодных водах на юге продолжительность фотосинтеза не превышает 6—7 месяцев, в южных водах этот процесс протекает не менее 7 месяцев. В самых северных районах бассейна продолжительность фотосинтеза составляет около 5 месяцев (рис. 1, 2, 3).

Интенсивность распада и минерализации органического вещества в северных морях характеризуется приведенными в табл. 3 величинами. Они получены анализом проб, выдерживавшихся в водяных термостатах на экспедиционных судах. Опыты проводились в склянках двух объемов (100 и 500 мл). Параллельные результаты весьма хорошо совпадали.

Из таблицы видно, что в весенний период биохимическое потребление кислорода во всех водах северных морей проходит наиболее интенсивно, осенью падает до минимума. Воды, поступающие с севера в Гренландское, Норвежское и Баренцево моря, характеризуются самыми высокими показателями биохимического потребления кислорода.

Вышеприведенные характеристики интенсивности образования и распада органического вещества в северных морях получены в результате обработки части материала, собранного по программе исследований Международного геофизического сотрудничества в период проведения Геофизического года.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Бруевич С. В. 1936. Сб. „Акад. Вернадскому“, М. [2] Дацко В. Г. 1959. Органическое вещество в водах южных морей, М. [3] Скопинцев Б. А. 1950. Тр. гос. океаногр. ин-та, 17(29). [4] Федосов М. В., Минкина А. Л., Ермаченко И. А. 1960. Тр. Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океаногр. [5] Contributions to plankton Symposium 1957. Rapp. et proces-verbaux reunions. Conseil perman. Internat. explorat. mer, 1958, 144.
-

ЗНАЧЕНИЕ ПРОДУКЦИИ ФИТОПЛАНКТОНА В БАЛАНСЕ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В МОРСКИХ ВОДОЕМАХ НА ПРИМЕРЕ АЗОВСКОГО, ЧЕРНОГО И КАСПИЙСКОГО МОРЕЙ

В. Г. ДАЦКО

(Гидрохимический институт Академии наук СССР)

Величина продукции фитопланктона в морских водоёмах рассчитывалась рядом отечественных [2, 3] и зарубежных исследователей. Однако сопоставление продукции фитопланктона с другими приходо-расходными статьями баланса органического вещества в водоемах, как правило, не производилось, хотя такое сопоставление может оказать существенную помощь в установлении количественных взаимосвязей между различными формами органического вещества в водоемах и первичной продукцией.

На основе как собственных исследований, так и путем использования литературных материалов нами сделана попытка составить ориентировочный баланс органического вещества в водах Азовского, Черного и Каспийского морей.

Приходная часть баланса органического вещества в водоемах складывается из следующих основных статей: первичной продукции (продукции фитопланктона, фитобентоса и хемосинтезирующих бактерий), поступления органического вещества с водами суши и поступления его из других водоёмов при водообмене. К расходным статьям баланса относятся: отложение органического вещества в грунт водоемов, вынос органического вещества при водообмене в другие водоемы и изъятие промыслом и животными суши, миграция организмов из одного водоема в другой и минерализация органического вещества.

Для расчетов величины продукции фитопланктона в Азовском море нами использовались наблюдения над суточными колебаниями в содержании кислорода, полученные по методу, предложенному С. В. Бруевичем [2]. Была определена средняя суточная продукция кислорода для каждого месяца вегетационного периода, которая пересчитывалась затем на органический углерод и органическое вещество [12]. Средняя продукция фитопланктона за вегетационный период в объеме моря составила, по нашим расчетам, около 34 млн. в сухом весе. Продукция фитобентоса в Азовском море не играет существенной роли, поэтому она нами не учитывалась. Не учитывалась и продукция хемосинтезирующих бактерий.

Поступление органического вещества с речными водами в Азовское море рассчитано по данным о содержании органического вещества, полученным нами в результате определения органического углерода в устьевых водах рек Дона и Кубани, и пересчета их на объем речных вод, поступающих в Азовское море. Оно составляет

около 1 млн. т в год. Привнос органического вещества из Черного моря в Азовское при водообмене рассчитан по данным выполненных нами определений органического углерода в водах Черного моря с учетом интенсивности водообмена через Керченский пролив. Величина его близка к 400 тыс. т в год.

Основные расходные статьи баланса органического вещества получены следующим образом. Количество органического вещества, отлагающегося в грунт моря, рассчитано по скорости осадкообразования [16] и по содержанию органического углерода в грунтах этого водоема [12]. Ежегодная величина отложения органического вещества в грунт составляет около 430 тыс. т. Вынос органического вещества из Азовского моря в Черное при водообмене через Керченский пролив рассчитан, исходя из среднего его содержания в водах Азовского моря и величин водообмена. Годичная величина выноса составила около 1 млн. т. Количество органического вещества, изымаемого из Азовского моря промыслом, рассчитано по среднемуголетнему вылову, который в пересчете на сухое вещество близок к 60 тыс. т в год. Вынос органического вещества при миграции рыбы из Азовского моря в Черное рассчитан по уменьшению биомассы хамсы, одной из самых многочисленных планктоноядных рыб этого водоема, совершающей зимовальные миграции в Черное море. По литературным данным [10], биомасса азовской хамсы уменьшается в течение зимы в Черном море в среднем на 50%, а в пересчете на сухой вес—в среднем на 45 тыс. т (табл. 1).

Таблица 1

Ориентировочный годовой баланс органического вещества в Азовском море
(в пересчете на сухое, тыс. т)

Приход	Расход
Продукция фитопланктона 34 000	Отложение в грунт 430
Поступление со стоком рек Дона и Кубани 1 000	Вынос в Черное море при водообмене 1 000
Поступление из Черного моря при водообмене 400	Изыятие промыслом 60
	Вынос в Черное море мигрирующей рыбой 45
	Подвергается минерализации . . 30 865
Итого 35 400 35 400

Из приведенных данных можно видеть, что величина продукции фитопланктона намного превышает другие приходные статьи баланса органического вещества. В расходной части баланса основное значение имеет минерализация органического вещества. Величина ее найдена по разности между суммарным приходом органического вещества в водоем и суммарным расходом по первым четырем статьям расходной части баланса.

Таким образом, основное количество органического вещества в Азовском море продуцируется фитопланктоном. Продукция фитопланктона в значительной своей части используется зоопланктоном, зообентосом, рыбами, но основная его масса, по-видимому, разлагается при самом деятельном участии бактерий. Органические вещества, продуцированные фитопланктоном, подвергаются минерализации

как в процессе жизнедеятельности консументов, так и после их отмирания.

Представляет интерес сопоставление «полезной продукции», изымаемой промыслом в виде вылавливаемой рыбы, и первичной продукции органического вещества, которая в Азовском море является в основном продукцией фитопланктона. В этом водоеме до зарегулирования стока р. Дон вылов рыбы был весьма интенсивным. Уловы в отдельные годы достигали 300 тыс. т, а в среднем составляли около 200 тыс. т. Однако от годичной величины продукции фитопланктона вылов рыбы в сухом весе составляет лишь около 0,18%.

Годичная продукция фитопланктона в Черном море, по Н. В. Морозовой-Водяницкой [13], составляет около 1 млрд. т в сыром весе, или около 100 млн. т сухого вещества. Если исходить из данных по биомассе макрофитов в Черном море, приведенных в работе В. А. Водяницкого [8], то в пересчете на сухой вес она выразится величиной порядка 2,4 млн. т. Годичная продукция макрофитов принимается обычно равной их биомассе [3]. Величины поступления органического вещества с речным стоком и при водообмене с морями рассчитаны с использованием полученных нами данных по содержанию органического вещества в речных и морских водах [12] и литературных данных по объему речного стока и водообмену между Черным и Азовским морями, с одной стороны, и Черным и Мраморным, с другой [5]. Годичное поступление органического вещества с речными водами и при водообмене составляет в сумме около 9 млн. т.

Определение величин расходных статей баланса производилось с использованием в значительной мере литературных данных. Так, величина годичного отложения органического вещества в грунт Черного моря рассчитана, исходя из литературных данных о содержании органического углерода в грунтах и скорости процесса осадкообразования [1]. Она, по нашим расчетам, составляет около 12 млн. т. Вынос органического вещества из Черного моря при водообмене с другими морями рассчитан с использованием полученных нами данных по содержанию органического вещества в водах этого водоема и литературных данных по водообмену. Величина выноса составляет около 3,5 млн. т в год. Изъятие органического вещества из Черного моря в виде вылавливаемой рыбы было определено по годовым уловам рыбы. Оно составляет около 15 тыс. т сухого вещества в год. Величина расходной статьи «подвергается минерализации» рассчитана по раз-

Таблица 2

**Ориентировочный баланс органического вещества в Черном море
(в пересчете на сухое, тыс. т)**

Приход	Расход
Продукция фитопланктона 100 000	Отложение в грунт 12 000
Поступление со стоком рек и при водообмене с морями 9 000	Вынос при водообмене с другими морями 3 500
Продукция макрофитов 2 400	Изъятие промыслом 15
	Подвергается минерализации 95 885
Итого 111 400 111 400

ности между общим приходом органического вещества и его суммарным расходом на отложение в грунт, вынос при водообмене и изъятие промыслом (табл. 2).

В сравнении с балансом органического вещества в Азовском море, в балансе Черного моря имеются некоторые особенности. В приходной части баланса продукция фитопланктона в обоих морях имеет основное значение, но принос органического вещества речными и морскими водами по отношению к первичной продукции в Азовском море составляет около 4%, а в Черном море около 9%. Годовой вылов в сухом весе по отношению к годичной продукции фитопланктона также представлен различными величинами. В Азовском море это отношение близко к 0,2%, в Черном море оно составляет лишь около 0,02%. Величина минерализации органического вещества от суммарного его прихода за год в Азовском море близка к 96%, а в Черном она составляет около 86%. Возможно, что более низкая минерализация органического вещества в Черном море объясняется тем, что здесь не учтена продукция хемосинтезирующих бактерий. В этом водоеме имеются условия для хемосинтеза. По высказанным нами [12] предположениям, хемосинтез может протекать в Черном море в зоне смешения глубинных сероводородных вод и поверхностных вод, содержащих кислород. Если учесть первичную продукцию хемосинтезирующих бактерий, то процент минерализации органического вещества от его годичного прихода повысится.

Таким образом, можно считать, что в Черном море, как и в Азовском, основное значение в приходной части баланса органического вещества имеет продукция фитопланктона. В расходной части баланса основную роль играет величина минерализации органического вещества.

Ориентировочный баланс органического вещества в Каспийском море (табл. 3) составлен по тому же методу, который был использован для составления баланса в Азовском и Черном морях.

Таблица 3

Ориентировочный баланс органического вещества в Каспийском море
(в пересчете на сухое, тыс. т)

Приход	Расход
Продукция фитопланктона 200 000	Отложение в грунт 8 000
Поступление с речными водами 7 000	Изъятие с вылавливаемой рыбой 135
Продукция фитобентоса 375	Подвергается минерализации 199 240
Итого 207 375 207 375

Величина годичной продукции фитопланктона в Каспийском море рассчитана нами по данным П. И. Усачева [15], который приводит средние значения биомассы фитопланктона для различных частей Каспия по результатам многолетних наблюдений. Годичный коэффициент оборачиваемости фитопланктона принят равным 300 [3]. Приведенная в таблице годичная продукция фитопланктона в сухом весе в 2 раза выше, а продукция фитобентоса выражена той же величиной, что и у С. В. Бруевича [3]. Для расчетов поступления органического вещества с речными водами использованы данные С. В. Бруевича [4] и Б. А. Скопинцева [14].

В основу расчетов количества органического вещества, отлагающегося в течение года в грунт Каспийского моря, использованы данные

С. В. Бруевича [6] по скорости осадкообразования в этом водоеме и данные Т. И. Горшковой [11] по содержанию органического углерода в грунтах. Для определения величины изъятия органического вещества с вылавливаемой рыбой в качестве исходных послужили данные по уловам рыбы в Каспии, приведенные в работе С. В. Бруевича [3]. Количество органического вещества, подвергающееся минерализации, рассчитано по разности между суммарным приходом органического вещества и его расходом в виде отложения в грунт и изъятия с вылавливаемой рыбой.

Сравнение ориентировочного баланса Азовского, Черного и Каспийского морей показывает, что наиболее высокая величина продукции фитопланктона характерна для Каспийского моря. Годичный вылов рыбы в Каспийском море составляет примерно 0,07%¹ продукции фитопланктона в пересчете на сухое вещество. В этом отношении Каспийское море занимает промежуточное положение между Азовским и Черным морями. Минерализации в Каспии подвергается около 96% суммарного прихода органического вещества за год, т. е. процент минерализации близок к тому, который отмечен для Азовского моря. Очень близкой величиной для этих водоемов выражается и отношение аллохтонного вещества к суммарному его приходу за год: в Каспии оно составляет около 3,3% и в Азовском море—около 4%. Как по годичной продукции фитопланктона, так и по количеству органического вещества, подвергающегося за год минерализации, Каспийское море значительно превосходит Черное и Азовское моря. Учитывая замкнутость этого водоема и высокий процент минерализации органического вещества от общего его прихода за год, можно полагать, что круговорот биогенных элементов в Каспийском море достаточно интенсивен.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Архангельский А. А., Страхов Н. М. 1938. Геологическое строение и история развития Черного моря, М. [2] Бруевич С. В. 1937. Гидрохимия Среднего и Южного Каспия, М. [3] Бруевич С. В. 1941. Тр. по компл. изуч. Каспийского моря, 14. [4] Бруевич С. В. 1941. Там же, 1. [5] Бруевич С. В. 1949. Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 3. [6] Бруевич С. В. 1953. Там же, 7. [7] Винберг Г. Г. 1960. Первичная продукция водоемов, Минск. [8] Водяницкий В. А. 1941. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 7. [9] Воронков П. П. Тр. н.-и. учреждений гидрометслужбы, сер. 5, вып. 2. [10] Голенченко А. П. 1947. Рыбн. хоз-во, 10. [11] Горшкова Т. И. 1951. Сб. «Акад. Архангельскому», М. [12] Дацко В. Г. 1959. Органическое вещество в водах южных морей СССР, М. [13] Морозова-Водяницкая Н. В. 1950. Докл. АН СССР, 73. [14] Скопинцев Б. А. 1957. Там же, 105. [15] Усачев П. И. 1948. Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 2. [16] Федосов М. В. 1952. Докл. АН СССР, 84.

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ СЕВЕРНОГО КАСПИЯ

ВИНЕЦКАЯ Н. И.

(Каспийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства (КаспНИРО))

Северный Каспий имеет первостепенное значение для всей органической жизни Каспийского моря. В нем откармливается на первых и последующих стадиях почти все рыбное население Каспия. Поэтому изучение первичной продукции этой части моря имеет не только теоретическое, но и большое практическое значение. Северная мелководная часть Каспийского моря характеризуется неустойчивым гидрологическим режимом, формирующимся под влиянием притока вод Волги и Урала, водообмена со средней частью Каспия и характера атмосферной циркуляции в бассейне Каспийского моря.

Северная часть Каспийского моря делится на две сильно отличающиеся друг от друга зоны: мелководную, характеризующуюся глубинами до 3 м, и глубоководную (3—25 м). Каждая из этих зон обычно разделяется на западную и восточную, которые также сильно отличаются по глубинам и устойчивости гидрологического и гидрохимического режима (рис. 1).

На протяжении ряда лет (до 1958 г.) первичная продукция Северного Каспия изучалась [7, 8] двумя методами: в склянках [3] и по суточным изменениям кислорода в водоеме [1]. В последнее время В. Г. Дацко [6] разработал способ расчета первичной продукции моря по рейсовым определениям кислорода в разное время суток. Этот метод заключается в следующем.

Вычисляется разность между средними максимальными (с 15 до 21 часа) и средними минимальными (с 3 до 9 часов утра) содержаниями кислорода и умножается на коэффициент 1,6, выведенный С. В. Бруевичем [2] для южных морей СССР. В результате получаем величину интенсивности фотосинтеза, или валовую продукцию. Этот метод при сравнении с методом суточных наблюдений дает очень близкие показатели.

Имея обширный многолетний материал по содержанию кислорода в Северном Каспии, мы смогли, пользуясь этим методом, при методической консультации В. Г. Дацко, рассчитать продукцию органического вещества по сезонам за многолетний период (1935—1958). Обработан материал 200 рейсов, проведенных в Северном Каспии за 24 года, включающий более 10 000 анализов кислорода. В табл. 1 сведены рассчитанные нами по рейсовым наблюдениям с 1935 по 1955 гг. величины интенсивности фотосинтеза для глубоководной и мелководной зон Северного Каспия.

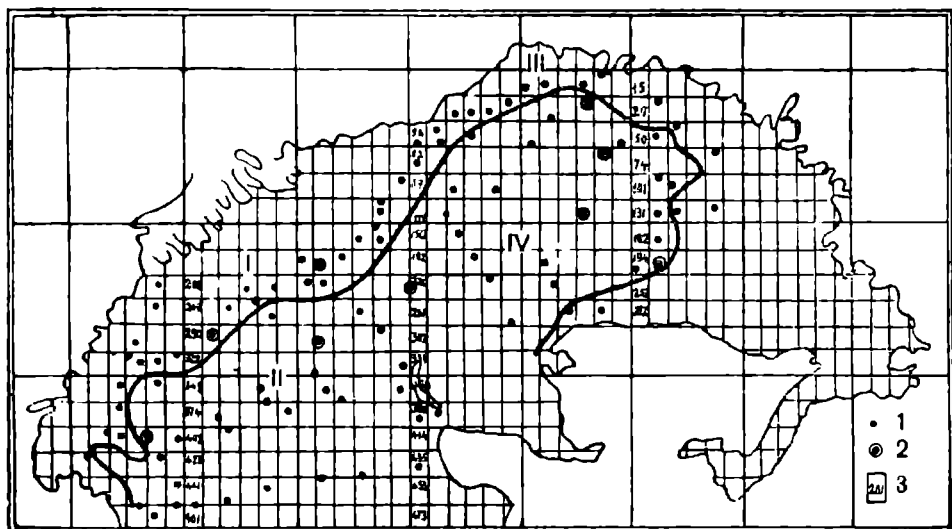


Рис. 1. Схема стандартных станций в Северном Каспии:

1—химические станции; 2—суточные станции; 3—квадраты.

Районы моря: I—мелководная западная зона, II—глубоководная западная зона, III—мелководная восточная зона, IV—глубоководная восточная зона

По многолетним данным, среднегодовая величина валовой продукции Северного Каспия в два раза меньше, чем в Азовском море; наибольшее превышение наблюдается в середине лета (июле), продолжается в августе и сентябре. Сезонные колебания продукции органического вещества в Северном Каспии выражены вполне отчетливо. В восточной части моря они протекают почти одинаково как в глубоководной, так и в мелководной зонах. Наоборот, в западной части Северного Каспия различия между мелководьем и открытым морем довольно велики, в особенности в летний период года (июль—август) и в начале осени (сентябрь). Как правило, в открытом море на западе наиболее интенсивно образование органического вещества происходит в июне, слабее в апреле и октябре. В западной мелководной зоне (придельтовое пространство Волги) максимум продукции большей частью бывает в августе, а минимум в октябре. На востоке в связи с более поздним обогащением моря биогенами волжских вод максимум фотосинтеза наблюдается в июле или августе.

Характер и величина сезонных колебаний первичной продукции Северного Каспия зависит от целого ряда факторов.

Ранней весной, в апреле, основное влияние на первичную продукцию оказывают особенности предшествующего зимнего периода, его продолжительность, температурная характеристика, ледовый покров. Интенсивность фотосинтеза бывает выше после длительной и суровой зимы, когда накопленные биогенные элементы после вскрытия ледового покрова энергично используются водорослями при фотосинтезе.

В июне на мелководьях очень велико влияние паводка Волги, а именно: в многоводные годы режим этого района становится подобным речному с низкими температурами и большими скоростями течения, отрицательно влияющими на процесс фотосинтеза. Поэтому между величиной паводкового стока в мае и июне и валовой продукцией западной мелководной зоны в июне создается обратная связь. Коэффициент корреляции равен $-0,54 \pm 0,085$ (рис. 2, А). В западной глубоководной зоне, наоборот, повышенный водный сток весеннего половодья (в мае и июне) приводит к увеличению первичной продукции в июне. Коэффициент корреляции между ними равен $+0,68 \pm 0,0858$ (рис. 2, Б).

В августе решающее значение для фотосинтеза в мелководных районах имеют температура воды и биогенные элементы. Коэффициенты корреляции равны: а) валовой продукции и температуры воды $+0,60 \pm 0,067$; б) продукции и концентрации фосфатов в море $+0,64 \pm 0,100$.

В глубоководной зоне в это время наибольшее влияние оказывает суммарный водный (за май—июнь) и биогенный (за апрель—июнь) сток Волги, а также концентрация в море фосфатов. Коэффициенты корреляции валовой продукции равны: с суммарным водным стоком Волги в мае и июне $+0,75 \pm 0,036$, со стоком фосфатов в апреле—июне $+0,63 \pm 0,127$, с содержанием фосфатов в море $+0,92 \pm 0,036$. За период наблюдений были годы (1936, 1956), когда сезонные колебания первичной продукции приближались к среднегодовым. В некоторые годы наблюдались значительные отклонения, обусловленные особенностями гидрологического и гидрохимического режимов моря. В многоводные годы, например в 1941 г., фотосинтез был очень слабым и имел неправильный ход по сезонам, вызванный поздним и продолжительным паводком Волги и низкими температурами воды в море. В 1947 г. очень низкие величины продукции в августе и аномальный ход кривой валовой продукции объясняется, с одной стороны, слишком большим стоком Волги, изменявшим гидрологический режим обширного участка моря, а с другой, обеднением речной и морской воды фосфатами. В маловодные годы периода катастрофического падения уровня Каспия (1937—1938) и в последние годы (1954—1955) наблюдался неправильный ход сезонных колебаний первичной про-

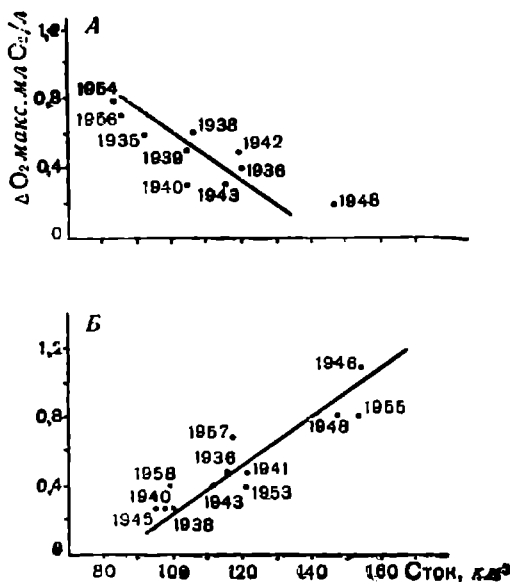


Рис. 2. Зависимость интенсивности образования органического вещества в Северном Каспии от весеннего стока Волги (в мае и июне)
А—мелководная зона (июнь); Б—глубоководная зона (август)

дукции, а именно: максимум с июня передвинулся на август. Это явление объясняется недостатком биогенных элементов в открытом море и слабым пополнением их из волжского стока, вследствие чего для синтеза органического вещества использовались биогены, освобождающиеся при круговороте вещества в море.

Многолетние колебания продукции органического вещества фитопланктона в Северном Каспии главным образом определяются поступлением с речным стоком и содержанием в море биогенных элементов, особенно фосфатного фосфора, и температурным режимом водных масс и имели поэтому с 1935 по 1955 г. периодический характер. К дополнительным причинам относятся погодные условия (ветер, облачность, волнение) и прозрачность морской воды.

В многолетнем ряду мы отмечаем три периода:

1) период пониженного стока Волги (1935—1940 гг.), сопровождающийся резким падением уровня моря на 2 м (367—147 см) и уменьшенным в период половодья стоком биогенных элементов (3,0 тыс. т фосфатов);

2) период повышенного стока Волги (1941—1948 гг., кроме 1945 г.) при некотором подъеме и стабилизации уровня моря (отметки по Баку 143—147 см) и увеличении биогенного стока Волги. За апрель—июнь вынос фосфатов составил 4 тыс. т, в 1,3 раза больше, чем в 1935—1940 гг.;

3) период нового уменьшения водности Волги (1949—1955 гг., кроме 1955 г.) и падения уровня моря на 54 см (до отметки 103 см) и стока фосфатов в период паводка до 1,4 тыс. т (в 3 раза).

В колебаниях стока фосфатов за прошедший период наблюдались некоторые особенности. При уменьшении объема водного стока Волги в первом периоде соответственно был понижен и сток фосфатов. В последующие годы это соответствие было нарушено, и в третьем периоде, когда сток Волги был значительно выше, чем в первом периоде, сток PO_4 оказался в 2 раза меньше.

Таблица 2

Изменения продукции органического вещества в Северном Каспии по периодам

Показатели	Месяцы	Глубоководная зона						Мелководная зона		
		запад			восток			(запад)		
		1935— 1940	1941— 1948	1949— 1955	1935— 1940	1941— 1948	1949— 1955	1935— 1940	1941— 1948	1949— 1955
Продукция орг. в-ва, мгО/л	VI	0,86	1,42	0,46	0,29	0,78	0,30	0,77	0,42	1,25
	VIII	0,62	0,99	0,62	0,40	0,38	0,43	1,79	1,22	1,12
Сток PO_4 , тыс. т.	IV—									
	VI	3,0	4,2	1,4	3,0	4,2	1,4	3,0	4,2	1,4
Концентрация фосфатов, мг/м ³	VI	8	14	7	9	8	4	15	21	8
	VIII	7	10	8	7	5	5	10	14	9

В западной глубоководной зоне моря первый период характеризовался и в июне и в августе более низкими величинами первичной продукции и низкими концентрациями фосфатов в море (8 мг/м³) (табл. 2).

Во втором периоде продукция органического вещества сильно возрастает (в 1,7 раза)—до 1,42 млО/л. Концентрация фосфатов в море также повышается—до 14 мг/м³ (в 1,7 раза). В третьем периоде вновь происходит уменьшение первичной продукции до 0,46 млО/л (в 3 раза) и концентрации фосфатов в море до 7 мг/м³ (в 2 раза). Продукция органического вещества на востоке глубоководной зоны в июне имела ту же тенденцию в колебаниях средних, как и на западе, но величины ее были более низкими.

Многолетние колебания первичной продукции в мелководной зоне происходили по-иному. В июне этот район моря вообще характеризуется пониженной активностью фитопланктона, особенно в годы повышенного водного стока Волги. В связи с этой особенностью фитопланктона продукция органического вещества в период паводка, как правило, находится на низком уровне. В 1935—1940 гг. при пониженном стоке Волги она была выше (0,77), чем в 1941—1948 гг., когда ее величины колебались от 0,25 до 0,61 млО/л (в среднем 0,42 млО/л). В 1949—1955 гг. при новом снижении стока величины продукции в этой зоне вновь увеличились (до 1,25 млО/л). Август, наиболее продуктивный месяц для мелководья, в первом периоде характеризовался повышенными величинами (1,79 млО/л) и почти одинаковыми во втором и в третьем (1,22 и 1,12 млО/л) периодах.

Количество образующегося органического вещества при фотосинтезе (годовая и месячная продукция) всегда превосходит (в 2—30 раз) величину притока органического вещества с волжскими водами [4, 5]. Следовательно, весь комплекс организмов, обитающих в Каспийском море, больше зависит от первичной продукции моря, чем от взвешенного и растворенного органического стока Волги. Данные А. С. Пахомовой [8] о содержании и характеристике органического вещества в грунтах Северного Каспия подтверждают наши выводы. Основное значение в волжском биогенном стоке имеет сброс минерально-растворенного фосфора (фосфатов). В прямой зависимости от его величины за год в период паводка находится первичная продукция Северного Каспия (коэффициенты корреляции соответственно равны $+0,76 \pm 0,082$ и $0,63 \pm 0,127$).

Связь первичной продукции со стоком фосфатов оказывается более достоверной, чем с концентрацией фосфатов в море. Концентрация фосфатов в море, особенно летом, не всегда может быть пропорциональна сбросу этого элемента Волгой и продукции органического вещества, так как она является остаточной после потребления планктоном в процессе фотосинтеза.

Очень тесная зависимость получена нами (рис. 3) для межгодовых колебаний первичной продукции и биомассы фитопланктона [7, 9] (коэффициент корреляции равен $+0,89 \pm 0,051$), а также для изменения размеров каспийской воблы и средних величин продукции предшествующих трех лет ее жизни в море (коэффициент корреляции между ними равен $+0,85 \pm 0,052$). Весенний сброс фосфатов Волгой определяет в дальнейшем (через 3 года) уловы промысловых рыб в Каспийском море (коэффициент корреляции равен $+0,82 \pm 0,060$).

Мы пытались установить количественную зависимость между валовой продукцией органического вещества Северного Каспия и общими уловами промысловых рыб через 3 года. При этом мы исходили из положения, что для продукции обитающих в Каспийском море расти-

тельных и животных организмов на первом году их жизни наибольшее значение имеет самая продуктивная западная часть Северного Каспия в июне. Были вычислены корреляционные зависимости между первичной продукцией западной части Северного Каспия в одном литре за сутки в июне и общими уловами промысловых рыб через 3 года.

Оказалось, что при небольших изменениях уровня моря, а следовательно, и почти неизменных объемах его северной части наблюдается очень хорошая зависимость между продукцией и уловами (коэффициент корреляции первичной продукции, по материалам 1940—1955 гг., с уловами в Северном Каспии равен $+0,63 \pm 0,135$, с уловами во всем Каспийском море $+0,59 \pm 0,145$). Если же взять для расчетов ряд лет, начиная с 1935 г., когда происходило резкое падение уровня и сокращение объемов и площадей Северного Каспия, то коэффициенты корреляции во всем море и в его северной части оказываются почти одинаковыми ($+0,39$ и $+0,40$), но значительно меньшими. Чтобы более точно установить связь между первичной продукцией и уловами за многолетний период, включая годы катастрофического падения уровня моря, необходимо первичную продукцию пересчитать на изменяющиеся по годам объемы Северного Каспия или же включить третью переменную—уровень Каспийского моря в годы измерения продукции. Общий коэффициент корреляции этих

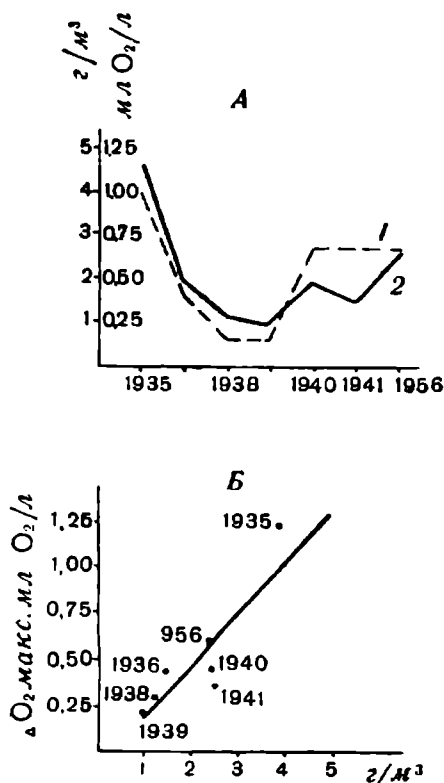


Рис. 3. Биомасса фитопланктона ($г/м^3$) и продукция органического вещества ($мл O_2/л$) Северного Каспия весной:
1— $г/м^3$; 2— $мл O_2/л$

трех переменных ($+0,79 \pm 0,121$) свидетельствует о хорошей зависимости, которую можно использовать для ориентировочного прогноза запасов и уловов рыб в Каспийском море.

На основании уравнивания регрессии нами выведена следующая формула для расчета общих уловов промысловых рыб Каспия:

$$y = 1,8 - 0,3x + 0,01z,$$

где

x —первичная суточная продукция ($мл O_2/л \cdot$ сутки) западной глубоководной зоны в июне;

y —общие уловы (млн. ц) в Каспийском море через 3 года;

z —уровень Каспийского моря (см) над нулем бакинского футштока (рейки).

В единице объема вод Северного Каспия за многолетний период наблюдались повышенные и пониженные величины продукции органического вещества. Но так как в связи с падением уровня Каспия сильно сократились объемы моря в северной его части, то общее количество образующегося органического вещества в пересчете на весь объем по отношению к 1936 г. последовательно уменьшилось в 1940—1941 гг. в 1,3 раза и в 1954—1955 гг. в 1,7 раза (табл. 3).

Таблица 3

Общие запасы фосфатов, фитопланктона, количество образовавшегося органического вещества в Северном Каспии и уловы промысловых рыб по периодам

Годы	Продукция органического вещества, млн. т глюкозы	Фосфаты, тыс. т	Фитопланктон, млн. т	Уловы через 3 года, млн. ц		
				годы	в Каспийском море	в Северном Каспии
1936	61,9	5,2	2,2	1939	4,3	3,4
1940—1941	47,2	4,9	1,5	1943—1944	3,8	3,1
1954—1955	39,2	2,6	1,2	1957—1958	2,4	2,0

Примечание: Уловы кильки исключены вследствие изменения интенсивности промысла.

Одновременно в 1954—1955 гг. запасы фосфатов в море уменьшились в 2 раза. Запасы фитопланктона также уменьшились в 2 раза. Все эти изменения не могли не отразиться на конечной продукции моря—запасах, а следовательно, и уловах промысловых рыб. В 1939 г. общие уловы в Каспийском море составили 4,3 млн. ц. В 1956—1957 гг. они снизились в 1,8 раза (до 2,4 млн. ц), а в Северном Каспии в 1,7 раза (до 2,0 млн. ц).

Приведенные данные позволяют считать, что наблюдаемое снижение запасов рыб в Каспийском море связано с уменьшением общего количества образующегося органического вещества и запасов фосфатов в северной части моря, обусловленном падением уровня моря и обеднением волжского биогенного стока минеральным фосфором (фосфатами).

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Бруевич С. В. 1936. Определение органического вещества в море. Сб. «Акад. Вернадскому», М. [2] Бруевич С. В. 1938. Тр. по компл. изуч. Каспийского моря, IV. [3] Винберг Г. Г. 1934. Тр. Лимнол. ст. в Косине, 18. [4] Винецкая Н. И. 1959. Гидрохим. материалы, 29. [5] Винецкая Н. И. 1959. Архив КаспНИРО. [6] Дацко В. Г. 1955. Тр. АзЧерНИРО, 16. [7] Левшакова В. Д. 1958. Архив КаспНИРО. [8] Пахомова А. С. 1959. Тр. Гос. океаногр. ин-та, 45. [9] Усачев П. И. 1948. Тр. Ин-та океанол., 3.

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО СОДЕРЖАНИЮ ОБЩЕГО ОРГАНИЧЕСКОГО УГЛЕРОДА В ВОДАХ АТЛАНТИЧЕСКОГО ОКЕАНА И ЧЕРНОГО МОРЯ

Б. А. СКОПИНЦЕВ, С. Н. ТИМОФЕЕВА

(Морской гидрофизический институт Академии наук СССР)

В настоящее время наиболее эффективным приемом количественной оценки общего содержания органического вещества в морской воде является определение органического углерода. Однако такие определения еще довольно малочисленны, что в значительной степени обусловлено методическими трудностями.

Первые определения органического углерода в океанских водах были выполнены А. Крогом, который использовал метод мокрого сжигения с сернохромовой смесью [14]. Этот метод у нас впервые был применен В. Г. Дацко [2]. Позже им был предложен, разработан и получен новый метод определения углерода, основанный на сжигании в плаве селитры [3, 4].

В 1957 г. во время первого рейса н.-и. судна «Михаил Ломоносов» (октябрь—ноябрь 1957 г.) авторами были взяты пробы для определения органического углерода в северо-восточной части Атлантического океана на участке между северо-западными берегами Великобритании и южным берегом Исландии. Свежевзятые пробы воды (в объеме от 20 до 40 мл) в судовой лаборатории подвергались предварительной обработке для удаления углекислых солей путем внесения соответствующего количества 0,1 н. серной кислоты. После этого вода упаривалась (в стеклянных бюксах) в специальном сушильном шкафу при 50—60°; высушенные сухие остатки сохранялись до анализа в закрытых притертой крышечкой и завернутых в кальку бюксах.

Примерно в это же время Л. П. Крыловой для определения органического углерода в различных природных водах был применен микрометод сухого сжигания [6]. Для этого метода характерна полнота окисления даже без введения каких-либо реагентов, количественное поглощение всех мешающих элементов, высокая чувствительность, простота и простота анализа.

Было весьма заманчиво применить данный метод для определения общего органического углерода в собранных нами пробах атлантической воды. Ввиду того, что мы брали довольно значительные объемы исследуемой воды, нам пришлось разработать и внести в метод Л. П. Крыловой ряд видоизменений, которые и позволили проводить определение органического углерода в больших солевых остатках с достаточно большой точностью [12]. Это было установлено как путем определения содержания углеродов в чистых растворах сахарозы и фенилаланина, так и в смеси с морской водой. Во всех случаях проводи-

лись определения в нескольких параллельных образцах, причем упаривались различные объемы исследуемой воды; таким путем была установлена хорошая воспроизводимость выполненных определений.

Результаты выполненных С. Н. Тимофеевой определений органического углерода в собранных пробах атлантической воды приведены в табл. 1.

Таблица 1

Общее содержание органического углерода (мг/л) в водах северо-восточной части Атлантического океана (ноябрь 1957 г.)

Номер, глубина и координаты станции	Глубина истинная, м	Отдельные определения			Среднее
Ст. 26 (1640 м), 62° 06,7' с. ш. 20° 38,6' з. д.	187	1,85	1,88	1,85	1,86
	386	1,73	1,67	1,72	1,70
	936	1,54	1,57	1,54	1,55
Ст. 32 (2820 м), 50° 51,6' с. ш. 17° 43,3' з. д.	5	1,45	1,40	1,42	1,42
	188	1,17	1,20	1,17	1,18
	467	1,11	1,14	1,11	1,12
	1 026	1,05	1,07	1,08	1,07
	1 948	1,05	1,06	1,04	1,05
Ст. 34 (1480 м), 59° 19,7' с. ш. 16° 10,6' з. д.	1138	1,67	1,63	1,30	1,53
Ст. 40 (2120 м), 57° 22,1' с. ш. 11° 30,9' з. д.	13	1,97	1,94	1,97	1,96
	160	1,91	1,86	1,88	1,88
	498	1,88	1,82	1,82	1,84
	940	1,76	1,72	1,70	1,72
	1 440	1,60	1,59	1,60	1,60
	1 946	1,48	1,51	1,45	1,48

Как следует из таблицы, результаты параллельных определений мало отличаются друг от друга. Крайние значения полученных данных составляют 1,97 и 1,04 мгС/л, среднее значение равно 1,5 мгС/л.

Наибольшее содержание углерода найдено в верхних слоях; с глубиной его количество равномерно убывает, что надо считать вполне естественным. Действительно, основной источник органического вещества океанских (морских) вод—планктон—располагается преимущественно в верхних слоях. Именно здесь главным образом и происходит разложение отмерших остатков планктона. При этом процессе, как известно, полностью органическое вещество не минерализуется; остающаяся относительно небольшая часть его уже имеет отличные качества по сравнению с исходным органическим веществом. Особенно характерна для этого новообразованного органического вещества сравнительно высокая биохимическая стойкость. Это водный гумус планктонного происхождения, он является основной формой органического вещества морских вод. Распространение его из верхних слоев в глубины океана осуществляется в результате перемешивания вод.

Из рис. 1 видно, что для каждой из трех станций в Атлантическом океане характерна своя индивидуальная кривая вертикального распределения органического углерода.

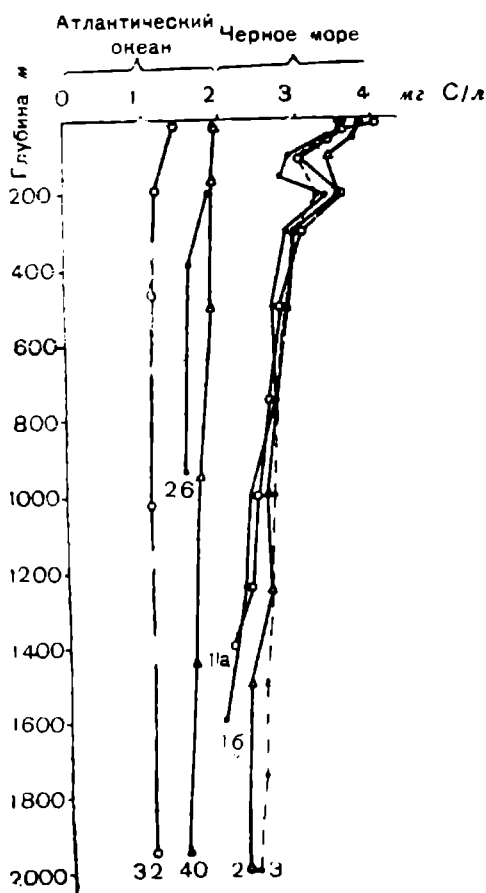


Рис. 1. Содержание органического углерода (мг/л) в северо-восточной части Атлантического океана и северной половине Черного моря.

Под кривыми—номера станций

Определения органического углерода в водах северной части Черного моря были проведены по тому же, указанному выше, варианту сухого метода сжигания. Пробы воды (в объеме от 10 до 30 мл) были взяты в районе Крыма в 7—50 милях от берега. Полученные результаты приведены в табл. 2 и на рис. 1.

И в данном случае имеется хорошее совпадение параллельных определений. Содержание органического углерода в черноморской воде на самой близкой станции от берега было практически одинаковым весной 1957 г. и осенью 1958 г.; на более удаленных станциях (на глубинах более 300 м) содержание углерода в 1959 г. было несколько выше. Наибольшая концентрация углерода наблюдается в поверхностном слое, с глубиной содержание его резко убывает; на глубине около 200 м имеет

Наименьшие значения найдены на ст. 32, для которой характерны наиболее низкие значения температуры воды.

Найденные нами величины общего содержания органического углерода меньше соответствующих данных А. Крога [14], полученных им для станции, расположенной значительно южнее наших станций (30° с. ш. и 69° з. д.): от 2,40 мг/л на 25 м до 2,48 мг/л на 4750 м с небольшими колебаниями на промежуточных глубинах. В то же время наши данные весьма близки к тем крайним величинам содержания органического углерода (1,2 и 2,0 мг/л), которые приведены для Атлантического океана Х. Харвеем [13] и к данным М. Плункет и Н. Рейкестроу [15] по растворенному углероду в Тихом океане (2,73—0,59 мг/л). Таким образом, нельзя говорить об одномобразном распределении органического углерода (и, следовательно, органического вещества) в водах океана как по вертикали, так и по всей его акватории. Очевидно, что органический углерод может явиться ценной характеристикой водных масс различного происхождения.

Общее содержание органического углерода (мг/л) в северной части Черного моря

Глубина, м	На траверзе мыса Аю-Даг										На 34-м меридиане, в 50 милях от берега; июнь 1959 г., ст. 3								
	в 7 милях от берега					в 37 милях от берега; май 1959 г., ст. 2					отдельные определения				среднее				
	май 1957 г., ст. 1 а		сентябрь 1958 г., ст. 1 б			отдельные определения		среднее		отдельные определения							среднее		
	отдельные определения	среднее	отдельные определения	среднее															
	отдельные определения	среднее	отдельные определения	среднее	отдельные определения	среднее	отдельные определения	среднее	отдельные определения	среднее	отдельные определения	среднее	отдельные определения	среднее					
0	6,42	4,07	4,04	4,05	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—			
10	—	—	—	—	—	3,62	3,56	3,60	3,59	—	—	—	3,81	3,54	3,65	3,66			
25	3,58	3,70	3,62	3,63	3,62	3,68	3,62	3,56	3,62	—	—	—	—	—	—	—			
50	3,46	3,46	3,50	3,47	3,41	3,44	3,38	3,40	3,41	3,65	4,17	3,55	3,79	3,49	3,49	3,47			
100	3,09	2,96	3,00	3,02	2,92	2,89	2,92	2,95	2,92	3,34	3,44	3,44	3,41	2,92	3,23	3,09			
150	—	—	—	—	—	2,83	2,77	2,78	2,79	—	—	—	—	—	—	—			
200	3,70	3,58	3,58	3,62	3,38	3,38	3,40	3,36	3,38	3,54	3,65	3,65	3,61	3,12	3,54	3,30			
300	3,15	3,09	3,04	3,09	2,88	2,95	2,83	2,86	2,88	3,02	2,92	3,13	3,02	2,92	3,07	3,00			
500	2,84	2,71	2,72	2,76	2,71	2,64	2,78	—	2,71	2,71	2,76	3,07	2,85	2,71	2,88	2,84			
750	2,59	2,66	2,64	2,63	2,68	2,64	2,57	2,82	2,68	—	—	—	—	—	—	—			
1 000	2,47	2,53	2,38	2,46	2,43	2,39	2,46	2,45	2,43	2,39	2,50	2,92	2,60	2,50	2,81	2,64			
1 250	2,35	2,47	2,26	2,36	2,33	2,30	2,37	—	2,33	2,61	2,50	2,82	2,64	—	—	—			
1 400	2,22	2,10	2,14	2,15	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—			
1 500	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2,19	2,45	—	2,32	2,29	2,97	2,55			
1 600	—	—	—	—	1,98	2,02	1,96	1,96	1,98	—	—	—	—	—	—	—			
1 750	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2,61	2,50	2,52			
2 000	—	—	—	—	—	—	—	—	2,08	2,39	2,35	2,35	2,27	2,34	2,29	2,34			

место некоторое увеличение концентрации, и ниже 200 м и до самого дна отмечается дальнейшее постепенное убывание содержания углерода.

Вычисленное для всех четырех станций в Черном море среднее содержание органического углерода в слое 0—200 м составляет 3,5 мг/л, что близко к соответствующим средним данным В. Г. Дацко (3,6 мг/л); среднее содержание углерода в толще воды ниже 300 м, по нашим данным, составляет 2,6 мг/л (а по В. Г. Дацко, 3,2 мг/л). Таким образом, в глубинах Черного моря не наблюдается накопления органического вещества, что и согласуется с соответствующими выводами В. Г. Дацко [2]. Вычисленное по нашим данным среднеарифметическое содержание органического углерода в Черном море составляет около 3,0 мг/л, т. е. почти в два раза больше, чем в воде Атлантического океана.

Другой особенностью в содержании углерода в воде Черного моря является: а) значительно повышенное содержание углерода в верхних слоях (до 200 м) по сравнению с нижними и б) повторное увеличение углерода на глубине около 200 м. Повышенное содержание углерода в верхних слоях Черного моря, очевидно, связано и с влиянием органического вещества речного стока, и с замедленным перемешиванием вод с нижними слоями. Повторное увеличение общего содержания углерода на глубине около 200 м совпадает с отмеченным В. Г. Дацко [3] для этого слоя относительным увеличением содержания взвешенного и коллоидно-растворенного органического углерода.

Как известно, в Черном море примерно на этой же средней глубине располагается второй скачок плотности, обусловленный значительным изменением содержания солей; здесь кислорода уже практически нет, а имеется сероводород (табл. 3).

Таблица 3

Содержание растворенного кислорода и сероводорода (мг/л) в промежуточной зоне Черного моря и прилегающих слоях

Глубина, м	Ст. 1 а		Ст. 1 б		Ст. 2		Ст. 3	
	кислород	сероводород	кислород	сероводород	кислород	сероводород	кислород	сероводород
50	10,47	—	10,31	—	7,60	—	5,30	—
100	2,02	—	6,18	—	0,33	—	0,47	—
150	0,24	—	0,78	—	—	—	—	—
200	0,06	0,58	0,33	0,16	0,00	1,25	0,00	0,92
300	—	1,99	—	1,42	—	2,37	—	2,40
500	—	4,71	—	3,55	—	4,07	—	5,39

Отмеченное выше увеличение содержания органического углерода на глубине 200 м отражает имеющееся в этом слое повышение содержания органического вещества. Это может быть следствием накопления отмерших в этом слое планктонных организмов под воздействием сероводорода. Именно с этим обстоятельством А. Е. Крисс связывает постоянное присутствие бактерий-десульфурикаторов в непосредственной близости к верхней границе сероводородной зоны, подчеркивая, что это имеет место «на фоне редких находок бактерий-десульфурикаторов в воде Черного моря» [5]. Таким образом, следует полагать, что в Черном море

образование сероводорода происходит не только у дна, но и в верхней части сероводородной зоны. Произведенные нами ранее расчеты подтверждают это предположение [9].

Здесь же отметим, что согласно А. Е. Криссу в сероводородной области Черного моря имеет место и резкое увеличение общей численности микробного населения по сравнению с нижними слоями кислородной зоны. С другой стороны, В. Г. Дацко связывает найденное им на 200 м относительное увеличение содержания взвешенного и коллоидно-растворенного органического углерода с «жизнедеятельностью хемосинтезирующих микроорганизмов в этой области смешивания глубинных вод с поверхностными» [3]. Очевидно, что требуются дальнейшие исследования для объяснения причины столь своеобразного распределения органического углерода в верхней части сероводородной зоны Черного моря.

Определенный интерес представляет сопоставление некоторых сравнительных подсчетов водного органического вещества водного гумуса в водах Мирового океана и Черного моря (табл. 4).

Таблица 4

Расчеты общего содержания ежегодного поступления и убыли водного органического вещества—водного гумуса—в водах Мирового океана и Черного моря (в углероде)

Показатели	Мировой океан	Черное море
Среднее содержание органического углерода, мг/л	1,5	3,0
Общее содержание органического углерода, т	$2,0 \cdot 10^{12}$	$1,6 \cdot 10^9$
Годовая продукция фитопланктона: на весь объем, т	$3,0 \cdot 10^{10}$	$5,0 \cdot 10^7$
на 1 л воды, мг	$\sim 0,02$	$\sim 0,1$
Ежегодное образование водного гумуса, т:		
планктонного происхождения	$\frac{3,0 \cdot 10^{10} \times 15}{100} \approx 4,5 \cdot 10^9$	$\frac{5,0 \cdot 10^7 \times 15}{100} \approx 7,5 \cdot 10^6$
принос реками терригенного гумуса	$3,6 \cdot 10^{13} \times 10 = 3,6 \cdot 10^8$	$3,5 \cdot 10^{11} \times 10 = 3,5 \cdot 10^6$
Сумма: на весь объем, т	$\sim 5,0 \cdot 10^9$	$\sim 1,1 \cdot 10^7$
на 1 л, мг	$\frac{5,0 \cdot 10^9}{1,3 \cdot 10^{18}} \approx 0,004$	$\frac{1,1 \cdot 10^7}{0,53 \cdot 10^{16}} \approx 0,02$
Ежегодная убыль водного гумуса, мг/л	$\sim 0,004$	$\sim 0,02$

Эти расчеты приведены на основании следующих данных: 1) Среднее содержание общего органического углерода в водах Мирового океана принято равным 1,5 мг/л. 2) Годовая продукция фитопланктона для океана представляет собою среднюю величину между данными Стемана-Нильсена ($1,5 \cdot 10^{10}$ т) [16] и принятыми нами ранее ($4,5 \cdot 10^{10}$ т) [8]; в расчете на 1 м² это составляет около 85 г. 3) Годовая продукция фитопланктона для Черного моря принята по В. Г. Дацко [3]; в расчете на 1 м² это составляет около 120 г. 4) Количество водного гумуса (в растворенной и взвешенной форме), которое образуется при минерализации органического вещества отмершего планктона, составляет около 5 Заказ 177

15% [10]. 5) Среднее содержание органического углерода в речных водах колеблется около 10 мг/л. 6) Ежегодная убыль водного гумуса в настоящее время практически равна его поступлению [8]. 7) Кислородный эквивалент для водного гумуса равен 1,3 (без учета нитрификации) и 1,5 (с учетом нитрификации) [7].

Попутно отметим, что при составлении баланса органического вещества в водоеме [3] необходимо учитывать и то количество водного гумуса, которое ежегодно образуется при минерализации органического вещества отмершего планктона.

Из приведенных в таблице данных следует, что вычисленное среднее содержание наличного органического вещества в водах Мирового океана весьма велико и составляет величину того же порядка, как и в каменном угле земли (около $5 \cdot 10^{12}$ т), в торфе (около $1 \cdot 10^{12}$ т) и в почве (около $0,7 \cdot 10^{12}$ т) [1].

Годовая продукция фитопланктона в океане и в Черном море в десятки раз меньше общего содержания в воде органического вещества. Расчет ежегодного образования водного гумуса показывает, что если в океане на долю гумуса планктонного происхождения приходится около 90%, то в Черном море это составляет около 70% всего гумуса, хотя принятая величина годовой продукции фитопланктона в Черном море даже несколько выше, чем в океане. Здесь надо иметь в виду, что в Черном море сильно возрастает значение приносимого реками водного гумуса терригенного происхождения.

Ежегодное поступление всего водного гумуса, рассчитанное на 1 л, для Черного моря значительно выше, чем для океана. Здесь, конечно, сказывается меньшая глубина и, в конечном счете, меньшая объемная масса вод в Черном море по сравнению с океаном. В то же время ежегодное поступление водного гумуса по отношению к имеющемуся в воде составит уже более близкие величины: около 0,3%¹ для океана и около 0,6% для Черного моря. Принимая, что ежегодная убыль водного гумуса в морской воде в настоящее время почти равна его поступлению, можно полагать, что в Черном море затрата кислорода на окисление будет относительно больше, чем в океане.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Ваксман С. 1937. Гумус, М. [2] Дацко В. Г. 1939. Докл. АН СССР, 24. [3] Дацко В. Г. 1959. Органическое вещество в водах южных морей СССР, М. [4] Дацко В. Г., Дацко В. Е. 1950. Докл. АН СССР, 73. [5] Крисс А. Е. 1959. Морская микробиология, М. [6] Крылова Л. П. 1957. Гидрохим. материалы, 26. [7] Скопинцев Б. А. 1947. Докл. АН СССР, 58. [8] Скопинцев Б. А. 1950. Тр. Гос. океаногр. ин-та, 17. [9] Скопинцев Б. А. 1953. Метеорология и гидрология, 7. [10] Скопинцев Б. А., Крылова Л. П. 1955. Тр. Всес. гидробиол. об-ва, 6. [11] Скопинцев Б. А., Крылова Л. П. 1955. Докл. АН СССР, 105. [12] Скопинцев Б. А., Тимофеева С. Н. 1961. Гидрохим. материалы, 32. [13] Harvey H. 1945. Recent advances in the chemistry and biology sea water, Cambridge. [14] Krogh A. 1934. Ecol. Monogr., 4. [15] Plunkett M. A., Rakestraw N. W. 1955. Deep Sea Res., 3. [16] Steemann-Nielsen E. 1955. J. Marine Res., 14.

О ПРИЧИНАХ КОЛЕБАНИЙ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ АЗОВСКОГО МОРЯ

М. К. СПИЧАК, И. К. ШЕЛОМОВ

(Азовский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства (АзНИРХ))

Высокая продуктивность Азовского моря в значительной мере определяется материковым стоком, годовой объем которого равен 39 км^3 , что составляет $1/8$ часть всего объема моря. Наибольшее значение в материковом стоке имеет р. Дон, которая вносит в море свыше 26 км^3 воды с колебаниями в разные годы от $11,6$ до $52,4 \text{ км}^3$. Безусловно, что столь большие изменения водности этой реки оказывали существенное влияние на колебания продуктивности Азовского моря.

Иное положение сложилось после создания в 1952 г. Цимлянского водохранилища. Эксплуатация водохранилища привела к сокращению межгодовых колебаний водности Дона в 1,5—2 раза и межсезонных в 4 раза. Значительно стабилизировался режим течений и мутности вод (табл. 1).

Таблица 1

Сток ($W \text{ км}^3$), скорость течения ($v \text{ см/сек}$), мутность воды ($\rho \text{ г/м}$) р. Дон до и после создания Цимлянского водохранилища (в/п Раздорская)

Годы	$W, \text{ км}^3/\text{год}$	Зима			Весна			Лето			Осень		
		W	v	ρ	W	v	ρ	W	v	ρ	W	v	ρ
Средние многолетние	27,6	2,5	20	38,9	19,1	78	286	4,1	30	55,0	1,9	19	33,5
1953—1958 гг.	26,4	4,8	40	192	10,7	59	273	5,6	43	61,4	5,3	41	42,8

Существенные изменения претерпел и биогенный сток Дона. Прежде всего уменьшились межсезонные колебания в поступлении биогенных веществ в море. Раньше весной в море вносилось 76% азота, 79% фосфора и 70% растворенного кремния; в настоящее время поступает соответственно 34,33 и 33% этих веществ (табл. 2). По данным Н. Н. Гусевой [2], в Цимлянском водохранилище идет активное создание органического вещества. Это привело к сокращению удельного веса минеральных солей в биогенном стоке Дона по азоту с 41 до 20% и по фосфору с 76 до 25%. (Расчет по данным В. Г. Дацко и М. М. Гусейнова [3] и авторов). Указанные изменения коренным образом изменили схему питания Азовского моря минеральными солями.

Таблица 2

Распределение стока биогенных элементов р. Дон по сезонам года до и после создания Цимлянского водохранилища (в процентах)
(в числителе — до, в знаменателе — после зарегулирования стока)

Сезоны	А з о т					Ф о с ф о р					
	N—NO ₃ '	N—NO ₂ '	N—NH ₄ '	органический	общий	растворен- ный		взвешен- ный		общий	растворенный
						мине- раль- ный	органи- ческий	мине- раль- ный	органи- ческий		
Зима	14 30	6 11	24 35	9 19	13 23	14 22	15 25	7 22	3 19	8 17	16 20
Весна	75 42	79 27	71 36	81 32	76 34	62 42	52 41	85 40	86 38	79 33	70 39
Лето	8 13	13 36	3 17	5 34	6 28	13 19	23 17	5 21	8 28	9 33	8 24
Осень	3 15	2 25	2 12	5 15	5 15	11 17	10 17	3 17	3 20	4 17	6 17

До 1952 г. весной в Таганрогский залив вносилось большое количество минеральных солей со стоком Дона (в среднем 70—80% годового). Часть этих солей, не задерживаясь в заливе, непосредственно воздействовала на уровень продукции органического вещества в собственно Азовском море. О значительном поступлении минеральных солей в собственно Азовское море в этот период свидетельствуют данные Е. Г. Виноградовой [1]. Так, в апреле 1951 г. среднее содержание нитратов в Таганрогском заливе составило 22 мг/м³, а в северном районе моря, непосредственно примыкающем к заливу, — 32 мг/м³. В другие сезоны минеральные соли использовались в Таганрогском заливе. Так, в августе 1951 г. в северном районе моря концентрация нитратов равнялась нулю, а в заливе — 13 мг/м³.

В настоящее время вследствие уменьшения величины весеннего паводка и удельного веса минеральных солей в биогенном стоке Дона последние полностью потребляются в Таганрогском заливе даже весной (рис. 1). Поэтому после создания Цимлянского водохранилища уровень первичной продукции в Азовском море в данном году или сезоне определяется не столько притоком питательных солей извне, сколько величиной минерализации органического вещества автохтонного и аллохтонного происхождения.

Скорость и степень минерализации органического вещества в море во многом определяются гидрометеорологическими условиями. Одним из ведущих факторов является температура воздуха и воды, особенно зимой и весной.

Наши исследования [6] показали, что в суровые зимы водная масса Азовского моря обогащается минеральными солями и обедняется органическим веществом, в то время как в мягкие зимы концентрация питательных солей в водах моря понижается, а содержание органического вещества увеличивается.

Очевидно, что в годы, когда температура воздуха в феврале и марте ниже средних величин и Азовское море покрыто льдом, жизнедеятельность фитопланктона будет затруднена. Поэтому в водах моря вплоть до апреля, а иногда и до мая сохраняется значительное количество минеральных веществ. После очищения водоема от льда в море начинает интенсивно развиваться фитопланктон. Так, в апреле 1953 г. в Азовском море отмечалась максимальная биомасса фитопланктона (около 29 г/м^3) при исключительно высокой концентрации нитритов, нитратов и, выше средней, фосфатов.

Развитие зоопланктона в этот период может лимитироваться низкой температурой воды и сравнительно бедной кормовой базой. Дело в том, что при подледном режиме в Азовском море имеет место значительное обеднение водной массы моря детритом. По нашим определениям, осенью 1953 г. в водах моря находилось около 20 млн. т взвеси, а после очищения водоема от льда (конец апреля—начало мая 1954 г.) содержание ее уменьшилось до 3 млн. т.

После того, как в апреле или в первой половине мая питательные соли достаточно полно используются фитопланктоном, создание органического вещества резко уменьшается и до августа идет на низком уровне. Средняя биомасса фитопланктона в июле для лет с отрицательной аномалией температуры воды в феврале и марте составляет всего $1,2 \text{ г/м}^3$. Напротив, зоопланктон в июле этих лет развивается относительно активнее.

В годы, когда в феврале и марте температура воды выше средней, уже в эти месяцы в Азовском море наблюдается активная вегетация растительного планктона. К апрелю резерв питательных веществ, накопившихся в осенне-зимний период, исчерпывается, а биомасса фитопланктона в море резко снижается. Так, по данным Г. К. Пищыка [5], средняя по морю биомасса фитопланктона в марте 1957 г. превысила 10 г/м^3 , а в апреле равнялась только $1,6 \text{ г/м}^3$.

Сравнительно высокая температура воды в феврале, марте и наличие обильного корма в виде отмершего фитопланктона создают благоприятные условия для жизнедеятельности зоопланктона в апреле. Средняя по морю биомасса зоопланктона в апреле 1955 г., которому предшествовала исключительно высокая температура воды в феврале и марте, достигла, по данным А. Н. Новожиловой [4], рекордной для апреля величины— 340 мг/м^3 .

К июлю вследствие раннего массового развития фитопланктона его минерализация проходит полнее, и условия для нового массового создания органического вещества становятся более благоприятными, чем в

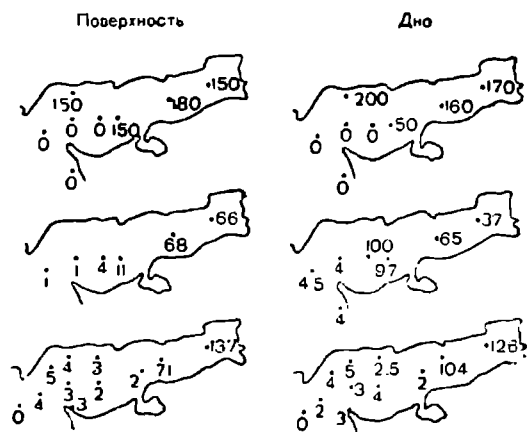


Рис. 1. Распределение нитритов в водах Таганрогского залива и прилегающей к нему части Азовского моря весной 1957—1959 гг.

годы с низкой температурой воды в феврале и марте. Средняя биомасса фитопланктона в июле для лет с положительной аномалией температуры воды в феврале и марте равна 3 г/м^3 .

Все выше изложенное хорошо подтверждают данные табл. 3.

Таблица 3

Суммарные отклонения от средних температур воды в феврале — марте, сумм биомасс фитопланктона в апреле и июле и зоопланктона в апреле и приток донских вод

Годы	Суммарное отклонение от средней				Приток донских вод, км ³	
	температура воды, °С	биомасса фито- планктона, г/м ³		биомасса зоопланкто- на, мг/м ³	к апрелю за предшествую- щий год	к июлю за пред- шествующее полугодие
		апрель	июль			
1953, 1954, 1956	—8,4	+18,5	—3,7	—335	20,9	15,7
1952, 1955, 1957, 1958	+8,4	—18,8	+3,4	+328	25,4	13,2

Как видно, отрицательное отклонение температуры воды в феврале и марте соответствует суммарному положительному отклонению биомассы фитопланктона в апреле и отрицательному в июле. Напротив, отклонения температуры воды в феврале и марте и биомассы зоопланктона в апреле имеют одинаковые знаки. Характерно, что отклонения биомассы как фитопланктона, так и зоопланктона практически равны по модулю, что свидетельствует о тесной связи между термическим режимом и этими показателями.

О том, что уровень первичной продукции в Азовском море в апреле и июле определяется в большей степени термическим режимом в феврале и марте, а не материковым стоком, свидетельствуют данные двух последних граф табл. 3.

Безусловно, что, кроме термического режима, на уровень первичной продуктивности Азовского моря в любой сезон года оказывают влияние и другие факторы: ветровая деятельность, режим взвесей, кислородная стратификация по вертикали и т. д., т. е. весь комплекс факторов, определяющих скорость минерализации органического вещества и интенсивность поступления питательных солей в зону активного фотосинтеза. Выяснение их роли в процессах создания органического вещества в новых условиях питания Азовского моря речными водами и является задачей наших дальнейших исследований.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Виноградова Е. Г. 1955. Тр. Всес. н.-и. ин-та морск. рыб. хоз-ва и океаногр., 31. [2] Гусева Н. Н. 1958. Изв. Всес. н.-и. ин-та речн. рыбн. хоз-ва, 45. [3] Давыдов В. Г., Гусейнов М. М. 1959. Гидрохим. материалы, 29. [4] Новожилова А. Н. 1956. Аннотации работ Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз-ва и океаногр. в 1955 г., сб. 1. [5] Пицък Г. К. 1956. Там же. [6] Спичак М. К., Шеломов И. К. 1960. Тр. Азовск. н.-и. ин-та рыбн. хоз-ва, 3.

О РАСПРЕДЕЛЕНИИ ФИТОПЛАНКТОНА В ОТКРЫТЫХ ЧАСТЯХ ЧЕРНОГО МОРЯ

Е. В. БЕЛОГОРСКАЯ

(Севастопольская биологическая станция Академии наук СССР)

Основное представление о составе фитопланктона в открытой части Черного моря, его распределении, численности, биомассе и о группе мелких и мельчайших фитопланктонных организмов дано главным образом работами Н. В. Морозовой-Водяницкой [3, 4, 5], Г. К. Пицка [6, 7] и С. М. Малятского [2].

С 1951 г. Севастопольская биологическая станция совместно с Гидрометеорологической обсерваторией Черноморского флота и рядом других учреждений проводит комплексные синхронные съемки, охватывающие почти всю акваторию моря. В данном сообщении представлена только часть материалов по фитопланктону, относящихся к центральной части Черного моря. В основу работы легли наблюдения, проведенные в августе 1951 г., апреле 1952 г., ноябре 1954 г. и феврале 1956 г. по следующим разрезам: 1) от м. Херсонес на юго-запад в открытое море; 2) от м. Сарыч на юг к Инеболу; 3) от м. Тарханкут на юго-запад в открытое море; 4) в открытой части моря вдоль анатолийского побережья от Инеболу до Амастра. По этим разрезам сделана 61 станция, где собрано и обработано 490 батометрических проб.

Из этих наблюдений выяснилось, что доминирующей группой фитопланктона по количеству видов почти в течение всего года являются динофлагелляты, которые в весенне-летний период имеют особенно разнообразный систематический состав. Диатомовые по видовому составу в преобладающем числе случаев занимают подчиненное положение. Однако осенью и ранней весной процентное содержание последних повышается. *Coccolithophoridae* и *Silicoflagellatae* в Черном море по видовому составу представлены бедно (табл. 1).

Вместе с тем необходимо отметить, что ни один из видов группы динофлагеллят в открытом море не дает такого массового развития, как некоторые виды *Coccolithophoridae* (*Pontosphaera Huxleyi* Lohm) и *Diatomeae* (*Skeletonema costatum* Grev). В частности, в феврале 1956 г. и в апреле 1952 г. по всему Черному морю наблюдалось массовое развитие *Pontosphaera Huxleyi*, а в феврале 1956 г. в прибрежном районе Крыма и в открытом море против Анатолии в больших количествах была отмечена *Skeletonema costatum*.

Общая численность фитопланктона, а отчасти и биомасса, в значительной степени определяются развитием массовых форм. Максимальное развитие фитопланктона наблюдалось в весенний период (табл. 1). Ранней весной (февраль 1956 г.) средняя численность фиго-

планктона для слоя 0—100 м в исследованном участке моря достигала 399 млн. кл./м³, а биомасса 180 мг/м³, главным образом за счет развития двух массовых форм *Pontosphaera Huxleyi* и *Skeletonema costatum*. Численность первой на отдельных станциях достигала 1 млрд. кл./м³, второй до 500 млн. кл./м³.

Таблица 1

Отношение числа видов основных систематических групп фитопланктона в Черном море (от берегов Крыма к Анатолийскому побережью)

Систематические группы	Февраль 1956 г.		Апрель 1952 г.		Август 1951 г.		Ноябрь 1954 г.	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
Dinoflagellatae	31	39,7	72	61,0	83	63,9	40	52,6
Diatomeae	36	46,2	30	25,4	31	23,8	25	32,9
Coccolithophoridae.	4	5,1	6	5,1	7	5,4	5	6,6
Прочие	7	9,0	10	8,5	9	6,9	6	7,9
Всего	78	100,0	118	100,0	130	100,0	76	100,0

В апреле 1952 г. среднее количество и биомасса фитопланктона были ниже, чем в феврале 1956 г.—126 млн. кл./м³ и 99 мг/м³. Снижение общей численности и биомассы фитопланктона явилось следствием значительно меньших количеств *Pontosphaera Huxleyi* и почти полного отсутствия *Skeletonema costatum* в планктоне открытого моря.

Летний период (август 1951 г.) характеризовался низкими показателями численности фитопланктона—28 млн. кл./м³. Вместе с тем биомасса летнего фитопланктона была на таком же высоком уровне, как и в период пика цветения (февраль 1956 г.), что было обусловлено развитием крупных форм диатомовых и динофлагеллят.

В наших наблюдениях осень (ноябрь 1954 г.) отличалась наиболее низкими величинами численности биомассы: 15 млн. кл./м³ и 41 мг/м³. Для этого периода характерно развитие мелких наннопланктонных форм (табл. 2).

Сравнение полученных биомасс фитопланктона с литературными данными, приведенными для Черного моря, дано в табл. 3. Полученные нами и другими авторами величины численности и биомассы нельзя рассматривать как нечто стабильное. Как это было установлено ранее и что выясняется все с большей и большей наглядностью, развитие фитопланктона как по количеству, так и по видовому составу подвержено от года к году значительным колебаниям. Эти колебания обусловлены главным образом изменениями общей гидрометеорологической характеристики моря. Видимо, расхождения между отдельными величинами разных авторов и связаны с годовыми колебаниями в развитии фитопланктона.

Средние величины биомассы фитопланктона для открытой глубоководной части Черного моря (слой 0—100 м), по литературным данным,

колеблются от 40—50 до 200 мг/м³. Отдельные участки открытого моря могут иметь более высокую биомассу.

Таблица 2

Средняя численность (млн. кл./м³) и биомасса (мг/м³) фитопланктона в центральной части Черного моря (от берегов Крыма к Анатолийскому побережью)

Систематические группы	Февраль 1956 г.		Апрель 1952 г.		Август 1951 г.		Ноябрь 1954 г.	
	численность	биомасса	численность	биомасса	численность	биомасса	численность	биомасса
Dinoflagellatae	2,5	12,0	6,0	53,0	8,0	100,0	2,4	19,0
Diatomeae	51,6	76,0	2,5	14,0	7,9	70,0	3,6	17,0
Coccolithophoridae	322,3	77,0	109,0	27,0	3,8	1,0	2,5	1,0
Silicoflagellatae	1,3	4,0	8,5	5,0	0,5	2,0	0,4	1,0
Мелкие жгутиковые и прочие	21,5	11,0			6,7	4,0	6,1	3,0
Всего	399,2	180,0	126,0	99,0	27,7	177,0	15,0	1,04

Таблица 3

Биомасса фитопланктона (мг/м³) Черного моря для слоя 0—100 м по данным разных авторов

Авторы	Н. В. Морозова-Водяницкая [4]		С. М. Малаятский [2]		Г. К. Пицык [7]				Е. В. Белогорская [1]			
Районы	Разрез Ялта—Батуми	Открытое море пролив Крым	Открытое море пролив Крым и Сев. Кавказа		Западная половина Черного моря				Центральная часть Черного моря от крымских берегов к Анатолии			
Дата наблюдений	VIII—IX 1948 г.	IX 1948 г.	V—VI 1939 г.	VIII 1938 г.	VII 1949 г.	VIII—IX 1948 г.	VIII—IX 1950 г.	II 1951 г.	II 1956 г.	IV 1952 г.	VIII 1951 г.	XI 1954 г.
Биомасса	116	78	85	198	117	72	88	67	180	99	177	41

Биомассы фитопланктона в Черном и Каспийском морях примерно одного порядка. Из работ П. И. Усачева [9, 10] и Л. И. Смирновой [8] следует, что биомасса фитопланктона в мелководных районах Среднего и Южного Каспия несколько выше (200—1 500 мг/м³), чем в открытых участках Черного моря. Однако в глубоководных районах Среднего Каспия биомасса фитопланктона, по данным Л. И. Смирновой, в общем даже несколько ниже (50 мг/м³ для слоя 0—100 м), чем в открытых районах Черного моря.

По распределению фитопланктона в горизонтальном направлении в Черном море, как и в других морях, в известной степени выявляется прибрежная область и открытое море (табл. 4). Особенно хорошо это

Таблица 4

Численность (млн. кл./м³—в числителе) и биомасса (мг/м³—в знаменателе)
фитопланктона в Черном море по районам для слоя 0—100 м

Систематические группы	Февраль 1956 г.			Апрель 1952 г.			Август 1951 г.			Ноябрь 1954 г.		
	прибреж- ный район у берегов Крыма	открытое море	открытое море про- тив анато- лийского побережья	прибреж- ный район у берегов Крыма	открытое море	открытое море про- тив анато- лийского побережья	прибреж- ный район у берегов Крыма	открытое море	открытое море про- тив анато- лийского побережья	прибреж- ный район у берегов Крыма	открытое море	открытое море про- тив анато- лийского побережья
Dinoflagellatae	1,9 7,0	2,6 13,0	3,0 15,0	4,5 30,5	7,4 76,0	5,3 47,0	5,9 67,5	15,0 184,0	2,0 19,1	2,0 15,0	2,0 19,1	2,8 20,6
Diatomeae	48,1 40,0	8,2 16,0	98,5 172,0	1,6 9,0	3,4 19,5	5,6 46,0	6,3 57,0	11,8 107,0	1,9 3,2	2,4 10,4	1,9 3,2	5,1 28,2
Coccolithophoridae	507,0 127,0	186,0 47,0	273,8 58,0	173,0 42,5	45,0 11,5	5,4 1,0	3,5 2,0	2,6 1,0	4,4 1,1	1,5 0,4	4,4 1,1	2,2 0,5
Silicoflagellatae	1,6 4,0	0,8 2,0	1,6 5,0	10,0 5,0	7,1 4,0	0,5 2,0	0,8 4,0	0,3 1,0	0,4 1,4	0,7 1,9	0,4 1,4	0,4 0,8
Мелкие жгутико- вые и прочие	24,2 13,0	17,5 9,0	20,8 11,0	5,0 11,0	4,0 11,0	8,0 5,0	6,7 3,5	5,3 3,0	4,5 2,2	4,3 2,1	4,5 2,2	7,8 3,8
Всего	582,8 191,0	215,1 87,0	397,7 261,0	189,1 87,0	62,9 111,0	24,8 101,0	23,2 134,0	35,0 296,0	13,2 27,0	10,9 29,8	13,2 27,0	18,3 54,0

выражено весной в период массового развития неритических форм. Прибрежная область занимает участок моря вдоль берега шириной до 15—17 миль. Этот района в весеннее время года в отличие от районов открытого моря характеризуется наиболее высокими величинами численности и биомассы фитопланктона за счет массового развития *Pontosphaera Huxleyi* и *Skeletonema costatum*. Следует отметить, что высокая численность и биомасса фитопланктона в прибрежном участке наблюдались только весной.

Количество фитопланктона в открытом море во все сезоны, за исключением весеннего периода (февраль—апрель), примерно одного порядка с прибрежной частью моря, а в отдельных случаях даже несколько выше. Наиболее богатый фитопланктон отмечен в южной части открытого моря против Анатолии в районе Инеболу—Амастра. Численность и биомасса фитопланктона в этом районе во все обследованные сезоны была значительно выше, не только по сравнению с северной частью моря в приближении к крымским берегам, но очень часто превышала численность и биомассу фитопланктона в неритической области у Крыма.

По вертикали основная масса фитопланктона располагалась в слое 0—50 м. Однако толщина слоя наибольшей плотности фитопланктона несколько менялась в зависимости от времени года. Летом она составляла 0—50 м, осенью—0—25 м. Ниже этих слоев количество фитопланктона обычно резко уменьшается, хотя в летнее время, как это отмечено Н. В. Морозовой-Водяницкой [5] в слое 50—75 м наблюдается хорошо выраженный комплекс тенелюбивых форм: *Nitzschia delicatissima* Cl., *N. pungens* var. *atlantica* Cl., *N. ongissima* (Breb) Ralfs, *Thalassionema nitzschioides* Grun. На глубине 150—175 м отмечаются очень небольшие количества фитопланктона (порядка (1—2 тыс. кл./л). Из сравнения средних величин биомассы и численности фитопланктона Черного и других морей видно следующее: 1) фитопланктон глубоководной части Черного моря имеет много общего с фитопланктоном южных морей; 2) по количественным показателям фитопланктон Черного моря наиболее близок к фитопланктону Каспийского моря, особенно в его средней и южной части; 3) Азовское море является наиболее продуктивным морем, и средние величины численности и биомассы его фитопланктона значительно выше, чем в Черном море; 4) развитие группы кокколитофорид изменило фитогеографическую характеристику фитопланктона Черного моря и сблизило его с морями Средиземноморского бассейна. Величины численности и биомассы кокколитофорид в Черном и Средиземном морях одного порядка.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Белогорская Е. В. 1959. Тр. Севаст. биол. ст., 12. [2] Малятский С. М. 1940. Тр. Новорос. биол. ст., 11. [3] Морозова-Водяницкая Н. В. 1948. Тр. Севаст. биол. ст., 6. [4] Морозова-Водяницкая Н. В. 1950. Докл. АН СССР, 73. [5] Морозова-Водяницкая Н. В. 1954. Тр. Севаст. биол. ст., 8. [6] Пицык Г. К. 1950. Тр. Азов.-Черн. н.-и. ин-та морск. рыбн. хоз.-ва и океаногр., 14. [7] Пицык Г. К. 1954. Там же, 28. [8] Смирнова Л. И. 1949. Тр. Ин-та океанол., 3. [9] Усачев П. И. 1947. Усп. совр. биол., 23. [10] Усачев П. И. 1948. Тр. Ин-та океанол., 2.

ДОПОЛНЕНИЕ К СТАТЬЕ Е. В. БЕЛОГОРСКОЙ «О РАСПРЕДЕЛЕНИИ ФИТОПЛАНКТОНА В ОТКРЫТЫХ ЧАСТЯХ ЧЕРНОГО МОРЯ»

В. В. ДЕНИСЕНКО

(Севастопольская биологическая станция Академии наук СССР)

Наше дополнение основывается на обширном материале, собранном в восточной части Черного моря в течение 1957—1959 гг. с февраля по август (9 синхронных и 12 стандартных съемок, свыше 1100 проб).

Фитопланктон открытых частей Черного моря претерпевает сильные сезонные и годовые колебания в составе и количестве массовых форм и в количественном развитии всего фитопланктона в целом (табл. 1). Поэтому и ежегодная продукция фитопланктона даже такого водоема, как Черное море, не может расцениваться, как равноценная на ряд лет.

Т а б л и ц а 1

Биомасса (мг/м³—верхняя величина) и руководящие формы фитопланктона
(%—нижние величины) в восточной части Черного моря в слое 0—25 м

Год, месяц	1948 г.	1957 г.	1958 г.	1959 г.
Февраль	—	200,0 Chaetoceros simplex, Pontosphaera Huxley 50—80	90,0 Pontosphaera Huxleyi, Dinoflagellatae 70—90	65,0 Dinoflagellatae, Pontosphaera Huxleyi, мелкие жгутиковые 65—98
Май	—	111,0 Rhizosolenia alata 30—70	101,0 Pontosphaera Huxleyi 60—90	80,0 Dinoflagellatae, Pontosphaera Huxleyi 50—97
Август *	242,0 Rhizosolenia calcar-avis 40	50,0 Dinoflagellatae, Thalassionema nitzschioides 50—80	40,0 Dinoflagellatae, Hernesiunum adriaticum, Thalassionema nitzschioides 70—80	—

* По данным Н. В. Морозовой-Водяницкой (1950).

ОПРЕДЕЛЕНИЕ СУТОЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ФИТОПЛАНКТОНА В СЕВАСТОПОЛЬСКОЙ БУХТЕ

Т. М. КОНДРАТЬЕВА

(Севастопольская биологическая станция Академии наук СССР)

В настоящем сообщении представлены результаты определения суточной продукции фитопланктона в Севастопольской бухте в разные сезоны года, а также предварительные данные по определению темпа деления водорослей непосредственно в море. Суточная продукция определялась по среднесуточному (из 5 серий наблюдений) количеству каждого вида водорослей в море по формуле роста, предложенной Веркманом и Вильсоном [2] для бактерий:

$$N = N_0 \cdot 2^n,$$

где N —вся конечная популяция; N_0 —начальная популяция (средняя численность фитопланктона за сутки); n —число генераций. В этих расчетах использовались данные по скорости деления клеток (число генераций), полученные Н. В. Морозовой-Водяницкой и Л. А. Ланской в культурах [6].

Определенную таким образом суточную продукцию отдельных видов, составляющих основную численность фитопланктона на каждой станции, суммировали и получали суточную продукцию всего фитопланктона. Такие определения были проведены на 5 суточных станциях в Севастопольской бухте в 1954 г. Суточная продукция в различные сезоны года сильно варьировала: наибольших величин она достигала ранней весной и осенью (2,8—26,6 мг/м³), а наименьших (0,30—0,52 г/м³) летом и поздней осенью (табл. 1).

Таблица 1

Суточная продукция фитопланктона (г/м³) в Черном море

Автор	Февраль 1954 г.	Март 1949 г.	Апрель 1950 г.	Апрель 1954 г.	Июнь 1950 г.	Июль 1954 г.	Сентябрь 1948 г.	Сентябрь 1954 г.	Октябрь 1948 г.	Ноябрь 1948 г.	Ноябрь 1949 г.	Ноябрь 1954 г.
Н. В. Морозова- Водяницкая [7]	—	—	—	—	—	—	0,1	—	—	—	—	—
М. А. Добр- жанская [4]	—	5,5	0,9	—	0,6	—	—	—	1,1	0,5	2,6	—
Т. М. Конд- ратьева [5]	2,8	—	—	1,4	—	0,5	—	26,6	—	—	—	0,3

При сопоставлении величин суточной продукции фитопланктона Черного моря, полученных нами и приведенных Н. В. Морозовой-Водяницкой [7], выявились значительные различия. По-видимому, это связано с тем, что Морозова-Водяницкая определяла продукцию для слоя 0—100 м в глубоководной части Черного моря, а мы для тонкого, более продуктивного 14-метрового слоя в бухте. Близкие к нашим данным величины суточной продукции получены М. А. Добржанской [4] для слоя 0—25 м в прибрежных районах (0,5—5,6 г/м³ глюкозы) по изменению содержания O₂ в воде в течение суток.

Отношение продукции к средней биомассе, или удельная продукция, по нашим определениям, имела разные значения в разное время года: ранней весной 1,6, весной 1,4, летом 1,1, осенью 1,9, поздней осенью 1,7 [5]. По данным Н. В. Морозовой-Водяницкой, в сентябре 1948 г. удельная продукция была равна 1, 2.

Нужно иметь в виду, что приведенные величины суточной продукции являются приближенными, так как в наших расчетах убыль водорослей от выедания и естественного отмирания непосредственно не учитывалась. Она принималась во внимание лишь при определении среднего количества фитопланктона за сутки. Все те изменения, которые происходили между двумя сериями наблюдений, не могли быть выявлены. Следовательно, чем чаще в течение суток проводились бы наблюдения в море, тем более реальные исходные величины мы получили бы для дальнейших расчетов.

В описанном методе определения суточной продукции имелся, на наш взгляд, существенный недостаток: в расчетах использовались данные по темпу деления, полученные в культурах. Возникло сомнение, отражают ли эти величины действительный темп деления. Поэтому мы попытались определить скорость деления клеток в условиях, более близких к естественным. Для этого в стеклянных цилиндрах объемом 650—700 см³ срезалось дно и затягивалось шелковым газом № 67. Затем ведром с поверхностного слоя в море набиралась вода, хорошо перемешивалась и наливалась в цилиндр, после чего верх цилиндра (тут же в ведре) затягивался газом, и цилиндр подвешивался в море. Исходное количество водорослей подсчитывалось в воде, взятой из ведра. Подсчет клеток производился под микроскопом МБИ-1 в капле воды до фиксации и осаждения. В первых опытах два цилиндра подвешивались в море на глубину 20—30 см (с таким расчетом, чтобы волной их не выбрасывало из воды) и держались там: один цилиндр сутки, другой двое суток.

Из наблюдений выявилось, что темп деления водорослей изменяется в зависимости от сроков экспозиции цилиндров в море. Обычно в сосудах, державшихся в течение двух суток, клетки делились значительно медленнее, чем в сосудах с экспозицией в одни сутки, что, по-видимому, вызывалось перенаселением водорослей на вторые сутки. Это заставило нас отказаться от двухсуточной экспозиции, и в дальнейшем применялась только односуточная экспозиция. Цилиндры подвешивались на глубину 0 и 5 м. Через сутки оба цилиндра снимались, наружные стенки их и газ хорошо обмывались (чтобы в пробу не попали прикрепившиеся к ним бенто-планктонные организмы), и содержимое цилиндров переливалось в кристаллизаторы. После тщательного перемешивания пробы количество организмов подсчитывалось в объеме 0,1 см³ под микроскопом. При этом живые клетки и мертвые створки считались от-

дельно. Таким образом были получены конечные величины численности массовых видов фитопланктона через сутки.

На основании этих данных определялся темп деления клеток (число поколений) массовых видов водорослей. В тех случаях, когда в планктоне и в опыте мертвых клеток не было, определение числа делений каждого вида водорослей в течение суток производилось по формуле роста

$$N = N_0 \cdot 2^n,$$

$$\text{откуда } n = \frac{\log N - \log N_0}{\log 2} \quad \tau = \frac{t}{n},$$

где τ —время между двумя генерациями, t —время экспозиции опытных цилиндров (в данном случае 24 часа).

В тех случаях, когда в планктоне и в опыте появлялись пустые створки водорослей, применялась формула, предложенная В. С. Тенном [8]:

$$\tau = \frac{t(A-1) \cdot \ln 2}{(C-1) \cdot \ln A}, \quad \text{где } A = \frac{x}{x_0} \text{ и } C = \frac{x+y-y_0}{x_0},$$

x —конечное, x_0 —начальное число живых клеток; y —конечное, y_0 —начальное число мертвых клеток. Таким путем в величину τ вносилась поправка на естественное отмирание водорослей.

На основании обработки материалов 57 опытов были получены данные по частоте деления клеток в различное время года для 13 видов диатомовых и 2 видов перидиниевых водорослей, создающих основную биомассу фитопланктона (табл. 1). Почти все виды, как ясно из таблицы, начинают вегетацию с довольно высоким темпом деления, который быстро достигает максимальной величины, а затем понижается с нарастанием общего количества данного вида в море. Иными словами, максимумы численности вида в планктоне и частоты деления не совпадают между собой. Чаще всего второй предшествует первому; наибольший темп деления наблюдался за один-два месяца до массового развития видов в бухте.

Виды, дающие два максимума развития в море, имеют и два максимума частоты деления (*Skeletonema costatum* (Grev) Cl., *Chaetoceros socialis* Laud и др.). Однако такой стройный ход нарастания и убыли темпа деления редко сохраняется в чистом виде. Обычно он нарушается под влиянием ряда факторов (изменение облачности, прозрачности воды, взаимоотношений между различными видами и т. д.). В этом отношении очень наглядным примером является март и апрель 1957 г. Здесь в момент массового развития *Skeletonema costatum* и *Chaetoceros socialis* начал интенсивно вегетировать третий вид—*Chaetoceros laciniosus* Schütt., который делился более интенсивно и, видимо, подавлял развитие первых двух обычных для этого времени видов. *Skeletonema costatum* в это время делилась очень медленно—через 46 часов, а *Chaetoceros socialis* в апреле совсем прекратил деление. Этим, видимо, можно объяснить тот факт, что весной и летом 1957 г. у *Chaetoceros socialis* не наблюдалось «цветения» и численность его не превышала 300 тыс. кл./л, в то время как обычно она достигает 30 млн. кл./л.

Темп деления (время генерации в часах) массовых видов фитопланктона в Севастопольской бухте																				Таблица I				
Виды	1957 г.												1958 г.							1959 г.				
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	I	III	X	XI	XII	I	III	X	XI	XII		
<i>Exuviaella cordata</i>	—	—	—	—	—	26	13	40	22	53	н/д	—	—	—	15	63	25	—	—	—	—	—		
<i>Proocentrum micans</i>	—	—	—	—	—	20	13	14	17	н/д	н/д	—	31	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
<i>Sceletonema costatum</i>	13	8	46	47	13	9	14	21	14	н/д	н/д	—	н/д	—	18	22	10	н/д	26	н/д	65	н/д		
<i>Chaetoceros socialis</i>	82	14	36	н/д	19	16	22	11	13	16	16	—	—	—	—	—	—	—	20	н/д	—	—		
<i>Ch. laciniosus</i>	54	—	15	13	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
<i>Ch. curvisetus</i>	н/д	н/д	н/д	10	20	15	12	16	21	н/д	34	—	14	19	28	н/д	—	—	14	н/д	—	—		
<i>Ch. simplex</i>	33	н/д	72	29	60	—	—	—	—	—	н/д	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
<i>Ch. abnormis</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
<i>Ch. affinis</i>	—	—	—	—	13	—	—	28	11	—	65	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
<i>Cyclotella caspia</i>	—	—	—	—	—	—	17	—	21	н/д	н/д	н/д	19	н/д	40	13	35	н/д	н/д	40	13	35		
<i>Leptocylindrus daniel- cus</i>	—	—	—	—	—	—	—	80	19	15	н/д	н/д	н/д	н/д	—	42	—	н/д	н/д	—	—	—		
<i>Thalassiosira parva</i>	н/д	12	н/д	—	—	—	—	—	—	—	—	—	14	н/д	—	н/д	30	—	н/д	—	—	—		
<i>Cerataulina Bergonii</i>	—	—	—	—	—	—	—	н/д	14	34	60	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
<i>Nitzschia pungens var atlantica</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	34	—	—	—		
<i>Thalassionema nit- zschoides</i>	15	—	41	9	17	12	15	19	23	н/д	—	—	14	24	—	н/д	24	—	—	—	н/д	24		

Сравнение темпа деления некоторых видов диатомовых в опытах в море и в культурах

Таблица 2

Месяцы	Chaetoceros socialis		Skeletonema costatum		Leptocylindrus danicus		Chaetoceros curvisetus		Cerataulina Bergonii		Thalassionema nitzschioides	
	в море	в культурах	в море	в культурах	в море	в культурах	в море	в культурах	в море	в культурах	в море	в культурах
Январь	82	—	13	29	—	—	—	40	—	89	15	65
Февраль	14	66	8	22	—	—	—	31	—	38	—	43
Март	36	32	46	19	—	—	—	23	—	29	33	35
Апрель	н/д	17	47	12	—	—	10	19	—	29	9	25
Май	19	13	13	10	—	—	20	21	—	28	17	23
Июнь	16	14	11	18	—	20	16	25	—	29	18	н/д
Июль	22	23	14	11	—	23	12	н/д	—	34	15	н/д
Август	11	16	21	н/д	80	21	16	н/д	—	27	19	35
Сентябрь	15	18	14	н/д	19	18	21	32	14	23	23	25
Октябрь	16	21	н/д	25	15	22	н/д	29	34	24	н/д	28
Ноябрь	16	21	н/д	31	н/д	28	34	37	60	35	—	40
Декабрь	25	32	н/д	21	н/д	39	—	66	—	37	92	44

Сравнение данных, характеризующих темп деления шести видов диатомовых в море, с данными, полученными в культурах [6], показывает, что эти величины одного порядка (табл. 2). Однако сроки максимального темпа деления у некоторых видов в море и в условиях культур не совпадают. Так, у *Skeletonema costatum* наблюдалось два максимума темпа деления: при экспозиции в море в феврале и в июне, а в культурах—в мае и июле; у *Chaetoceros socialis* в опыте в море—в феврале и в августе, а в культурах—в мае и августе. Так как мы не располагаем пока большим рядом наблюдений, то отмеченные отдельные расхождения между нашими данными и данными Н. В. Морозовой-Водяницкой и Л. А. Ланской [6], возможно, являются следствием особенностей отдельных наблюдений, а не общих закономерных различий.

Экспозиция цилиндров в море на различной глубине показала, что одни и те же виды делятся с различной интенсивностью в верхнем (30—40 см) слое воды и на глубине 5 м. При этом совершенно отчетливо выявляются три группы водорослей:

1) виды, делящиеся более интенсивно в поверхностном слое: *Skeletonema costatum*, *Chaetoceros curvisetus* Cl., *Ch. affinis* Lauder, *Ch. socialis*, *Leptocylindrus danicus* Cl.;

2) виды, делящиеся более интенсивно на глубине 5 м: *Prorocentrum micans* Ehrbg., *Thalassionema nitzschioides* Grun., *Cyclotella caspia* Grun., *Thalassiosira parva* Pr.-Lavr.;

3) виды, делящиеся с одинаковой интенсивностью в поверхностном слое и на глубине 5 м: *Exuviaella cordata* Ostf., *Cerataulina Bergonii* Perag.

По-видимому, основным фактором, оказывавшим влияние на скорость деления клеток в море на разных глубинах, является избирательное отношение разных видов водорослей к условиям освещения, так как интенсивность света в море резко меняется с глубиной. По данным В. С. Березкина и др. [1] и Д. Л. Грищенко [3], верхний однометровый слой воды в море поглощает до 60% солнечной радиации, поступающей на его поверхность, а на глубину 5 м проникает всего 15—17%. Другие же факторы (например температура, биогенные элементы и др.), по данным М. А. Добержанской, практически не меняются в пределах такого тонкого слоя.

Настоящие наблюдения позволили получить не только величины частоты деления водорослей, которые могут быть использованы для расчета суточной продукции фитопланктона в море, но также выявили некоторые биологические особенности каждого вида, его отношение к изменению окружающей среды. Эти исследования в настоящее время распространены на открытую часть Черного моря, а также на отдельные районы Средиземного моря.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Березкин В. С. и др. 1940. Прозрачность и цвет моря, Л. [2] Веркман К. Х., Вильсон П. В. 1954. Физиология бактерий, М. [3] Грищенко Д. Л. 1958. Тр. Гос. геофиз. обсерватории, 68. [4] Добержанская М. А. 1954. Тр. Севаст. биол. ст., 8. [5] Кондратьева Т. М. 1958. Там же, 10. [6] Морозова-Водяницкая Н. В., Ланская Л. А. 1959. Там же, 12. [7] Морозова-Водяницкая Н. В. 1954. Там же, 8. [8] Тен В. С. 1959. О методике расчета продукции фитопланктона. Рук. Севаст. биол. ст.

ЗНАЧЕНИЕ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ В БАЛАНСЕ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В БЕЛОМ МОРЕ

М. П. МАКСИМОВА

(Карельский филиал Академии наук СССР)

Первую попытку составления баланса и выяснения в нем роли первичной продукции для наших южных морей (Азовского, Каспийского и Черного) сделал В. Г. Дацко [7]. Автором данной статьи на основе литературных сведений и результатов экспедиционных работ 1956—1958 гг. составлен ориентировочный баланс органического вещества в Белом море.

По своему географическому положению и климатическим условиям Белое море резко отличается от южных морей. Суровость Белого моря обуславливается его высокоширотным и внутриматериковым положением, малыми размерами и расчлененностью. Одной из основных особенностей Белого моря является мощный материковый сток. По отношению к водной массе «собственно Белого моря»¹ объем пресного стока достигает около 4,5% и составляет в среднем 185 км^3 [9]. Очень велик водообмен с Баренцевым морем: ежегодно около половины водной массы Белого моря выносится в Баренцево. Своеобразен и температурный режим: глубже 100 м, а местами на глубинах 50—75 м, круглый год наблюдаются отрицательные температуры. Но поверхностные и прибрежные воды летом значительно прогреваются. Наиболее высокие температуры поверхностного слоя отмечены в августе—в среднем $12\text{—}15^\circ\text{C}$.

Подсчет первичной продукции фитопланктона в Белом море произведен П. П. Воронковым [4] методом баланса питательных солей. Он дает годовую продукцию фитопланктона для фотосинтетического слоя 0—35 м, равную в среднем 1900 т/км^2 (в сыром весе). При площади «собственно Белого моря» $50\,110 \text{ км}^2$ годовая продукция фитопланктона составит около 95 209 тыс. т органического вещества в сыром весе, или около 9521 тыс. т в сухом.

Данные наших наблюдений методом экспозиции темных и светлых склянок подтверждают невысокую интенсивность фотосинтеза в Белом море. В августе при ясной, солнечной погоде после суточной экспозиции разность в содержании кислорода в светлых и темных склянках составила у поверхности 0,10, на глубине 10 м—0,05 и на глубине 17 м—0,03 мг $\text{O}_2/\text{л}$.

¹ «Собственно Белым морем» В. В. Тимонов [9] называет бассейн с заливами, считая Воронку частью Баренцева моря, а Горло проливом между Баренцевым и Белым морями. Все расчеты сделаны для «собственно Белого моря».

Значительно меньшая роль в создании органического вещества принадлежит фитобентосу. Общая биомасса макрофитов в Белом море составляет 1 500 тыс. т в сыром весе [5]. Годовая продукция макрофитов равна 1230,5 тыс. т в сыром весе [5], или около 148 тыс. т в сухом. Таким образом, в Белом море в течение года продуцируется растениями около 9669 тыс. т органического вещества в сухом весе.

В результате отбора сезонных проб воды в основных реках, впадающих в Белое море, и определения в них органического углерода нами установлено, что содержание органического вещества в воде рек северного и западного побережья составляет около 18,2 мг/л (9,1 мг орг. С/л), в реках южного и восточного побережья—около 25,4 мг/л (12,7 мг орг. С/л). Общий сток органического вещества с речными водами в Белое море, по нашим данным, составляет ежегодно около 4159 тыс. т.

По данным В. В. Тимонова [9], ежегодно с компенсационным течением из Баренцева моря в Белое через Горло поступает около 2010 км³ воды. В баренцевоморских водах содержится органического вещества около 2 мг/л [6]. Следовательно, в Белое море из Баренцева поступает ежегодно около 4020 тыс. т органического вещества.

Ежегодный сток из Белого моря в Баренцево, по В. В. Тимонову, составляет около 2200 км³. По нашим данным, в беломорской воде содержится около 3,2 мг органического углерода и соответственно 6,4 мг органического вещества в 1 л. Следовательно, ежегодный вынос органического вещества в Баренцево море составляет около 14 080 тыс. т.

Мощность осадкообразования в Белом море составляет ежегодно 6624 тыс. т. [1]; 1,96% сухого остатка отложений приходится на органическое вещество [6]. Значит, в течение года в грунт Белого моря отлагается около 130 тыс. т органического вещества.

Среднегодовой улов рыбы в Белом море определяется в 10 тыс. т [2]. В пересчете на сухое вещество это составит около 3 тыс. т органического вещества в год. Добыча зверя в Белом море в последние годы крайне незначительна, и ею можно пренебречь. Добыча беломорских растений не превышает 10 тыс. т в сыром весе [5], или около 1 тыс. г в сухом. Водорослевые выбросы превышают добычу промыслом, составляя ежегодно 150 тыс. т [5], в пересчете на сухой вес—около 18 тыс. т.

Разность между общим приходом органического вещества и суммарным расходом составит количество органического вещества, подвергающегося в течение года минерализации.

Основным продуцентом органического вещества в Белом море, так же как и в южных морях, является фитопланктон. Но роль его в балансе органического вещества на севере значительно меньше. Если в Азовском, Черном и Каспийском морях продукция фитопланктона составляет более 90% годового прихода органического вещества [7], то в Белом море—лишь около 55% (табл. 1, 2). Это объясняется тем, что в северных водоемах период вегетации значительно короче, чем в южных, а поэтому процесс фотосинтеза протекает менее интенсивно. Продукция фитобентоса в Белом море менее 1% общего прихода органического вещества за год. Невелика она и в южных морях. Причина такой незначительной роли фитобентоса в первичной продукции морей в том, что фитобентос обитает на небольших глубинах, которые составляют небольшой процент от общей площади моря.

Таблица 1

Ориентировочный баланс органического вещества в Белом море

Приход	Количество органического вещества		Расход	Количество органического вещества	
	тыс. т	%		тыс. т	%
Продукция фитопланктона	9 521	53,4	Вынос в Баренцево море при водообмене . .	14 080	78,89
Продукция фитобентоса	148	0,8	Отложение в грунт . .	130	0,73
Поступление с речными водами	4 159	23,3	Изъятие промыслом: рыба	3	0,02
			водоросли	1	
Поступление из Баренцева моря при водообмене	4 020	22,5	Изъятие с водорослями, выброшенными штормом	18	0,10
			Подвергается минерализации	3 616	20,26
Всего	17 848	100	Всего	17 848	100

Таблица 2

Статьи баланса в процентах от общего прихода органического вещества за год

Море	Приход		Расход			Общий приход органического вещества в сухом весе, тыс. т
	продукция фитопланктона и фитобентоса	принос реками	минерализуется	откладывается в грунт	изымается рыбным промыслом	
Азовское	96	2,8	96	1,2	0,17	35 400
Каспийское	96	3,4	96	3,9	0,065	207 375
Черное	92	6,3	88	9,0	0,013	111 400
Белое	54,2	23,3	20,3	0,7	0,015	17 848

Примечание. Проценты, недостающие до 100 в сумме статей прихода и расхода, приходятся на долю приноса органического вещества из смежных морей и на вынос его в эти моря.

В связи с мощным материковым стоком в Белом море резко возрастает роль рек в приносе органического вещества. Если в южных морях реки вносят менее 10% общего прихода органики за год, то в Белом море внос органического вещества реками достигает почти 25%. Значительное количество органического вещества (около 23%) приносится в Белое море баренцевоморскими водами. Сток же из Белого моря в Баренцево на 185 км³ превышает поступление баренцевоморских вод. Содержание органического вещества на 1 л воды в Белом море в 3 раза больше, чем в Баренцевом. Это приводит к тому, что ежегодный вынос органического вещества из Белого моря в Баренцево на 10 млн. т превышает внос его с компенсационным течением из Баренцева моря.

Итак, в связи с замедленной минерализацией¹ и интенсивным водообменом из Белого моря в Баренцево выносятся около 79%¹ общего прихода органического вещества за год. Этим объясняется низкий процент отложения органического вещества в грунт Белого моря по сравнению с южными морями (табл. 1, 2), хотя из-за замедленной минерализации следовало бы ожидать более значительного отложения органического вещества в грунт северных морей. Из табл. 2 видно, что с увеличением глубины моря и уменьшением прогреваемости (от Азовского к Черному) процент минерализации органического вещества уменьшается и увеличивается процент его отложения в грунт.

Изъятие органического вещества рыбным промыслом, выраженное в процентах от общего прихода органического вещества за год, в Белом море значительно ниже, чем в южных: в 11 раз ниже по сравнению с высокопродуктивным Азовским морем, в 4 раза по сравнению с Каспийским и близко к Черному морю.

Таким образом, ориентировочно составленный баланс органического вещества в Белом море позволяет отметить несколько характерных черт, свойственных этому водоему: большой удельный вес аллохтонного органического вещества в балансе; значительно меньший по сравнению с южными морями удельный вес первичной продукции; интенсивный вынос органического вещества из Белого моря в Баренцево и низкий процент минерализации органического вещества.

Отмеченные черты в динамике органического вещества дают основание считать, что в Белом море круговорот элементов, связанных с образованием органического вещества и его разрушением протекает значительно менее активно, чем в южных морях.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Авилов И. К. 1956. Тр. Гос. океаногр. ин-та, 31(43). [2] Борисов П. Г., Богданов А. С. 1955. Сырьевая база рыбной промышленности СССР, ч. 2, М. [3] Буевич С. В. 1948. Тр. Гос. океаногр. ин-та, 10(22). [4] Воронков П. П. 1941. Тр. п.-н. учреждений гидрометслужбы, сер. 5, вып. 2. [5] Гемп К. П., Паленичко З. Г. 1956. Водоросли Белого моря, Петрозаводск. [6] Горшкова Т. И. 1957. Материалы по компл. изуч. Белого моря, 1. [7] Дацко В. Г. 1959. Органическое вещество в водах южных морей СССР, М. [8] Скопинцев Б. А. 1950. Тр. Гос. океаногр. ин-та, 17(29). [9] Тимонов В. В. 1929. Тр. Ин-та по изуч. Севера, 40.

¹ По данным С. В. Буевича [3], в Баренцевом море планктонные организмы в районах с умеренными глубинами доходят до дна не вполне разложившимися.

О ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ПЛАНКТОНА РИЖСКОГО ЗАЛИВА БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

Л. М. СУЩЕНЯ

(Белорусский государственный университет)

В настоящей работе измерялись интенсивность фотосинтеза и количество хлорофилла в планктоне восточной части Рижского залива. Работа проводилась на базе Латвийского отделения ВНИРО в июле—августе 1958 г.¹

Интенсивность фотосинтеза измерялась с помощью кислородной формы метода склянок [1], содержание хлорофилла в планктоне—по методу Енча [3] на фотометре Пульфриха.

Склянки объемом 60 мл заполнялись водой с горизонтов 0, 1, 2, 4, 7, 10, 15 и 20 м и экспонировались на этих же глубинах в течение суток. Колебания абсолютных величин фотосинтеза на всех горизонтах были довольно значительны. Поэтому для общей характеристики процесса в дальнейшем использованы средние величины по каждому горизонту.

Пределы колебаний величин фотосинтеза составляли: для поверхности—0,18—0,30, для 1 м—0,16—0,45 и для 2 м—0,09—0,49 мг O_2 · сутки. Максимальные величины были отмечены 24/VII на глубине 2 м (0,49 мг/л) и 27/VII на глубине 1 м (0,45 мг/л).

Изменение интенсивности фотосинтеза с глубиной отражено на рис. 1. Максимум фотосинтеза был расположен на глубине 1—2 м. Как правило, такая картина вертикального хода фотосинтеза хорошо выявлялась в солнечную погоду, когда сильная инсоляция несколько угнетала интенсивность фотосинтеза на поверхности. В пасмурные дни максимум фотосинтеза смещался к поверхности.

На рисунке хорошо прослеживается резкое падение интенсивности фотосинтеза с увеличением глубины. Уже на 7,5 м фотосинтез составлял 50% максимального. Нижняя граница фотосинтеза располагалась на глубине 15—17 м при прозрачности воды по диску Секки 5—7 м.

Суточная валовая продукция под 1 м² в слое 0—15 м в июле равнялась 2,385 и в августе 1,754 г O_2 , или соответственно—0,864 и 0,636 г C/m^2 · сутки.

Наряду с наблюдениями в открытой части залива в августе был проведен ряд определений фотосинтеза в планктоне прибрежной полосы. Вода бралась у мола в пос. Скулте. Склянки экспонировались

¹ В работе принимал участие студент Белорусского университета А. П. Остарея.

в течение суток при $16-18^{\circ}\text{C}$ в аквариуме на северном окне лаборатории. Были получены следующие результаты: 9/VIII—0,36, 10-го—0,51, 19-го—0,43, 20-го—0,48 и 21-го—0,32, в среднем 0,42 мг O_2 · сутки.

Таким образом, скорость продуцирования кислорода у берега в 2,5 раза выше, чем в открытой части залива.

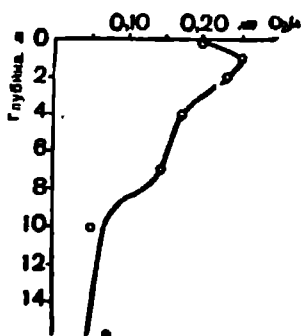


Рис. 1. Фотосинтез на различных глубинах в восточной части Рижского залива летом 1958 г.

Результаты определений количества хлорофилла приведены в табл. 1. Как видно, между июлем и августом имеются заметные различия по содержанию хлорофилла в планктоне. В августе происходит накопление хлорофилла на всех горизонтах, особенно заметно в нижних слоях воды. Усиление накопления хлорофилла с глубиной связано, видимо, с оседанием отмирающего фитопланктона в начале спада его летнего максимума.

По величине первичной продукции Рижский залив можно отнести к наиболее продуктивным водам Мирового океана. Стеман-Нильсен [3] различает четыре класса морских вод с характерной для них величиной первичной продукции. К 1-му классу он относит воды с первичной продукцией $0,5-3,0$ г $\text{C}/\text{м}^2$ · сутки. Первичная продукция Рижского залива в среднем за июль и август составила $0,750$ г $\text{C}/\text{м}^2$ · сутки.

Полученные данные позволяют рассчитать суточное ассимиляционное число для фитопланктона Рижского залива. В июле оно колебалось в пределах 45—75, а в августе снизилось до 29 (пределы 15—36) и в среднем за весь период было равно 49. При расчетах было принято, что 1 мг O_2 эквивалентен 1,098 мг CO_2 .

Таблица 1

Содержание хлорофилла (мг/л) в планктоне Рижского залива (июль—август 1958 г.)

Горизонт, м	Июль		Август	
	крайние отклонения	в среднем	крайние отклонения	в среднем
0	4,6—8,0	5,2	5,4—7,0	6,3
10	1,6—10,0	6,9	6,2—10,5	8,4
20	4,2—9,2	6,0	7,8—8,4	8,5
30	6,6—10,0	8,3	11,2—22,4	14,8
В среднем в слое 0—30 м		6,6		9,5

По содержанию хлорофилла в планктоне и по величине суточного ассимиляционного числа Рижский залив близок к озерам мезотрофного типа. По И. С. Захаренкову [2], содержание хлорофилла в озерах этого типа округленно равно 5 мг/л, а суточное ассимиляционное число 68.

Среднее количество сестона в воде Рижского залива за июль и август составило, по нашим данным, 1,510 г сухого вещества в 1 м³, среднее количество хлорофилла за это же время—0,0075 г/м³, что составляет всего 0,5% сестона. Это говорит о том, что в сестоне Рижского залива большую роль играет детрит, что подтверждается и прямыми наблюдениями.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Винберг Г. Г. 1934. Тр. Лимнол. ст. в Косине, 18. [2] Захаренков И. С. 1959. Биологические факторы кислородного режима некоторых озер Белоруссии. Автореф. дисс., Минск. [3] Steemann-Nielsen E. 1954. J. Conseil. perman. internat. explorat. mer., 19.
-

ИССЛЕДОВАНИЯ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ПЛАНКТОНА ЗАЛИВА КУРШЮ МАРЕС

Р. ЮРЕВИЧЮС, С. УСЕЛИТЕ

(Институт зоологии и паразитологии Академии наук Литовской ССР)

Залив Куршю Марес представляет собой лагуну Балтийского моря общей площадью около 1610 км² [1], отделенную от моря узкой и длинной косой. Ввиду небольших глубин залива (максимальная глубина не превышает 7,0 м, средняя составляет 3—4 м) вся водная толща хорошо перемешивается и прогревается до дна. Прозрачность воды небольшая—0,4—0,8 м по Секки. В вегетационный период реакция воды щелочная (рН равно 8,5—8,9). С речным стоком в залив поступает около 21,6 км³ воды в год, т. е. примерно в 3,5 раза больше объема воды залива—около 6,2 км³ [1]. Поэтому залив Куршю Марес в основном пресноводный водоем (минерализация воды в главной его части составляет 250—300 мг/л). Вода относится к гидрокарбонатному классу, группе кальция [2].

Исследования первичной продукции планктона в заливе проводились 28—29 июля 1958 г., 23 мая и 27 июля 1959 г. с применением кислородной модификации скляночного метода [3]. Одновременно проводились наблюдения за суточным ходом растворенного в воде кислорода и определялся качественный и количественный состав фитопланктона. Пробы фитопланктона собирались батометром с трех горизонтов (0,5; 1,5 и 4,0 м глубины) четыре раза в сутки. Изучались отстойные пробы.

В фитопланктоне в июле 1958—1959 гг. преобладали 32 вида водорослей: 15 видов, или 46,9%, сине-зеленых; 9 видов, или 28,1%, зеленых и 8 видов, или 25%, диатомовых. В отдельных слоях воды (на 0,5; 1,5 и 4,0 м) как днем, так и ночью преобладали сине-зеленые водоросли. Например, в дневное время (11 час. 30 мин.) 28 июля 1959 г. в поверхностном слое найдено 21 млн. кл. сине-зеленых водорослей на 1 л, или 99,1% общего количества клеток; среди них преобладали *Aphanizomenon flos-aquae*, *Microcystis pulvereae*, *Lyngbya limnetica*, *Gleocapsa limnetica* и некоторые виды из рода *Anabaena*. Второе место по количеству занимали диатомовые водоросли—116 тыс. кл./л, или 0,6%; среди них преобладали *Asterionella formosa*, *Melosira varians* и *Cyclotella comta*. Зеленых водорослей найдено 55 тыс. кл./л, или 0,3%, среди них преобладали *Pediastrum boryanum* и *Scenedesmus quadricauda*. На глубинах 1,5 и 4 м в это же самое время соотношение численности вышеупомянутых групп фитопланктона мало отличалось от их распределения в поверхностном слое. А так как сине-зеленые водоросли составляли наибольшее количество общего фито-

планктона, то надо полагать, что полученные нами данные о первичной продукции фитопланктона в заливе относятся именно к этой группе водорослей.

Количество растворенного в воде кислорода подвержено значительным колебаниям в течение суток. Это показывает, что в заливе довольно сильно развиты процессы как фотосинтеза, так и дыхания. Суточный ход количества фитопланктона аналогичен суточному ходу растворенного в воде кислорода (рис. 1).

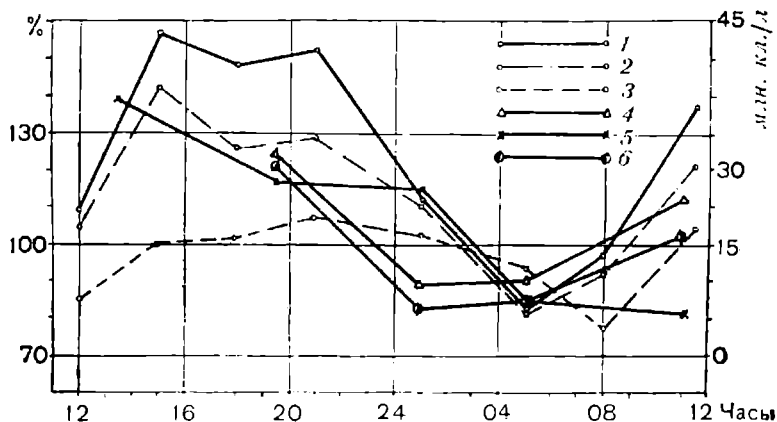


Рис. 1. Суточные изменения насыщенности воды кислородом (%) на поверхности (1), на глубине 2 м (2) и у дна (3) и численность фитопланктона (млн. кл./л) на поверхности (4), на глубине 1,5 м (5) и на глубине 4,0 м (6) в заливе Курию Марес 27–28/VII 1959 г.

Амплитуда суточных колебаний растворенного в воде кислорода связана с целым рядом факторов: температурой и перемешиваемостью воды, интенсивностью процессов фотосинтеза и др. Например, 28/VII 1958 г. в связи со сравнительно низкой температурой воды ($17,3$ – $19,2^{\circ}\text{C}$), менее развитыми процессами фотосинтеза и ветреной погодой амплитуда суточных колебаний содержания кислорода была значительно меньше, чем 27/VII 1959 г., когда температура воды достигла $21,2$ – $23,8^{\circ}\text{C}$ и в дневное время была штилевая погода, а ночью началось волнение, усилившее выделение кислорода в атмосферу и потребление его поднятым со дна грунтом (рис. 2). Поэтому, если подсчет первичной продукции по суточным колебаниям количества растворенного в воде кислорода [4] 28/VII 1958 г. дал хотя и завышенный, но более или менее вероятный результат, то по данным 27/VII 1959 г. получилась нереально большая цифра—около $55,5 \text{ г O}_2/\text{м}^2 \cdot \text{сутки}$. Это примерно в 10 раз больше первичной продукции, полученной скляночным методом—около $5,3 \text{ г O}_2/\text{м}^2 \cdot \text{сутки}$. Из этого следует, что, рассчитывая первичную продукцию по суточному ходу растворенного в воде кислорода, надо иметь в виду все факторы, влияющие на изменение его количества в течение суток. В условиях залива Курию Марес, ввиду небольшой его глубины и значительного влияния грунта, этот метод расчета первичной продукции, по нашему мнению, вряд ли может быть применен. Поэтому в дальнейшем изложении нашего материала мы будем опираться на данные, полученные скляночным методом.

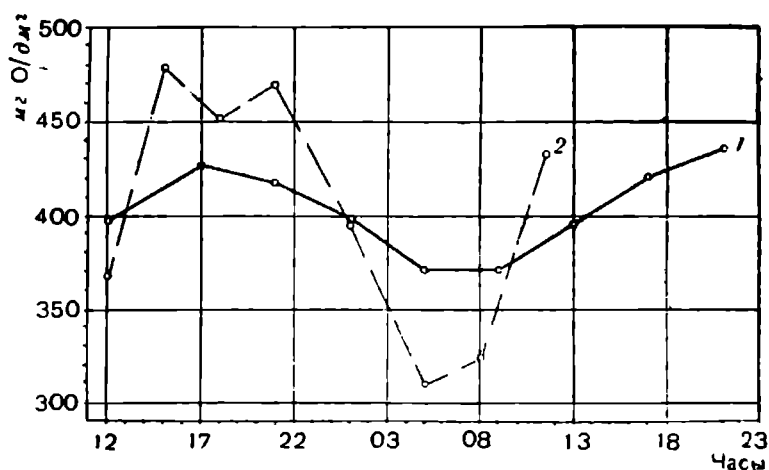


Рис. 2. Суточные изменения количества кислорода (мг/дм^3), растворенного в воде залива Куршю Марес 28—29/VII 1958 г. (1) и 27—28/VII 1959 г. (2)

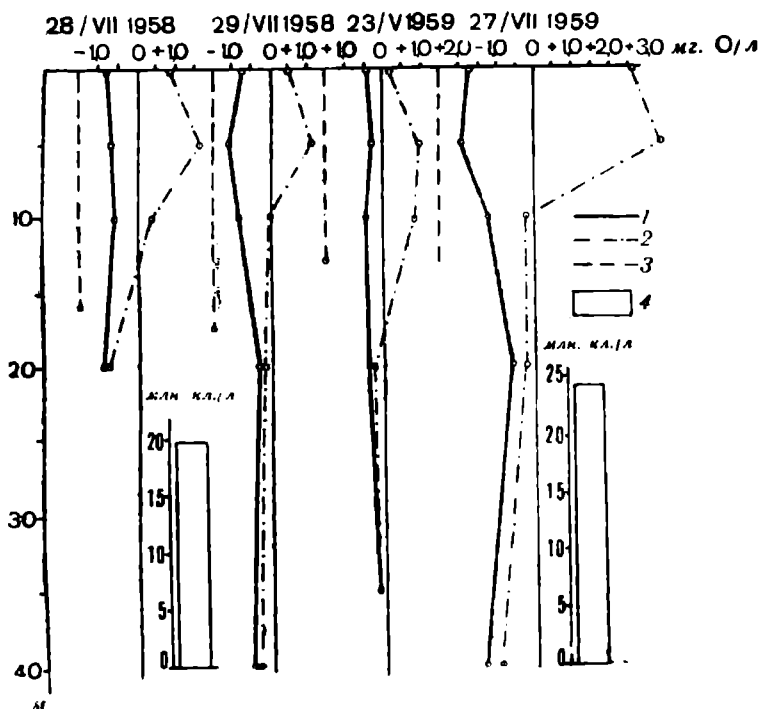


Рис. 3. Интенсивность дыхания (1), фотосинтез (2), удвоенная прозрачность воды (3) и численность фитопланктона (4) в заливе Куршю Марес

Ход фотосинтеза и дыхания в толще воды показывают кривые, приведенные на рис. 3. Как видно, наибольшая интенсивность фотосинтеза отмечена не на поверхности, а на глубине примерно 0,5 м. Начиная с глубины 1,0 м, интенсивность фотосинтеза резко уменьшается. Изменения интенсивности дыхания с глубиной менее резкие.

Компенсационная точка находится на глубине, равной примерно удвоенной прозрачности. В мае 1959 г. она находилась на глубине 1,8 м, а в июле 1958 г. поднялась до 1,0 м.

В табл. 1 приведены данные по интенсивности процессов фотосинтеза и дыхания в столбе воды под 1 м². Так как в нижних слоях явно начинает сказываться влияние грунта, потребляющего на процессы окисления кислород, мы ограничились поверхностным слоем воды толщиной 3 м. Здесь в процессе фотосинтеза и образуется основная масса всего органического вещества (60,0—76,0%). Процессы дыхания начинают преобладать над фотосинтезом уже на следующем однометровом слое воды (т. е. на 4 м), глубже это преобладание увеличивается. Но во всем столбе воды процессы фотосинтеза преобладают над дыханием, и соотношение Ф/Д составляет около 125,0—170,0%. Это показывает, что в заливе имеет место положительный баланс органического вещества.

Таблица 1
Соотношение фотосинтеза и дыхания планктона в заливе Куршю Марес

Время наблюдений	Гаризонт, м	Фотосинтез (Ф)		Дыхание (Д)		Ф/Д, %
		г О ₂ /м ² · сутки	%	г О ₂ /м ² · сутки	%	
Июль 1958 г.	0—1	1,72	75,1	0,87	47,5	198,0
	1—2	0,44	19,2	0,64	35,0	68,7
	2—3	0,13	5,7	0,32	17,5	40,6
	Общее	2,29	100,0	1,83	100,0	125,0
Май 1959 г.	0—1	1,08	59,0	0,35	32,7	308,0
	1—2	0,70	38,2	0,42	39,2	167,0
	2—3	0,05	2,8	0,30	28,1	16,7
	Общее	1,83	100,0	1,07	100,0	171,0
Июль 1959 г.	0—1	4,01	76,0	1,72	51,0	233,5
	1—2	0,79	14,9	0,90	26,7	88,0
	2—3	0,48	9,1	0,75	22,3	64,0
	Общее	5,28	100,0	3,37	100,0	156,6

Интенсивность процессов фотосинтеза и дыхания тесно связана с целым рядом метеорологических и гидрохимических условий: температурой и прозрачностью воды, освещенностью и др. Например, в июле 1958 г. в связи с более холодным летом (температура воды была 17,3—19,2°C) эти процессы были развиты слабее по сравнению с июлем 1959 г., когда температура воды была 21,8—23,2°C (рис. 3, табл. 1).

В мае 1959 г., в связи с меньшей освещенностью, меньшей температурой воды ($13,5-14,0^{\circ}\text{C}$) и по ряду других причин, процессы фотосинтеза и дыхания были развиты примерно в три раза слабее, чем в июле того же года.

В связи с более развитыми процессами фотосинтеза в июле 1959 г. в воде залива найдено большее количество фитопланктона (в среднем 24,5 млн. кл./л) по сравнению с июлем 1958 г. (в среднем 20,0 млн. кл./л). Однако относительное увеличение фитопланктона в 1959 г. значительно отстало от увеличения интенсивности процессов фотосинтеза. Это лишний раз подтверждает мнение других исследователей [5], что интенсивность процессов фотосинтеза и дыхания не находится в прямой зависимости от количественного развития фитопланктона.

Если принять, что в июле месяце суточная продукция планктона составляла 0,01 долю годовой, то получается, что за год в процессе фотосинтеза аккумулируется около 1500 ккал/м^2 , т. е. примерно $1/3$ от максимальных величин в наиболее продуктивных водах (около $4000 \text{ ккал/м}^2 \cdot \text{год}$). Поэтому залив Куршю Марес должен быть отнесен к эвтрофным, высокопродуктивным водоемам.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Винберг Г. Г. 1934. Тр. Лимнол. ст. в Косине, 18. [2] Винберг Г. Г., Иванова А. И. 1935. Там же, 20. [3] Винберг Г. Г., Яровицкая Л. И. 1939. Там же, 22. [4] Червинская Э. А. 1958. Тезисы докл. VI науч. конф. по изуч. внутр. водоемов Прибалтики, Вильнюс. [5] Юревичюс Р. Ю. 1958. Там же.
-

РАЗДЕЛ 2

**ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ
ОЗЕР И ВОДОХРАНИЛИЩ**

ОПЫТ РАЙОНИРОВАНИЯ ТЕРРИТОРИИ СССР НА ГИДРОХИМИЧЕСКИЕ ЗОНЫ И ПРОВИНЦИИ ПО СОДЕРЖАНИЮ БИОГЕННЫХ ВЕЩЕСТВ И УРОВНЮ ФОТОСИНТЕЗА ПЛАНКТОНА В ВОДОЕМАХ

И. В. БАРАНОВ

(ГосНИОРХ)

Районирование территории СССР на гидрохимические зоны и провинции предпринимается нами главным образом с целью разработки схемы региональной биолимнологической типизации озер и водохранилищ. Нам кажется, что такая попытка вполне актуальна, так как классификация Тинеманна и Науманна, заслуженно пользующаяся наибольшей известностью, имеет ряд существенных недостатков и охватывает лишь ограниченное число низкоминерализованных озер, переходящих от олиготрофного к эвтрофному состоянию. К преобладающему числу озер, тем более к водохранилищам, представляющим собою водоемы весьма своеобразные, она вообще вряд ли применима. Между тем еще К. А. Тимирязев¹ указывал на то, что «сколько-нибудь удовлетворительная классификация—первый шаг на пути всякого познания». В настоящее время в связи с разработкой широкого комплекса мероприятий по использованию материковых водоемов в рыбохозяйственных целях классификация их приобретает особо важное значение.

Гидрохимическое районирование территории СССР направлено главным образом на то, чтобы среди химических и некоторых других факторов выделить основные, определяющие собою уровень трофии озер и водохранилищ и их эволюцию. Под трофией того или иного водоема мы понимаем процесс новообразования и содержания органических веществ в толще воды и в иловых отложениях в виде водного гумуса, бактерий и других водных организмов. Если иметь в виду водоемы в разных почвенных и климатических зонах СССР, то на их трофию и биологическую продуктивность существенное влияние оказывает минерализация воды, осаждение из воды некоторых солей, характер аллохтонных и автохтонных органических веществ и их соотношение, содержание биогенных веществ, уровень фотосинтеза планктона, интенсивность деструкции.

Применительно к задачам настоящего совещания и по существу содержания доклада наибольшее внимание мы будем обращать на последние три фактора, так как широко известно, что данные по фотосинтезу планктона, выраженные в определенных числовых единицах, при биолимнологической типизации материковых водоемов имеют первостепенное значение.

Г. Г. Винберг [7] считает, что «без привлечения количественных данных, характеризующих величину первичной продукции, невозможно

¹ Цитируется по Б. П. Надиевскому [12].

никакое дальнейшее развитие естественно-исторических основ классификации озер». Разумеется, что учет первичной продукции имеет важное значение и при типизации водохранилищ и при районировании территории СССР на гидрохимические зоны, провинции и округа. К сожалению, многие крупные озерные районы, особенно Азиатской части СССР, со стороны фотосинтеза планктона исследованы еще крайне слабо.

Под гидрохимическими зонами подразумеваются такие районы суши, в границах которых наземные воды и водоемы, главным образом озера, водохранилища, пруды, ламбы, болота, характеризуются своеобразными биогидрохимическими процессами, отражающими почвенные и климатические условия данной местности. В пределах Европейской части СССР мы выделяем четыре крупные гидрохимические зоны и пять гидрохимических провинций. Краткая характеристика зон уже была нами опубликована [2]. В настоящем докладе, чтобы представить районирование территории СССР в целом, европейским зонам мы дадим дополнительную, очень краткую характеристику и наибольшее внимание уделим Азиатской части.

В Европейской части СССР мы различаем четыре зоны.¹

I. Зона низкоминерализованных (15—100 мг/л) вод подзолисто-болотных почв. Сюда относится территория от южных побережий Баренцева моря до 60-й параллели. Содержание минерального фосфора и нитратного азота низкое: P от 0,60 мг/л и ниже, NO_3^- примерно до 1,5 мг/л, в летний период часто аналитический нуль [11]. Уровень фотосинтеза планктона в целом низкий. В гумифицированных озерах он соответствует выделению кислорода в сутки всего лишь 0,05—0,25 мг/л, в озерах с меньшей гумификацией 0,20—2,5 мг/л. По осредненным показателям из 14 обследованных озер в 1947, 1948, 1949 гг. и в 1958—1959 гг. фотосинтез оказался равным всего лишь 0,40 мг O_2 .² Но данные эти ориентировочные, отражающие уровень наших знаний в настоящее время. Можно с уверенностью предположить, что многие (если не все) находящиеся в этой зоне озера и водохранилища характеризуются отрицательным энергетическим балансом и это является одной из основных причин их низкой трофии и низкой биопродуктивности.

II. Зона среднеминерализованных (100—500 мг/л) вод дерново-подзолистых почв. Включает территорию от 60-й параллели до 59-й в юго-западной части и до 53—54-й параллели—в центральной и восточной. Для водоемов этой зоны характерно более высокое, чем в водоемах предыдущей зоны, содержание минерального фосфора (до 0,10 мг/л) и нитратов (до 4,0 мг/л), резкое колебание биогенных веществ в летний период и легко осуществляемая компенсация их убыли за счет вымывания из иловых отложений.

Интенсивность развития фитопланктона, чему благоприятствуют и термические условия, здесь значительно выше, чем в водоемах предыдущей зоны. Уровень фотосинтеза планктона оказывается иногда очень высоким. По Куйбышевскому водохранилищу нам известны периоды, когда он соответствовал выделению кислорода до 15—26 мг/л·сутки. По наблюдениям Г. Г. Винберга [6], в Черном озере кислорода выделя-

¹ Наше районирование не охватывает крупные реки, так как в их гидрохимическом режиме обычно отражаются черты разных почвенных зон.

² В данном случае и в дальнейшем мы будем иметь в виду результаты исследования фотосинтеза и дыхания в верхнем горизонте воды в июле и августе.

лось за сутки до 19 мг/л, в некоторых других озерах БССР до 10 мг/л, с амплитудой 0,01—10 мг/л [9]. Но это крайние случаи. Однако дать осредненные показатели пока что затруднительно. Важно отметить некоторые принципиальные стороны. Уровень фотосинтеза планктона в рассматриваемой зоне таков, что он в значительной мере обогащает водоемы легкоусвояемыми органическими веществами. По ориентировочным данным, их здесь больше, чем в водоемах предыдущей зоны, по крайней мере в 10—15 раз. Численность бактерий также возрастает, и ими вовлекаются в биотический цикл значительно большие массы растительного материала [10]. Да и аллохтонные органические вещества здесь несколько иные, так как они формируются среди окультуренных почв.

III. Зона средне- (100—500 мг/л), повышено- (500—1000 мг/л) и высокоминерализованных (1—10 г/л) вод черноземных и частью каштановых почв. Занимает территорию от южных провинций предыдущей зоны до северных побережий Азовского и Каспийского морей. Колебание биогенных веществ также значительное. В периоды сильных ветровых волнений, характерных для этого района, содержание минерального фосфора может подниматься до 0,250—0,50 мг/л, а нитратов до 4—6 мг/л. При спокойной погоде интенсивность развития фитопланктона оказывается очень высокой. По наблюдениям С. С. Баславской и О. Н. Русиной [5], в некоторых прудах Камышинского района фитопланктон выделял за сутки до 4—6 мг O_2 /л. В водохранилищах Волго-Донского канала и в Цимлянском водохранилище этот показатель может быть и выше. Здесь при высоких температурах воды биохимический распад органических веществ также оказывается интенсивным.

Отмеченные выше факторы свидетельствуют о том, что в водоемах третьей зоны биопродукционные процессы в основном определяются органическими веществами автохтонного происхождения. В тех случаях, когда по тем или иным причинам в водоем поступает еще и значительное количество аллохтонного материала, трофия и биопродуктивность оказываются очень высокими. Примером может служить Днепровское водохранилище, куда большое количество органических веществ поступает с днепровскими водами из второй зоны.

IV. Зона высоко- (1—10 г/л) и весьма высокоминерализованных (больше 10 г/л) вод черноземно-карбонатных и каштановых почв. Сюда относятся прикаспийские и восточно-азовские районы, характеризующиеся, как известно, сухостью климата и небольшим количеством атмосферных осадков. Преобладающее число водоемов материкового происхождения утратило рыбохозяйственное значение вследствие высокой минерализации воды. С химической стороны характерно большее содержание Na^+ и K^+ , чем Mg^{++} и Ca^{++} ; SO_4^{--} и Cl^- больше, чем HCO_3^- и CO_3^{--} . Данные по фотосинтезу планктона автору неизвестны.

От северных к южным районам значение одних факторов ослабевает, других—нарастает. Каждая зона характеризуется своими в значительной мере специфическими условиями.

В Европейской части СССР, как отмечалось выше, мы выделяем пять гидрохимических провинций.

1. Водоемы тундровых районов.

2. Водоемы, расположенные в пределах Силурийского плато. В их питании наибольшее значение имеют родниковые гидрокарбонатные воды. Летом они характеризуются избыточным содержанием и частич-

ным осаждением CaCO_3 . Интенсивность фотосинтеза планктона в естественных условиях низкая [1]. Последнее необходимо подчеркнуть, так как во многие пруды за последние годы вносятся минеральные удобрения.

3. Третью провинцию составляют водоемы Валдайско-Великолукской возвышенности. Здесь находится много озер мезотрофного типа.

4. К четвертой провинции, нам кажется, следует отнести дельтовые участки крупных рек, впадающих в Каспийское и Азовское моря.

В частности, во многих водоемах дельты Волги, как показывают исследования К. В. Горбунова [8], дыхательные процессы превышают процессы фотосинтеза. Большое влияние на гидрохимический режим и первичную продукцию оказывают тростниковые крепи.

5. К пятой провинции относятся водоемы горных ландшафтов юга. В целом это водоемы с низким содержанием биогенных веществ и, надо полагать, с низким уровнем фотосинтеза планктона.

Территорию Азиатской части мы также подразделяем на четыре гидрохимические зоны.

I. Зона низкоминерализованных вод торфяно-болотных, подзолистых и тундровых почв. Сюда относится территория от южных побережий Карского моря и моря Лаптевых к югу примерно до 60° с. ш. Лишь в западной части, между руслом р. Енисея и восточными склонами Урала, граница зоны опускается до $54-55^\circ$ с. ш. Для зоны характерно наличие сплошной многовековой мерзлоты. Вегетационный период короткий. Можно с уверенностью предположить, что преобладающая часть находящихся здесь водоемов характеризуется низким уровнем первичной продукции. Исключение составляют озера Лено-Алданского плато. Они характеризуются повышенной минерализацией воды и сравнительно интенсивным развитием фитопланктона [13].

II. Зона низко- и среднеминерализованных вод горно-лесных подзолистых и горно-лесных карбонатных почв. Северной границей зоны в основном служит 60 -я параллель, западной—верховье русла р. Енисея, южной—Государственная граница СССР. Участки многовековой мерзлоты чередуются с островами талых грунтов. Уровень фотосинтеза планктона в водоемах, очевидно, также низкий.

III. Зона преимущественно высоко- и весьма высокоминерализованных вод черноземных, каштановых и пустынных бурых почв. Она охватывает значительную часть Западно-Сибирской низменности. В эту зону входят также водоемы Балхаш-Алакульской впадины. Минерализация воды колеблется в весьма широких пределах, местами достигая 300 г/л. Во многих водоемах в донных отложениях значительно содержание углекислого кальция, доломита и гипса, и это, как мы полагаем, оказывает существенное влияние на биопродукционные процессы.

IV. К четвертой зоне, которую, очевидно, лучше назвать провинцией, относятся водоемы, находящиеся главным образом в пределах восточного склона Урала. Воды преимущественно среднеминерализованные.

В Азиатской части, по предварительным данным, можно выделить три гидрохимические провинции: 1. Водоемы тундровых районов. 2. Водоемы Лено-Алданского плато. 3. Водоемы высокогорных районов юга.

Выше отмечалось, что предпринимаемое нами районирование связано главным образом с опытом биолимнологической типизации озер и водохранилищ СССР. Так как озера Европейской части с этой сторо-

ны кратко охарактеризованы нами в докладе на Межведомственном совещании при Лаборатории озераведения Академии наук СССР в январе 1959 г., нам кажется целесообразным пополнить типологическую схему следующей группировкой озер Азиатской части СССР по биологическим типам.

Зоны	Типы	Озера
I	1	Олигузные, олиготрофные, HCO_3'
	2	" мезотрофные, HCO_3'
	3	Мезогузные, эвтрофные, $\text{HCO}_3' - \text{CO}_3''$
II	4	Ультраолиготрофные, или олиготрофные, HCO_3'
	5	Олиготрофные, SO_4''
	6	" Cl'
III	7	Мезотрофные, $\text{HCO}_3' - \text{CO}_3''$ или SO_4''
	8	Эвтрофные, $\text{HCO}_3' - \text{CO}_3''$ или SO_4
	9	Мезотрофные, SO_4'' или Cl' .

Озера 4-й зоны охватываются последней группировкой.

При биологической группировке озер кроме классификационных признаков, широко вошедших в практику лимнологических и гидробиологических исследований, нам казалось необходимым прежде всего обратить внимание на характер водного гумуса (окрашенный, болотный, с одной стороны, неокрашенный, планктонный, с другой), так как в зависимости уже от этого обстоятельства эволюция и современные типы озер оказываются резко различными [2]. В принципе все это известно, но все же именно этому фактору необходимо уделять большее внимание. Кроме того, типологические признаки дополняются нами преобладающим в воде анионом, так как на трофию озер, в том числе и на уровень фотосинтеза планктона, в областях высокого испарения существенное влияние оказывает минерализация воды и метаморфизация компонентов ионного состава.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Баранов И. В. 1948. Вестн. Ленингр. ун-та, 7. [2] Баранов И. В. 1958. Тезисы докл. Всес. совещ. по вопросам рыбохозяйственного освоения водохранилищ, Л. [3] Баранов И. В. 1958. Тр. Татарск. отд. Всес. н.-н. ин-та оз. и речн. рыбн. х-ва, 8. [4] Баранов И. В. 1959. Тр. Пятой научн. конф. по изучению внутр. водоемов Прибалтики. [5] Баславская С. С., Русица О. Н. 1950. Докл. АН СССР, 71. [6] Винберг Г. Г. 1948. Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, отд. биол., 53. [7] Винберг Г. Г. 1960. Первичная продукция водоемов, Минск. [8] Горбунов К. В. 1953. Тр. Всес. гидробиол. о-ва, 5. [9] Захаренков И. С. 1959. Биологические факторы кислородного режима некоторых озер Белоруссии. Автореф. дисс., Минск. [10] Кузнецов С. И. 1952. Роль микроорганизмов в круговороте веществ в озерах, М. [11] Лобза П. Г. 1952. Тр. Карел. фил. АН СССР, 1. [12] Надневский Б. П. 1956. Теоретические обоснования и расчеты в аналитической химии, М. [13] Семенович Н. И. 1935. Исследование озер СССР, 8.

ПЛАНИРОВАНИЕ ВЫЛОВА РЫБЫ И УСЛОВИЯ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ В КАМСКОМ (ПЕРМСКОМ) ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Н. А. ОСТРОУМОВ

(Естественно-научный институт при Пермском университете)

Лет 15—20 назад существовало представление, что крупные водохранилища, в то время только еще строившиеся, можно будет приравнять к эвтрофным озерам. Вылов рыбы в них намечался в 25—35 кг/га. Эти цифры были использованы проектирующими организациями, а затем поступили в планирующие.

Несмотря на то, что представление о высокой продуктивности энергетических водохранилищ, в которых вода срабатывается только зимой, изменилось, планирование рыбы во многих случаях производится в расчете на то, чтобы через 12—15 лет после образования нового водоема брать 25—30 кг/га. В качестве примера можно привести план вылова рыбы по Камскому (Пермскому) водохранилищу на 1960 г. (табл. 1). Из таблицы видно, что по Камскому водохранилищу запланирован скачок с 460 % в 1959 г. до 718 % в 1960 г.

Таблица 1
Вылов рыбы в процентах к вылову на второй год существования Камского и Рыбинского водохранилищ

Год существования водохранилища	Камское водохранилище		Рыбинское водохранилище	
	год	вылов	год	вылов
2-й	1955	100	1942	100
3-й	1956	142	1943	329
4-й	1957	232	1944	576
5-й	1958	446	1945	461
6-й	1959	446	1946	430
7-й	1960	718 (план)	1947	522
8-й	—	—	1948	635
9-й	—	—	1949	555
10-й	—	—	1950	439
11-й	—	—	1951	555
12-й	—	—	1952	656

Примечание. Вылов рыбы в Рыбинском водохранилище приводится по Л. И. Васильеву.

Сравним вылов рыбы в Камском и более старом и лучше изученном Рыбинском водохранилищах. В той же табл. 1 показан рост добычи рыбы в Рыбинском водохранилище по отношению к вылову во 2-й год. Здесь, начиная с 7-го года и по 12-й (более поздних данных у нас нет), вылов составлял 439—656 %¹, хотя 2-й год существования водохранилища совпал со вторым годом Отечественной войны, когда добыча была ниже возможной. А в настоящее время техника лова на Рыбинском водохранилище значительно более совершенна, чем на Камском.

Сопоставим данные по продуктивности этих водохранилищ. Ф. Д. Мордухай-Болтовский [7] определяет среднюю биомассу бентоса Рыбинского водохранилища в 1945—1947 гг., т. е. на 5—7-й год существования водоема, в 6,5 г/м², а Иоффе¹ в 1946 г. даже в 8,3 г/м² и в 1949 г. в 4,97 г/м². Средняя величина биомассы бентоса в Камском водохранилище в 1959 г., т. е. на 6-м году существования водохранилища, была 1,88 г/м², т. е. в 3 раза ниже, чем в Рыбинском. По данным Г. Б. Гаврилова, сотрудника Камской биостанции, биомасса бентоса Камского водохранилища из года в год снижается (табл. 2).

Т а б л и ц а 2

Динамика зообентоса (г/м²) на разрезе
против с. Усть-Гаревая в Камском
водохранилище за 5 лет его существования

Годы	Июль	Сентябрь
1954	5,86	—
1955	5,10	8,81
1956	2,11	3,45
1957	1,64	1,17
1958	1,53	0,746

В Камском водохранилище по сравнению с Рыбинским чрезвычайно неблагоприятны условия первичной продукции. Первое в значительной мере сохраняет руслообразную форму, второе [6] принадлежит к типу плоскодонных и мелководных водоемов. Средняя глубина первого 6,2 м, второго 5,6 м. В Камском водохранилище значительно меньше отмелей мест, чем в Рыбинском.

Водосборная площадь Камского водохранилища на 82 % покрыта лесом [1], преимущественно хвойным, растущим на бедных подзолистых почвах. Водосборная площадь Рыбинского водохранилища охватывает плодородные почвы. Несомненно, стоки, питающие Рыбинское водохранилище, богаче биогенами, чем стоки, питающие Камское.

В Рыбинском водохранилище летом происходит хотя бы и небольшая сработка воды, в некоторые годы уровень не достигает нормального подпорного горизонта, часть суши, находившейся под водой, летует. В Камском водохранилище сработка происходит только зимой.

Макрофиты в Камском водохранилище развиты слабо. На площади 70—80 км², охватываемой работами Камской биостанции, лишь летом

¹ Цитируется по Ф. Д. Мордухай-Болтовскому [7].

1959 г. была обнаружена небольшая (5×20 м) куртинка зарослей рдестов. В Рыбинском водохранилище макрофиты развиты более обильно.

Основным продуцентом в Камском водохранилище является фитопланктон. Начиная с 1956 г. — года достижения проектной отметки, — ежегодно в июле и августе наблюдается интенсивное «цветение» воды, обусловливаемое развитием сине-зеленых водорослей, преимущественно *Arhanizomenon flos-aquae*. «Цветение» отмечается на большей части акватории водохранилища и простирается до самой плотины. «Цветение» наблюдается и в Рыбинском водохранилище [3] и обусловлено оно также развитием сине-зеленых. Но здесь, по Ф. Д. Мордухай-Болтовскому [7], нет течения в средней части водохранилища. Следовательно, водоросли и продукты их распада остаются в самом водоеме. В Камском же водохранилище течение всегда есть и оно довольно значительно. В сентябре, например, скорость его была 8—10 см/сек [4]. Зимой, когда уровень воды падает на 8 м, сбрасывается до 4/5 всего объема воды, проточность возрастает в 7—8 раз. Следовательно, масса водорослей постепенно подтягивается к плотине.

Ежесекундно через турбины Камской ГЭС проходит в нижний бьеф до 4000 м³ воды, что составляет в сутки свыше 300 млн. м³ [5]. ГЭС расположена под водой, и во вращении турбин участвуют главным образом нижние слои воды. Но и верхние, богатые фитопланктоном, в какой-то мере подсасываются к турбинам и уходят в нижний бьеф. К тому же нижние слои также содержат водоросли; сюда же падают с поверхности отмершие растения.

По С. Н. Уломскому [9] в период «цветения» воды биомасса фитопланктона в Камском водохранилище колеблется от 1250 до 2500 мг/м³. Примем, что в среднем биомасса фитопланктона равна 1,5 г/м³ и вода, вращающая турбины, только на 1/10 часть состоит из воды поверхностных слоев. Тогда ежедневно в нижний бьеф через турбины сбрасывается около 50 т водорослей, а за 2 месяца «цветения» 3000 т, что составляет на 1 м² дна водохранилища почти 2 г. Эта величина явно преуменьшена, так как сброс водорослей происходит не только через турбины, но и через судоходные шлюзы; в какой-то мере водоросли сбрасываются не только в июле и августе, но и в другие месяцы, зимой, когда течение в водохранилище усиливается; часть тонкого ила, образовавшегося из отмерших водорослей, тоже уносится в нижний бьеф. Ко всему сказанному следует добавить еще вылов рыбы — всего не менее 8000 ц в год, что составляет около 0,5 г/м².

Существует мнение, что Камское водохранилище обогащается биогенами за счет сточных вод различных предприятий. Действительно, по данным Камуралгосрыбвода, в общей сложности все предприятия сбрасывают в водохранилище и его притоки около 20 млн. м³ воды с отходами. Из органических продуктов в этих водах наибольшее значение по количеству имеют древесные хлопья и другие отходы древесины, сбрасываемые бумажными заводами. Отходы составляют около 2200 т в месяц, а в год 27 000 т, или 16 г/м² дна водохранилища. Но в этих отходах нет ни азота, ни фосфора; углеводы же водоем в избытке получает за счет фотосинтеза фитопланктона.

Азотсодержащие продукты в небольшом количестве сбрасываются анилинокрасочными и азотнотуковыми производствами. В общей сложности всех азотистых продуктов поступает с заводов около 67 т в ме-

сяц, а в год немногим больше 700 т, что составляет на 1 м² дна всего 0,4 г.

Из изложенного видно, что баланс биогенных веществ в Камском водохранилище не может быть благоприятным для жизни, и, конечно, он менее благоприятен, чем в Рыбинском водохранилище. А там добыча рыбы никогда не возрастала более чем на 650% по сравнению с добычей на 2-й год существования водохранилища. И уже раздаются голоса, требующие ограничения лова в Рыбинском водохранилище. Следовательно, план вылова рыбы в Камском водохранилище на 1960 г. нельзя признать нормальным. Выполнение его нереально, а если он и будет выполнен, это подорвет рыбные запасы.

Существует мнение, что определение первичной продукции водоемов ничего не дает рыбному хозяйству. Такое мнение нам кажется неверным. В прудовом рыбном хозяйстве широко используются за последние 5—7 лет выводы по первичной продукции. Есть попытки вывести коэффициенты вылова рыбы в зависимости от величины первичной продукции. Как бы несовершенны ни были эти коэффициенты, они дают первую ориентировку в подходе к незнакомым водоемам. Вероятно, удастся типизировать водоемы по первичной продукции и увязать это с рыбопродуктивностью, для чего надо шире ставить работы по изучению первичной продукции, когда решаются задачи рыбного хозяйства

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Балков В. А. 1959. Тр. Совещ. по вопр. экспл. Камск. водохр., Пермь. [2] Васильев Л. И. 1955. Тр. Биол. ст. Борок, 2. [3] Гусева К. А. 1955. Там же. [4] Дубровин Л. И., Матарзин Ю. М. 1959. Камское водохранилище, Пермь. [5] Кармазин И. А. 1959. Тр. Совещ. по вопр. экспл. Камск. водохр., Пермь. [6] Кондаков Н. А. 1959. Там же. [7] Мордухай-Болтовский Ф. Д. 1955. Тр. Биол. ст. Борок, 2. [8] Остроумов Н. А. 1959. Тр. Совещ. по вопр. экспл. Камск. водохр., Пермь. [9] Уломский С. Н. 1959. Зоол. ж., 1.
-

ВОПРОСЫ ИЗУЧЕНИЯ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ПРИ КОМПЛЕКСНОМ ИССЛЕДОВАНИИ СРЕДНЕГО ДНЕПРА И ДНЕПРОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

И. П. ЛУБЯНОВ, Э. С. ГАУХМАН, Ф. П. РЯБОВ

(Институт гидробиологии Днепропетровского университета)

В связи с развитием гидростроительства на среднем течении Днепра были проведены комплексные сезонные гидробиологические и рыбохозяйственные исследования.

При проведении исследований был использован ряд новейших оригинальных методик и аппаратов, особенно при изучении термического, скоростного и светового режимов водоемов, электропроводности и естественной радиоактивности воды, донных отложений и гидробионтов.

Описанный в литературе и опробованный на практике при исследовании Учинского водохранилища термометр сопротивления для измерения температуры воды основан на применении проволочного датчика. Такой термометр неудобен в полевых условиях из-за наличия в приборе ручной наводки (уравновешенный мост) в сочетании с нуль-индикатором высокой чувствительности и малым сопротивлением проволочного датчика.

Для целей термометрии несомненное преимущество перед проволочными датчиками температуры имеют полупроводниковые термометры сопротивления (ПТС), обладающие при малых габаритах высоким температурным коэффициентом и большим сопротивлением, что позволяет пренебречь сопротивлением подводящих проводов. Нелинейная зависимость сопротивления ПТС от температуры дает возможность получить высокую чувствительность электротермометра при достаточно линейной шкале.

Выпускаемые промышленностью полупроводниковые фотосопротивления просты в конструктивном отношении, обладают большой интегральной чувствительностью, большим значением допустимых токов и являются малогабаритными стабильными элементами электрической цепи с очень большим сроком службы. Нами совместно с Ф. Ф. Коджеспириным сконструирован комбинированный фото- и электротермометр. В качестве датчиков использованы полупроводниковое термосопротивление ММТ-4 и фотосопротивление ФС-ДГ1. Оба датчика герметизированы и могут работать в условиях высокой влажности и при погружении в воду. Выбор указанного фотосопротивления связан также с его высокой чувствительностью в сравнительно широкой полосе спектра, охватывающей видимую и ближнюю инфракрасную область. Термометр выполнен по схеме неравновесного моста с двумя диапазонами на интервалы температур 0—18 и 16—32°C. В индикаторной цепи использован микроамперметр М-24 на 100 μ А.

При помощи этих приборов мы исследовали световой и термический режимы Днепровского водохранилища. Особое внимание уделялось изучению первичной продукции в виде альгофлоры и протекающих при этом микробиологических процессов. Одновременно изучался гидрохимический режим водоемов (анализы выполнены Р. С. Ровинской).

Приводим данные о световом режиме водохранилища на стационаре против залива Вильная (табл. 1).

Таблица 1
Световой режим Днепровского водохранилища, 1959 г.

Месяц	Глубина, м	Освещаемость, лк
Июль	на поверхности	80 тыс.
	1	10 тыс.
	2	775—900
	3	312—380
	4	120
	6—31,5 (до дна)	12—25
Октябрь	на поверхности	60 тыс.
	1	1300
	2	330
	3	162
	4	90
	5	75
	7—28 (до дна)	38—45

Параллельно с изучением физико-химического режима Днепра и Днепровского водохранилища от Кременчуга до Запорожья проведены сезонные наблюдения над продукцией фитопланктона по длинной оси и по вертикали (на разрезе у заливов Вильная и Вильнянка).

Ведущая роль в составе днепровского фитопланктона принадлежит диатомовым на всем исследованном участке на протяжении всего года: в мае преобладают *Stephanodiscus Hantzschii* Grun., *Melosira italica* (Ehr.) Ktz., *Fragilaria virescens* Ralfs, *Synedra ulna* (Nitzsch.) Ehr.; в июле — *Melosira granulata* (Ehr.) Ralfs., *M. italica* (Ehr.) Ktz., *Nitzschia holsatica* Hust, местами *Stephanodiscus Hantzschii* Grun.; в октябре — *Melosira* и *Stephanodiscus*.

При общей вегетации фитопланктона в мае 1959 г. от 55 тыс. кл./л (у с. Звонецкого) до 345 тыс. кл./л (у с. Обуховки), что составляет биомассу 0,07—0,5 мг/л, на долю *Diatomaceae* приходится 34—243 тыс. кл./л (биомасса 0,08—0,39 мг/л). Значительна и продукция *Cryptomonas*—41—235 тыс. кл./л (биомасса 0,2—1,0 мг/л). Более высокая продукция фитопланктона в мае отмечена в притоках среднего течения Днепра, меньшая в прилегающих к ним участках Днепра. Так, в р. Псёл насчитывалось 205—250 кл./л (биомасса 0,78 мг/л), а в Днепре ниже Песла—156 500 кл./л. То же в притоках Ворскле и Орели. Кроме того, весенний фитопланктон среднего течения Днепра обильнее, чем в водохранилище. На среднем течении его численность равна 117—406 тыс. кл./л, биомасса 0,3—0,7 мг/л, а в водохранилище соответственно 55—166 тыс. кл./л и 0,06—0,25 мг/л. По-видимому, весной идет процесс формирования фитопланктона в притоках среднего течения Днепра, и вегетация его про-

исходит в участках, богатых биогенными элементами, вымываемыми весенними водами из побережий притоков.

Однако продукция весеннего фитопланктона и в притоках не превышает 406 тыс. кл./л, а биомасса—0,7 мг/л (в р. Ворксле). К июлю же резко возрастает качественное разнообразие фитопланктона, в котором большую роль играют протококковые, сине-зеленые, кроме диатомовых и криптомонадовых. Резко повышается и продукция фитопланктона. По стрежню Днепра от Кременчуга до Запорожья общая количественная вегетация фитопланктона у поверхности колеблется в пределах 2,4—10,0 млн. кл./л. Она обусловлена, в первую очередь, диатомовыми. Из них основной фон в водохранилище составляют виды: *Melosira*, *Asterionella formosa* Hass., *Nitzschia holsatica* Hust., а выше водохранилища место *Asterionella* занимает *Stephanodiscus*. Широко были распространены протококковые: в водохранилище преобладают *Actinastrum Hantzschii* Lagerh. *Coelastrum microporum* Naeg., *Dictyosphaerium pulchellum* Wood, а выше водохранилища видная роль принадлежит, кроме того, видам *Pediastrum* и *Scenedesmus*. В нижнем участке водохранилища (от ст. Петрово—Свистуново до Кичкаса) отмечалось цветение, обусловленное сине-зелеными —массами *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs, а местами значительной вегетацией *Coelosphaerium Kützingerianum* Næg, *Microcystis aeruginosa* Kütz. emend. Elenk. В среднем течении Днепра цветения сине-зелеными не наблюдалось.

Заметную продукцию дает в июле *Cryptomonas*: в водохранилище—до 155 тыс. кл./л (биомасса 0,65 мг/л), а выше водохранилища—до 26 тыс. кл./л (биомасса 0,11 мг/л).

Наиболее обилен фитопланктон в июле у Кременчуга (численность 10,0 млн. кл./л, биомасса 13,7 мг/л), ниже впадения р. Псёл (соответственно 8,6 млн. кл./л и 12,3 мг/л) и в районе Вильной (7,0 млн. кл./л и 12,3 мг/л). В июле изменились соотношения в количественном развитии фитопланктона притоков и Днепра в его среднем течении. Так, если в фитопланктоне р. Псла насчитывалось 343 тыс. кл./л (биомасса 0,32 мг/л), то в Днепре ниже впадения р. Псла—8,6 млн. кл./л (12,3 мг/л). То же в притоках Ворксле и Орели.

Итак, в июле 1959 г. по стрежню Днепра на всем протяжении (от Кременчуга до Запорожья) наблюдается высокая продукция фитопланктона. Согласно осенним данным (октябрь), общая продукция фитопланктона снижается в водохранилище до 54—496 тыс. кл./л, биомасса до 0,04—0,48 мг/л. Выше водохранилища (Кременчуг—Романково) все еще высокую вегетацию дают диатомовые (до 2,2 млн. кл./л) и протококковые (до 1,0 млн. кл./л), и это обуславливает продукцию фитопланктона от 2444 до 4112 тыс. кл./л (биомасса до 2,427 мг/л). Основными компонентами фитопланктона остаются из протококковых *Melosira*, *Stephanodiscus*, из диатомовых *Dictyosphaerium*, *Pediastrum*.

Результаты наблюдений над вертикальным распределением фитопланктона в Днепровском водохранилище на значительных глубинах—в районе балок Вильной—Вильнянки (до 31,5 м)—в июле и октябре 1959 г. приведены в табл. 2 и 3.

На распределение фитопланктона в июле 1959 г. (табл. 1) оказали влияние температура, резко снизившаяся на глубине 25—31,5 м, газовый режим—насыщение кислорода на той же глубине снизилось до 39,8—13,4% (повышение содержания CO₂ до 6,16—8,36 мг/л, снижение пятисуточного потребления кислорода от 37,5% до 17,6—20,7%). Не-

малую роль играет в вертикальном распределении фитопланктона также интенсивность освещения. Все эти факторы, очевидно, и привели к резкому снижению продукции фитопланктона в слое 25 м и глубже. Интересно отметить, что кривая развития сапробных бактерий—потребителей органического вещества в воде—сходна с кривой вегетации фитопланктона по вертикали.

Таблица 2

Летнее вертикальное распределение фитопланктона в Днепровском водохранилище

Глубина, м	Темпера- тура, °С	Освещен- ность, лк	Свобод. СО ₂ , мг/л	Процент насыще- ния О ₂	БПК процент потреб- ления	Фитопланктон	
						млн. кл./л	биомас- са, мг/л
0	22,3	80 000	2,64	91,1	36,0	2	3,25
5	22,1	50	2,64	89,9	30,0	2	5,80
10	22,1	27	4,40	80,4	27,3	2,9	4,20
15	20,8	25	4,40	78,2	29,1	2,8	3,90
20	20,4	23	4,84	49,4	37,5	3,5	4,50
25	18,5	23	6,16	39,8	17,6	0,380	0,50
31,5	16,2	21	8,36	13,4	20,7	0,080	0,01

Таблица 3

Осеннее вертикальное распределение фитопланктона

Глубина, м	Темпера- тура, °С	Освещен- ность, лк	Свобод- ная СО ₂ , мг/л	Процент насыще- ния О ₂	БПК процент потреб- ления	Фитопланктон	
						тыс. кл./л	биомасса, мг/л
0	13,9	60 000	3,96	87,2	7,27	44	0,08
5	14,1	75	3,96	90,2	4,00	89	0,10
10	14,1	от 45	3,96	86,1	11,69	90,75	0,07
15	14,1		3,96	90,9	4,09	98,25	0,13
20	13,9	до 38	5,28	86,8	2,73	93, 5	0,12

Общее количество фитопланктона к октябрю (табл. 3) снизилось до 44—98 тыс. кл./л. Распределение фитопланктона по глубинам резко отличается от такового в июле. Наибольшая продукция в октябре наблюдалась на глубине 15 м, наименьшая—от поверхности до 5 м.

Как и летом, основной фон планктона составляли диатомовые, (*Melosira*, *Stephanodiscus*) и протококковые (*Actinastrum*); лишь в небольшом количестве встречались сине-зеленые.

Снижение вегетации фитопланктона в октябре, очевидно, связано с общим понижением температуры воды (до 13,7—14,1°), а вертикальное распределение—с осенней гомотермией. С этими факторами, как видим, связаны и газовый режим, и потребление кислорода. Нужно сказать, что клетки диатомовых и протококковых в глубинных слоях большей частью пустые, мертвые; нередко пустые клетки и в более высоко лежащих слоях воды.

Сравнивая полученные в 1959 г. данные по фитопланктону среднего течения Днепра и Днепровского водохранилища с материалами за предыдущие годы (1953—1958), нужно сказать следующее. Летний (июльский) фитопланктон среднего течения Днепра обычно отличается меньшим обилием, чем в водохранилище. В июле фитопланктон водохранилища из года в год дает вспышку сине-зеленых (цветение воды), которая резко повышает биомассу. В последние годы (1958 и 1959) летние экспедиции были проведены в период, когда цветение воды в водохранилище только начиналось. Этим, очевидно, нужно объяснить, что в эти годы продукция фитопланктона в водохранилище была ниже, чем на участке выше водохранилища.

Установленные закономерности в горизонтальном и вертикальном распределении фитопланктона хорошо подкрепляются микробиологическими данными (Ф. П. Рябов), так как кривые развития сапрофитных бактерий на исследованном участке повторяют кривые вегетации водорослей.

На всем исследованном участке среднего Днепра отмечено большее количество микроорганизмов в воде, в том числе и сапрофитной микрофлоры, а также более интенсивно идущие процессы (анаэробной фиксации молекулярного азота *Clostridium Pasteurianum*, процессы денитрификации, процессы бактериального разложения белковых веществ с выделением H_2), чем в Днепровском водохранилище. Если на среднем Днестре содержание сапрофитных бактерий составляет 1940—4130 кл./мл, то в водохранилище (в поверхностном слое воды) 465—2905 кл./л. Объяснить отмеченное явление можно различным содержанием органического вещества, прямо или косвенно определяющего развитие перечисленных групп микроорганизмов; средний Днепр, в силу вымывания берегов быстро текущей водой, более богат органическим веществом, чем водохранилище, в котором размыв берегов идет значительно слабее, а органическое вещество в силу замедленного течения быстро осаждается на дно.

Не отмечено сколько-нибудь заметных отличий в интенсивности процессов аммонификации белковых веществ в среднем Днестре и в водохранилище. Однако это не дает повода говорить и об одинаковой численности аммонификаторов на указанных участках, поскольку известно, что между численностью аммонификаторов и интенсивностью их физиологических процессов прямая зависимость наблюдается далеко не всегда.

Процессы нитрификации (I фаза—окисление аммиака до нитритов) в поверхностных слоях воды протекают, как правило, слабо и в среднем Днестре, и в водохранилище. Резкое повышение интенсивности I фазы нитрификации отмечено там, где пробы брались из зарослей макрофитов или в непосредственной близости от них (р. Днестр, в 6 км выше г. Кременчуга, у правого берега; в 1,5 км ниже устья р. Псел, у левого берега). Энергичная нитрификация (I фаза) отмечена в водохранилище в природных пробах воды.

По численности сапрофитной микрофлоры и по интенсивности микробиологических процессов малые реки, впадающие в средний Днепр, можно расположить следующим образом: 1) р. Псел—незначительная численность сапрофитной микрофлоры (1045 бактерий в 1 мл воды) и очень слабая интенсивность всех микробиологических процессов; 2) р. Орель—незначительная численность сапрофитной микроф-

лоры (1080 бактерий в 1 мл воды), слабо выражены микробиологические процессы, ведущие к разложению белковых веществ с выделением сероводорода; весьма интенсивны процессы аммонификации белковых веществ, нитрификации I фазы, денитрификации и анаэробной фиксации молекулярного азота *Clostridium Pasteurianum*; 3) р. Ворксла—огромная численность сапрофитной микрофлоры (12 354 бактерий в 1 мл воды), относительно слабо представлены процессы разложения белковых веществ с образованием сероводорода и анаэробной азотфиксации I фазы, максимально высокого уровня достигают аммонификация белковых веществ и денитрификация. Следует, однако, учесть, что в период взятия проб. р. Ворксла находилась в необычном состоянии. Прошедшие незадолго до взятия проб ливневые дожди вызвали резкое увеличение объема воды и скорости течения, что привело к сильным размывам берегов. В естественных условиях состав микрофлоры в р. Ворксле должен быть, очевидно, иной.

Сравнение сезонных результатов микробиологических исследований, проведенных на Днепровском водохранилище на створе залив Вильный—р. Вильнянка, показывает следующее. В осеннее время (октябрь) резко снижается по сравнению с летом (июнь) численность микробов и интенсивность почти всех исследованных микробиологических процессов. Так, количество сапрофитных бактерий в 1 мл воды упало с 385—1015 до 35—100; резко снизилась интенсивность аммонификации белковых веществ, I фазы нитрификации и денитрификации. Процессы разложения белковых веществ с выделением сероводорода и процессы анаэробной азотфиксации были слабо выражены и летом и осенью.

Осенью нарушилась стратификация микробиологических процессов по глубинам. Летом можно было наблюдать значительную наравномерность в распределении ряда микробиологических процессов по глубинам: так, на глубине 20 м был отмечен максимум сапрофитных бактерий и интенсивности денитрификации, а на глубинах 5—10 м—резкое снижение интенсивности I фазы нитрификации и полное прекращение анаэробной азотфиксации. Осенью можно было отметить также большую или меньшую равномерность в распределении по глубинам ряда микробиологических процессов, в частности, интенсивности нитрификации I фазы и денитрификации. Максимум можно было определить для сапрофитных бактерий на глубине 10—15 м и для интенсивности аммонификации белковых веществ на глубине 20 м. Очевидно, относительно равномерное распределение интенсивности микробиологических процессов осенью в Днепровском водохранилище можно до некоторой степени связать с осенней гомотермией воды.

Из всего изложенного нужно сделать вывод о тесной зависимости между физико-химическим режимом водоемов и развитием в них первичной продукции. Отсюда вытекает необходимость дальнейшего усовершенствования методики изучения физико-химических особенностей для более глубокого раскрытия причин, обуславливающих продуктивность водоемов.

ХАРАКТЕРИСТИКА ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА ПРОДУКЦИИ МАКРОФИТОВ НАРОЧАНСКИХ ОЗЕР

Г. Ф. ЗАХАРЕНКОВА

(Белорусский государственный университет)

Чтобы правильно оценить роль водных растений в круговороте веществ в водоемах, нужно в первую очередь знать величину продукции, создаваемой водными растениями, и их химический состав. В предыдущей нашей работе [4] приведено количество сухого и органического вещества, создаваемого водными растениями, для группы нарочанских озер (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

Количество сухого и органического вещества на единицу площади озера

Озера	Сухое вещество		Органическое вещество		Процент органического вещества в сухом весе
	г/м ²	%	г/м ²	%	
Мядель	466,6	100,0	227,3	100,0	48,7
Нарочь	210,7	45,1	95,0	42,2	45,1
Баторино	49,7	10,6	10,6	17,8	81,6
Мястро	28,0	6,0	21,6	9,4	77,0

Использование данных по химическому составу позволяет точнее характеризовать продукцию макрофитов и ее роль в балансе веществ, хотя бы потому, что содержание органических веществ в сухом веществе растений из разных озер очень различно (Нарочь—45%, Баторино—82%).

Озера нарочанской группы, из которых были взяты растения для определения химического состава, расположены близко друг от друга и, несмотря на большие различия профилей дна и глубин, очень мало отличаются по таким основным показателям, как щелочность воды (Мядель—2,48, Мястро—2,45, Б. Швахшта—2,30, Нарочь—2,16, Баторино—2,00, М. Швахшта—1,95, Блядко—1,50 милли-эквив./л и величине рН (в среднем 1,3).

Воды всех этих озер принадлежат к гидрокарбонатно-кальциевому классу. Озера Нарочь и Мядель имеют высокую прозрачность воды, достигающую в летнее время 5—6 м, прозрачность остальных озер несколько ниже, а в озерах Блядко и Баторино в летнее время она равна только 0,5—0,6 м. Приведенные цифры говорят о том, что воды озер нарочанской группы сходны между собой по химическому составу.

Растения для химического анализа были собраны в период конца цветения—плодоношения (июль—август и начало сентября). Собранные растения отмывали от ила, песка и по возможности от инкрустаций, фиксировали в парах кипящей воды на протяжении 15 минут и высушивали затем при температуре 65—75° до постоянного веса.

Для каждого вида были определены: сырой протеин (вычислен как общий азот $\times 6,25$), сырая клетчатка по Геннебергу и Штоману, сырая зола (сжиганием в муфельной печи) и сырой жир (по остатку). Растворимые углеводы исчислялись как разность между 100 и суммой процентов сырой золы, протеина, клетчатки и жира.

Наибольшее количество видов было проанализировано для оз. Нарочь (табл. 2).

Таблица 2

Химический состав водных растений оз. Нарочь
в процентах от абсолютного сухого вещества

Виды	Зола	Протеин	Клетчатка	Жиры	Раств. углев.
Тростник . . .	10,9	16,7	25,3	4,0	43,1
Камыш . . .	8,9	13,2	28,3	1,8	47,8
Ситняг . . .	10,1	14,1	30,8	1,8	43,2
Кувшинка . . .	13,0	15,3	24,1	3,6	44,3
Рдест блестящий .	16,0	10,9	20,5	2,3	50,3
Рдест пронзеннолистный . . .	17,6	14,9	23,7	1,9	41,9
Рдест гребенчатый .	22,9	13,1	20,0	1,6	42,4
Телорез . . .	22,2	19,3	41,6	1,1	15,8
Элодея . . .	23,1	16,4	18,8	2,0	39,8
Роголистник . . .	22,0	12,1	19,2	2,1	44,6
Уруть . . .	42,7	16,1	19,1	1,5	20,6
Лучица 0,5 м . . .	58,8	6,6	25,4	0,4	8,8
" 5,0 м . . .	55,6	—	8,9	—	—
Нителла . . .	54,6	8,2	7,7	0,3	29,2

Как видно из таблицы, наименьшее количество золы содержится у представителей полупогруженных растений (камыш, тростник, ситняг), несколько больше оно у представителей семейства рдестовых, затем идут телорез, элодея, роголистник. Больше всего содержат золы уруть и представители харовых водорослей. Содержание протеина у растений колеблется в среднем от 11 до 16%; у телореза оно наиболее высокое—19,3%, а у харовых водорослей наиболее низкое—6,6—8,2%. Водные растения содержат значительное количество клетчатки (18—30%, у телореза до 41%), только представители глубоководных харовых водорослей содержат клетчатки 7,7—8,9%. Содержание жиров, как правило, не превышает 5,0%, а у харовых водорослей жиров всего 0,27—0,42%.

Почти в таких же пределах колеблется содержание золы, протеина, клетчатки и жира у водных растений из других озер нарочанской группы (табл. 3).

Зная химический состав отдельных видов водных растений и биомассу отдельных ассоциаций, можно попытаться показать роль макрофлоры в обмене отдельных биогенных элементов, например, в круговороте углерода. Количество углерода, потребленного водными расте-

**Химический состав водных растений нарочанских озер
в процентах от абсолютно сухого вещества**

Вид	Озеро	Зола	Протеин	Клетчатка	Жир	Раствор. углеводы
Тростник	Мядель	12,6	17,0	22,9	4,8	42,7
	Мястро	13,3	20,6	37,1	5,3	23,7
	Баторино	13,3	14,8	22,0	5,2	44,7
Камыш	Мядель	8,9	11,9	29,0	2,3	47,9
	Мястро	7,9	10,2	30,4	1,7	49,8
	Б. Швахшта	6,6	14,0	30,4	2,3	47,7
	Баторино	9,7	15,1	22,5	3,0	49,6
	М. Швахшта	6,8	19,4	35,3	3,0	35,5
Ситняг	Мястро	11,4	12,5	27,4	2,2	46,5
Хвощ	Мястро	11,1	11,9	25,6	2,1	19,3
	Баторино	16,8	14,4	36,2	1,2	31,4
Рогоз	Б. Швахшта	8,9	10,2	33,0	1,4	46,5
Аир	Баторино	8,6	17,5	31,1	2,0	40,8
Рдест блестящий	Б. Швахшта	15,4	7,1	20,0	2,0	55,5
Рдест пронзенно-лиственный	Б. Швахшта	12,9	14,8	24,7	2,1	45,5
Рдест гребенчатый	Блядко	13,8	14,8	26,9	1,7	42,8
Рдест сплюснутый	Б. Швахшта	15,6	14,9	28,8	2,4	38,4
	М. Швахшта	15,6	14,4	29,0	2,5	38,5
	Блядко	13,9	17,3	30,8	2,5	35,5
Телорез	Б. Швахшта	20,6	19,2	17,6	2,1	37,6
	Баторино	21,0	22,5	21,6	1,7	32,2
	М. Швахшта	17,2	28,7	29,2	2,7	22,2
	Блядко	15,9	15,3	20,4	2,2	39,8
Элодея	Мядель	12,3	19,0	19,3	1,2	47,9
	Б. Швахшта	28,3	18,8	26,1	1,0	25,9
	М. Швахшта	20,1	18,9	26,0	1,2	33,7
	Блядко	12,9	18,0	18,0	0,8	50,3
Уруть	Блядко	31,3	15,6	12,2	1,4	39,4
Лучица	Мядель	60,4	8,2	12,0	0,4	19,0
	Б. Швахшта	44,6	8,2	15,4	0,8	31,0
	Баторино	43,0	19,4	14,1	0,2	23,2
	М. Швахшта	48,2	6,7	11,8	0,8	32,5

ниями за сезон, можно рассчитать по общему количеству органического вещества, приняв, что содержание углерода в нем составляет 50%. Общее количество углерода, содержащееся в виде бикарбонатов в воде озер, может быть без труда рассчитано по гидрохимическим данным. Эти величины представлены в табл. 4. Как видно, макрофиты за сезон потребляют в оз. Мястро около 1,5%, в оз. Баторино—12,1, в оз. Нарочь—16,0, а в оз. Мядель до 40% углекислоты, находящейся в воде.

Таблица 4
Роль макрофлоры в круговороте углерода нарочанских озер

Озера	Орг. вещество, мг/л, за сезон	Углерод в орг. веществе, мг/л	Углерод бикарбонатный, мг/л	Углерод, потребляемый макрофитами, %
Мядель	22,7	11,3	28	40,4
Нарочь	8,7	4,3	28	16,0
Баторино	7,2	3,6	24	12,1
Мястро	0,9	0,4	26	1,4

Произведем такой же ориентировочный расчет и для азота. Зная содержание азота у отдельных видов, можно высчитать количество его, потребляемое растениями за весь сезон. Количество азота, потребляемое за летний сезон только подводными макрофитами, которые, по данным К. В. Горбунова [2], полностью минерализуются уже через несколько месяцев после окончания вегетации, представлено в табл. 5. Количество азота, поглощенное растениями за сезон и рассчитанное на всю водную массу озера, достигает в оз. Баторино 2,0 мг/л, в остальных озерах оно значительно ниже. Аналитическими методами азот нитратов в летнее время в воде этих озер не обнаруживается.

Таблица 5
Количество азота, поглощаемого погруженными растениями в нарочанских озерах за вегетационный сезон

Озера	Орг. вещество, мг/л	Азота в орг. веществе, мг/л
Мядель	22,7	0,313
Нарочь	8,7	0,095
Баторино	7,2	2,048
Мястро	0,9	0,006

Приведенные примеры показывают, насколько важно знать химический состав водных растений для характеристики роли их в балансе веществ в водоемах.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Винберг Г. Г. 1954. Уч. зап. Белорусск. ун-та, 17. [2] Горбунов К. В. 1953. Тр. Всес. гидробиол. об-ва, 5. [3] Захаренков И. С. 1959. Тр. Пятой конф. по изуч. внутр. водоемов Прибалтики. [4] Захаренкова Г. Ф. 1959. Там же.

НЕКОТОРЫЕ ГИДРОХИМИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ПРОДУКТИВНОСТИ БАЙКАЛА

К. К. ВОТИНЦЕВ

(Байкальская лимнологическая станция Академии наук СССР)

Решение проблемы продуктивности Байкала представляется чрезвычайно сложной задачей в связи с его природными особенностями. Древность происхождения, огромные размеры и приближающиеся к океаническим глубины озера, своеобразие путей формирования флоры и фауны, обусловившее высокий процент их эндемизма (до 70%), особенности гидрологического и гидрохимического облика—все это выделяет Байкал среди прочих озер земли. Масштабы протекающих в Байкале процессов сближают его с водоемами морского типа.

В решении проблемы продуктивности Байкала, в частности, его первичной продуктивности, существенное значение имеют гидрохимические показатели—динамика соединений биогенных элементов, органического вещества и пр. Поэтому их изучение—вопрос весьма важный.

Исследования над динамикой соединений биогенных элементов и органического вещества в водах Байкала, проводимые нами на протяжении ряда лет, вскрывают основные закономерности круговорота этих веществ в озере. Полученные результаты могут быть кратко охарактеризованы следующим образом.

Озеро Байкал является ультраолиготрофным водоемом с весьма низким содержанием органического вещества (в среднем 3—4 мг/л в пересчете на беззольный вес), небольшим содержанием кремния и относительно высоким содержанием соединений азота и фосфора. Характерной чертой гидрохимии Байкала является отсутствие в его водах (исключая придонные слои воды на больших глубинах) аммиачного и нитритного азота в аналитически определяемых количествах. Следы этих форм азота появляются в поверхностных слоях воды озера только весной в подледный период в годы массового развития водорослей рода мелоцира, когда на короткий срок происходит как бы некоторое эвтрофирование поверхностных слоев воды и количество органического вещества возрастает здесь до годового максимума. Однако именно в эти моменты фитопланктон потребляет из вод трофогенного слоя озера весь нитратный азот, сводя его содержание до аналитического нуля. Полностью потребляется нитратный азот из трофогенного слоя также в период массовой вегетации летних форм фитопланктона, хотя явление это носит на Байкале большей частью локальный характер, не охватывая всего озера в целом. Обычно летний минимум нитратов наблюдается в августе—начале сентября и приурочен к периоду вспышки в раз-

витии анабены и некоторых других водорослей. Таким образом, нитратный азот в Байкале выступает в роли минимум-фактора, ограничивающего в некоторые сезоны года развитие фитопланктона.

Большую роль в жизни байкальского фитопланктона играет кремний. Изучение баланса этого элемента показывает, что в течение года Байкал получает с питающими его водами 207 тыс. т кремния. Единственный сток из Байкала—р. Ангара выносит из него за год только 57 тыс. т кремния. Следовательно, в Байкале ежегодно остается 150 тыс. т этого элемента. Это огромное количество кремния выводится из круговорота диатомеями, в форме панцирей которых кремний уносится в донные отложения. Особенно большую роль в этом процессе из диатомей играют виды рода мелозира.

Биомасса мелозир в урожайные годы достигает в Байкале к концу весенней вегетации 300—350 г/м² в слое 0—250 м. Если принять, что такое массовое развитие мелозир охватывает в урожайные годы весь Байкал и учесть долю регенерировавшего из отмерших клеток водорослей кремния (около 20% от его содержания в клетках), то донные отложения от этой водоросли составят 400—8000 тыс. т кремния. Такое количество его может быть пополнено в Байкале только за 2—4 последующих года. Отметим, что именно в таком ритме в Байкале чередуются урожайные по мелозире годы с неурожайными. Исходя из этого, в одной из своих работ [4] мы указывали на то, что низкое содержание кремния в водах Байкала может являться одним из основных факторов, ограничивающих ежегодное массовое развитие диатомей в этом озере. Действительно, если бы мелозира развивалась в Байкале ежегодно в таких количествах, в которых она развивается в урожайные годы, то уже через 20—50 лет содержание кремния упало бы в водах озера наполовину, а через 50—100 лет до величин среднего его содержания, получаемого при разбавлении питающих озеро вод озерными обескремненными водами, т. е. до 6—10 мг/л. Ясно, что такое низкое содержание кремния привело бы к нарушению нормального развития водорослей. Поэтому наблюдаемый ныне ритм повторяемости массовых вспышек развития мелозир, вероятно, имеет приспособительное значение и выработался исторически в процессе эволюции водорослей.

Проведенные нами исследования интенсивности фотосинтеза одной из руководящих форм байкальского фитопланктона—*Melosira baicalensis* показали, что мощность трофогенного слоя изменяется в Байкале в течение года от 5—10 м весной в подледный период до 25 м в период, свободный от льда. Глубина, на которой еще протекает фотосинтез, как было показано нами ранее [1] в опытах с некоторыми байкальскими макрофитами (*Draparnaldia*, *Tetraspora* и др.), летом достигает 60—70 м. Эти данные хорошо согласуются с вертикальным распределением в Байкале донной флоры, нижняя граница распространения которой проходит на глубинах около 70 м, а наиболее пышное развитие приурочено к глубине до 15—20 м, и мощностью зоны отчетливо выраженных сезонных изменений содержания соединений биогенных элементов—100 м.

Изучение интенсивности фотосинтеза в толще вод Байкала, проводимое методом склянок А. В. Самариной [8] в районе Биологической станции Иркутского университета (пос. Большие Коты), показывает, что общая валовая продукция байкальского фитопланктона составляет

в неурожайные по мелозире годы $200\text{--}240 \text{ г С/м}^2$ ($3,9\text{--}4,9 \text{ г С/м}^3$) в слое $0\text{--}50 \text{ м}$, поднимаясь в годы, богатые этой водорослью, до $260\text{--}330 \text{ гС/м}^2$ ($5,2\text{--}6,7 \text{ гС/м}^3$) в том же слое.

Сезонные изменения суточных величин первичной продукции характеризуются наличием двух максимумов: весеннего в апреле, т. е. еще в подледный период, связанного со вспышкой развития весенних форм диатомовых, и летнего, приходящегося на период летней вегетации (август). Общий характер кривой сезонных изменений суточных величин первичной продукции, определяемых методом склянок, хорошо согласуется с характером кривой сезонных изменений содержания соединений биогенных элементов в водах озера (рис. 1). Данные эти,

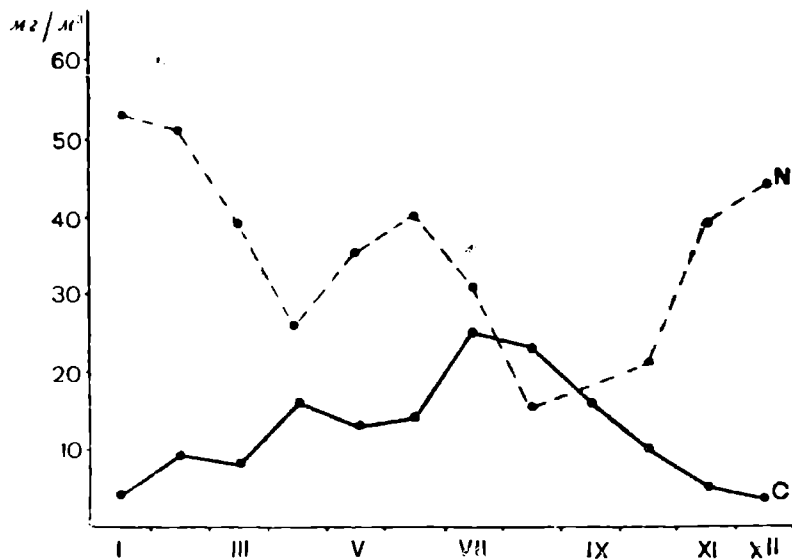


Рис. 1. Сезонные изменения содержания нитратного азота (N) и величин суточной продукции фотосинтеза (C) (мг/м^3) в верхнем слое воды оз. Байкал (средние многолетние величины)

однако, довольно сильно отличаются от величин, получаемых путем расчета по сезонным изменениям в содержании соединений биогенных элементов. Так, годовая первичная продукция, вычисляемая на основании сезонных изменений в содержании нитратного азота, оказывается в 1,5—2 раза ниже таковой, определяемой методом склянок. Причины этих расхождений не вполне ясны. Вероятно, они кроются в недоучете той доли биогенных соединений, расходуемых фитопланктоном, которая поступает в период вегетации в трофогенный слой озера из нижележащих слоев воды в процессе динамики водных масс.

Сезонный ход суточных величин первичной продукции, определяемых методом склянок, не вполне согласуется с сезонными изменениями величин биомассы фитопланктона. По данным М. М. Кожова [6], основная масса фитопланктона продуцируется в Байкале весной еще подо льдом. Именно в это время биомасса фитопланктона достигает максимальных в году величин. В годы массового развития мелозир биомасса фитопланктона весной составляет до $3\text{--}4 \text{ г/м}^3$ в слое $0\text{--}50 \text{ м}$,

общая же биомасса диатомей достигает в такие годы к концу периода весенней вегетации до 300—350 г/м². В период летней вегетации биомасса фитопланктона в Байкале никогда не достигает таких высоких показателей, составляя максимум несколько десятков миллиграммов в 1 м³.

Результаты наблюдений, полученные методом склянок, показывают обратное: общая валовая первичная продукция фитопланктона, создаваемая в период весенней вегетации, даже в урожайные по мелозире годы бывает ниже валовой первичной продукции, создаваемой летом. Данные метода склянок подтверждаются сезонными изменениями ряда гидрохимических факторов: более высокими летними значениями величин рН, отсутствием в поверхностных слоях воды озера летом в дневные часы свободной СО₂ и некоторым перенасыщением их растворенным кислородом, чего никогда не наблюдается в весенний период, более продолжительным и иногда более глубоким летним минимумом содержания соединений биогенных элементов.

Причину наблюдаемого несоответствия надо искать, видимо, в наличии в Байкале каких-то высокопродуктивных форм водорослей или фотосинтезирующих бактерий с коротким жизненным циклом, которые при относительно небольшой биомассе могут смещать процессы круговорота органического вещества в сторону его синтеза. Учитывая, что низкая температура воды в Байкале (не выше 15—16°C на поверхности в период максимального прогрева озера летом) замедляет процессы регенерации соединений биогенных элементов, вполне вероятно предположить падение их содержания в водах озера при относительно низкой общей биомассе водорослей. В связи с этим изучение видовой продуктивности байкальских водорослей и, вероятно, в первую очередь представителей микропланктона представляется чрезвычайно важной задачей.

В практике гидробиологических исследований, особенно на морях, большое распространение в настоящее время получил метод вычисления величин первичной продукции по данным суточных изменений содержания растворенного в воде кислорода. В свое время такие расчеты были сделаны нами и для Байкала. Позднейшие сравнительные исследования величин суточной первичной продукции, получаемых по суточным изменениям содержания кислорода и методом склянок, показали резкое их несоответствие. По наблюдениям А. В. Самариной [7], величины суточной продукции, получаемые путем расчета по суточному ходу кислорода, в несколько раз превышают для Байкала данные, получаемые методом склянок.

В последние годы исследованиями В. И. Верболова [2] было выяснено большое влияние сгонно-нагонных явлений и внутренних волн на температурный режим Байкала. Он показал, что под влиянием указанных факторов в Байкале в короткие сроки, часто на протяжении всего нескольких часов, происходят значительные изменения температуры воды в верхнем (50—150 м) слое глубин, связанные с одновременным воздействием вертикального и горизонтального перемещений водных масс озера. Понятно, что сгонно-нагонные явления и сейши не могут не оказывать влияния и на гидрохимический режим верхних слоев воды Байкала. Проведенные нами [5] исследования показывают, что влияние это действительно имеет место. В частности, оно сказывается и на суточных изменениях содержания растворенного кислорода, нарушая его нормальный, в смысле обычного понимания, ход.

Ясно, что использование данных по суточным изменениям содержания кислорода в водах Байкала для вычисления первичной продукции должно привести к заведомо неверным результатам. Нам кажется также, что Байкал в этом отношении не представляет собой какого-то исключения среди других крупных озер земли. Поэтому и на других озерах и даже морях вычисление суточной первичной продукции по данным наблюдений над суточным ходом кислорода не может считаться надежным методом. Этот метод может быть применен, вероятно, лишь в отдельных частных случаях, когда у исследователя имеется уверенность в отсутствии искажающих вычисления факторов или если наблюдения велись от поверхности водоема до дна и вычислялась общая продукция всего этого слоя при отсутствии горизонтальных различий в содержании кислорода.

Большой интерес представляет выяснение процессов круговорота органического вещества в оз. Байкал. Данные гидрохимических исследований показывают, что воды озера содержат в растворенном и взвешенном состоянии около 33 750 тыс. т С органического. С водами притоков Байкал ежегодно получает 204 тыс. т, а с водами атмосферных осадков 17 тыс. т С органического, что в сумме составляет всего около 0,7% общего содержания органического вещества в озере. Расход органического вещества с водами р. Ангары составляет всего около 86 тыс. т С органического в год.

Годовая продукция байкальского фитопланктона, подсчитанная на основании данных метода склянок, составляет 6930—7875 тыс. т С органического (неурожайные и урожайные по мелозире годы). Донные макрофиты дают всего около 25 тыс. т С органического в год.

Подсчет общей суммарной биомассы живого вещества в Байкале показывает, что последняя претерпевает резкие изменения как в сезонном, так и в межгодовом аспекте. В периоды максимумов валовая биомасса живого вещества, выраженная в С органическом, составляет в Байкале до 10% С органического, находящегося в озере в растворенном и взвешенном состоянии. Столь высокое отношение углерода живого вещества к углероду продуктов его распада говорит о большой интенсивности процессов деструкции отмерших организмов и продуктов их жизнедеятельности. Эти процессы влекут к глубокому распаду органического вещества, в результате которого в толще вод Байкала остаются лишь наиболее устойчивые к окислению органические соединения. Богатство вод Байкала кислородом обеспечивает глубокий распад органических остатков во всех слоях воды озера, включая придонные, препятствуя накоплению на дне больших количеств органического вещества. Если принять, что в течение года в Байкале подвергается деструкции все органическое вещество фитопланктона и все донные макрофиты, а также органическое вещество, вносимое с питающими озеро водами, то общее количество органического углерода, подвергающееся деструкции, составит до 8 млн. т, или около 30% суммы органического вещества, содержащегося в толще вод озера.

Укажем попутно, что рыбная продукция Байкала, выраженная в С органическом, составляет всего 0,0013 продукции фитопланктона, т. е. 1/770 долю его. Для озер центральных областей СССР Г. Г. Винберг [3] приводит этот коэффициент равным 1/500—1/1500, а Грим [9] для

озер Германии—1/100—1/1500. Таким образом, по степени использования первичной продукции (фитопланктона) Байкал не представляет собой какого-то исключения.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Бочкарев П. Ф., Вотинцев К. К., Яснитский В. Н. 1950. Докл. АН СССР, 70 [2] Верболов В. И. 1957. Тезисы докл. на III Всес. гидролог. съезде. [3] Винберг Г. Г. 1956. Ж. общ. биол., 17. [4] Вотинцев К. К. 1955. Тр. Всес. гидробиол. об-ва, 6. [5] Вотинцев К. К., Верболова Н. В. 1959. Докл. АН СССР, 126. [6] Кожов М. М. 1955. Зоол. ж., 1. [7] Самарина А. В. 1958. Тезисы докл. XII гидрохим. совещ. [8] Самарина А. В. 1960. Тр. Всес. гидробиол. об-ва, 10. [9] Grim J. 1951. Abhandl. Fischerei, 4.
-

БИОМАССА ФИТОПЛАНКТОНА р. ДАУГАВЫ В РАЙОНЕ С ЗАРЕГУЛИРОВАННЫМ СТОКОМ

А. КУМСАРЕ

(Институт биологии Академии наук Латвийской ССР)

Излагаемые ниже результаты исследования фитопланктона р. Даугавы представляют собой часть комплексного изучения биогенного и биологического стока реки и его изменений в связи с гидростроительством.

По гидрологическому режиму исследованный участок р. Даугавы (от Кокнесе до Саласпилс) разделяется на три части: порожи́стая часть реки выше Кегумского водохранилища до Кокнесе, Кегумское водохранилище и порожи́стая часть реки ниже плотины Кегумской ГЭС до Саласпилс. Сбор проб планктона проводился с июня по ноябрь 1958 г. на одном створе в каждой из названных частей: у наблюдательного пункта Гидрометслужбы Латвийской ССР Дзелзлеяс недалеко от Кокнесе, в Кегумском водохранилище в 500 м выше плотины Кегумской ГЭС и у наблюдательного пункта Гидрометслужбы Латвийской ССР у Липши, недалеко от Саласпилс. На каждом створе пробы мембранного планктона брались у правого и левого берегов и в середине реки на глубине 0,5 м. В Кегумском водохранилище, помимо этого, пробы планктона брались на глубине 5 и 10 м.

При обработке проб планктона проводилось определение биомассы фитопланктона по суммарному объему клеток отдельных видов водорослей, вычисленных по их размерам. В настоящей статье анализируются средние данные по каждому створу.

Развитие систематических групп водорослей и их биомассы (табл. 1) во время наших исследований на всех створах в общем шло синхронно, но видовой состав водорослей, дающих основную биомассу, на отдельных створах несколько различался. В начале лета (в июне) и осенью (в октябре и ноябре) в фитопланктоне доминировали диатомовые, с июля по сентябрь—зеленые водоросли, в частности протококковые, а в некоторых случаях и десмидиевые. Сине-зеленые водоросли в планктоне Даугавы отмечены с июля, когда наблюдался наибольший удельный вес их в планктоне Кегумского водохранилища. Здесь в среднем они составляли 50% биомассы всех водорослей. В августе количественное нарастание сине-зеленых еще продолжалось, однако при значительном развитии зеленых водорослей их удельный вес значительно снизился. Из флагеллят в количественных пробах в небольшом количестве найдены лишь два вида.

От изложенной схемы общего развития водорослей р. Даугавы в 1958 г. имелись некоторые отклонения в июле и сентябре.

Таблица 1

Биомасса водорослей р. Даугавы в 10^{-6} мм³ в 1958 г.

Месяцы	Группы водорослей	Цезалеяс			Кегумское водохранилище					Липши		
		правый берег	средина	левый берег	правый берег	средина			левый берег	правый берег	средина	левый берег
						0,5 м	5 м	10 м				
Июнь	Diatomeae Chlorophyceae В с е г о	3154 41 3195	548 — 548	94 55 149	— — —	— — —	— — —	— — —	— — —	10086 1820 11906	6163 14074 20237	5132 2564 7696
Июль	Cyanophyceae Diatomeae Chlorophyceae В с е г о	25 3748 5533 9306	697 1104 8304 10105	2459 13517 13818 29794	4259 1611 4978 10848	3422 2044 624 6090	3860 712 2586 7158	152 — 62 214	4 2219 5236 7459	419 6690 309 7418	943 54811 5756 61510	2 1485 139 1626
Август	Cyanophyceae Diatomeae Chlorophyceae В с е г о	3812 21086 132857 157755	648 30378 57576 94502	2773 52755 69882 125410	362 4585 19397 24344	992 7494 6550 15036	1149 63022 13778 77949	— — — —	1149 63022 13778 77949	8940 73606 197653 280199	1435 53246 93718 148399	1435 53246 93718 148399
Сентябрь	Cyanophyceae Diatomeae Chlorophyceae В с е г о	424 18494 28812 47730	526 17241 34363 52130	903 23157 50963 75023	1123 12775 11519 25417	7 24583 1469 26059	244 4144 1263 5651	— — — —	212 15096 9373 24681	948 27659 7330 35937	129 19625 19241 38996	— 21356 2553 23909
Октябрь	Cyanophyceae Diatomeae Chlorophyceae В с е г о	657 99037 26967 126661	2180 173060 64775 240015	— 136560 147550 284110	376 188047 332 188755	40 11604 2570 14214	14 667 13 694	8 26 250 284	— — — —	271 43419 26609 70299	— 16161 9 16170	25 18765 210 19000
Ноябрь	Cyanophyceae Diatomeae Chlorophyceae В с е г о	156 154969 160 155285	— 69714 742 70456	49 22160 — 22209	37 136804 145 136986	8 31920 4 31932	66 60962 86 61114	— — 1093 1093	450 85334 55 85839	43 51541 — 51584	— — 45305 45305	— 59126 — 59126

В июле наблюдался переход от диатомового планктона к планктону с превалированием зеленых водорослей. В это время зеленые водоросли доминировали лишь на створе у Дзелзлеяс и в береговых зонах Керумского водохранилища. Наибольшую биомассу здесь имели протококковые: *Coelastrum microporum*, *Sphaerocystis Schroeteri*, *Pediastrum duplex*, *Scenedesmus quadricauda* и др. В центральной части Керумского водохранилища в июле доминировали сине-зеленые: *Gomphosphaeria aronina*, *Gloeocarpa limnetica*, а у Липши бентосные диатомовые, которые в планктоне других створов не имели значения. Это были виды местного развития, как *Diatoma vulgare*, *Melosira varians*, *Cymatopleura elliptica*.

В сентябре наблюдался переход от планктона, в котором доминировали зеленые водоросли, к планктону с преобладанием диатомовых. У Дзелзлеяс и у береговых зон Керумского водохранилища еще доминировали протококковые, в частности *Coelastrum microporum*, *Pediastrum duplex*, виды рода *Dictyosphaerium*, но в средней части реки уже наблюдался диатомовый планктон с представителями родов *Cyclotella*, *Stephanodiscus* *Melosira*. На створе у Липши в это время наблюдался выраженный диатомовый планктон, в котором из планктонных форм доминировали представители тех же родов, которые были представлены в Керумском водохранилище, а из эпифитов—*Cocconeis* sp.

В августе на всех трех створах доминирующими водорослями были зеленые. Из них у Дзелзлеяс из средней биомассы по створу 0,13 мг/л около половины составляли десмидиевые из рода *Closterium*, а у Липши от средней биомассы по створу 0,14 мг/л эти водоросли составляли 0,1 мг/л. В Керумском водохранилище в это время наибольшую биомассу из зеленых водорослей имели *Eudorina elegans*, *Coelastrum microporum*, *Kirchneriella lunaris*, а из десмидиевых *Cosmanium botrytis*. В октябре во всем исследуемом участке реки был выраженный диатомовый планктон, в котором наряду с планктонными формами, как *Cyclotella* sp., *Stephanodiscus* sp., *Synedra acus*, имели место и эпифиты: *Diatoma vulgare*, *Cocconeis* sp. и др. В ноябре планктон исследуемого участка почти на 100% был диатомовый, в нем в основном доминировали мелозире.

Из изложенного видно, что на всех трех створах исследованного участка общей является последовательность развития систематических групп водорослей. Однако основные виды водорослей с наибольшей биомассой в июле, августе и сентябре по отдельным створам различаются во время одной съемки. Из всех определенных водорослей, которые имели сколько-нибудь значительную биомассу, только несколько видов были приурочены к определенным местам, как например сине-зеленая *Microcystis aeruginosa* и диатомовая *Melosira granulata* var. *angustissima*—к Керумскому водохранилищу, а десмидиевые *Closterium ehrenbergii*, *Cl. moniliferum*, *Cl. leibleinii*—к порожистым частям реки у Дзелзлеяс и Липши. Список остальных водорослей для всех створов почти одинаков. На всех створах р. Даугавы синхронно шло и развитие общей биомассы фитопланктона, и нарастание до летнего максимума в августе, за которым следовало понижение биомассы в сентябре и октябре и опять повышение до осеннего максимума в ноябре (рис. 1).

Более высокая биомасса водорослей на створе Дзелзлеяс в октябре объясняется присутствием большого количества эпифитных диатомо-

вых. Эпифиты *Diatoma vulgare*, *Synedra ulna*, *Cocconeis* sp. от средней биомассы водорослей по створу 0,19 мг/л составляли 0,082 мг/л, т. е. почти половину биомассы.

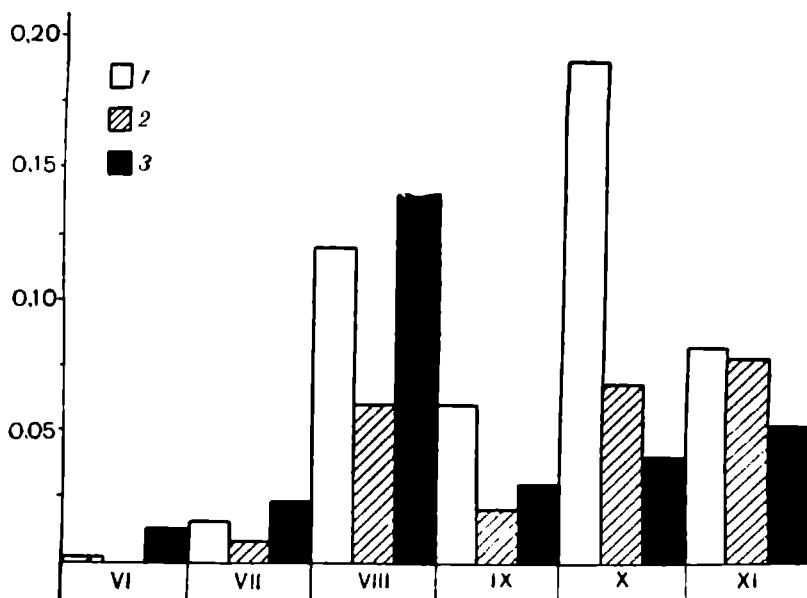


Рис. 1. Биомасса фитопланктона (г/м²) р. Даугавы в районе с зарегулированным стоком:

1—Дзелзляс; 2—Кегумское водохранилище; 3—Липши

То обстоятельство, что в порожиистой части Даугавы у Дзелзляс и Липши биомасса водорослей бывает выше, чем в Кегумском водохранилище (рис. 1), объясняется присутствием большого количества эпифитных водорослей из диатомовых местного происхождения в порожиистых частях реки. Каждый раз это совпадает с большим количеством осадков, высоким уровнем и повышенным расходом воды в реке. В августе большую часть биомассы водорослей как у Дзелзляс, так и у Липши дают десмидиевые из рода *Closterium*.

Изменения развития водорослей планктона и их биомассы в Кегумском водохранилище позволяют заключить, что оно является водохранилищем речного типа, в котором основную биомассу фитопланктона дают сообщества водорослей, характерных для рек, а не для озер. Это соответствует также данным по расходу воды в реке. При среднегодовом расходе воды в р. Даугаве 600 м³/сек вода водохранилища обменивается один раз в каждые 3 дня. Во время наших исследований расход воды в реке Даугаве колебался примерно от 250 до 680 м³/сек. При такой скорости течения вода водохранилища должна была обмениваться один раз за 3—7 суток. Однако вода у берегов, безусловно, течет гораздо медленнее, нежели по оси водохранилища. Это подтверждается и биологическим анализом. Планктон береговых частей богаче и содер-

вых. Эпифиты *Diatoma vulgare*, *Synedra ulna*, *Cocconeis* sp. от средней биомассы водорослей по створу 0,19 мг/л составляли 0,082 мг/л, т. е. почти половину биомассы.

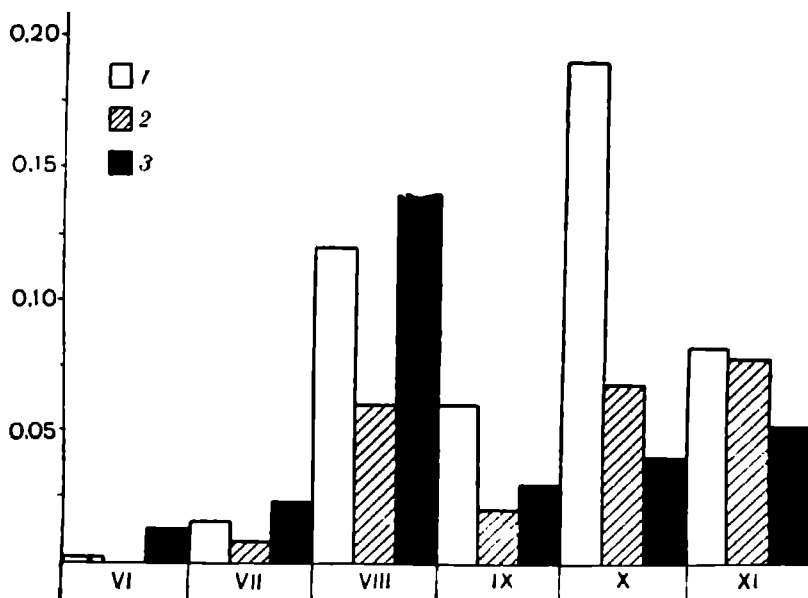


Рис. 1. Биомасса фитопланктона (г/м²) р. Даугавы в районе с зарегулированным стоком:

1—Дзелзлеяс; 2—Кегумское водохранилище; 3—Липши

То обстоятельство, что в порожиистой части Даугавы у Дзелзлеяс и Липши биомасса водорослей бывает выше, чем в Кегумском водохранилище (рис. 1), объясняется присутствием большого количества эпифитных водорослей из диатомовых местного происхождения в порожиистых частях реки. Каждый раз это совпадает с большим количеством осадков, высоким уровнем и повышенным расходом воды в реке. В августе большую часть биомассы водорослей как у Дзелзлеяс, так и у Липши дают десмидиевые из рода *Closterium*.

Изменения развития водорослей планктона и их биомассы в Кегумском водохранилище позволяют заключить, что оно является водохранилищем речного типа, в котором основную биомассу фитопланктона дают сообщества водорослей, характерных для рек, а не для озер. Это соответствует также данным по расходу воды в реке. При среднегодовом расходе воды в р. Даугаве 600 м³/сек вода водохранилища обменивается один раз в каждые 3 дня. Во время наших исследований расход воды в реке Даугаве колебался примерно от 250 до 680 м³/сек. При такой скорости течения вода водохранилища должна была обмениваться один раз за 3—7 суток. Однако вода у берегов, безусловно, течет гораздо медленнее, нежели по оси водохранилища. Это подтверждается и биологическим анализом. Планктон береговых частей богаче и содер-

В июле наблюдался переход от диатомового планктона к планктону с превалированием зеленых водорослей. В это время зеленые водоросли доминировали лишь на створе у Дзелзлеяс и в береговых зонах Керумского водохранилища. Наибольшую биомассу здесь имели протококковые: *Coelastrum microporum*, *Sphaerocystis schroeteri*, *Pediastrum duplex*, *Scenedesmus quadricauda* и др. В центральной части Керумского водохранилища в июле доминировали сине-зеленые: *Gomphosphaeria aronina*, *Gloeocarpa limnetica*, а у Липши бентосные диатомовые, которые в планктоне других створов не имели значения. Это были виды местного развития, как *Diatoma vulgare*, *Melosira varians*, *Cymatopleura elliptica*.

В сентябре наблюдался переход от планктона, в котором доминировали зеленые водоросли, к планктону с преобладанием диатомовых. У Дзелзлеяс и у береговых зон Керумского водохранилища еще доминировали протококковые, в частности *Coelastrum microporum*, *Pediastrum duplex*, виды рода *Dictyosphaerium*, но в средней части реки уже наблюдался диатомовый планктон с представителями родов *Cyclotella*, *Stephanodiscus* *Melosira*. На створе у Липши в это время наблюдался выраженный диатомовый планктон, в котором из планктонных форм доминировали представители тех же родов, которые были представлены в Керумском водохранилище, а из эпифитов—*Cocconeis* sp.

В августе на всех трех створах доминирующими водорослями были зеленые. Из них у Дзелзлеяс из средней биомассы по створу 0,13 мг/л около половины составляли десмидиевые из рода *Closterium*, а у Липши от средней биомассы по створу 0,14 мг/л эти водоросли составляли 0,1 мг/л. В Керумском водохранилище в это время наибольшую биомассу из зеленых водорослей имели *Eudorina elegans*, *Coelastrum microporum*, *Kirchneriella lunaris*, а из десмидиевых *Cosmanium botrytis*. В октябре во всем исследуемом участке реки был выраженный диатомовый планктон, в котором наряду с планктонными формами, как *Cyclotella* sp., *Stephanodiscus* sp., *Synedra acus*, имели место и эпифиты: *Diatoma vulgare*, *Cocconeis* sp. и др. В ноябре планктон исследуемого участка почти на 100% был диатомовый, в нем в основном доминировали мелизиры.

Из изложенного видно, что на всех трех створах исследованного участка общей является последовательность развития систематических групп водорослей. Однако основные виды водорослей с наибольшей биомассой в июле, августе и сентябре по отдельным створам различаются во время одной съемки. Из всех определенных водорослей, которые имели сколько-нибудь значительную биомассу, только несколько видов были приурочены к определенным местам, как например сине-зеленая *Microcystis aeruginosa* и диатомовая *Melosira granulata* var. *angustissima*—к Керумскому водохранилищу, а десмидиевые *Closterium ehrenbergii*, *Cl. montiferum*, *Cl. leibleinii*—к порожистым частям реки у Дзелзлеяс и Липши. Список остальных водорослей для всех створов почти одинаков. На всех створах р. Даугавы синхронно шло и развитие общей биомассы фитопланктона, и нарастание до летнего максимума в августе, за которым следовало понижение биомассы в сентябре и октябре и опять повышение до осеннего максимума в ноябре (рис. 1).

Более высокая биомасса водорослей на створе Дзелзлеяс в октябре объясняется присутствием большого количества эпифитных диатомо-

жит больше эпифитов. Помимо этого, на характер планктона береговых частей реки оказывают влияние поймы. В водохранилище имеют место ежесуточные колебания уровня воды примерно на 1 м. При высоком уровне воды в водохранилище поймы заливаются, при понижении уровня планктон пойм выносится в реку.

Биомасса фитопланктона Кегумского водохранилища в среднем за весь период исследования колебалась в пределах 0,0076—0,078 мг/л и в среднем равнялась 0,06 мг/л. Эти величины гораздо ниже, чем полученные в Рыбинском водохранилище, где, по данным К. А. Гусевой, минимальная биомасса (в мае) равняется 0,96, а максимальная (в сентябре)—2,67 мг/л и меньше, чем в Пермском водохранилище, где, по данным С. Н. Уломского [5], летом биомасса составляет 1,2—2,2 мг/л. По количеству биогенных элементов Кегумское водохранилище также беднее упомянутых водохранилищ [4]. Кроме того, Кегумское водохранилище отличается от них и по видовому составу летнего планктона: в Кегумском водохранилище в летнем планктоне доминируют зеленые водоросли, в частности, протококковые при небольшом развитии сине-зеленых в июле, а в Рыбинском—диатомовые и сине-зеленые [1], в Пермском—сине-зеленые [5].

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Гусева К. А. 1955. Тр. Биол. ст. Борок, 2, [2] Есырева В. И. 1945. Уч. зап. Моск. ун-та, 82. Тр. Бот. сада, 5, [3] Киселев И. А. 1948. Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 8. [4] Матисоне М. Н., Межуле И. Г. 1959. Тр. АН Латв. ССР, 8. [5] Уломский С. Н. 1959. Зоол. ж., 1.
-

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ ПО ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ОЗ. ДИСНА

Г. ЯНКЕВИЧЮТЕ

(Институт биологии Академии наук Литовской ССР)

Излагаемый ниже материал представляет собой первую попытку определения первичной продукции планктона в озерах Литвы. Объектом исследований было избрано второе по величине озеро республики—Дисна. Его площадь 2439 га, средняя глубина 3 м, максимальная—5,5 м. Характерной особенностью озера является частое перемешивание всей водной толщи во время вегетационного периода, малая прозрачность (0,45—0,8 м), полная гомотермия, за исключением редких и непродолжительных периодов затишья. При этом разность температур по вертикали составляет только 0,9—3,7°C. Активная реакция воды слабо щелочная (рН 8,1—8,6). Содержание HCO_3 колеблется в пределах 163—176 мг/л. Исследования по первичной продукции оз. Дисна проводились подекадно с 24 августа по 20 октября 1959 г. методом склянок, подробно описанным Г. Г. Винбергом [1, 2, 3].

Доминирующей группой фитопланктона по количеству видов во второй половине лета были сине-зеленые водоросли (табл. 1). Массо-

Таблица 1
Число видов основных систематических групп фитопланктона оз. Дисна (1959 г.)

Группы	24/VIII		8/IX		19/IX		30/IX		10/X		20/X	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%	абс.	%
Chlorophyceae	16	33	20	34	14	24	17	33	19	36	15	37
Flagellatae	12	24	16	28	22	38	13	25	13	24	11	26
Diatomeae												
Сyanophyceae	21	43	22	38	22	38	22	42	21	40	15	37
В с е г о	49	100,0	58	100,0	58	100,0	52	100,0	53	100,0	41	100,0

вое развитие наблюдалось у следующих форм: *Lyngbya Limnetica* Lemm., *Microcystis pulverea* (Wood) Forti emend. Elenk., *M. aeruginosa* Kütz. emend Elenk., *Gomphosphaeria lacustris* Chod., *Anabaena Vigulieri* Denis et Fremy, *Lyngbya contorta* Lemm, *Aphanothece clathrata* W. et G. S. West. Зеленые и жгутиковые по видовому составу занимали второе

место. Из них в данный период преобладали: *Scenedesmus quadricauda* Breb, *Pediastrum boryanum* Menegh., *P. duplex* Meyen, *P. Kawralskyi* Schmidle., *P. tetras* Ralfs., *Tetraëdron minimum* (Al. Braun) Hansgirg, *Staurastrum gracile* Ralfs., *Dinobryon sociale* Ehrenb. В диатомовом планктоне господствующее положение занимали обычно такие виды, как *Synedra acus* Kütz, *Fragilaria crotonensis* Kitt., *Asterionella gracillima* (Hantzsch) Heib.

Начиная с 8 сентября, интенсивность фотосинтеза постепенно уменьшалась (8/IX—3,9, 30/IX—2,7, 10/X—1,9, 20/X—1,2 г «глюкозы» на 1 м² за сутки).

Интересно отметить, что при проведении опыта в условиях грозы (19/IX) мы обнаружили резкое отличие хода как фотосинтеза, так и

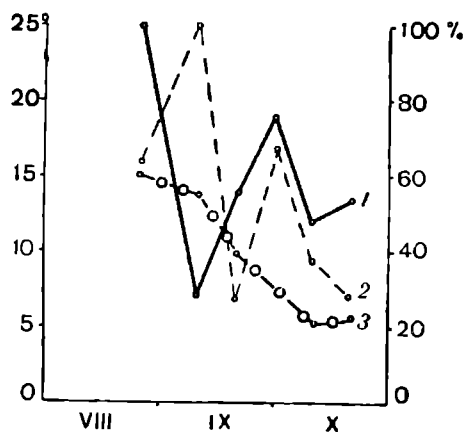


Рис. 1. Количество водорослей (1), относительные величины фотосинтеза (2), выраженные в процентах от максимальных величин за период наблюдений, и температура воды (3) в оз. Дисна (1959 г.)

дыхания от выше описанного хода этих процессов. Дыхание (8,3 г/м² «глюкозы») значительно преобладало над фотосинтезом (1,1 г/м² «глюкозы»). По работам Г. Г. Винберга [2] известно, что аналогичные явления повышенного поглощения кислорода совпадают с грозовой погодой.

Опыты показали, что образование органических веществ в процессе фотосинтеза преобладало над их разрушением (Д/Ф равнялось 72,0—92,0%), что указывает на положительный баланс органического вещества в озере во второй половине лета.

Максимальный фотосинтез отмечен 8 сентября (рис. 1), несмотря на уменьшение количества водорослей и начавшееся понижение температуры воды при увеличении ее прозрачности

(удвоенная прозрачность по Секки 1,6 м). Это дает основание полагать, что даже незначительное улучшение светопроницаемости создает благоприятные условия для процесса фотосинтеза.

Максимальная интенсивность фотосинтеза отмечена на глубине 0,5 м (рис. 2). От поверхности воды до этой глубины во всех случаях (за исключением 24/VIII) мы наблюдали нарастание интенсивности фотосинтеза.

Продукция органического вещества 8 и 30 сентября (табл. 2) в поверхностном однометровом слое воды составляла соответственно 61 и 55% общего количества продуцированного за сутки органического вещества на данной глубине, а 10 и 20 октября—40 и 43%. Во всех случаях в поверхностном однометровом слое воды процессы фотосинтеза преобладали над дыханием. Ниже этого слоя (особенно в слое 2—3 м) процессы дыхания преобладали над фотосинтезом.

Мощность трофогенного слоя в озере составляла 1—2 м и находилась в прямой зависимости от прозрачности воды. Например, 8 сентября при удвоенной прозрачности воды 1,6 м трофогенный слой дости-

гал глубины почти в 2 м (рис. 2). При уменьшении прозрачности воды в течение наблюдений мощность его соответственно уменьшалась. При этом, по нашему мнению, в оз. Дисна немаловажную роль играла динамика его водных масс. Компенсационная точка находилась на глубине, примерно равной удвоенной прозрачности воды.

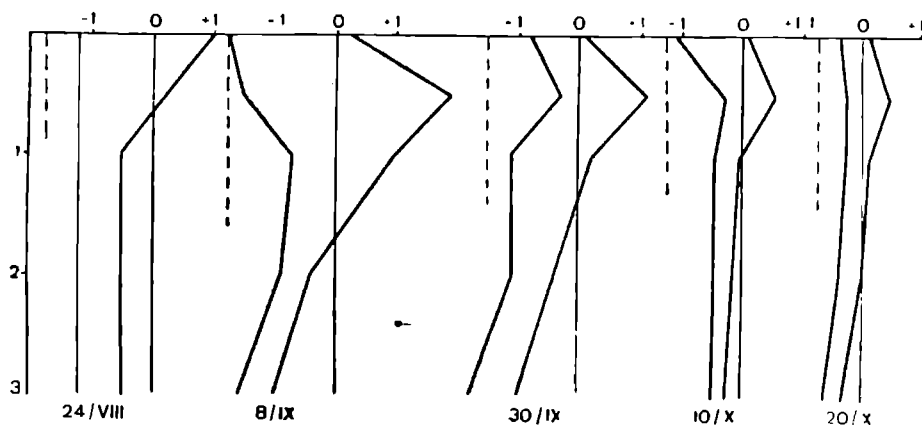


Рис. 2. Интенсивность дыхания (Д) и разность между интенсивностью фотосинтеза и дыхания (Ф—Д) по глубинам в оз. Дисна (1959 г.). На горизонтальной оси для каждой зоны наблюдений влево от нулевой линии—величины Д и отрицательные значения (Ф—Д), вправо—положительные значения (Ф—Д), ($\text{гО}_2/\text{м}^3 \cdot \text{сутки}$). Вертикальная пунктирная прямая—прозрачность воды по Секки

Таблица 2

Интенсивность фотосинтеза (Ф) и дыхания (Д) по слоям в оз. Дисна
 $\text{О}_2/\text{м}^3 \cdot \text{сутки}$ в августе—октябре 1959 г.

Слой, м	24/VIII		8/IX		19/IX		30/IX		10/X		20/X	
	Ф	Д	Ф	Д	Ф	Д	Ф	Д	Ф	Д	Ф	Д
0—0,5			1,3	0,8	0,4	1,5	0,57	0,27	0,5	0,35	0,3	0,17
0,5—1,0	1,2	1,2	1,27	0,55	0,35	1,47	0,67	0,35	0,3	0,18	0,25	0,15
1,0—2,0			1,1	0,8	0,3	2,95	1,0	1,1	0,7	0,45	0,4	0,35
2,0—3,0	1,4	1,2	0,55	1,25	0,1	2,9	—	—	0,5	0,45	0,35	0,5

Примечание: 24/VIII в слоях 0—1,0 и 1,0—3,0 м.

Исходя из интенсивности фотосинтеза, определенного в августе, мы подсчитали, что величина годовой валовой продукции в первом приближении и порядка $1000 \text{ ккал}/\text{м}^2 \cdot \text{год}$, т. е. примерно в 4 раза меньше, чем известная и принятая максимальная годовая продукция озер ($4000 \text{ ккал}/\text{м}^2$) и в 10 раз больше, чем минимальная (до $100 \text{ ккал}/\text{м}^2$) [4]. Таким образом, оз. Дисна по его продукции можно причислить к среднепродуктивным водоемам, но более близким к высокопродуктивным.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Винберг Г. Г. 1934. Тр. Лимнол. ст. в Косине, 18. [2] Винберг Г. Г., Иванова А. И. 1935. Там же, 20. [3] Винберг Г. Г., Захаренков И. С. 1950. Докл. АН СССР, 73. [4] Винберг Г. Г. 1956. Ж. общ. биол., 17.
-

РАЗДЕЛ 3

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ
ПЛАНКТОНА И ПРОДУКТИВНОСТЬ
РЫБОХОЗЯЙСТВЕННЫХ ПРУДОВ

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ПРУДОВ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ ИХ РЫБОПРОДУКТИВНОСТИ

В. П. ЛЯХОВИЧ, Р. М. СУРИНОВИЧ, Н. Т. КАЗАНОВА

(Белорусский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства)

В практике прудового рыбоводства выработался и используется целый ряд приемов и методов, направленных на повышение естественной продуктивности прудов. Эти мероприятия, ведущие к увеличению запасов естественной пищи для выращиваемых в прудах рыб, служат также основой рационального использования применяемых в настоящее время в прудовом рыбоводстве искусственных кормов. Известно, что при кормлении жмыхами рассчитанная по естественной продуктивности пруда более чем шестикратная плотность посадки рыб не дает желаемого рыбохозяйственного эффекта, и такие посадки экономически нецелесообразны. Чем выше естественная продуктивность пруда, тем эффективнее кормление неполноценными в физиологическом отношении кормами и тем большая рыбопродукция может быть достигнута с единицы площади. Кроме того, имеется немало прудовых хозяйств, особенно в колхозах и совхозах Белоруссии, существующих на базе естественной продуктивности, без кормления рыбы.

Все приемы и методы повышения естественной продуктивности прудов такие, как удобрение в любых его формах, борьба с зарастанием, летование прудов и агромелиоративная обработка их воздействуют не на конечный продукт—рыбу, а на среду ее обитания. Они направлены в первую очередь на улучшение трофических условий. Рыбоводный эффект этих мероприятий зависит от положительного влияния их на самые первые, начальные этапы продукционного процесса, главным образом на первичную продукцию прудов. Воздействием на первичную продукцию достигается интенсификация новообразования органического вещества, которое затем через некоторое количество звеньев трофической цепи трансформируется в тело рыбы, что и проявляется как увеличение естественной рыбопродуктивности.

Созидание первичной продукции в рыбоводных прудах, как и в других водоемах, совершается в процессе жизнедеятельности растений планктона, бентоса и зарослей макрофитов. В разных случаях в зависимости от конкретных условий роль отдельных сообществ в новообразовании органического вещества будет различной. Количественно оценить удельный вес каждого из них пока трудно, так как в этом направлении на рыбоводных прудах проведено еще недостаточно исследований. Так, совершенно не выяснено, какова роль высших водных растений в продукционном процессе. До сих пор они оценивались как экологический фактор, так или иначе участвующий в формировании

среды обитания гидробионтов и рыб. Задача заключается в том, чтобы оценить макрофиты как один из элементов, создающих материальную и энергетическую основу продукционных превращений в прудах и проследить пути ее утилизации.

Благодаря методу склянок функциональная роль фитопланктона в продукционных процессах прудов выяснена несколько полнее. Установлено, что рыбопродуктивность прудов находится в тесной положительной связи со степенью развития в них фитопланктона. Однако и здесь имеется еще очень много невыясненных проблем и вопросов, так как при рыбохозяйственных исследованиях на рыбоводных прудах важнейшим вопросам изучения закономерностей формирования первичной продукции уделяется незаслуженно мало внимания.

Проводя в 1958—1959 гг. комплексное рыбохозяйственное обследование рыбоводных прудов колхозов и совхозов Белоруссии, мы измеряли интенсивность фотосинтеза планктона в них наряду с другими показателями, обычными в практике подобного рода исследований. Было обследовано экспедиционным методом 110 рыбоводных прудов. На 56 прудах проведены измерения интенсивности фотосинтеза планктона. Для этой цели нами был применен метод склянок в его классической, кислородной модификации. Склянки устанавливались на деревянных крестовинах вне зарослей, близко к середине пруда на одном горизонте. Наибольшая глубина прудов редко превышала 1,5 м, средняя в подавляющем большинстве случаев колебалась в пределах 0,5—0,8 м. Прозрачность воды, как правило, достигала дна, и оценить ее истинное значение не представлялось возможным. Во всех случаях, когда прозрачность (по Секки) достигала дна, склянки устанавливались на глубину 30—40 см, равную половине средней глубины пруда (определенной ориентировочно). В тех единичных случаях, когда вследствие сильного цветения прозрачность воды была меньше средней глубины пруда, склянки устанавливались на середине горизонта, прозрачного по диску Секки. В большинстве случаев склянки ставились на 24 часа. Кое-где мы были вынуждены ограничиться менее продолжительной экспозицией, устанавливая склянки перед восходом и снимая их в астрономический полдень для данной местности. Полученные результаты затем пересчитывались на сутки. Параллельно исследовался состав и количественное развитие фитопланктона, отфильтрованного на мембранные фильтры.¹

Результаты наблюдений сведены в табл. 1. Данные таблицы показывают большие различия между прудами по величине фотосинтеза. Наименьшая величина Φ (№ 8) оказалась равной 0,45, максимальная—21,92 мг O_2 /л·сутки (№ 37). Эти крайние величины различаются почти в 50 раз. Не менее значительны различия и по величине интенсивности дыхания (D), колеблющейся от нуля (№ 5) до 7,35 мг O_2 /л (№ 43). Различия в величине чистой продукции также очень велики. В 9 прудах из общего числа 56 величины $\Phi-D$ оказались отрицательными. Скорость разрушения органического вещества в воде этих прудов превышала скорость созидания его в процессе фотосинтеза. Наибольшая величина чистой продукции составила 19,20 мг O_2 /л·сутки (№ 37).

Определенного отношения между интенсивностью фотосинтеза и дыхания (Φ/D) обнаружить не удастся. Это отношение колеблется в весьма широких пределах—от 0,2 (№ 22) до 31,0 (№ 15). Однако по

¹ См. доклад Э. Л. Черняковой в настоящем сборнике.

средним данным все же можно проследить возрастание Ф/Д-коэффициента по мере увеличения интенсивности фотосинтеза.

Неожиданно высокие значения Ф/Д (более 15) обусловлены отнюдь не большой интенсивностью фотосинтеза, а крайне незначительными величинами дыхания. Так, в пруду № 15, для которого Ф/Д оказалось равным 31, интенсивность фотосинтеза составила только 0,62 мг O_2 /л · сутки, а дыхание было близко к нулю. Поскольку в этом и других подобных случаях низких значений содержания кислорода сильно сказываются погрешности метода его определения, а также случайные ошибки, неизбежные при экспедиционных работах подобного рода, мы сочли возможным при последующей группировке прудов и вычислении средних показателей не учитывать эти значения Ф/Д, как явно завышенные и далеко отстоящие от средней для данной категории прудов. В табл. 1 в графе Ф/Д эти сомнительные величины отмечены звездочкой.

Большое количество обследованных прудов характеризуется низкими величинами интенсивности фотосинтеза. Пруды с величиной Ф меньше 1 мг O_2 /л · сутки составляют 14,2% общего числа обследованных прудов. Среднее отношение Ф/Д для этой группы равно 1,2. Вторая группа прудов с интенсивностью фотосинтеза в пределах 1—3 мг O_2 /л · сутки составляет 39,4% всех прудов. Для этой группы среднее значение Ф/Д-коэффициента оказалось равным 1,4. Для третьей группы прудов с величиной Ф в пределах 3—10 мг O_2 /л · сутки (28,6% общего числа прудов) средний Ф/Д-коэффициент численно равен 2,1. Наконец, 11 прудов, или 19,6% общего количества их характеризуются величинами фотосинтеза, большими 10 мг O_2 /л · сутки. Здесь среднее значение Ф/Д-коэффициента достигает 6,9. Таким образом, в прудах с очень низкой интенсивностью фотосинтеза (Ф меньше 1 мг O_2 /л) валовая первичная продукция в среднем лишь на 20% превышает деструкцию. В прудах с невысокой интенсивностью фотосинтеза превышение валовой продукции над деструкцией составляет в среднем 40%. В прудах, характеризующихся высокими величинами валовой продукции (3—10 мг O_2 /л), процессы построения органического вещества в толще воды в 2,1 раза преобладают над процессами разрушения. Четвертая категория прудов, с очень высокой интенсивностью фотосинтеза планктона (10—22 мг O_2 /л), характеризуется и самым высоким средним показателем чистой продукции.

В более ранних исследованиях, проведенных на рыбоводных прудах Белоруссии, было показано, что существует ряд показательных организмов и их комплексов для характеристики возможной рыбопродуктивности прудов. В частности, обильное, устойчивое развитие фитопланктона на протяжении вегетационного периода—один из надежных показателей высокой рыбопродуктивности. Анализируя с этой точки зрения наши данные по величине валовой продукции планктона, также приходим к выводу, что высокая интенсивность фотосинтеза характерна для прудов, дающих высокую естественную рыбопродуктивность.

В прудах первой группы естественная рыбопродуктивность не превышает 70 кг/га. Как правило, это пруды, почти сплошь заросшие жесткой высшей водной растительностью, расположенные среди болот или хвойного леса.

Пруды второй группы по своему облику мало чем отличаются от прудов первой группы, однако среди них попадаются и такие, которые расположены на сравнительно хороших почвах с удовлетворительным

Таблица 1

Интенсивность фотосинтеза в рыбоводных прудах Белоруссии

Номера по порядку	Район	Деревня	Номер или название пруда	Экспозиция (часы)	мгО ₂ /л·сутки			Ф/Д
					Ф	Д	Ф—Д	
1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	Ошмянский	Новоселки	3	9	8,01	2,75	5,26	2,9
2	"	"	1	9	18,53	4,45	14,08	4,2 •
3	Молодечненский	Беница	1	8	8,26	2,74	5,52	3,0
4	"	Полочаны	2	24	2,01	1,22	0,79	1,7
5	"	"	3	24	0,76	<u>0,00</u>	0,76	— ✓ 1
6	"	"	5	24	1,93	1,45	0,48	1,3
7	"	"	7	24	0,57	<u>0,43</u>	0,14	1,3 ✓
8	Радшковичский	Белево	1	8	0,45	<u>0,17</u>	0,28	2,6
9	"	"	4	8	3,0	2,06	1,00	1,5
10	Ивьевский	Ивьевский I	1	24	2,08	1,27	0,81	1,7
11	"	"	5	24	1,78	0,93	0,85	1,9
12	"	Ивьевский II	3	24	2,89	1,93	0,96	1,5
13	"	"	4	24	2,35	1,10	1,25	2,1
14	"	"	5	24	4,84	3,09	1,75	1,6
15	Щучинский	Олешевичи	3	24	0,62	<u>0,02</u>	0,60	31,0*
16	"	"	7	24	0,60	<u>0,69</u>	—0,09	0,9
17	"	Демброво	3	15	1,92	1,76	0,16	1,1
18	"	"	12	15	2,15	2,93	—0,78	0,7
19	Волковыский	Зубовщина	Зубовский 1	24	10,63	2,81	7,82	3,8 •
20	"	"	Дроговый 2	24	2,98	0,23	2,75	13,0*
21	"	"	Блэнкитный 3	24	3,12	1,02	2,10	3,0
22	"	Россь	Подрось	24	0,14	<u>0,64</u>	—0,50	0,2
23	"	"	Бекас	24	2,54	2,52	0,02	1,0
24	"	"	Чапля	24	1,17	1,71	—0,54	0,7
25	"	"	Выхovej	24	1,34	1,46	—0,12	0,9
26	"	"	Новый	24	1,73	2,07	—0,34	0,8
27	Кореличский	Баратин	1	24	4,22	2,19	2,03	1,9
28	"	"	2	24	4,47	2,84	1,63	1,6
29	"	"	4	24	4,68	4,27	0,41	1,1
30	"	"	5	24	0,59	<u>0,41</u>	0,18	1,4
31	"	"	6	24	1,60	0,10	1,50	16,0*
32	"	Крупово	1	8	3,23	1,95	1,28	1,5
33	"	"	3	8	4,28	3,10	1,18	1,4
34	"	Кореличи	3	24	1,79	0,50	1,29	3,6
35	"	"	4	24	2,73	1,44	1,29	1,9

1	2	3	4	5	6	7	8	9
36	Кореличский	Жуховичи	1	24	10,63	4,11	6,52	4,0 •
37	"	"	6 (2)	24	21,92	2,72	19,20	8,0 •
38	"	"	5 (8)	24	19,86	4,45	15,41	4,4 •
39	"	"	12(6)	24	15,11	1,73	13,38	8,7 •
40	"	"	13(5)	24	11,81	2,17	9,64	5,4 •
41	Несвижский	Альба	Девичий	24	16,96	1,17	15,79	14,4 •
42	"	"	Альбянский	24	12,20	0,79	11,41	15,4 •
43	"	"	Свитязский	24	20,81	7,35	13,46	2,8 •
44	Городищенский	Михновичи	2	24	2,83	1,60	1,23	1,8
45	"	"	3	24	3,28	2,87	0,41	1,1
46	"	"	6	24	21,06	5,50	15,56	3,8 •
47	"	Великое Село	3	15	7,63	2,39	5,24	3,2
48	"	"	7	15	8,75	2,95	5,80	3,0
49	Барановичский	Гавиновичи	Котлище	24	5,09	2,15	2,94	2,4
50	"	"	Б. Косище	24	7,18	2,59	4,59	2,8
51	"	"	Вырастной 1	24	1,30	0,60	0,70	2,2
52	"	"	Вырастной 2	24	0,69	<u>0,32</u>	0,37	2,2
53	Брестский	Комаровка	2	24	3,00	3,05	—0,05	1,0
54	"	"	3	24	2,47	2,41	0,06	1,0
55	"	"	6	24	2,77	3,17	—0,40	0,9
56	"	"	7	24	2,00	2,22	—0,22	0,9

Примечание: № 1—9—Молодечненская обл., обследованы 19—25/VI 1958 г.;
 № 10—40—Гродненская обл., обследованы 9—29/VII 1958 г.;
 № 41—43—Минская обл., обследованы 9/VII 1959 г.;
 № 44—56—Брестская обл., обследованы 12—26/VII 1959 г.

водосбором. Их общей характерной чертой является запущенность, слабая, экстенсивная хозяйственная эксплуатация. По многу лет подряд они не спускаются на зиму, не обкашиваются и вследствие этого сильно зарастают макрофитами. Естественная рыбопродуктивность прудов этой группы низка и редко превышает 80—85 кг/га.

Пруды третьей группы расположены среди возделываемых полей или вблизи населенных пунктов. Они в значительно меньшей степени зарастают жесткой растительностью. Естественная рыбопродуктивность таких прудов нередко достигает 100—120 кг/га.

Все пруды четвертой группы, характеризующиеся особенно высокими показателями интенсивности фотосинтеза, представляют собой окультуренные рыбоводные угодья, на которых ведется интенсивное прудовое рыбоводство, включая уплотненные посадки и кормление рыбы искусственным кормом. Пруды этой группы удобряются либо внесением минеральных и органических удобрений, либо за счет экскрементов водоплавающей птицы или стока с рядом расположенных скотных дворов и т. п. К этой группе прудов относятся пруды колхоза

«Победа» Гродненской области, пруды рыбхоза «Альба» Минской области и др. Естественная рыбопродуктивность этих прудов достигает 250—300 кг/га и более. Характерной особенностью прудов этой категории является отсутствие жестких зарослей и устойчивое «цветение» воды в летний период. В самых лучших из них развитие погруженной (мягкой) растительности крайне ограничено.

Таким образом, наши данные подтверждают вывод, что между интенсивностью фотосинтеза планктона и рыбопродуктивностью прудов существует тесная положительная связь. Вместе с тем со всей очевидностью обнаруживается, что другая форма первичной продукции— в виде зарослей высшей водной растительности—в условиях Белоруссии не является признаком высокой рыбопродуктивности прудов. Скорее можно говорить об обратной зависимости между первичной продукцией макрофитов и рыбопродуктивностью прудов.

Очевидно, в наших прудах нет достаточно благоприятных условий для быстрого разрушения и включения в биотический круговорот органического вещества, создаваемого в процессе вегетирования высших водных растений. В этих условиях оно накапливается в донных отложениях, способствуя заилению и заболачиванию прудов. В этом отношении рыбоводные пруды Белоруссии существенно отличаются от водоемов дельты Волги, наблюдения на которых привели К. В. Горбунова к выводу, что в трофике водоемов дельты Волги основную роль играет высшая водная растительность.

Кратко резюмируя сказанное, приходим к выводу, что в цепи продукционных процессов рыбоводных прудов первичная продуктивность планктона играет исключительно важную роль, и ее изучению в рыбохозяйственных исследованиях следует уделять надлежащее внимание. Задача состоит в том, чтобы найти надежные пути регулирования первичной продукции и направленного формирования всего биологического режима прудов. В этом залог успеха повышения их рыбопродуктивности до того уровня, который намечается перспективными планами развития прудового рыбоводства в нашей стране.

О СООТНОШЕНИИ МЕЖДУ СОСТАВОМ ПРУДОВОГО ФИТОПЛАНКТОНА И ПРОЯВЛЕНИЕМ ЕГО «ПОТРЕБНОСТИ» В БИОГЕННЫХ ЭЛЕМЕНТАХ

Л. П. БРАГИНСКИЙ

(Институт гидробиологии Академии наук УССР)

На настоящем симпозиуме впервые вынесены на обсуждение широкого круга специалистов-гидробиологов результаты работ по изучению фотосинтеза планктона в водоемах различного типа. В этой связи значительный интерес должно представлять и обсуждение результатов таких исследований, в которых изучался не фотосинтез планктона как таковой, а другие гидробиологические процессы, но в качестве основной предпосылки использовались результаты определения интенсивности фотосинтеза планктона. Здесь в первую очередь нужно указать на исследования Г. Г. Винберга [6] и других авторов, проведенные с помощью метода биологических испытаний, который использовался в последние годы при рыбохозяйственных экспериментах по удобрению прудов.¹

По мнению большинства исследователей, этот метод дает четкий ответ на вопрос, в каких биогенных элементах нуждается водоем для интенсивного формирования первичной продукции. В связи с этим биологические испытания приобретают определенное индикаторное значение при выборе наиболее эффективных минеральных удобрений в конкретных условиях того или иного прудового хозяйства. Этот метод, видимо, может быть полезен и при исследовании закономерностей первичного продуцирования в водоемах. С помощью метода биологических испытаний было, в частности, продемонстрировано наличие у прудового фитопланктона потребности в азоте [2—11, 14] и показано, что пруды отнюдь не «самообеспечиваются» азотом, как это на протяжении трех последних десятилетий в соответствии с выводами Демоя (1925) утверждалось в распространенных в СССР учебных пособиях по гидробиологии [15] и прудовому рыбоводству [1, 12].

Используя в 1954, 1955 и 1956 гг. в гидробиологических исследованиях на прудах метод биологических испытаний в модификации Г. Г. Винберга [8] и работая совместно с группой альгологов Киевского университета (руководитель доц. И. А. Фролова), мы собрали довольно значительный материал, на основании которого представляется возможным показать, как изменения видового состава фитопланктона увязываются с изменениями его «потребности» в биогенных элементах, определяемой по интенсивности фотосинтеза.

¹ Мы не останавливаемся на описании самой методики, известной по публикациям Г. Г. Винберга [6—10].

Наши основные исследования в массовых сериях проведены на выростных и нагульных прудах карповых рыбобитомников Васильковского района Киевской области, расположенных по р. Стугне, а также (в единичных сериях) на смежных прудах Васильковского и Фастовского районов Киевской области и в рыбобитомниках Черниговской, Кировоградской и Черкасской областей.

На прудах, являвшихся основными объектами исследования—в рыбобитомниках колхозов им. Куйбышева и им. Жданова Васильковского района Киевской области, в течение трех вегетационных сезонов (1954—1956 гг.) регулярно ставились биологические испытания, отбирались сетным и отстойным методами пробы фитопланктона и измерялась температура воды. Осадки водорослей, образовавшиеся в опытных склянках, подвергались анализу *in vivo*. Некоторое количество осадка фильтровали через мембранные фильтры, осадок с фильтров смывали в небольшие пробирки и фиксировали формалином для более детального изучения. Часть фиксированных осадков была обработана следующим образом. В капле осадка на предметном стекле подсчитывали 200 экз. водорослей и определяли систематическую принадлежность каждой формы. Массовые формы определяли до рода и вида. В других случаях определялся лишь групповой состав осадков и преобладающие формы.

Таким образом, в нашем распоряжении оказались следующие параллельные данные: 1) видовой состав фитопланктона около 20 прудов на протяжении двух вегетационных сезонов; 2) показатели биологических испытаний, проведенных на тех же водоемах; 3) результаты анализа осадков, образовавшихся при экспозиции склянок. Кроме того, мы имели возможность сопоставить результаты скляночных опытов с данными о развитии фитопланктона в прудах после внесения удобрений.

Остановимся прежде всего на характеристике группового состава осадков, образовавшихся в опытных склянках после экспозиции в прудах в течение 4—6 дней при добавлении биогенных веществ и их комбинаций. Во всех опытах биогенные вещества добавлялись до следующих концентраций: N 2,7, P 1,2, K 4 мг/л; кроме того, вносились NaNO_3 , $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, технический суперфосфат и K_2SO_4 .

В склянках с добавленными соединениями азота преобладали или полностью вытесняли все остальные формы водоросли из группы протококковых (табл. 1): *Scenedesmus acuminatus*, *Sc. acum.* var. *biseriatus*, *Sc. quadricauda* (f. *typica*, var. *armatus*, var. *abundans*, var. *setosus*, var. *enalternans*), *Sc. opoliensis*, *Sc. opol.* var. *carinatus*, *Sc. obliquus*, *Sc. bijugatus*, *Sc. arquatus*, *Sc. arc.* var. *platydiscus*, *Ankistrodesmus acicularis*, *A. falcatus*, *A. setigerus*, *A. angustus*, *A. fusiformis*, *Pediastrum tetras*, *P. boryanum*, *P. duplex* var. *reticulatum*, *P. spinulosum*, *Tetraëdron triangulare*, *T. minutum*, *T. incus*, *T. caudatum*, *T. hastatum*, *Coelastrum microporum*, *Tetrastrum glabrum*, *Actinastrum hantzschii*, *Lagerheimia chodatii*, *L. wratislawiensis* и др. (Определения И. А. Фроловой. Курсивом выделены наиболее интенсивно размножающиеся формы.)

Доминирование их имело место как при добавлении к осадку только соединений азота, так и при внесении комбинаций азотсодержащих соединений с другими элементами (NP, NK и NPK). Почти во всех случаях протококковые составляли не менее 50% общего количества видов, находившихся в осадке. Однако в склянках с N и NP домини-

Таблица 1

Соотношение (по количеству особей, ‰) основных групп планктонных водорослей в осадках из склянок, экспонировавшихся по методу биологических испытаний (1954—1955 гг.)

Испытуемый элемент	Протококковые	Диатомовые	Трахеломонады	Сине-зеленые	Десмидиевые
N	49 — 100	4 — 43	0 — 26	0 — 1	2 — 7
P	18 — 41	9 — 70	—	6 — 44	6 — 22
K	1 — 10	—	—	0 — 100	80 — 100
NP	12 — 88	6 — 52	1 — 18	0 — 7	3 — 8
NK	62 — 99	1 — 8	0 — 2	0 — 4	—
PK	11 — 29	1 — 15	2 — 24	23 — 84	1 — 2
NPК	32 — 97	4 — 59	0 — 26	2 — 9	—

рующими формами протококковых были *Scenedesmus* sp. sp. и *Ankistrodesmus* sp. sp., а в склянках с НК часто не отмечалось резкого преобладания какого-либо одного вида. Наличие значительного количества диатомовых из родов *Pinnularia* и *Navicula* при их преобладании над протококковыми характерно для осадков из склянок, содержащих фосфор, особенно в «чистом» виде, так как при сочетании фосфора с азотом соотношение между диатомовыми и протококковыми сдвигается в сторону последних. На сочетание азота и фосфора положительно реагируют также трахеломонады (*Trachelomonada volvocina*, *T. hispida* v. *crenulato-collis*, *T. hispida* f. *tyrica* и *T. clibsi*).

Очень интересным и показательным является то обстоятельство, что в склянках с добавленными солями калия не обнаруживается вообще сколько-нибудь значительных осадков, а при микроскопии осадков обычно отмечались только десмидиевые, главным образом *Closterium* (*Cl. littorale*, *Cl. succisum*), *Cosmarium* (*C. incarnum*, *C. calcareum*, *C. botrytis*, *C. menenghinii*) и *Staurostrum* (*S. polymorphum* и *S. punctatum*). «Цветение» десмидиевых водорослей мы обнаруживали и после внесения в пруды калийных и калийно-фосфорных удобрений. В то же время применение калия в биологических испытаниях, как правило, давало отрицательный эффект и снижало эффективность фотосинтеза планктона: в 50 сериях опытов, в которых в качестве испытуемого элемента был использован калий, содержание кислорода в опытных склянках не превышало 114—120% к контролю, а, как правило, составляло 60—92% (в минимуме даже 20%), при ошибке опыта $\pm 25\%$.

Особенного внимания заслуживают данные анализа осадков из склянок с РК. Здесь часто отмечались богатые осадки из *Cyanophyta*, особенно *Microcystis aeruginosa*. В большинстве опытов комбинация РК не давала сколько-нибудь значительного эффекта фотосинтеза. Интересно, что колонии микроцистиса (а также *Aphanizomenon fl. aquae*) при экспозиции склянок с водой из «цветущего» им водоема легко подвергаются разрушению (вода в склянках просветляется). В склянках с РК как те, так и другие колонии прекрасно сохранялись. Вместе с тем эффект фотосинтеза в «цветущей» микроцистисом воде под влиянием РК не возрастает. Для примера при-

водим некоторые результаты биологических испытаний, проведенных на прудах с сине-зеленым (табл. 2) и другими типами цветения (табл. 3).

Таблица 2

**Показатели биологических испытаний на прудах, «цветущих»
Microcystis aeruginosa (колхоз им. Жданова Киевской обл.)**

Пруд	Дата постановки опытов	Температура воды, °C	O ₂ в контроле, мг/л	Эффект фотосинтеза (в процентах к контролю)						
				N	P	K	NP	NK	PK	NPK
Вырастной № 1	27—30/VI 1954 г.	22	23,8	25	60	70	60	—	46	60
Вырастной * № 2	16—20/VI 1955 г.	18—19	25,5	68	95	75	85	100	82	80
Вырастной № 2	2—6/VIII 1955 г.	25—26	15,0	100	75	75	100	—	100	100
Нагревной № 4	2—6/VIII 1955 г.	25—26	22,0	63	58	—	95	—	—	—
„Боярский“	8—13/IX 1955 г.	23—25	39,6	32	70	100	61	119	95	100

* Кроме *Microcystis*, много *Anabaena flos-aquae*.

Из табл. 3 видно, что эффект фотосинтеза в различных сериях испытаний существенно различен. При протококковых, эвгленовых и протококково-диатомовых «цветениях» огромный положительный эффект дает прибавка N и NP; при «цветении» *Anabaena spiroides* обнаружен эффект от добавления фосфора. В своеобразных водоемах Черниговского рыбопитомника наибольший эффект получен от PK и NPK при доминировании в составе планктона *Closterium* и *Pinnularia*.

Все эти факты свидетельствуют о том, что характер «цветения» и наличие в составе фитопланктона тех или иных доминирующих форм существенно отражаются на результатах биологических испытаний. В то же время в условиях скляночного опыта легко происходит смена доминирования планктонных форм, так как водоросли, подавленные в водоеме из-за недостатка минеральной пищи, *in vitro* при изобилии необходимых биогенов могут быстро размножиться. Поэтому в составе форм в осадках из опытных и контрольных склянок обнаруживаются глубокие различия, меняется структура планктонного комплекса, что одновременно указывает, в каком направлении могут развиваться процессы формирования фитопланктона при обеспечении водоема дефицитным биогеном.

Резюмируя результаты своих исследований, И. А. Фролова [16] указывает, что «сезонные изменения альгофлоры в исследованных прудах сводятся в основном к чередованию весеннего и осеннего размножения *Dinobryon* и планктонных видов диатомовых с летним количественным и качественным развитием протококковых и донных видов

Таблица 3

**Потребность прудового фитопланктона в биогенных элементах
при различных „цветениях“ воды и эффект фотосинтеза**

Тип „цветения“	Виды вызывающие „цветение“	Потребность	Эффект фотосинтеза (в процентах к контролю)	Где и когда отмечено
Протокочковое	<i>Scenedesmus</i> sp. sp., <i>Ankistrodesmus</i> sp. sp.	N, NP	до 200	Колхозы им. Куйбышева и им. Жданова, июнь—июль 1954 — 1955 гг.
Трахеломонадное	<i>Trachelomonas volvocina</i> , <i>T. hispida</i>	N, NP	до 200	Колхоз им. Куйбышева, июнь — июль 1954 г.
Протокочково-диатомовое	<i>Scenedesmus</i> sp. sp., <i>Ankistrodesmus</i> sp. sp., <i>Pinnularia</i> sp. sp., <i>Navicula</i> sp. sp.	NP	250	Колхоз им. Куйбышева, июнь — июль 1954 г.
Десмидиево-диатомовое	<i>Closterium</i> sp. sp., <i>Pinnularia</i> sp.	PK, NPK	150 — 170	Черниговский рыбпитомник, август 1955 г.
Сине-зеленое	<i>Anabaena spiroides</i>	O,P	131 — 134	Лесной пруд, пруд с. Еленовки, август 1955 г.
	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	0	меньше 100	Ворошиловский рыбпитомник, июль 1955 г.

диатомовых. В некоторых прудах летом возникают «цветения» от массового развития микроцистиса, а иногда и вольвокса. Эта периодичность сезонного развития водорослей ничем по сути не отличается от общепризнанной схемы сезонного развития альгофлоры в прудах Украины, по данным Д. О. Свиренко». Она отмечает также, что «периоды весенней и осенней гомотермии характеризуются преобладающим развитием сине-зеленых водорослей (виды рода *Anabaena*). Весной и осенью в планктоне заметную роль играют *Asterionella*, *Synedra*, *Melosira*. Мало развит *Ceratium*, иногда кратковременно „цветет“ *Colasium*».

Этому циклу в основном соответствует и определенный ритм сезонной динамики изменений «потребностей» фитопланктона в биогенных элементах, состоящий обычно в следующем: а) весной (в мае—начале июня) в неспускавшихся прудах и во вновь залитых выростных прудах отмечается некоторое возрастание потребности в фосфоре; б) в дальнейшем происходит неуклонное возрастание потребности в азоте и в NP (вторая половина июня—первая половина

августа); в) под конец вегетационного сезона биологические испытания часто не дают никаких характерных показателей, что иногда бывает связано с бурными «цветениями» сине-зеленых.

При сопоставлении данных альгологического анализа осадков, полученных в склянках с прибавленными биогенными веществами, и проб, собранных на удобренных прудах, можно констатировать определенное сходство в реакциях фитопланктона на однотипные удобрения, особенно на азотные. Такие формы, как *Trachelomonas volvocina*, *T. hispida*, *Scenedesmus* sp. sp. реагируют на внесение азотсодержащих удобрений и *in vitro* и в водоемах усиленным размножением, обуславливая тем самым повышение интенсивности фотосинтеза; диатомовые (*Pinnularia* sp. sp., *Navicula* sp. sp.) и некоторые сине-зеленые (*Merismopedia punctata*, *M. tenuissima*) таким же образом реагируют на прибавление фосфора; на калий медленно реагируют представители десмидиевых водорослей из родов *Closterium*, *Cosmarium* и *Staurastrum*, не приводя к повышению интенсивности фотосинтеза.

Все это вместе взятое позволяет прийти к выводу о существовании определенных индикаторных комплексов прудового фитопланктона, закономерно складывающихся в прудах (и в прудовой воде *in vitro*) при избытке или недостатке основных биогенных элементов и закономерно реагирующих на изменения их концентрации. Как и в водоемах, подвергающихся загрязнению, индикаторное значение, видимо, имеют не отдельные виды, а их группировки в целом. В соответствии с принятыми в гидробиологии традициями мы предлагаем именовать формы, входящие в состав этих комплексов, и самые комплексы соответственно нитрофилами (с подразделением на поли-, мезо- (α и β) и олигонитрофилы в зависимости от скорости реагирования на избыток минеральных форм азота), фосфоролюбивыми и калиелюбивыми. Такого рода экологическая классификация фитопланктонных организмов и их комплексов, возможно, позволит отметить пути бонитировки рыбоводных прудов как объекта применения минеральных удобрений и значительно дополнит метод биологических испытаний.

Поскольку метод биологических испытаний еще сравнительно нов, в процессе исследований необходимо совершенствовать технику его применения, уточнить степень достоверности и условия, при которых показатели, получаемые с его помощью, могут быть признаны наиболее убедительными. Важно также правильно интерпретировать результаты опытов. С этой точки зрения необходимо прежде всего подчеркнуть установленный нами факт возникновения грубых ошибок при постановке биологических испытаний с водой из прудов, «цветущих» *Microcystis* и *Aphanizomenon*, колонии которых *in vitro* сначала образуют агрегаты, а затем быстро разрушаются (*Microcystis* разлагается с образованием неприятно пахнущих продуктов распада); при этом, естественно, грубо искажаются показания контрольного опыта, так как распадающиеся водоросли поглощают кислород, а также показатели в опытах с N, NP и NPK; в то же время в склянках, содержащих фосфор и калий (PK), эти водоросли не подвергаются распаду. Поэтому одно из важнейших методических требований в этом случае, очевидно, должно состоять в предварительной фильтрации испытуемой воды через грубые фильтры, пропускающие все формы,

кроме колониальных *Cyanophyta*, или же испытаний вообще нельзя ставить при «цветениях» *Microcystis* и *Aphanizomenon*.

Второй важный методический момент, который следует учитывать, заключается в том, что калий не является стимулятором фотосинтеза

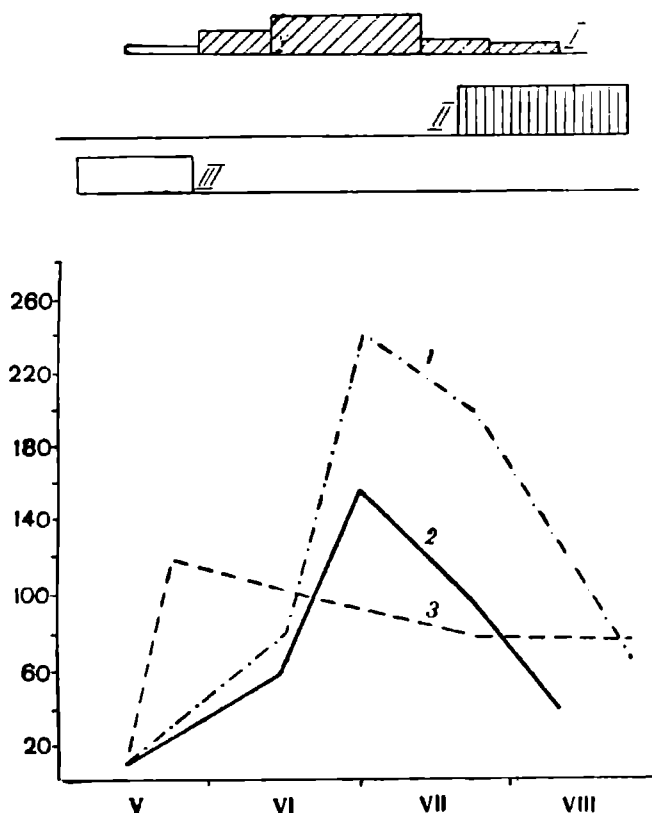


Рис. 1. Потребность в биогенных элементах и динамика массовых форм фитопланктона в прудах колхоза им. Жданова Васильковского района (1955 г.):

I—протококковые; II—микроцистис; III—афанизоменон;

1—NR; 2—N; 3—P. На вертикальной оси—эффект фотосинтеза в процентах к контролю

или размножения водорослей: он, быть может, в какой-то мере и стимулирует размножение перечисленных видов десмидиевых, но эти формы размножаются медленно, особенно в сравнении с нитрофилами, и в пределах применявшихся до сих пор сроков экспозиции опытных сосудов не могут обеспечить сколько-нибудь значительного усиления фотосинтеза. Содержание кислорода в склянках с калием повышается обычно не более чем на 20—25% к контролю, т. е. не превышает установленной ошибки опыта. В то же время наблюдаемая довольно часто эффективность влияния на фотосинтез комбинаций NK и NPK должна быть отнесена преимущественно за счет азота и фосфора, так как лишь в редких случаях положительный эффект от

10 Заказ 177

этих комбинаций сочетается с положительным эффектом от одного калия. Следовательно, опыты, в которых используется калий как один из испытуемых биогенов, должны проводиться при значительно более длительных экспозициях, чем обычно. Выводы же об отсутствии в прудах потребности в калии, сделанные на основе проводившихся до сих пор опытов с короткой экспозицией (2—6 суток), видимо, следует считать во многих случаях преждевременными.

На избыток соединений азота всегда реагирует определенный комплекс нитрофильных форм, преимущественно одноклеточных водорослей, размножающихся со скоростью, пропорциональной наличию в среде необходимого для них минерального азота. Это деление происходит с чрезвычайной быстротой, как своеобразная «цепная» реакция, вследствие чего клетки часто приобретают неспецифическую форму. Именно поэтому в склянках, содержащих N, эффект повышения фотосинтеза достигается при очень кратковременной экспозиции (2 суток). Аналогичные явления происходят и в водоеме при внесении минеральных и азотных удобрений. При этом, естественно, наблюдается резкое усиление фотосинтеза.

Видимо, именно этим следует объяснить тот совершенно неожиданный факт, что «потребность в азоте» была обнаружена в прудах СССР почти повсеместно от Прибалтики до Краснодарского края. Положительный эффект фотосинтеза от прибавления азотных и азотно-фосфорных удобрений является естественным результатом размножения в опытных склянках нитрофильных организмов, в основном протококковых, которые в прудах есть почти повсюду. Характерна чрезвычайная интенсивность фотосинтеза, достигающая здесь 200—350% к контролю. Результаты этих опытов свидетельствуют о том, что «суммарный фотосинтез» прудового фитопланктона лимитируется в первую очередь дефицитом минеральных форм азота и фосфора и может резко возрастать при удовлетворении этой потребности. На основании этого теоретически важного вывода несколько лет назад (в 1952—1957 гг.) Г. Г. Винбергом, В. И. Жадиным и другими советскими исследователями после тридцатилетнего отрицания значения азотных удобрений в прудовом хозяйстве был вновь поставлен вопрос об изучении и использовании этих форм удобрений.

Наиболее спорно, какой процесс в естественных условиях водоема является преобладающим и совершается быстрее: поглощение минеральных соединений азота нитрофильными планктонными водорослями, утилизирующими его в процессе построения органической массы, или микробиальная денитрификация. В этой связи хотелось бы подчеркнуть, что в наших полевых опытах с внесением удобрений усиленное размножение водорослей-нитрофилов оказывалось возможным только после длительной предварительной подготовки водоема частым внесением азотных удобрений. При достаточном развитии нитрофильной флоры управление ее размножением путем внесения азотных удобрений значительно облегчается, что свидетельствует о важной роли исходной концентрации нитрофилов. Однако мы еще слишком мало знаем о минеральном питании фитопланктона и водных микроорганизмов, чтобы высказывать какие-либо определенные суждения по этому поводу. Решающее слово в этом вопросе может и должна в ближайшее время сказать радиогидробиология.

В заключение следует еще указать, что установленный параллелизм между сезонными изменениями потребности прудового фитопланктона в биогенных элементах и динамикой его видового состава подчеркивает бесполезность единичных опытов при работе методом биологических испытаний и свидетельствует о том, что использование любых вариаций этого метода при разработке проблемы первичного продуцирования в водоемах может быть эффективным только при условии длительной стационарной работы.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Арнольд И. Н. 1941. Удобрение прудов, М. [2] Баранов. И. В. 1949. Гидрохим. материалы, 16. [3] Брагинский Л. П. 1955. Сб. научн. работ Укр. н.-и. ст. рыбоводства, 1. [4] Брагинский Л. П. 1958. Там же, 3. [5] Брагинский Л. П., Фролова И. А. 1959. Тр. VI Совещ. по пробл. биол. внутр. вод. [6] Винберг Г. Г. 1952. Усп. совр. биол., 24. [7] Винберг Г. Г. 1953/54. Уч. зап. Белорусск. ун-та, 17. [8] Винберг Г. Г. 1954. Природа, 1. [9] Винберг Г. Г. 1956. Ж. общ. биол., 17. [10] Винберг Г. Г. 1956. Минеральное удобрение рыбноводных прудов, Минск. [11] Гапоненко В. И. 1953. Значение азота и фосфора для жизнедеятельности фитопланктона при минеральном удобрении прудов. Автореф. дисс., Минск. [12] Елеонский А. Н. 1946. Прудовое рыбоводство, М. [13] Жадин В. И. 1957. Тр. пробл. и темат. совещ. Зоол. ин-та АН СССР, 7. [14] Жадин В. И. 1959. Тр. VI Совещ. по пробл. биол. внутр. вод. [15] Зернов С. А. 1949. Общая гидробиология, М. [16] Фролова И. А. 1958. Сб. научн. работ. Укр. н.-и. ст. рыбоводства, 3.

БИОМАССА ФИТОПЛАНКТОНА РЫБОВОДНЫХ ПРУДОВ БЕЛОРУССКОГО ПОЛЕСЬЯ

Н. И. СРЕТЕНСКАЯ

(Академия наук Белорусской ССР)

Рыбхозы Белорусского Полесья «Красная Зорька», «Белое» и «Тремля» расположены среди лесных массивов и имеют сильно заболоченный водосбор питающих пруды водонисточников.

Наблюдения над развитием фитопланктона проводились в 1953, 1954 и 1958 гг. на 6 нерестовых, 13 выростных и 11 нагульных прудах, а также на питающих пруды озерах Червоном, Белом и канале, несущем воды из р. Тремля. Пробы собирались периодически не реже двух раз в месяц в 1953 и 1954 гг. В 1958 г. было проведено однократное обследование указанных прудов. Всего собрано и обработано 527 проб, из них 306 проб—счетным методом. Сбор качественных проб проводился планктонной сетью, а количественных—мембранным методом. Определение биомассы фитопланктона производилось путем подсчета отдельных форм в камере Фукс-Розенталя и расчета индивидуальных весов организмов. Средние сырые объемы и веса рассчитаны нами для 81 наиболее распространенного в прудах вида [4]. О видовом составе фитопланктона сообщено в другом месте [3].

Важную роль в планктоне исследованных водоемов играют сине-зеленые водоросли (табл. 1, 2 и 3). Многие рыболовные пруды Полесья характеризуются богатой продукцией при небольшом числе представителей этой группы. Господствующее положение в планктоне занимают обычно *Microcystis aeruginosa* Kütz., *Gomphosphaeria lacustris* Chod., *Anabaena flos-aquae* Breb. Массовое развитие сине-зеленых наблюдалось в нагульных прудах рыбхоза «Тремля», особенно в 1958 г.; так, биомасса видов рода *Microcystis* в пруду № 3 доходила до 280 г/м³. Выростные пруды этого же рыбхоза имели очень ограниченное развитие сине-зеленых, в среднем до 1 г/м³. В нагульных и выростных прудах рыбхоза «Белое» имело место массовое развитие *Gomphosphaeria lacustris* Chod., *Woronichinia Naegelia* El при длительном устойчивом «цветении» воды. В нагульных и выростных прудах рыбхоза «Красная Зорька» развитие сине-зеленых было умеренным, а если и наблюдалось «цветение» в выростных прудах, то оно было кратковременным, в среднем биомасса равнялась 3 г/м³; только в 1954 г. в выростных прудах № 9 и 10 вид *Microcystis aeruginosa* Kütz. создавал биомассу до 12—13 г/м³. В нерестовых прудах рыбхозов «Красная Зорька» и «Белое» представителей сине-зеленых было очень мало, с биомассой 0,01—0,9 г/м³.

Неодинаковое развитие сине-зеленых в прудах объясняется раз-

Таблица 1

Биомасса фитопланктона (г/м³) прудов рыбхоза „Красная Зорька“

Водоем	Год обследования	Группы водорослей								
		сине-зеленые	золотистые	диатомовые	пирофитовые	эвгленовые	вольвоксовые	прогококковые	десмидиевые	общая биомасса
Озеро Червонное	1954	50,20	—	4,50	—	0,01	—	20,60	0,02	75,33
	1958	177,20	—	9,20	1,10	—	0,08	3,70	0,08	190,66
Нагульные	№ 4	1953	0,10	—	0,58	—	0,25	0,60	1,29	2,83
		1954	4,65	—	0,90	—	0,12	0,56	1,18	7,42
		1958	0,81	—	0,43	—	0,05	—	0,14	1,42
	№ 5	1953	2,03	—	0,72	0,03	0,22	0,63	2,73	6,36
		1954	5,76	—	3,75	—	0,19	1,49	8,30	19,51
		1958	1,61	—	0,97	0,04	0,16	0,32	0,28	3,33
	№ 17	1953	1,20	—	0,30	0,10	0,06	2,42	0,04	5,00
	№ 3	1953	1,50	—	—	—	0,60	0,80	3,70	6,60
		1954	2,70	—	0,50	—	0,20	0,30	3,20	7,10
		1958	—	—	0,10	—	0,02	0,01	0,20	0,33
	№ 5	1953	3,70	—	0,10	—	0,30	1,40	4,20	9,70
		1954	4,40	—	0,90	—	0,40	0,08	3,00	8,88
		1958	—	—	0,01	—	0,10	0,04	0,40	0,55
Вырастные	№ 7	1953	2,50	—	0,60	0,03	2,10	2,90	4,40	12,53
		1954	3,20	—	0,07	—	0,08	0,03	0,30	3,68
		1958	—	—	—	0,03	0,06	0,01	0,50	0,60
	№ 9 (верхн.)	1953	0,70	—	0,10	0,01	1,60	0,90	6,00	9,31
		1954	12,70	—	0,03	—	—	0,10	0,60	13,43
		1958	0,01	0,20	1,10	0,05	0,10	0,30	0,20	1,96
	№ 9 (нижн.)	1953	5,10	—	0,03	0,01	0,10	2,70	2,60	10,54
		1954	13,00	—	—	0,10	0,02	0,10	0,80	14,02
		1958	0,10	—	1,10	—	0,50	—	0,70	2,40
	№ 10	1953	4,70	—	0,10	—	0,20	2,70	3,70	11,42
		1954	12,70	—	0,50	—	0,10	0,50	1,30	12,30
		1958	0,01	—	1,70	—	0,10	1,70	1,20	4,80
Канавы		1953	—	—	—	0,04	0,09	0,07	0,08	0,29
		1954	0,04	—	—	—	0,02	—	0,20	0,26
Нерестовые	№ 3	1953	0,01	0,10	0,01	0,09	0,35	0,71	0,06	1,34
		1954	0,01	—	0,03	—	0,22	0,20	0,22	0,70
	№ 5	1953	—	0,01	—	0,10	1,71	2,10	0,23	4,15
		1954	—	—	0,40	—	0,10	0,40	0,05	0,97
	№ 7	1953	0,03	0,01	0,03	0,01	1,90	0,46	0,27	2,71
		1954	—	—	0,30	—	1,60	0,80	0,05	2,75

Таблица 2

Биомасса фитопланктона (г/м³) прудов рыбхоза „Белое“

Водоем	Год обследования	Группы водорослей								
		сине-зеленые	золотистые	диатомовые	пиррофитовые	эвгленовые	вольвоксовые	протокочковые	десмидиевые	общая биомасса
Оз. Белое	1953	5,50	—	0,17	—	0,02	—	0,10	—	5,79
	1954	6,00	—	0,10	1,10	0,03	—	0,10	0,10	7,34
	1958	0,35	—	0,43	—	0,13	—	—	—	0,91
Канал перед нагульным прудом Заклетье	1954	4,20	—	0,06	1,00	0,03	—	0,06	—	5,35
	1958	0,20	0,02	0,60	—	1,00	0,30	0,20	—	2,32
Нагульные	Бомальковский	1953	9,60	1,50	0,10	0,80	0,30	0,20	0,30	12,85
		1958	93,40	—	—	—	0,03	0,20	5,60	99,25
	Боровской	1954	116,70	—	1,90	—	0,30	1,40	17,00	138,10
		1958	87,00	—	6,70	—	0,30	0,10	3,50	97,80
	Загразье	1953	2,60	0,03	0,24	—	0,60	0,20	1,80	5,52
		1954	42,20	—	2,00	—	0,50	0,80	5,20	51,30
		1958	272,3	—	0,30	—	0,70	—	2,90	276,23
	№ 11	1953	44,30	—	1,50	—	0,20	0,10	8,20	172,13
		1954	204,80	—	0,70	0,20	0,57	0,60	2,17	209,09
	№ 1	1953	27,40	—	—	0,01	0,07	0,30	0,90	28,80
		1954	1,97	0,005	0,04	0,005	0,50	6,23	1,10	9,91
		1958	120,50	—	0,06	—	0,10	—	0,80	121,56
Вырастные	№ 2	1953	14,90	0,01	0,10	0,03	0,06	0,04	1,20	16,54
		1954	0,60	—	—	—	0,15	4,40	2,10	7,35
		1958	578,6	—	—	—	0,03	—	2,10	580,73
	№ 3	1953	46,20	—	0,40	0,02	0,10	0,20	0,60	47,55
		1954	5,70	—	—	0,05	0,40	0,82	1,70	8,67
		1958	41,96	—	0,08	0,09	0,50	—	0,13	42,83
	№ 10	1953	—	0,03	—	0,06	4,71	2,75	0,24	7,79
		1954	0,07	—	—	0,07	0,53	0,04	0,32	1,03
	№ 11	1953	0,84	0,06	—	1,07	2,15	0,62	0,16	4,90
		1954	0,90	—	0,04	0,19	0,89	3,06	1,88	6,96
Нерестовые	№ 12	1953	0,46	—	—	0,16	2,27	0,75	—	3,64
		1954	—	—	—	0,22	1,46	2,47	0,73	4,88

Таблица 3
Биомасса фитопланктона (г/м³) прудов рыбхоза „Тремья“

Водоем	Год обследования	Группы водорослей										
		сине-зеленые	золотистые	диатомовые	пиррофитовые	энгленовые	вольвоксовые	протокочковые	десмидиевые	общая биомасса		
К а н а л	1953	—	—	0,40	—	0,002	—	0,03	—	0,432		
	1954	—	—	0,01	—	—	0,02	0,005	—	1,035		
	1958	—	—	0,01	—	0,005	—	—	—	0,015		
Н а г у д ь н ы е	№ 1	1953	11,90	—	—	0,07	0,01	1,90	0,05	13,93		
		1954	3,60	—	0,02	—	0,02	2,63	0,70	0,01	6,98	
		1958	189,50	—	0,06	—	0,34	—	9,30	0,20	199,40	
	№ 3	1953	14,30	—	0,20	—	0,30	0,04	3,60	0,03	18,47	
		1954	50,40	—	0,20	0,70	0,05	—	3,60	0,07	55,02	
		1958	282,30	—	0,02	—	0,06	—	10,30	0,05	292,73	
	№ 4	1954	1,30	—	0,003	—	0,05	1,05	0,55	—	3,033	
	№ 2	1958	158,20	—	—	—	—	—	0,65	0,05	158,90	
	№ 5	1958	28,80	—	0,10	0,10	0,30	1,30	23,7	0,20	54,50	
	В ы р а с т н ы е	№ 1	1953	—	0,02	0,04	0,60	0,40	0,97	0,50	0,01	2,54
			1954	—	—	—	—	—	26,50	0,01	—	26,51
			1958	0,20	—	—	—	—	0,01	0,50	—	0,71
№ 2		1953	—	—	0,70	2,00	0,20	0,50	0,40	0,06	3,86	
		1958	0,02	—	—	—	0,03	1,58	0,02	0,02	1,67	
№ 3		1953	—	—	0,05	0,50	0,20	1,42	1,35	0,04	3,56	
		1953	0,05	—	0,08	0,10	0,10	0,10	1,10	0,02	1,55	
№ 6		1953	—	—	—	—	0,40	7,95	1,40	0,10	10,85	
	1954	—	—	0,001	—	0,002	0,003	0,10	—	0,106		
	1958	2,90	—	0,10	—	0,07	—	0,10	—	3,17		

личиями в водоснабжении их. Высокий уровень грунтовых вод и малый уклон местности способствуют затоплению во время весеннего паводка больших массивов болот и низменных участков леса. Нагульные пруды рыбхоза «Тремля» заливаются в марте паводковыми водами, богатыми гуминовыми веществами, стимулирующими развитие растительных организмов [1, 5—7], с цветностью воды 350—400°, окисляемостью до 30 мг О/л и больше и рН до 6,8 [8]. Особенно большой смыв с поверхности почвы болот и лесов отмечен весной 1958 г., когда зимой выпало 288 мм осадков при многолетней норме 98 мм.

Вырастные пруды рыбхоза «Тремля» заливаются в мае после окончания паводка, когда водоисточник переходит на грунтовое питание. Вода в это время бесцветная, содержит мало органических веществ, чем мы и объясняем незначительное развитие сине-зеленых водорослей в вырастных прудах этого рыбхоза. Аналогичная картина залития прудов и развития в них сине-зеленых наблюдалась в вырастных и в нагульных прудах рыбхоза «Красная Зорька». В рыбхозах «Белое» и «Тремля» нагульные пруды заливаются гумифицированными паводковыми водами, что создает условия для обильного развития сине-зеленых. Вырастные пруды № 1, 2 и 3 рыбхоза «Белое» заполняются водой из выше лежащего нагульного пруда «Загрязье», поэтому развитие в них сине-зеленых было таким же, как и в нагульных прудах.

Весьма характерной для исследованных прудов является группа протококковых водорослей, особенно в летнее время. Самыми распространенными были виды родов: *Scenedesmus*, *Ankistrodesmus*, *Crucigenia*, *Pediastrum*, *Dictyosphaerium*. В нерестовых прудах биомасса протококковых была незначительной (0,05—0,73 г/м³), только в нерестовом пруду № 11 рыбхоза «Белое» биомасса *Scenedesmus quadricauda* Gréb. достигла 1,6 г/м³. Иная картина наблюдалась в нагульных и вырастных прудах, где было обнаружено видовое разнообразие протококковых и довольно большая биомасса их, порой до 30 г/м³.

В исследованных прудах вольвоксовые также достигали высокого развития, особенно в вырастных прудах рыбхозов «Белое» и «Тремля». В 1954 г. *Volvox aureus* Ehrenb. вызывал «цветение» воды в вырастном пруду № 1 рыбхоза «Белое» (биомасса равнялась 6,23 г/м³).

Эвгленовые представлены значительным числом видов при большом количественном их развитии, но ввиду небольших размеров клеток создаваемая ими биомасса незначительна—не более 4,7 г/м³. Виды рода *Trachelomonas* в планктоне прудов почти всегда преобладают среди других представителей эвгленовых.

В большинстве прудов диатомеи не играют большой роли. Наибольшего развития достигали виды родов *Melosira* (5,4 г/м³) и *Cyclotella* (3,8 г/м³) в августе 1954 г. в нагульном пруду № 5 рыбхоза «Красная Зорька». Подобную же биомассу эти виды создавали в пруду «Загрязье» рыбхоза «Белое». Слабое развитие планктонных диатомовых, можно думать, является характерной чертой прудового планктона.

Группа десмидиевых по разнообразию видов в некоторых прудах занимает довольно видное место. Наиболее распространенными являются виды родов *Staurostrum* и *Cosmarium*, но биомасса их незначительна—меньше 1 г/м³.

Перидинии представлены в прудах довольно бедно. *Sceratiun kirundinella* Bergh. имел массовое развитие в 1954 г. в оз. Белое ($3,1 \text{ г/м}^3$) и в канале у нагульного пруда «Заклетье» ($7,2 \text{ г/м}^3$). Однако этот вид не нашел подходящих условий для своего развития в прудах рыбхоза «Белое», где он вовсе не был встречен. Наши наблюдения показывают, что указанный вид не типичен для прудового планктона, как считает Д. О. Свиренко [2]. В условиях Белорусского Полесья его можно принять формой озерного типа. Виды рода *Peridinium* были встречены довольно часто в прудах рыбхоза «Тремля», особенно в выростном № 2 (1953 г.), где биомасса их была 2 г/м^3 .

Таблица 4

Биомасса фитопланктона (г/м^3) прудов рыбхозов Белорусского Полесья

Годы обсле- дова- ния	„Красная Зорька“				„Белое“				„Тремля“		
	оз. Чер- воное	Нагуль- ные	Вырост- ные	Нерес- товые	оз. Бе- лое	Нагуль- ные	Вырост- ные	Нерес- товые	Водо- источник	Нагуль- ные	Вырост- ные
1953	—	4,73	10,01	2,14	5,79	63,50	30,96	2,11	0,43	16,20	5,20
1954	75,33	13,46	9,90	1,17	7,34	132,83	8,64	4,29	1,04	31,00	13,31
1958	190,66	2,37	1,17	—	0,91	157,79	284,37	—	0,02	246,06	1,77
Средняя биомасса	132,99	6,85	7,03	1,65	4,68	118,06	95,99	3,20	0,49	97,79	10,14

Фитопланктон в разных категориях прудов имел неодинаковое развитие (табл. 4). Так, в нерестовиках общая биомасса фитопланктона была почти в 5 раз меньше, чем в выростных. Выростные пруды, в свою очередь, имели в два раза («Белое») и в 10 раз («Тремля») меньшую биомассу по сравнению с нагульными. В рыбхозе «Красная Зорька», ввиду более интенсивного удобрения выростных прудов, биомасса фитопланктона в них была выше, а иногда равна биомассе фитопланктона нагульных прудов. Общая биомасса фитопланктона по рыбхозу «Красная Зорька» была примерно в 15 раз меньше, чем в рыбхозах «Белое» и «Тремля». Наличие в воде прудов большого количества гуминовых веществ, как правило, приводило к повышению общей биомассы фитопланктона в основном за счет сине-зеленых водорослей.

Проводимые рыбхозами мероприятия—удобрение прудов, борьба с зарастаемостью, вспахивание ложа прудов—оказывают положительное влияние на фитопланктон, стимулируя его развитие, особенно протококковых водорослей.

Итак, фитопланктон большинства исследованных прудов характеризуется высокой продукцией сине-зеленых, большим количеством видов и сравнительно большим количественным развитием протококковых и качественным разнообразием эвгленовых. Характерны также вольвоксовые и десмидиевые. Меньшее значение имеют диатомовые. Роль остальных групп невелика. В общем фитопланктон исследованных прудов имеет те черты, которые свойственны прудовому планктону, или гелеопланктону.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Прат С. 1955. Folia biol. (Českosl.), 1. [2] Свиренко Д. О. 1918. Тр. О-ва испыт. природы при Харьк. ун-те, 49. [3] Сретенская Н. И. 1960. Весті АН БССР, сер. біял. навук, № 1. [4] Сретенская Н. И. 1961. Докл. АН БССР, 1. [5] Харкевич Н. С. 1953. Условня развития фитопланктона в водоемах, богатых гуминовыми веществами. Автореф. дисс. [6] Харкевич Н. С. 1958. Тр. Карельск. фил. АН СССР, 13. [7] Христева Л. А. 1948. Докл. ВАСХНИЛ, 7. [8] Цыганков И. В. 1960. Тр. Белорусск. н.-и. ин-та рыбн. х-ва, 3.
-

БИОМАССА ФИТОПЛАНКТОНА В РЫБОВОДНЫХ ПРУДАХ КОЛХОЗОВ И СОВХОЗОВ БЕЛОРУССИИ

Э. Л. ЧЕРНЯКОВА

(Белорусский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства)

В июне—июле 1958—1959 гг. Белорусским научно-исследовательским институтом рыбного хозяйства были организованы экспедиции с целью комплексного изучения рыбоводных прудов колхозов, совхозов и рыбхозов Белоруссии. Для определения видового состава и количественного развития фитопланктона на каждом пруду отбиралась вода с различных его участков и сливалась в ведро; после перемешивания 1 литр воды профильтровывался через мембранный «предварительный» фильтр. Отфильтрованные водоросли смывались с фильтра акварельной кисточкой в пробирку с 10 мл профильтрованной воды и фиксировались формалином. Туда же вносился и фильтр. Подсчет количества водорослей производился под микроскопом в камере Фукс-Розенталя. Биомасса рассчитывалась по числу особей и объемам клеток, вычисленным по результатам измерений. Всего собрано 69 осредненных проб на прудах Молодечненской, Гродненской, Минской и Брестской областей.

В шести прудах Молодечненской области, обследованных в июне 1958 г., биомасса фитопланктона колебалась от 0,034 до 9,474 г/м³, количество видов незначительно—46, встречаемость их единична.

Преобладающей группой водорослей в этих прудах были протококковые (19 видов), они отмечены повсеместно. Наиболее часто встречались *Scenedesmus quadricauda*, *Sc. acuminatus*, *Ankistrodesmus angustus*, реже *Actinastrum nantzschii*, *Pediastrum borianum*. Биомасса протококковых небольшая: 0,034—0,619 г/м³. Диатомовые водоросли также являлись доминирующей группой и также встречались во всех прудах. Биомасса их составляла 0,034—7,62 г/м³. Самая высокая биомасса диатомей отмечена в пруду № 2 учхоза «Новоселки».

Следующая по значению группа водорослей—эвгленовые—была представлена 8 видами, обнаруженными в четырех прудах. Наиболее часто встречались *Trachelomonas volvocina*, *Trachelomonas hispida* и др. Биомасса эвгленовых равнялась 0,038—1,299 г/м³. Наибольшее развитие они получили в прудах учхоза «Новоселки».

Пирофитовые водоросли были представлены одним видом *Gymnodinium*, который встречался почти во всех прудах, но в ограниченном количестве. Из десмидиевых водорослей было встречено всего 2 вида и только в одном пруду Беница. Ни в одном из обследованных прудов Молодечненской области не были обнаружены сине-зеленые.

Итак, фитопланктон прудов Молодечненской области характеризуется как бедностью видового состава, так и слабым количественным развитием. Общая биомасса его очень низкая: 0,034—1,571 г/м³. Только в пруду учхоза «Новоселки» вспышка развития вида *Cyclotella comta* повысила биомассу фитопланктона до 9,474 г/м³.

В Гродненской области пробы были отобраны из 29 прудов в июле 1958 г. Видовой состав фитопланктона здесь богаче, чем в прудах Молодечненской области (114 видов), и биомасса водорослей значительно выше (0,042—86,048 г/м³).

Доминирующей группой являлись протококковые водоросли. Повсеместно были обнаружены *Scenedesmus quadricauda*, *Ankistrodesmus angustus*, часто встречался *Coelastrum microporum*, *Pediastrum tetras*, *P. boryanum*, реже *Dyctiospherium pulchellum*. Биомасса протококковых достигала 76 г/м³.

Довольно обильно вегетировали и эвгленовые водоросли. Наиболее распространенными видами были *Trachelomonas volvocina*, *Tr. hispida*, *Leocincfls ovum*, *Euglena acus* и др. Биомасса эвгленовых колебалась в пределах 0,001—12,814 г/м³.

Диатомовые водоросли были представлены 32 видами, но с весьма незначительной биомассой: 0,005—0,994 г/м³. Диатомеи встречаются почти во всех прудах области. Повсеместно отмечена *Cyclotella comta*, очень часто *Navicula rinchocephala*, *Synedra ulna*, *Cymbella cistula*.

Представители группы пиропитовых отличались значительным количественным развитием, их биомасса достигала 6 г/м³. Очень часто встречались *Gymnodinium* и *Peridinium*. Сине-зеленые обнаружены в шести прудах, они представлены 11 видами, из которых наиболее часто встречались *Anabaena* sp., *Aphanizomenon flos-aquae* и др.

Десмидиевые водоросли были представлены 10 видами, но с незначительной биомассой. Часто встречался *Cosmarium* sp., *Staurostrum vestitum*.

Что касается группы «прочих» водорослей, то они имеют довольно высокую биомассу. Здесь наибольшего развития достигали вольвоксовые водоросли, особенно *Pandorina morum*. Этот вид встречался почти во всех прудах области и в значительном количестве. Почти во всех прудах был обнаружен вид *Chlamidomonas* sp., часто встречалась *Eudorina elegans*.

Пруды Минской области обследовали в июле 1959 г. Количество видов небольшое—60, биомасса—0,176—3,077 г/м³.

И в качественном и в количественном отношении первое место в прудах области принадлежит протококковым водорослям. Они представлены 25 видами, правда, встречаемость их незначительная и биомасса невысокая: 0,001—0,352 г/м³. Наибольшее распространение получили *Scenedesmus quadricauda*, *Tetrastrum heterocantum*, *Crucigenia rectangularis*, часто встречались *Pediastrum tetras*, *Scenedesmus acuminatus* и др.

Диатомовые водоросли представлены 10 видами. Наиболее часто встречались *Cyclotella comta* и *Nitzschia acicularis* и др. Биомасса диатомей колебалась от 0,029 до 0,330 г/м³.

Эвгленовые хотя и представлены 11 видами, но встречались в весьма незначительных количествах. Наиболее часто попадался *Trachelomonas volvocina*. Остальные виды эвгленовых обнаружены только в прудах рыбхоза «Альба». Биомасса их достигала 0,047 г/м³.

Сине-зеленые не встречались, только в пруду д. Шашковщина было значительное развитие *Anabaena contorta*.

Прочие водоросли представлены десмидиевыми и зелеными нитчатками (по 2 вида). Их биомасса равнялась 1,245 г/м³. Что касается пиррофитовых водорослей, то из них встречался только один вид *Gymnodinium* sp. в пруду д. Шашковщина, где биомасса его была более 1 г/м³.

Пруды Брестской области, обследованные в июле 1959 г., в количестве 28, наиболее богаты фитопланктоном и в видовом (130) и в количественном отношении. Наибольшую биомассу давали эвгленовые водоросли (до 27 г/м³). Количество обнаруженных видов эвгленовых небольшое—16, но встречались они очень часто и в значительных количествах. *Trachelomonas volvocina* и *Tr. hispida* встречались во всех прудах области, немного реже встречались *Phacus pleuronectes*, *Trachelomonas lacustris*, *Tr. planctonica* и др. Протококковые водоросли представлены 57 видами и доминировали над другими группами. Повсеместно встречались *Scenedesmus quadricauda*, *Ankistrodesmus angustus*, *Dictiosphaerium pulchellum*, *Coelastrum microporum*, часто встречались *Pediastrum boryanum*, *Crucigenia fenestrata* и др. Биомасса протококковых равнялась 0,039—6,651 г/м³.

Значительную биомассу в прудах Брестской области по сравнению с другими областями давали пиррофитовые водоросли (до 17 г/м³). Диатомовые, представленные 21 видом, имели незначительную встречаемость и небольшую биомассу—до 2 г/м³. Чаше других встречались *Cyclotella comta*, *Nitzschia acicularis*, *Cymbella cistula* и др.

Сине-зеленые были представлены 11 видами. Наиболее часто встречалась *Gomphospheria lacustris*. Встречаемость видов родов *Anabaena*, *Gloecapsa* и др. единична. В двух прудах области наблюдалось «цветение», вызванное в одном пруду видом *Aphanizomenon flos-aquae*, в другом *Microcystis aeruginosa*.

Остальные группы водорослей занимали весьма незначительное место, за исключением зеленой водоросли *Pandorina togon*, которая встречалась повсеместно и в значительном количестве.

В Брестской области пробы были отобраны также и в прудах четырех рыбхозов: «Бытень», «Соколово», «Страдеч», «Карпин». Биомасса фитопланктона в прудах этих рыбхозов немного выше, чем в прудах колхозов. В видовом составе водорослей большой разницы не замечалось.

Таким образом, в результате проведенных исследований выяснено, что фитопланктон в рыбноводных прудах Белоруссии представлен 140 видами. По количеству видов доминирующей группой почти во всех прудах Белоруссии являются протококковые водоросли, затем идут эвгленовые и диатомовые, часто встречаются пиррофитовые. Десмидиевые имеют гораздо меньшее значение. Вольвоксовые и зеленые нитчатки представлены слабо. Сине-зеленые в ряде прудов не были обнаружены совсем или имели очень ограниченное количество видов. Все это говорит о сравнительной бедности видового состава водорослей фитопланктона исследованных прудов.

Следует отметить, что в запущенных, сильно заросших жесткой растительностью и заболоченных прудах наблюдается более обильное развитие эвгленовых водорослей, а в более окультуренных, свободных от зарослей прудах, и особенно в новопостроенных (молодых) прудах доминирующую роль играют протококковые.

По величине общей биомассы фитопланктона все обследованные пруды можно подразделить следующим образом:

I. Пруды с биомассой фитопланктона менее 1 г/м^3 . Таких прудов было 20, что составляет около 28% всех исследованных прудов.

II. Пруды с биомассой фитопланктона $1\text{—}10 \text{ г/м}^3$ —33 пруда (48%).

III. Пруды со сравнительно высокой биомассой в пределах $10\text{—}100 \text{ г/м}^3$ —14 прудов (20%).

IV. Группа прудов с биомассой фитопланктона свыше 100 г/м^3 . В наших исследованиях таких прудов оказалось всего лишь 2 из общего числа 69.

Если принять во внимание, что наши наблюдения проведены в самый разгар вегетационного периода (июнь—июль), то со всей очевидностью приходим к выводу, что обследованные пруды колхозов и совхозов Белоруссии характеризуются слабым количественным развитием фитопланктона.

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ПЛАНКТОНА В ПРУДАХ ЛАТВИЙСКОЙ ССР

М. МАТИСОНЕ

(Институт биологии Академии наук Латвийской ССР)

Исследования первичной продукции планктона в прудах Латвии проводились летом 1958 г. Институтом биологии АН Латвийской ССР на выростных прудах прудовых хозяйств Скрундского и Екабпилсского районов, причем в прудовом хозяйстве «Рита Аусма» Скрундского района они были выполнены совместно с Зоологическим институтом АН СССР. Первичная продукция планктона в Скрундском прудовом хозяйстве изучалась в прудах № 9, 20, 27 в июле и августе, а в Екабпилсском прудовом хозяйстве—в пруду «Данциньш» с июня по август. Исследованные пруды, за исключением последнего, не удобрялись. В пруд «Данциньш» в вегетационном периоде были внесены минеральные и органические удобрения.

Исследования первичной продукции планктона проводились с помощью скляночного метода с применением кислородного (М. Н. Матисоне) и углеродного C^{14} (Н. Н. Хмелева) вариантов.

В пруду «Данциньш» продукция планктона изучалась на трех станциях: в центральной части пруда на трех горизонтах (0,5; 1,0 и 1,5 м), в северной части пруда на двух (0,5 и 1,0 м) и в мелководной северо-восточной части на одном (0,5 м). Средние данные измерений приведены в табл. 1.

Исследования показали, что наиболее высокие величины первичной продукции планктона (до 4,63 мг О/л) отмечены в поверхностном горизонте воды, с глубиной они постепенно снижались (рис. 1, А). Амплитуда колебаний их также наиболее значительной была в поверхностном горизонте.

Во время исследований имели место два максимума фотосинтеза, из которых один наблюдался в начале июля, а второй, более значительный, в середине августа. Причиной указанных максимумов было удобрение прудов. Повышению интенсивности фотосинтеза в середине августа, кроме минеральных удобрений, способствовало также органическое (растительное) удобрение. В результате разложения последнего в воде пруда повышалось содержание биогенных элементов, что стимулировало развитие фитопланктона. Если в начале июля под влиянием минеральных удобрений интенсивность фотосинтеза увеличилась главным образом в поверхностном горизонте воды, то в середине августа в результате внесения комплексного органо-минерального удобрения повышение интенсивности фотосинтеза наблюдалось как в поверхностном, так и в более глубоких горизонтах воды. На

Т а б л и ц а 1

Результаты измерений первичной продукции в выращном пруду „Данициньш“ летом 1958 г.

Дата наблюдений	Горизонт воды, м	Содержание O ₂ , мг/л				Видимый фото- синтез (чистая первичная про- дукция планк- тона)	Дыхание (деструкция) Д	Истинный фото- синтез (общая первичная продукция планктона) Ф	Ф/Д
		в пруду перед опытом	в склянках		темных				
			светлых						
29—30/VI	0,5	9,58	8,87	6,23	—0,71	3,35	2,64	0,79	
	1,0	9,14	8,61	6,22	—0,53	2,92	2,39	0,82	
	1,5	9,73	7,73	6,80	—2,00	2,93	0,93	0,32	
9—10/VII	0,5	7,73	10,20	5,82	+2,47	1,91	4,38	2,29	
	1,0	7,50	8,03	6,10	+0,53	1,40	1,93	1,38	
23—24/VII	0,5	6,86	8,27	5,36	+1,41	1,50	2,91	1,94	
	1,0	6,27	7,06	5,00	+0,79	1,27	2,06	1,62	
	1,5	6,73	6,17	4,99	—0,56	1,74	1,18	0,68	
3—4/VIII	0,5	8,55	9,02	6,63	+0,47	1,92	2,39	1,24	
	1,0	8,06	7,11	5,26	—0,95	2,80	1,85	0,66	
	1,5	7,18	5,89	4,93	—1,29	2,25	0,96	0,43	
18—19/VIII	0,5	10,15	11,88	7,25	+1,73	2,90	4,63	1,60	
	1,0	9,94	10,28	6,35	+0,34	3,59	3,93	1,09	
	1,5	9,42	8,74	7,26	—0,68	2,16	1,48	0,68	
28—29/VIII	0,5	10,35	9,78	7,82	—0,57	2,53	1,96	0,77	
	1,0	10,06	9,22	8,27	—0,84	1,79	0,95	0,53	
	1,5	9,70	8,29	7,80	—1,41	1,90	0,49	0,26	

основе исследований можно заключить, что для повышения первичной продукции планктона наибольший эффект дает комплексное применение органо-минеральных удобрений.

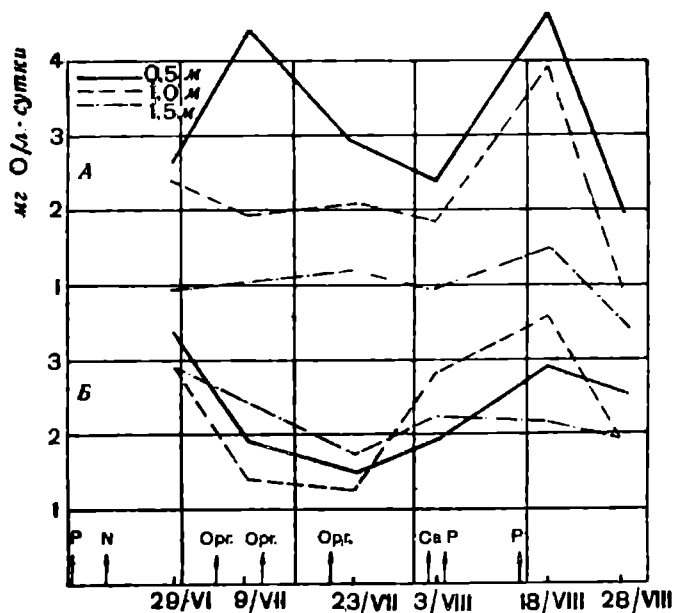


Рис. 1. Изменение интенсивности фотосинтеза (А) и деструкции (Б) в пруду «Данциньш» летом 1958 г. Стрелками указаны сроки внесения удобрений

Повышение интенсивности фотосинтеза в результате удобрения прудов отмечают в своих исследованиях Г. Г. Винберг с сотрудниками для прудов прудовых хозяйств «Обираловка», «Шеметово», «Волма» [4, 6, 7], С. С. Баславская и О. Н. Русина [1, 2, 3].

Зависимость между изменениями величин потребления кислорода на окислительные процессы и глубиной воды отсутствовала (рис. 1, Б). Так, от 29 июня до 23 июля интенсивность разложения органических веществ на глубине 1 м была ниже, а с конца июля до 18 августа, наоборот, выше по сравнению с остальными горизонтами воды. В пруду «Данциньш» окислительные процессы обычно наиболее слабо протекали в поверхностном горизонте воды. На интенсивность окисления органических веществ минеральные удобрения в июле не оказали влияния. Внесение комплексного органо-минерального удобрения привело к значительному повышению интенсивности деструкции. Но все же деструкция в августе была ниже, чем в июне, когда фотосинтез протекал еще слабо. Это можно объяснить тем, что в пруду «Данциньш» деструкция в значительной степени была обусловлена окислением органических веществ, поступающих в воду из грунтов пруда и с водосборной площади. В июле в пруду энергично протекало окисление органических веществ растительного удобрения, на что указывает также повышение содержания в воде свободной CO₂ и окисляемости.

В воде пруда «Данциньш» до глубины 1,0 м обычно наблюдалась прямая зависимость между изменениями интенсивности фотосинтеза и деструкции: при повышении фотосинтеза повышалась также деструкция, а при снижении фотосинтеза снижалась и деструкция. Лишь в начале и конце июля на глубине до 1,0 м между интенсивностью фотосинтеза и деструкции имела место обратная зависимость: в начале июля при повышении фотосинтеза деструкция снизилась, а в конце июля наблюдалось обратное—при снижении фотосинтеза деструкция повысилась. Это было связано с тем, что в июле на деструкцию значительное влияние оказывали органические вещества непланктонного происхождения.

В начале июля в пруду установилась прямая стратификация температуры, что затруднило обмен органических и минеральных соединений между грунтами и водой пруда. В результате этого органические вещества придонных слоев воды не поступали в поверхностные горизонты, и интенсивность деструкции в них понизилась.

На глубине 1,5 м между изменениями интенсивности фотосинтеза и деструкции обычно имела место обратная зависимость: при повышении фотосинтеза деструкция понижалась и наоборот, т. е. деструкция не была обусловлена окислением органических веществ планктонного происхождения.

В пруду «Данциньш» в поверхностном горизонте воды интенсивность фотосинтеза обычно была выше потребления кислорода на окислительные процессы; на глубине 1,0 м величины фотосинтеза были почти одинаковыми с величинами деструкции; на глубине 1,5 м господствовал отрицательный биотический баланс—интенсивность фотосинтеза всегда была ниже интенсивности потребления кислорода на окислительные процессы. Мощность трофогенного слоя в период исследования была равна примерно 1, 2 м.

Отношение Ф/Д в пруду «Данциньш» было близким и не превышало 2,0, за исключением 9 июля, когда в поверхностном горизонте воды оно было равно 2,29 (табл. 1); с глубиной указанное отношение

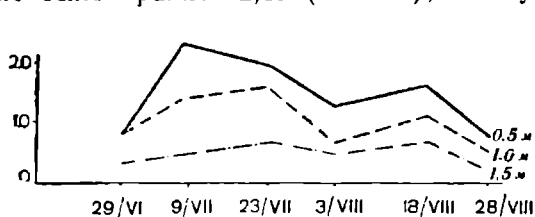


Рис. 2. Изменение величины отношения Ф/Д с глубиной в воде пруда «Данциньш»

постепенно снижалось (рис. 2). Низкое отношение Ф/Д (2,0) указывает, что пруд «Данциньш» является малопродуктивным [5].

Исследования первичной продукции планктона в прудовом хозяйстве «Рита Аусма» проводились в прудах на двух горизонтах

(0,35 и 0,75 м), причем в пруду № 20 они велись на двух станциях—в центральной и южной части пруда, а в прудах № 9 и 27 на одной станции—у монаха. Средние данные исследований приведены в табл. 2.

В прудах этого хозяйства, подобно тому как и в пруду «Данциньш», величины первичной продукции планктона с глубиной обычно понижались. Лишь в прудах № 20 и 27 при слабом протекании процессов фотосинтеза величины первичной продукции на глубине 0,75 м были выше, чем в поверхностном горизонте воды. В пруду № 9, в котором во время исследований наблюдалось «цветение» сине-зеленых

водорослей (*Aphanisomenon flos-aquae*), интенсивность фотосинтеза с глубиной резко уменьшалась, что было связано со снижением прозрачности воды.

Величины деструкции в рассматриваемых прудах при слабом фотосинтезе на глубине 0,75 м были выше, чем на глубине 0,35 м, а при высоком фотосинтезе наиболее высокими были обычно в поверхностном горизонте воды.

Таблица 2

Результаты измерений первичной продукции в выращенных прудах прудового хозяйства «Рита Аусма» летом 1958 г.

Номер пруда	Даты наблюдений	Горизонт воды, м	Содержание O_2 , мг/л			Видимый фотосинтез, чистая первичная продукция планктона	Дыхание (деструкция) Д	Истинный фотосинтез (общая первичная продукция планктона) Ф	Ф/Д
			в пруду перед опытом	в склянках свет-лых	тем-ных				
9	9—10/VII	0,35 0,75	10,61 7,80	16,64 9,94	7,28 6,66	+6,03 +2,14	3,33 1,14	9,36 3,28	2,81 2,88
	18—19/VII	0,35 0,75	7,39 7,08	16,72 6,71	6,00 5,44	+9,33 —0,37	1,39 1,64	10,72 1,27	7,71 0,77
	27—28/VII	0,35 0,75	17,20 12,91	21,12 7,95	15,32 7,96	+3,92 —4,96	1,88 4,95	5,80 0	3,09
20	10—11/VII	0,35 0,75	8,38 9,00	8,40 8,01	7,58 7,15	+0,02 —0,99	0,80 1,85	0,82 0,86	1,03 0,46
	17—18/VII	0,35 0,75	7,13 6,82	7,25 6,70	5,69 5,42	+0,12 —0,12	1,44 1,40	1,56 1,28	1,08 0,91
	26—27/VII	0,35 0,75	9,33 9,33	11,55 11,59	6,89 8,04	+2,22 +2,26	2,44 1,29	4,66 3,55	1,91 2,75
27	11—12/VII	0,35 0,75	9,05 9,20	8,64 9,19	8,46 8,02	—0,41 —0,01	0,60 1,18	0,18 1,17	0,30 0,99
	19—20/VII	0,35 0,75	6,71 6,71	6,66 6,55	6,01 6,12	—0,05 —0,16	0,70 0,59	0,65 0,43	0,93 0,73
	27—28/VII	0,35	8,94	9,44	8,52	+0,50	0,42	0,92	2,19

В поверхностном горизонте воды (0,35 м) исследованных прудов, за исключением пруда № 9 и частично пруда № 27, зависимость между изменениями интенсивности фотосинтеза и деструкции обычно была прямой. В этих же прудах во время интенсивного протекания процессов фотосинтеза зависимость между изменениями интенсивности фотосинтеза и деструкции была обратной. Указанная зависимость была обратной также на глубине 0,75 м: при повышении интенсивности фотосинтеза потребление кислорода на окислительные процессы понижалось и, наоборот, при снижении интенсивности фотосинтеза интенсивность «дыхания» возрастала. Несоответствие между из-

менениями фотосинтеза и деструкции было связано с установлением в прудах термической стратификации, а также с наличием органических веществ непланктонного происхождения.

Отношение Ф/Д в прудах хозяйства «Рита Аусма» колебалось от 0,30 до 7,71. Величины отношения соответствовали интенсивности развития в прудах фитопланктона. Наиболее высокие величины отношения Ф/Д отмечены в пруду № 9 (0,77—7,71), где имело место массовое развитие сине-зеленых водорослей, а наиболее низкие—в пруду № 27 (0,30—2,19) со слабо развитым фитопланктоном.

При сравнении средних данных фотосинтеза и деструкции в исследованных прудах прудовых хозяйств Екабпилсского и Скрундского районов можно заключить, что наиболее интенсивно образование и разложение органических веществ протекало в богатом фитопланктоном пруду № 9, а наименее интенсивно—в пруду № 27, в котором биологические процессы были подавлены.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Баславская С. С., Руси́на О. Н. 1950. Докл. АН СССР, 71.
[2] Баславская С. С., Руси́на О. Н. 1950. Вестн. Моск. ун-та, 12.
[3] Баславская С. С., Руси́на О. Н. 1953. Сб. Водоемы гос. лес. полезаш. полосы Камышин—Сталинград. [4] Винберг Г. Г. 1937. Тр. Лимнол. ст. в Косние, 21. [5] Винберг Г. Г. 1960. Первичная продукция водоемов, Минск. [6] Винберг Г. Г., Кищенко Л. В. 1958. Тр. Биол. ст. на оз. Нарочь, 1. [7] Винберг Г. Г., Лешина А. В., Васильева В. 1958. Там же.
-

ВЛИЯНИЕ МИНЕРАЛЬНЫХ УДОБРЕНИЙ НА ГИДРОХИМИЧЕСКИЙ РЕЖИМ ПРУДОВ

М. Б. ФЕЛЬДМАН, А. В. СУХОВИЙ

(Институт рыбного хозяйства Академии сельскохозяйственных наук Украинской ССР)

В последние годы рядом советских ученых (Г. Г. Винберг, В. И. Жадин, А. Г. Родина и др.) проведены значительные исследования по теоретическому обоснованию проблемы удобрения прудов. Однако до настоящего времени нет ясности по вопросам о наиболее рациональных способах и сроках внесения удобрений, количественном и качественном составе удобрительных смесей в зависимости от конкретных особенностей прудов и их иловых отложений.

Настоящая работа посвящена разработке рационального метода внесения минеральных удобрений, учитывающего особенности динамики биогенных веществ в прудах. Как нам кажется, нельзя говорить о существовании универсальных норм и составов удобрительных смесей. Очевидно, одно и то же количество удобрений по-разному стимулирует продуцирование органических веществ в прудах с различной обеспеченностью и скоростью регенерации биогенных элементов. Поэтому удобрение опытных прудов проводилось в соответствии с динамикой биогенных веществ в воде. Причем количество удобрений регулировалось так, чтобы периодически доводить содержание фосфора и азота в прудовой воде до определенного заданного значения. Были изучены несколько вариантов внесения фосфорно-азотных удобрений, причем соотношение между содержанием минеральных форм азота и фосфора во всех опытах доводилось до постоянной величины, равной 4.

Опыты проводились на 10 прудах площадью 0,05 га каждый и в течение двух лет (1958 и 1959 гг.) в экспериментальном рыбноводном хозяйстве института. Все опытные пруды расположены на участке торфяной почвы в пойме небольшой речки и имеют независимое водоснабжение и водосток. Исследование химического состава донных отложений показало, что прудовый ил богат органическими веществами (20—30% гумуса, 0,9—1,3% общего азота), беден подвижными формами фосфора (0,6—4,6 мг Р на 100 г почвы) и имеет близкую к нейтральной реакцию (рН водных вытяжек 7,2—8,0 и солевых вытяжек 6,5—7,3).

Исследование динамики биогенных веществ проводили следующим образом. Определяли концентрации PO_4''' , NH_4'' , NO_2' и NO_3' , а также рН воды перед удобрением прудов. На основании полученных данных рассчитывали, какое количество удобрений нужно внести для достижения определенных концентраций фосфора и азота в воде опыт-

ных прудов. Это количество удобрений (суперфосфата и аммиачной селитры) вносилось в виде раствора, который равномерно разливали по поверхности прудов. Определение фосфатов, различных форм азота и pH проводили через 1, 3, 6, 8, 10 и 13 суток после внесения удобрений. Кроме этого, два раза в неделю определялось содержание растворенного в воде кислорода (в 7—8 часов утра) и ежедневно определялся ряд других показателей гидрохимического режима опытных и контрольных прудов (окисляемость, щелочность, общий фосфор и азот и содержание основных ионов).

В течение двух лет были исследованы пять вариантов внесения фосфорно-азотных удобрений (табл. 1). Каждый вариант опыта ставился на двух параллельных прудах.

Таблица 1

Схема опытов по фосфорно-азотному удобрению прудов

Варианты опыта	Начальная концентрация, мг/л		Периодичность внесения удобрений
	P	N	
0	—	—	Удобрения не вносились
1	0,25	1,0	1 раз в две недели
2	0,50	2,0	" "
3	0,75	3,0	" "
4	0,25	1,0	1 раз в неделю
5	0,75	—	1 раз в две недели

Динамика фосфатов. Наблюдения, проведенные в течение ряда лет (1954—1959 гг.) показали, что на протяжении всего вегетационного периода в источнике водоснабжения рыбоводного хозяйства—р. Нивке содержание фосфатов весьма стабильно и невелико (0,05—0,06 мг P/л). Речная вода, попадая в водоснабжающий пруд, еще больше обедняется фосфором—до 0,03 мг/л.

Очень низкое содержание фосфатов в поступающей в пруды воде, а также небольшая скорость водообмена (вода подавалась только для компенсации потерь на испарение и фильтрацию) дают основание считать, что главным источником фосфатов в опытных прудах являются их иловые отложения.

Как показали наблюдения, проведенные в 1956—1958 гг., содержание фосфатов в воде контрольных (не удобренных прудов) закономерно изменяется в течение вегетационного периода. Оно минимально в апреле (сразу после заполнения прудов), затем возрастает до максимума в конце мая или начале июня и вновь понижается во второй половине вегетационного периода (июль—сентябрь) (рис. 1). Полученные данные позволяют сделать вывод, что потребность в фосфорных удобрениях для прудов исследованного типа особенно резко выражена после заполнения их водой и во второй половине вегетационного периода. Этот вывод подтверждается данными, полученными при изучении динамики фосфора в удобренных прудах.

Каждое внесение суперфосфата вызывает лишь кратковременное резкое повышение концентрации фосфатов в прудовой воде. Однако

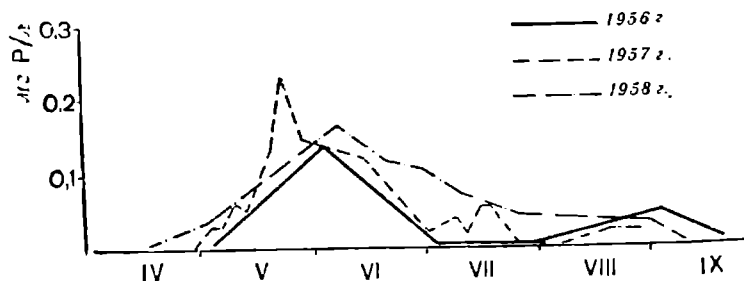


Рис. 1. Динамика фосфатов в неудобранных (контрольных) прудах

внесенный фосфор довольно быстро поглощается, и большую часть времени его содержание в удобренных и контрольных прудах оказывается примерно одинаковым. В некоторых случаях вслед за повышением концентрации фосфатов их содержание в опытных прудах падает даже ниже, чем в контрольных (рис. 2).

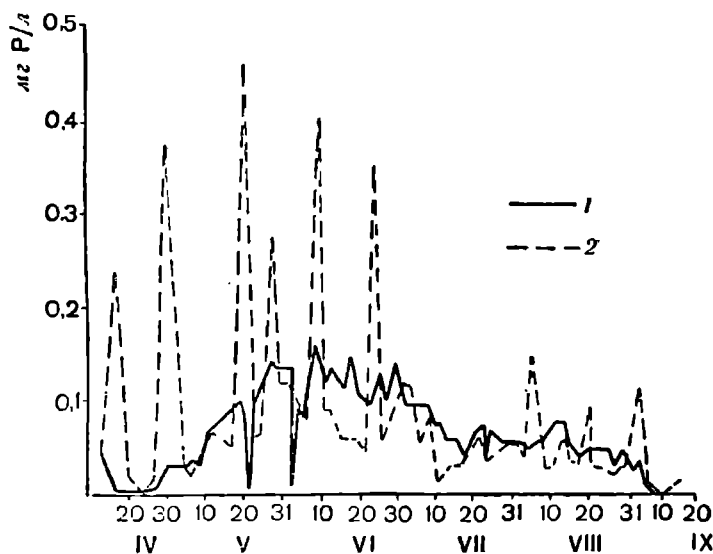


Рис. 2. Динамика фосфатов в контрольных (1) и удобренных (2) прудах

Суточное потребление ионов PO_4''' (за первые сутки после внесения удобрений), как видно из рис. 2, изменяется в широких пределах в разные периоды времени и может, нам кажется, служить мерой потребности прудов в фосфорных удобрениях (табл. 2).

Нами было исследовано суточное потребление фосфора при различной начальной концентрации PO_4''' в воде. При этом найдено, что изменение концентрации от 0,25 до 0,50 мг Р/л приводит к увеличению суточного потребления фосфора почти вдвое. Дальнейшее увеличение содержания фосфора до 0,75 мг/л уже мало сказывается на

его суточном потреблении (рис. 3). Исключение азота из удобрительной смеси не вызывает заметного изменения в динамике фосфатов. Увеличением частоты внесения удобрений до 1 раза в неделю при начальной концентрации фосфора 0,25 мг/л не удается увеличить среднюю концентрацию ионов PO_4''' в прудовой воде по сравнению с удобрением до 0,5 мг Р/л один раз в две недели.

Таблица 2

Поглощение фосфатов (в процентах от внесенного количества) в различные месяцы вегетационного периода (1958 г.)

Месяц	Поглощение PO_4'''
Апрель	56
Май	19
Июнь	30
Июль	79
Август	81
Сентябрь	76

Для прудов с уплотненной посадкой рыб закономерности динамики фосфатов такие же, как и при нормальной посадке. Отличительной особенностью первых является лишь увеличение скорости потребления в них фосфора. Это, по-видимому, объясняется тем, что лучшая обеспеченность таких прудов соединениями минерального азота, образующимися за счет разложения продуктов выделения рыб и выщелачивания кормов, приводит к большей потребности в фосфорных удобрениях. Такие наблюдения были сделаны и ранее [7].

Для оценки роли иловых отложений в поглощении фосфатов нами проведен ряд лабораторных опытов. Взаимодействие ила с водой (в условиях, исключающих фотосинтетическую деятельность при рН 7,5—7,8) приводит к установлению равновесного состояния, характеризующегося постоянным небольшим содержанием фосфатов в воде. Если же провести подобный опыт с раствором, содержащим 1 мг Р/л, то ил поглощает ионы PO_4''' , и его концентрация постепенно приближается к той же равновесной величине (рис. 4). Полученные данные показывают, что значительная часть фосфора, вводимого при удобрении в пруд, прочно связывается иловыми отложениями и, по-видимому, переходит в форму, малодоступную для водных организмов.

Существенная роль донных отложений в поглощении внесенных в пруды фосфатов была доказана ранее путем применения меченого фосфора (P^{32}) [1, 2, 3]. В связи с этим весьма важно разработать такой метод внесения удобрений, при котором минимальное количество фосфора фиксируется илом.

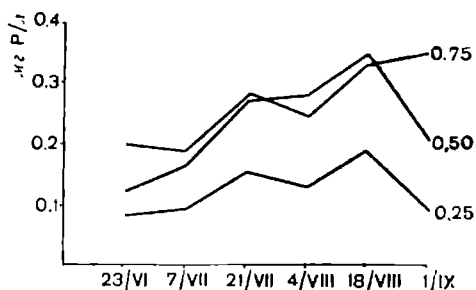


Рис. 3. Суточное потребление фосфатов в прудах при различной начальной концентрации PO_4''' (0,25; 0,50; 0,75 мг Р/л)

Опыты по исследованию вытяжек из илов¹ при применении ряда буферных растворов, отличающихся по pH от 5 до 9, показали, что наименьшее количество фосфатов извлекается из ила при pH 6—7. При подкислении и в особенности при подщелачивании раствора извлечение фосфатов из ила резко увеличивается (рис. 5). Если же к буферным растворам добавлять фосфаты, то они частично поглощаются илом. При этом максимальное поглощение фосфатов наблюдается в нейтральной среде. В кислой (pH 5—6) и слабо щелочной средах поглощение ионов PO_4^{3-} илом уменьшается, а при pH 8—9 фосфаты, наоборот, переходят из ила в раствор. Можно считать, что именно этим явлением объясняется последствие фосфорных удобрений при энергичном известковании прудов. Приведенные данные показывают также, что мобилизации фосфатов необходимо

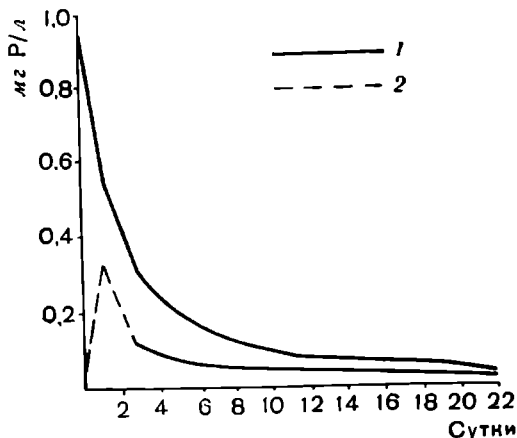


Рис. 4. Динамика поглощения фосфатов илом (лабораторный опыт):
1—раствор KH_2PO_4 ; 2—водопроводная вода

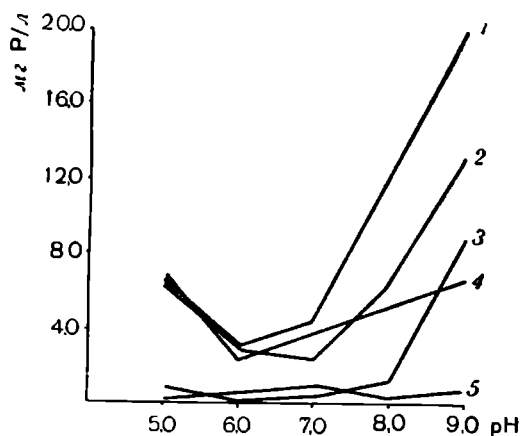


Рис. 5. Влияние pH на извлечение фосфатов из илов:
1—Нивка (головной); 2—Нивка; 3—Старонибабы; 4—Лювень великий; 5—Лисневичи

создать щелочную среду в прудах путем их известкования по воде до pH 8—9.

Динамика азота. В источнике водоснабжения прудов содержание нитратного азота колеблется от 0,0 до 0,1 мг/л и аммиачного азота — от 0,05 до 0,5 мг/л. В неудобранных прудах нитритный и нитратный азот практически отсутствует. Значительно больше здесь содержание аммонийного азота, временами оно достигает 0,8 мг/л при минимальной концентрации 0,1—0,2 мг/л. Динамика аммонийного азота в течение вегетационного периода характеризуется рядом кратковременных

¹ Для приготовления вытяжек применялись воздушно-сухие илы. 1 г ила взбалтывался с 50 мл буферного раствора в течение 0,5 часа, оставлялся на ночь, а затем фильтровался через мембранный фильтр № 2. В фильтрате электрофотоколориметрически определялись ионы PO_4^{3-} и NH_4^+ .

повышений концентраций. При уплотненных посадках рыб содержание ионов NH_4^+ достигает значительных величин—2,0 мг/л и более в зависимости от плотности посадок. Таким образом, пруды исследованного типа обеспечены азотом в значительно большей мере, чем фосфором. Однако, как показал Г. Г. Винберг [1] и ряд других исследователей, внутренние ресурсы азота во многих случаях не обеспечивают достижения высокой биологической продуктивности.

Внесенный в пруды аммонийный и нитратный азот, как и фосфор, поглощается, и через 3—6 дней содержание минерального азота в удобренных и контрольных прудах оказывается почти одинаковым. Периодическое увеличение содержания NH_4^+ , не связанное с внесением удобрений, наблюдается как в контрольных, так и в опытных прудах (рис. 6).

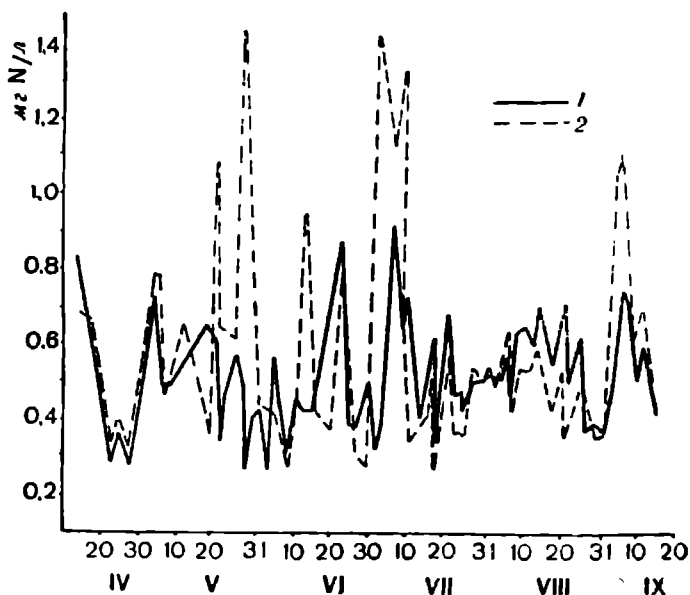


Рис. 6. Динамика нитратов в неудобренных (1) и удобренных (2) прудах

Наблюдения по определению суточного потребления азота в первые сутки после его внесения показывают, что потребление азота возрастает с увеличением его начальной концентрации (рис. 7). К концу вегетационного периода, особенно в августе, потребность в азоте резко падает. Последнее, очевидно, связано с накоплением значительного количества разлагающегося органического вещества.

При обработке илов буферными растворами минимальное количество ионов NH_4^+ извлекается при pH 7. Поступление ионов NH_4^+ в вытяжку значительно увеличивается при подкислении и подщелачивании раствора (рис. 8).

Приведенные данные подтверждают вывод, что при разработке рационального метода удобрения прудов необходимо учитывать особенности динамики биогенных веществ. Скорость потребления био-

генных веществ за первые сутки после внесения удобрений может служить важным показателем потребности прудов в удобрениях.

Удобрение прудов оказывает влияние и на другие показатели гидрохимического режима. Среднее содержание растворенного в воде кислорода в утренние часы в удобренных прудах больше, чем в контрольных. Однако в период интенсивного разложения накопившегося органического вещества (июль, август) концентрация кислорода падает во всех прудах и в некоторых случаях она даже ниже в удобренных прудах.

При внесении удобрений рН воды в среднем несколько увеличивается, но и в этом случае в июле и августе в удобренных прудах рН воды был ниже, чем в контрольных.

В результате удобрения прудов происходит также изменение солевого состава воды. К концу вегетационного периода минерализация воды в удобренных прудах значительно меньше, чем в контрольных (табл. 3). Уменьшение минерализации воды происходит благодаря снижению концентрации ионов Ca^{++} , Mg^{++} и HCO_3^- в результате более интенсивной фотосинтетической деятельности растений.

Уменьшение величины минерализации воды в опытных прудах по сравнению с контрольными прудами увеличивается с повышением дозы удобрений.

Расход удобрений и рыбопродуктивность прудов. Периодическое внесение азотно-фосфорных удобрений приводит к различному повышению рыбопродуктивности прудов в зависимости от начальной концентрации биогенных веществ в воде (табл. 4). Оказалось, что концентрация 0,25 мг Р/л и 1,0 мг N/л является недоста-

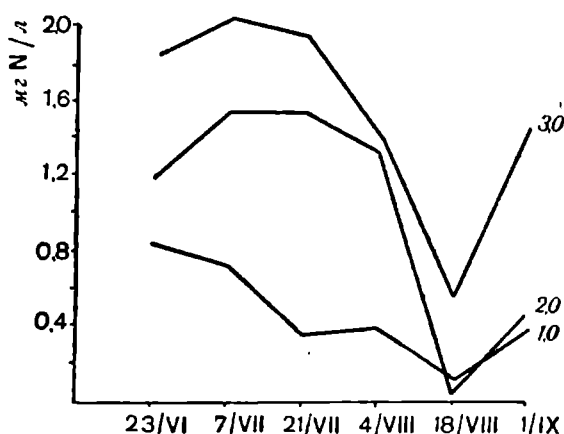


Рис. 7. Суточное потребление аммонийного азота в прудах при различной начальной концентрации NH_4^+ (3,0 2,0; 1,0 мг N/л)

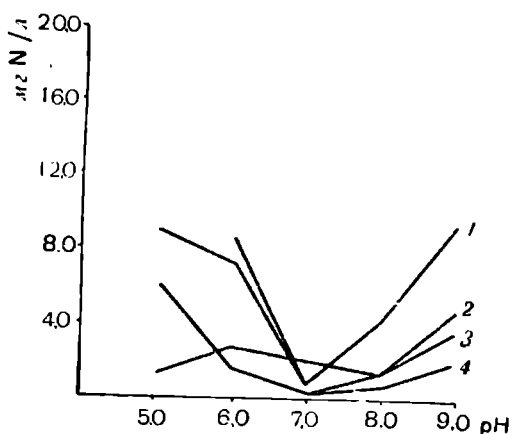


Рис. 8. Влияние pH на извлечение нитратов из илов.

1—Нивка (головной); 2—Нивка; 3—Лисневичи; 4—Старонибабы

точной даже при еженедельном внесении удобрений. Удобрение прудов один раз в две недели до начальной концентрации 0,5 мг Р/л и 2,0 мг N/л дает больший эффект. Наибольшая рыбопродуктивность была достиг-

нута при концентрации 0,75 мг Р/л и 3,0 мг N/л. Расчет показывает, что оба варианта рентабельны, однако в последнем случае расход удобрений на 1 кг дополнительной рыбы увеличивается. Это согласуется с приведенными выше данными по динамике биогенных веществ в прудовой воде. Внесение одних фосфорных удобрений менее эффективно (по рыбопродуктивности), чем применение фосфорно-азотных удобрений.

Таблица 3

Уменьшение минерализации (мг/л) в удобренных прудах по сравнению с контрольными

Периодичность внесения удобрений	Начальная концентрация		Уменьшение минерализации
	Р	N	
1 раз в неделю	0,25	1,0	38,6
1 раз в две недели	0,50	2,0	129,9
"	0,75	3,0	146,4
"	0,75	—	87,4

Таблица 4

Расходы удобрений и рыбопродуктивность прудов

Периодичность внесения удобрений	Начальная концентрация, мг/л		Рыбопродуктивность, кг/га	Увелич. рыбопродукт., %	Расход удобрений, кг/га		Расход биогенного вещества на 1 кг/га рыбы	
	Р	N			супер-фосф.	сели-тра	Р	N
—	—	—	252	—	—	—	—	—
1 раз в неделю	0,25	1,0	351	39	206	135	0,14	0,48
1 раз в две недели	0,50	2,0	404	60	269	199	0,12	0,46
"	0,75	3,0	443	76	425	320	0,15	0,59
"	0,75	—	357	42	427	—	0,30	—

Полученные данные свидетельствуют также о том, что увеличение частоты внесения удобрений при уменьшении дозировки мало эффективно. По-видимому, для стимуляции интенсивного развития фитопланктона нужно создать, хотя бы временно, достаточно большую концентрацию биогенных веществ.

ЛИТЕРАТУРА

[1] Винберг Г. Г. 1952. Усп. совр. биол., 34. [2] Гапоненко В. И. 1958. Тр. Биол. ст. на оз. Нарочь, 1. [3] Жадин В. И. 1959. Тр. VI Совещ. по пробл. биол. внутр. вод. [4] Озерецковская Н. Г. 1957. Тр. пробл. и темат. совещ. Зоол. ин-та АН СССР, 7. [5] Родина А. Г. 1958. Микроорганизмы и повышение рыбопродуктивности прудов, Л. [6] Mortimer G. H. 1954. Fertiliser in fishponds, London

ОБ УВЕЛИЧЕНИИ РЫБОПРОДУКТИВНОСТИ ПРУДОВ ВНЕСЕНИЕМ РАЗНЫХ ДОЗ МИНЕРАЛЬНЫХ УДОБРЕНИЙ

Л. Н. МАМОНТОВА

(Всесоюзный научно-исследовательский институт прудового рыбного хозяйства)

В прудовых хозяйствах выращивание рыбы проводится интенсивным методом. Увеличение кратности посадки рыбы и ее кормление искусственными кормами неизбежно ведут к ухудшению кислородного режима прудов. Для улучшения последнего необходимо часть искусственных кормов заменить естественной пищей. В связи с этим разработка методов, повышающих естественную кормовую базу прудов, представляется неотложной задачей прудовых хозяйств. Одним из основных факторов, повышающих естественную кормовую базу рыб в прудах, является массовое развитие кормового фитопланктона. Поэтому цель нашей работы состояла в получении с помощью минеральных удобрений интенсивного, относительно непрерывного развития кормовых водорослей в выращенных прудах.

Известно, что в условиях естественного водоема развитие водорослей обеспечивается наличием в воде различных элементов, среди которых главную роль играют азот, фосфор, железо и др. Однако вопрос, в какой концентрации необходим тот или иной элемент для развития больших количеств кормовых водорослей в воде рыбохозяйственных прудов, оставался открытым.

Вода прудов, как правило, содержит азот нитратов и фосфаты в десятых и сотых долях миллиграмма в 1 л, что подтвердилось еще раз при гидрохимическом обследовании промышленных прудов, проведенном в течение 1950—1955 гг. Данные Н. С. Гаевской и других исследователей показывают, что для массового развития чистых культур протококковых водорослей необходимо значительно увеличить в воде азот нитратов.

К определению доз внесения азота и фосфора в воду рыбохозяйственных прудов мы подошли путем проведения лабораторных опытов. В колбы с определенным количеством прудовой воды добавляли в разном количестве азот (аммиачную селитру), фосфор (суперфосфат) и зарядку из водорослей всегда в принятом количестве. Большое количество проведенных опытов показало, что при увеличении азота нитратов до 7—10 мг/л и фосфатов до 0,18 мг/л в прудовой воде наблюдается интенсивное цветение.

Затем работы были перенесены в опытные пруды. В первый год наших исследований (1957 г.) концентрацию азота нитратов и фосфатов в воде прудов увеличивали постепенно: азот нитратов до 1, 2, 3, 4, 5, 7 мг/л, фосфаты до 0,1; 0,11 мг/л и более. Массовое разви-

тие кормовых водорослей (зеленые, *Gonium*—до 230 млн. экз./л) наблюдалось в воде прудов при увеличении азота нитратов от 3 до 7 мг/л и увеличении фосфатов до 0,2—0,6 мг/л. Интенсивность развития водорослей контролировалась также по содержанию кислорода. При относительно массовом, непрерывном развитии кормовых водорослей в воде удобренных прудов было больше кислорода, чем в контрольных прудах.

Сине-зеленые водоросли (афанизоменон и др.) и нитчатка (спирогира) в удобренных прудах не развивались. Разнообразие пищевых компонентов в прудах (до 16—23 представителей) указывало на то, что применяемые концентрации азота и фосфора не являлись для них токсичными.

Для выяснения динамики фито- и зоопланктона были взяты пробы воды в 10 точках (литровой банкой) и отфильтрованы через шелковое сито № 61. Кроме этого, брались отстойные пробы. Цилиндрическим дночерпателем (площадь захвата 1/100 м² отбирали две пробы грунта для определения бентических организмов. Материал фиксировали 4%-ным формалином.

В 1957 г. за счет внесения минеральных удобрений было получено увеличение естественной рыбопродуктивности с 2 до 7 ц/га. Навеска рыбы при удобрении прудов только минеральными веществами получена выше стандарта (выше 25 г). Расход удобрений был значительным, но затрата средств на удобрение и кормление была меньше, чем в промышленных прудах в расчете на прирост 1 кг рыбы (табл. 1).

Таблица 1

Влияние минеральных удобрений на рыбопродуктивность прудов при трехкратной посадке рыбы в удобренных прудах (контрольный пруд—однократная), 1957 г.

Показатели	Кормление в течение всего сезона	Удобрение, мг/л	
		7N + 0,6 P	до 7N + 0,6 P, кормл. с 1/VIII
Колебание кислорода, мл/л:			
вечер	3,0—8,0	6,2—11,9	7,1—13,4
утро	0,8—4,8	3,1—8,3	3,0—8,1
Насыщение воды кислородом, %:			
вечер	44—120	101—195	91—191
утро	13—69	49—117	49—115
Рыбопродуктивность, кг/га	603—657	711	777—886
Средняя навеска сеголетка, г	28,3—35,3	34,7	35—40
Расход удобрений, ц/га:			
селитра		16,0	16,0
суперфосфат		17,0	17,0
Кормовые затраты, кг	4,0	нет	2,1—2,8
Стоимость 1 кг выращенной рыбы по затратам корма и удобрений	25 коп.	17 коп.	35 коп.

Примечание. Сроки внесения удобрений: в первые 20 дней—ежедневно, а затем через каждые 2—3 дня. Удобрения вносили на объем воды в пруду.

В 1958 г. в целях уточнения расхода селитры и суперфосфата испытывалось раздельное внесение азота в 3,5 и 7 мг/л при внесении

0,3 мг/л фосфора. Количество фосфора в 1959 г. сократили, так как азот оказался ведущим элементом в развитии кормовых водорослей.

Интенсивность развития кормовых водорослей (хламидомонас, протоккокковые до 144 225 млн. экз./л) оказалась в прямой зависимости от количества вносимого в пруды азота, что подтверждается содержанием растворенного в воде кислорода. Как и в 1957 г., при увеличении в воде прудов азота нитратов до 2—7 мг/л сине-зеленые и нитчатые водоросли не развивались.

Общее количество зоопланктона увеличилось с увеличением доз азота. При внесении азота из расчета 7 мг/л по количеству преобладали коловратки. По сравнению с контролем в удобренных прудах наблюдалось увеличение числа рачков в 1,3—25 раз. Самое большое количество (125 экз./л) было отмечено при внесении 5 мг N/л. Из рачков преобладали мины, цереодафнии, дафнии, диапомусы, циклопы. Наибольшую рыбопродуктивность получили в пруду, который удобрялся из расчета 5 мгN/л и 0,3 мгP/л.

В 1958 г. естественная рыбопродуктивность прудов была повышена с 2,3 до 7,98 ц/га. Вновь подтвердилось, что выращивание 1 кг

Таблица 2

Влияние минеральных удобрений на рыбопродуктивность прудов при трехкратной посадке рыбы, 1958 г.

Показатели	Без удобрения и кормления	Удобрение, мг/л			
		3N + 0,3P, кормл. с 1/VIII	3N + 0,3P	5N + 0,3P	7N + 0,3P
Колебания кислорода, мл/л:					
вечер	5,4—7,9	5,3—11,4	4,2—12,8	5,9—13,4	4,7—16,3
утро	2,7—6,6	3,0—6,8	3,3—8,2	3,4—9,0	3,9—12,5
Насыщение воды кислородом, %:					
вечер	91—127	78—183	61—217	95—227	71—262
утро	43—103	45—103	47—128	51—145	55—200
Рыбопродуктивность, кг/га	230	677	680	798	635
Средняя навеска сеголетка, г	20,1	26,7	25,2	33,8	20,0
Расход удобрения, ц/га:					
селитра	—	13,5	16,0	22,8	31,3
суперфосфат	—	7,3	6,7	6,5	6,4
Кормовые затраты, кг	—	1,8	нет	нет	нет
Стоимость 1 кг рыбы по затратам корма и удобрений	—	18 коп.	15 коп.	16 коп.	26 коп.

Примечания. 1. В первые 5 дней удобрения вносили ежедневно, а затем через каждые 3 дня.

2. Считаем, что в пруду с дозой азота 7 мг/л меньшая рыбопродуктивность получена в связи с заболеванием рыбы гвоздичником.

рыбы при удобрении прудов аммиачной селитрой и суперфосфатом, а также при удобрении и кормлении может быть осуществлено при меньшей затрате средств, чем в промышленных прудах (табл. 2).

Учитывая, что при удобрении прудов аммиачной селитрой и суперфосфатом развивается большое количество водорослей, которые обогащают воду кислородом, в 1959 г. проводились исследования при более уплотненных посадках рыбы. Наблюдения велись по двум направлениям:

1. Выяснялась дальнейшая возможность повышения естественной продуктивности прудов за счет увеличения плотности посадки до 50 тыс. мальков на 1 га (пятикратная посадка). Получение стандартной навески сеголетка при испытании малых и больших доз азота (0,25 мг N/л и 0,1 мг P/л и 5 мг N/л и 0,3 мг P/л).

2. Выяснялось повышение рыбопродуктивности прудов при увеличении плотности посадки до 100—150 тыс. мальков на 1 га. Удобрение прудов и кормление рыбы являлось обязательным условием этой части исследований.

Испытывались дозы азота 3 и 5 мг/л при внесении фосфора 0,3 мг/л. Удобрения вносились до посадки мальков в течение 5 дней ежедневно, а затем через каждые 3 дня. Внесение минеральных удобрений в 1959 г., как и в прошлые годы, вызывало интенсивное развитие водорослей. В массовом количестве (100—400 тыс. экз./л) в воде прудов развивались протококковые, хламидомонасы, эвгленовые и вольвоксовые. Синие-зеленые и нитчатки не развивались. Водоросли обогащали воду кислородом, дефицит кислорода не наблюдался даже при посадке из расчета 150 тыс. мальков на 1 га.

Выращивание рыбы в прудах, удобренных только аммиачной селитрой и суперфосфатом, показало возможность повышения естественной продуктивности до 10 ц/га с навеской рыбы 24,1 г. При удобрении прудов малой дозой азота навеска рыбы оказалась низкой—всего 10 г. Кроме того, сеголетки характеризовались недостаточной упитанностью (содержание жира на сырое вещество 0,8—1,0%) (табл. 3). При удобрении и кормлении рыбы и посадке до 100—150 тыс. мальков рыбопродуктивность прудов с 2,0 ц/га можно довести до 15—18 ц/га и выше, если начать кормить рыбу искусственными кормами не с 2—7 августа, как это делали мы, а с половины июля. В 1959 г. кормовые затраты были снижены до 1,3—1,7 кг на 1 кг прироста рыбы. В связи с этим стоимость 1 кг рыбы по затратам корма и удобрений в прудах с удобрением получена ниже, чем при одном кормлении, и ниже, чем в промышленных прудах (табл. 4).

Летом 1959 г. разработанный метод удобрения прудов аммиачной селитрой и суперфосфатом проверялся на промышленных прудах рыбхоза «Ленинский» Московской области (площадь прудов 4 га). Эти пруды питаются очень загрязненной водой (содержание кислорода в воде источника в утренние часы 0,5—0,8 мл/л). В связи с этим значительное увеличение плотности посадки мальков в прудах этого хозяйства невозможно. Пользуясь тем, что за счет водорослей можно поддерживать в воде прудов содержание кислорода в нужных пределах, в один пруд посадили в два раза больше мальков, чем в другой. Пруд с большим количеством рыбы удобрялся аммиачной селитрой из расчета 5 мг N/л и 0,3 мг P/л. Удобрения вносились через каждые 3 дня с 13 июля (почти через 1 месяц после посадки мальков) по 3 августа. Внесение селитры и суперфосфата, как и в опытных прудах, вызывало массовое развитие зеленых протококковых водорослей (до

Таблица 3

**Влияние минеральных удобрений на рыбопродуктивность прудов
при пятикратной посадке, 1959 г.**

Показатели	Кормление с начала сезона	Удобрение, мг/л	
		0,5 N + 0,3 P	0,25 N + 0,1 P
Колебания кислорода, мл/л: вечер	5,4—10,8	4,3—12,2	4,3—10,1
утро	2,3—5,4	2,6—6,5	3,3—5,9
Насыщение воды кислородом, %: вечер	88—177	92—200	58—162
утро	34—66	41—105	48—94
Рыбопродуктивность, кг/га	850	1070	470
Средняя навеска сеголетка, г	19,9	24,1	10,4
Расход удобрений, ц/га: селитра	—	21,0	1,0
суперфосфат	—	3,0	1,0
Кормовые затраты, кг	3,7	нет	нет
Стоимость 1 кг рыбы по затратам корма и удобрений	36 коп.	11 коп.	2 коп.

Таблица 4

**Влияние минеральных удобрений на рыбопродуктивность прудов при
десятикратной посадке**

Показатели	Кормление с начала сезона	Удобрение, мг/л		
		3N + 0,3P, кормл. с 7/VIII	5N + 0,3P, кормл. с 7/VIII	5N + 0,3P, кормл. с 2/VIII
Колебания кислорода, мл/л: вечер	3,6—10,1	5,3—11,5	6,4—11,8	3,3—11,2
утро	0,5—3,7	5,3—5,9	2,7—6,9	2,4—5,4
Насыщение воды кисло- родом: вечер	56—117	86—226	88—249	44—239
утро	7—49	42—116	41—214	37—132
Рыбопродуктивность, кг/га	1190	1470	1490	1790
Средняя навеска сего- летка, г	13,5	17,7	19,6	14,2
Расход удобрений, ц/га: селитра	нет	13,0	22,0	22,0
суперфосфат	нет	3,1	3,0	3,0
Кормовые затраты, кг	3,1	1,3	1,7	1,7
Стоимость 1 кг рыбы по затратам корма и удобрений	30 коп.	16 коп.	25 коп.	23 коп.

70 млн. экз./л). Кислородный режим удобренного пруда был лучше, чем в контрольном пруду.

По окончании вегетационного периода получили следующие результаты (табл. 5).

Таблица 5

Влияние минеральных удобрений на рыбопродуктивность прудов в рыбхозе «Ленинский», 1959 г.

Показатели	Удобрение, мг/л: 5 N+0,3P, кормл. с 24/VII	Кормление с 24/VII
Колебания кислорода, мл/л: вечер	3,4—9,9	0,8—6,8
утро	3,2—7,3	0,3—3,7
Насыщение воды кислородом, %	53—153	12—111
	47—116	4—60
Выловлено рыбы, тыс. шт.	329	192
Выход рыбы, тыс. шт./га	82	48
Рыбопродуктивность, кг/га	2050	1200
Средняя навеска сеголетка, г	25	25
Расход удобрений, ц/га:		
селитра	8,6	1,3*
суперфосфат	2,0	0,3
Кормовой коэффициент, кг	5,2	6,5
Экономия корма:		
1 кг корма	1,3	—
1 кг выращен. рыбы		
Стоимость 1 кг выращенной рыбы (по затратам корма и удобрения)	49 коп.	58 коп.

Примечание: Селитру и суперфосфат вносили три раза в конце августа для вспышки водорослей в целях улучшения кислородного режима.

Значительное увеличение рыбопродуктивности в удобренном пруду получили, как и в опытных прудах, при меньшей затрате корма на прирост 1 кг рыбы. В удобренном пруду корма не поедались рыбой полностью, но хозяйство в первый год испытания нашего метода не шло на большее сокращение расхода корма.

Расход селитры и суперфосфата сравнительно с опытными прудами небольшой, что объясняется внесением удобрений в пруд только в июле и начале августа. При регулярном внесении удобрений в течение всего сезона расход корма, как и в опытных прудах, может быть снижен еще более.

ЗНАЧЕНИЕ ФОТОСИНТЕЗА В КИСЛОРОДНОМ РЕЖИМЕ КАРПОВЫХ ПРУДОВ

Г. И. ШПЕТ

(Институт рыбного хозяйства Академии сельскохозяйственных наук Украинской ССР)

Изучение первичной продукции водоемов приобретает все большее значение для практического рыборазведения [1].

Первичная продукция должна рассматриваться не только как звено в пищевой цепи; рост фитопланктона и погруженной растительности обуславливает их роль как продуцентов кислорода, насыщающего воду. В современном культурном прудовом рыбоводстве при сгущенных посадках рыбы вопросы кислородного режима приобретают первостепенное значение.

Как было уже выяснено [4], из факторов, ведущих к насыщению воды рыбоводных прудов кислородом, фотосинтез является наиболее постоянным и мощным. Суточная кривая изменений содержания кислорода в воде пруда в светлую часть суток тесно связана с суточной кривой фотосинтеза.

В карповых прудах лесостепной зоны Украины в июле в солнечный день максимальное содержание кислорода обычно наблюдается к 18 часам и достигает при цветении, по нашим наблюдениям, 14—17 мг/л и выше, т. е. имеет место перенасыщение воды кислородом. В пасмурные дни, когда фотосинтез слабее, соответственно и насыщение воды кислородом значительно ниже (табл. 1). 25 июня, когда после 16 часов немного распогодилось, максимум содержания кислорода переместился на 20 часов, что лишний раз напоминает о тесной зависимости между содержанием кислорода в воде пруда и фотосинтезом.

Таблица 1

Суточное изменение содержания кислорода (мг/л) в карповых прудах в пасмурную погоду (определения здесь и дальше по Винклеру)

Дата наблюдения	Номер пруда	Время суток				
		12	16	20	4	7
25—26/VI	3	5,7	8,1	10,3	5,4	5,6
"	4	6,3	8,8	12,7	7,9	7,3
"	5	2,1	4,7	6,0	2,2	1,6
"	6	4,9	6,7	8,4	2,3	1,5
"	7	4,0	5,1	5,6	2,4	1,9
"	8	5,2	6,2	8,1	4,0	3,6
9—10/VII	6	3,9	7,25	4,0	0,37	1,95 (8 час.)

Днем благодаря фотосинтезу водной растительности низкое содержание кислорода в пруду—редкое явление. Наиболее опасны для рыбы утренние часы после рассвета, когда фотосинтез еще слаб и потребление кислорода выше его продуцирования. Так, в июне—июле в 5—6 часов фотосинтез в прудах, защищенных лесом, был еще настолько слаб, что потребление кислорода в эти часы оказывалось сильнее, чем его выделение. Например, 20 июля при восходе солнца в 5 час. 08 мин. повышение содержания кислорода наступило лишь в 7—8 часов. Наблюдения за утренним дефицитом кислорода на четырех прудах рыбхоза «Нивка» (под Киевом) показали, что кислородный минимум и наибольшее беспокойство рыбы обнаруживались через 2—2,5 часа после рассвета. Минимум содержания кислорода в ясную погоду наблюдался около 6 часов, в пасмурную—около 7 в связи с разной интенсивностью фотосинтеза (табл. 2).

Таблица 2

Утренний минимум содержания кислорода (мг/л) в воде прудов хозяйства «Нивка» при цветении

Дата наблюдения	Номер пруда	Время суток (часы)		
		4	5	7
28/VI	5	3,01	—	2,16
3/VII	6	1,29	—	1,04
•	7	1,77	—	1,34
•	51	10,10	—	9,30
12/VII	6	—	2,11	2,55
20/VII	4	—	5,87	6,04
•	5	—	1,45	2,73 (8 час.)

Анализы содержания кислорода на прудах с цветением выше среднего показывают, что цветение далеко не обязательно связано с утренним дефицитом кислорода (табл. 3): оно может давать сильное перенасыщение и хорошее ночное содержание кислорода; в ряде случаев насыщение и даже перенасыщение сохранялось до утра.

Цветение воды в пруду обычно характеризуется цикличностью, сопровождаясь нарастанием, максимумом, падением (угасанием), массовым отмиранием и, в случае цветения сине-зелеными, распадом и всплыванием. Опасным для рыбного населения пруда в отношении дефицита кислорода, по-видимому, являются лишь последние стадии цикла, да и то только в случае цветения сине-зелеными. К ночному дыханию водорослей здесь присоединяется их гниение.

Существенно то обстоятельство, что циклы эти могут проходить не одновременно даже в соседних, однотипных прудах. Поэтому и содержание кислорода в этих прудах может быть различным (табл. 4). Практически для рыбовода знание этой особенности дает возможность выделить при недостатке воды пруды, наиболее нуждающиеся в водообмене, и пустить сюда воду в ночные часы. После 7—8 часов утра благодаря фотосинтезу водообмен обычно уже не требуется.

Был изучен также вопрос о послойной стратификации кислорода в карповых прудах (табл. 5). В ряде случаев, приведенных в таблице, не отмечено интенсивного цветения, или погода была пасмурная,

и потому стратификация кислорода слабо выражена. В Гулевцах при относительно большой глубине пруда (2 м) различия в содержании кислорода оказались чрезвычайно большими. Возникновению этих различий, очевидно, благоприятствуют отсутствие ветра, течений и поглощательная способность дна.

Таблица 3

Перенасыщение воды прудов кислородом в утренние и дневные часы
при цветении по пробам с глубины 15–20 см

Рыбхоз и название (номер) пруда	Дата наблюдения	Температура воды, °C	Содержание кислорода				Характер цветения
			утром		днем		
			время суток	мг/л	время суток	мг/л	
„Пиков“ Винницкой обл.: Старый Пиков Гулевцы	1—2/VII 3—4/VII	21—23 23,5—27	4.15 4	9,66 24,2	19.30 17	10,8 33,8	— —
„Яготин“ Киевской обл. Пруд в теплице	25/III 13/IV	10,5—15 12,0—19	7 7	29,2 13,2	18 18	39,8 23,0	Диатомовые
„Пуша-Водица“ Киевской обл.: Карачун	20/VI	22—26	4	13,7	14	20—22	Сине-зеленые (асанизоменон). Цветение и нитчатка
„ „	6/VII	19	5,40	14,94	15	16,8	
„ „	27/VII	19—24,5	5	12,8	18	17,5	
„ „ № 10	7/V	10	4	22,3	—	—	
„ „	4/VI	19,6	—	—	12	35	
„ „	3/VII	17,4	4.30	25,0	—	—	„
„Нивка“ Киевской обл.: „ „ № 6	11/VI	—	5.30	10,27	—	—	—
„ „ № 18	„	—	—	—	15	28,9	—

Таблица 4

Содержание кислорода (мг/л) в рядом лежащих однотипных прудах
в одно и то же время

Дата наблюдения и время суток (часы)	Номера прудов							Примечание
	3	4	5	6	7	8	51	
5/VI; 6	3,81	7,46	0,25	0,79	0,64	0,63	—	Содержание кислорода у дна
25/VI; 20	10,3	12,7	6,0	8,4	5,6	8,1	9,9	Содержание кислорода на глубине 15 см. Переменно
26/VI; 7	5,6	7,3	1,6	1,5	1,9	3,6	6,0	
2/VII; 6	7,81	5,84	2,14	0,83	0,94	0,25	—	Содержание кислорода у дна
2/VIII; 17	7,7	5,5	2,1	2,3	1,8	5,6	—	„ пасмурно

Для решения вопроса, насколько фотосинтез при цветении насыщает кислородом воду на разной глубине, в прудах Карачун («Пуша-Водица») (табл. 6) и № 6 («Нивка») были поставлены опыты с изоляцией воды в светлых склянках с притертыми пробками по методу, широко известному в СССР по работам Г. Г. Винберга. Опыты ставились в безветренную, солнечную погоду. В обоих прудах наблюдалось

Таблица 5

Содержание кислорода (мг/л) у поверхности и у дна прудов

Рыбхоз и название (номер) пруда	Дата	Время суток	Темпера- тура, °С	Погода, цвете- ние	Содержание O ₂	
					у поверх- ности	у дна
„Нивка“ Киевской обл. № 5	5/VI	6	—	Солнечная, нет цветения	1,28 (15 см)	0,25 у дна
№ 55	8/VI	4,30	—	„	4,31 „	4,39 „
№ 6	11/VI	5	—	„	0,25 „	0,37 „
	25/VI	16	21,2	Пасмурная, цветение	2,55 „	2,48 „
Пиков Винницкой обл. залив „Бурты“	1/VII	19,30	23—20	Солнечная, цветение не- большое	7,6 (10 см)	6,2 (50 см)
	2/VII	4,15	21—20,5	„	10,8 (20 см)	7,8 (2 м)
„Гулевцы“ Винницкой обл.	3/VII	17	28—20,5	Солнечная, сильное цветение	9,66 „	8,0 „
„	4/VII	4	23,5—20,5	„	33,8 „	4,25 „
Карачун Киевской обл.	6/VII	10	20	„	24,2 „	2,8 „
„	„	15	22	„	18,9 (15 см)	11,9 (75 см)
„	„	„	„	„	18,8 „	15,6 „

Таблица 6

Выделение кислорода (мг/л) на разной глубине при цветении.
Пруд Карачун, 6 июля

Глубина, см	Содержание кислорода, мг/л		
	10 часов (исходн.), в воде пруда	в конце опыта, (в 15 часов)	
		в склянках	в воде пруда
15	18,9	28,3	18,8
35	—	32,5	—
55	—	21,6	—
75	11,9	15,4	15,6

цветение афанизоменона, более слабое в пруду № 6 и более сильное в «Карачуне».

Эти опыты говорят об очень сильных различиях в продуцировании кислорода в разных слоях воды. Содержание кислорода в открытой воде пруда «Карачун» в поверхностном слое (15 см) в 10 часов достигло 18,9 мг/л и к 15 часам не повысилось, тогда как в закрытой склянке оно поднялось до 28,3 мг/л. Очевидно, перенасыщению открытой воды выше 18,8 мг О₂/л препятствовал переход кислорода в атмосферу или в нижние, более бедные кислородом слои. Вода, изолированная в склянке на глубине 75 см, и открытая вода с этой же глубины к 15 часам имели почти одинаковое содержание кислорода. Следовательно, сюда не поступал кислород из поверхностных слоев, и излишек его уходил в атмосферу. В пруду № 6 вода была слабо прозрачна (20—25 см по Секки). Благодаря этому самое сильное продуцирование кислорода дал поверхностный слой воды—10 см (30,11 мг/л); на глубине 45 см оно было в 6 с лишним раз слабее (4,93 мг/л), чем у поверхности.

Из изложенных наблюдений и опытов видно, насколько существенна роль фитопланктона в кислородном режиме пруда.

Особенно ценным источником кислорода в воде рыбоводного пруда является высшая подводная растительность (рдесты, роголистник, уруть и др.). К тому же развитие этой растительности уменьшает или приостанавливает излишнее цветение водорослей. Нами был поставлен ряд опытов по выделению кислорода побегами рдестов и элодеи в банках, закрытых притертыми пробками и погруженных в воду пруда. Часть опытов проводилась с укоренившимися растениями, накрытыми стеклянными колпаками, непосредственно в пруду. Опыты показали, что среднее выделение кислорода равно 0,41—1,11 мг на 1 г живого растения за 1 час, считая суммарно с потреблением кислорода этими растениями на дыхание. В то же время по опытам в затемненных банках на дыхание этих же растений уходило 0,06—0,18 мг кислорода. Ночное потребление, по полученным данным, составит 10—15% выделенного кислорода.

Таблица 7

Суточная динамика содержания кислорода в открытой и заросшей части пруда № 15 хозяйства «Пуща-Водица» 20—21 и 27—28 июня

Дата наблюдения	Время суток	Температура воды, °C	Содержание кислорода, мг/л			Погода
			заросли рдеста	открытый плес	граница зарослей и плеса	
20/VI	12.30	26	17,12	9,98	—	Солнечная, безветренная
21/VI	4.30	21	6,25	6,49	—	Небольшой ветер, густая облачность или переменно
27/VI	18	19,5	16,7	12,5	12,9	
.	19.30	—	14,7	12,2	12,95	
.	23	—	10,5	10,6	10,06	Солнечная
28/VI	5.30	17,5	7,5	8,8	8,2	

Роль подводной растительности в обогащении воды кислородом изучалась также непосредственно в пруду. Для этой цели был использован пруд № 15 хозяйства «Пуща-Водица». Это небольшой (около 0,2 га) непроточный пруд удлиненной формы со средней глубиной 0,6 м. Надводная растительность в нем тщательно обкашивалась. Вдоль берега шла полоса зарослей злаковидного рдеста, параллельно ей — полоса чистого плеса. Рдесты 11 июня занимали около 30%, а к 5 июля уже около 80% площади пруда. Вода все время оставалась прозрачной без заметного простым глазом фитопланктона. Очевидно, рдест явился антагонистом цветения. Пробы брались на глубине 15—20 см.

Насыщение воды кислородом в солнечную, безветренную погоду среди подводной растительности был намного выше, чем в открытом плесе; в пасмурную и ветреную погоду разница была меньше. Вода среди зарослей сильно перенасыщалась кислородом.

Наблюдения 27 и 28 июня показали, что в дневные часы наблюдается переходное содержание кислорода на границе заросшей зоны и открытого плеса пруда. К 23 часам содержание его сравнялось по всему пруду, а на утро (5 час. 30 мин.) в зарослях кислорода было даже

немного меньше, чем в открытом плесе. Последнее легко объяснимо дыханием большой биомассы рдестов. Табл. 7 дает представление о скорости выравнивания содержания кислорода по отдельным частям пруда в вечерние часы. В 18 часов различия были максимальны, к 19 час. 30 мин. с заходом солнца и ослаблением фотосинтеза эти различия сильно уменьшились, а в 23 часа они уже отсутствовали. Вечером 27 июня ветер почти прекратился, и быстрое выравнивание содержания кислорода во всем пруду произошло без его существенного участия. Быстрое снижение содержания кислорода в зарослях в первые вечерние часы следует объяснить его уходом в атмосферу.

Данные таблицы еще не убеждают нас в том, что плес снабжается кислородом из зарослей. Поэтому были проделаны новые опыты: водой из плеса наполнялись на несколько дневных часов светлые стеклянные банки с притертой пробкой, которые затапливались тут же в пруду. Эти опыты четко показали, что в изолированной воде плеса кислород не только не увеличился, но благодаря отсутствию цветения немного уменьшился даже в дневные часы (с 8,56—8,80 до 8,19—8,46 мг/л), тогда как в открытой воде плеса содержание его увеличилось до перенасыщения (с 8,56—8,80 до 11,36 мг/л). Поскольку собственных источников продуцирования кислорода в открытом плесе не было, то этим доказывается обогащение его кислородом за счет соседних зарослей рдестов.

Вертикальная стратификация кислорода в открытом плесе была незначительна; в зарослях 28 июня в 13 час. 30 мин. в солнечную погоду содержание кислорода на глубине 15 см равнялось 18,1 мг/л, а на глубине 60 см (у дна)—12,9 мг/л. В вечерние часы стратификация быстро выравнивалась в сторону низшего содержания кислорода: кислород из верхних слоев воды уходил в атмосферу.

Практически важно было также выяснить, не поглощают ли сильно развитые заросли подводной растительности слишком много кислорода в ночное время. 5 июля, когда густые заросли рдеста злаковидного распространились на 80—90% площади пруда, анализ содержания кислорода в 6 часов утра (время минимума) дал тем не менее 8,56 мг/л в соответствии с анализом среди зарослей 28 июня в 5 час. 30 мин.—7,5 мг/л. Таким образом, пока подводная растительность была жизнеспособной и росла, она, несмотря на густоту, продолжала играть положительную роль в кислородном балансе пруда. Конечно, прекращение вегетации подводной растительности, ее отмирание может вызвать дефицит кислорода. Однако подводная растительность обычно вегетирует весь сезон равномерно, без циклов нарастания и отмирания, свойственных микроскопическим водорослям. А постоянное нарастание макрофитов означает и постоянное выделение кислорода. Все же чрезмерно сильное разрастание подводной растительности недопустимо, так как оно сокращает площадь нагула и затрудняет вылов рыбы. Большие заросли следует изреживать.

При посадках карпа из расчета на естественную продуктивность или при небольшой уплотненности посадки (до 2-кратной) наличие в прудах разреженной подводной растительности или небольшое развитие микроскопических водорослей обычно обеспечивает пруд кислородом настолько, что опасные заморные явления не наблюдаются. Регулирование растительности значительно затрудняется при более уплотненных посадках рыбы. При этом карпы препятствуют развитию под-

водной растительности, а удобрения в виде остатков кормов и выделений рыбы образуют условия, при которых зачастую сильно развиваются сине-зеленые водоросли.

Изучение динамики развития растительности в прудах, особенно разных форм фитопланктона, приобретает, таким образом, особое значение в практическом рыбоводстве. Поэтому необходимо точнее изучить методы регулирования развития фитопланктона, как мощного продуцента кислорода в рыбоводных прудах.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Винберг Г. Г. 1934—1939. Сообщ. 1—5. Тр. Лимнол. ст. в Косине, 18, 20, 22. [2] Винберг Г. Г. 1946. Биотический баланс вещества и энергия озер. Дисс., М. [3] Винберг Г. Г. 1955. Тр. Всес. гидробиол. об-ва, 4. [4] Шпет Г. И., Фельдман М. Б. 1959. Тр. V Совещ. по пробл. биол. внутр. вод.
-

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ РЫБОЙ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ В ПРУДАХ САВВИНСКОГО РЫБХОЗА

Ф. М. СУХОВЕРХОВ, А. С. ПИСАРЕНКОВА

(Всероссийский научно-исследовательский институт прудового рыбного хозяйства)

Использование первичной продукции в прудах обычно идет через трофическую цепь: фитопланктон—зоопланктон—бентос—рыба. Летом 1959 г. мы провели опыты по использованию первичной продукции прудов непосредственно растительноядными рыбами.

Опыты проводились в 6 прудах Саввинского опытного рыбхоза под Москвой. Площадь каждого пруда 0,1 га, средняя глубина 0,6 м, объем 600 м³. В течение лета пруды были непроточными, в них подавалась вода лишь на пополнение потерь от фильтрации и испарения.

В эти пруды произведена 10-кратная посадка годовиков карпа (4400 экз./га), а для более полного использования зоопланктона посажены мальки карпа из расчета 5 тыс. экз./га. В качестве макрофитофага использованы годовики белого амура (*Stenopharyngodon idella* (Val)), а фитопланктофага—годовики типичного фитопланктофага—белого толстолобика (*Hypophthalmichthys molitrix* (Val)) в количестве 2240 экз./га. Кроме этого, в пруды были посажены годовики пестрого толстолобика (*Aristichthys nobilis* (Rich)) в количестве 1120—1420 экз./га, питающегося зоо- и фитопланктоном. Все эти рыбы были завезены нами в Саввинский рыбхоз зимой 1958 г. сеголетками из Китая.

В течение лета проводилось кормление карпа сухими гранулами, приготовляемыми на мясорубке из смеси различных жмыхов, мучного смета и минеральных добавок. Для развития зеленых водорослей и поддержания на высоком уровне растворенного в воде кислорода (за счет фотосинтетической деятельности этих водорослей) пруды систематически удобрялись смесью из суперфосфата и аммиачной селитры. Суперфосфат вносили из расчета 0,2 мг/л, или 200 мг/м³. Количество 14%-ного суперфосфата каждый раз составляло 0,9 кг на пруд. Аммиачную селитру вносили из расчета 4 мгN/л; количество ее каждый раз составляло 6,4 кг на пруд.

Удобрение прудов было начато 5 июня и продолжалось до сентября. В первые три дня удобрения вносили ежедневно, а после развития водорослей—через 5—12 дней в зависимости от цветения воды, интенсивность которого определяли по зеленому цвету воды в белом эмалированном ведре. При слабом развитии зеленых водорослей, главным образом сценедемус, вода имеет светло-зеленый, при среднем—мутно-зеленый и при сильном—ярко-зеленый цвет. Критерием для внесения удобрений являлось также начало отмирания водорослей, заметное по появлению у берегов желто-зеленой пленки.

Удобрение прудов повышенными дозами азота имело целью подавление сине-зеленых водорослей и нитчатки, которая в прудах Саввинского рыбхоза развивается в больших количествах. Сине-зеленые водоросли, обогащая воду кислородом днем, истощают ее до предела ночью. Нитчатые водоросли полностью покрывают дно прудов, лишая рыбу возможности использовать донную пищу, мешают прогреванию воды, ограничивают развитие микроорганизмов в почве, сдерживают круговорот веществ, резко снижая этим самым рыбопродуктивность прудов.

За весь летний сезон удобрения внесены 15 раз с общими затратами аммиачной селитры 90 кг на пруд, или 900 кг/га, и гранулированного суперфосфата 13,5 кг на пруд, или 135 кг/га.

Усиленное цветение воды не вызывало сильного изменения рН. Обычно величина рН в прудах Саввинского рыбхоза летом колеблется в пределах 7,1—7,5. Повышение рН до 7,9—10 против 7,1 в контрольном неудобренном пруду имело место при сильном развитии водорослей с конца июня по конец августа.

Наличие большого количества легко разлагающихся и окисляющихся водорослей в пробах вызвало увеличение окисляемости воды в опытных прудах № 14, 16, 18, 19 по сравнению с контрольным прудом № 20, который селитрой не удобряли (табл. 1).

Таблица 1

Изменение окисляемости воды прудов Саввинского рыбхоза при удобрении суперфосфатом и селитрой летом 1959 г.

Дата взятия проб	Степень цветения	Номера прудов				
		14	16	18	19	20 (контрольн.)
5/VI	Слабое	15	22	9,2	—	5,1
7/VI	"	16	11,5	10,8	16,3	8,9
16/VI	Сильное	22,7	25,9	20,8	17,9	9,6
18/IX	"	15,6	28,8	19,5	17,6	28,1

Внесение удобрений сопровождалось увеличением в воде нитратного азота, но не всегда не достигало расчетных концентраций. Содержание фосфатов через два часа после внесения удобрений в большинстве случаев достигало расчетной величины и затем снижалось до минимума, наблюдаемого в неудобренном пруду (табл. 2).

Наблюдения за развитием водорослей мы вели методом отстойных проб. Более раннее и интенсивное развитие водорослей имело место в прудах № 14 и 16, в которые была внесена культура водорослей по 0,5 л на пруд.

Видовой состав водорослей во всех опытных прудах был почти одинаковым. Ведущими формами были *Scenedesmus*, *Pediastrum*, *Chlorella*. В меньшем количестве обнаружены *Characium*, *Dictyosphaerium*, *Staurostrum*, *Eudarina*. В числе диатомовых водорослей ведущим видом являлась *Asterionella*, в меньшем количестве встречались *Closterium*, *Pinnularia*, *Flagellaria*. Сине-зеленые водоросли в очень малом количестве были обнаружены в виде исключения в пруду № 13 (*Anabaena*

в пробах от 19 июня и *Microcistis* в пробе от 25 июня) и в пруду № 14 (*Microcistis* в пробе от 25 июня).

Таблица 2

Содержание азота нитратов и P_2O_5 в воде прудов Саввинского рыбхоза летом 1959 г. при удобрении прудов аммиачной селитрой¹ и суперфосфатом² (в числителе—количество нитратного азота и P_2O_5 до внесения, в знаменателе—через два часа после внесения удобрений)

Даты внесения удобрений	N—NO ₃		Фосфор (P ₂ O ₅)	
	Опытные № 13—19	Контрольный № 20	Опытные № 13—19	Контрольный № 20
5/VI	$\frac{0,05}{0,64-1,35}$	0,04	$\frac{0,05}{0,25-0,28}$	0,08
7/VI	$\frac{0,62-0,16}{1,32-2,0}$	0,11	$\frac{0,07-0,19}{0,5-0,11}$	0,12
9/VI	$\frac{0,12-0,13}{2,1-2,7}$	0,13	$\frac{0,10}{0,20}$	0,08
26/VI	$\frac{0,03-0,07}{0,9-0,22}$	0,05	$\frac{0,05}{0,10}$	0,05
16/VII*	$\frac{0,16}{0,19}$	0,05	$\frac{0,05}{0,10}$	0,05
22/VII	$\frac{0,08-0,35}{0,47-1,28}$	0,05	$\frac{0,01-1,19}{0,19-0,22}$	0,10
25/VII	$\frac{—}{0,26-0,36}$	0,05	$\frac{—}{0,14-0,31}$	0,09
10/VIII	$\frac{0,12-0,25}{0,9-1,3}$	0,1	$\frac{0,16-0,3}{0,3-0,4}$	0,10
18/IX	0,07—0,2	0,15	0,10—0,11	0,08

Примечания. ¹ Аммиачная селитра вносилась из расчета 2 мг N/л (отмечено звездочкой) и 4 мг N/л. 18/IX пруды не удобрялись. ² Суперфосфат вносился из расчета 0,2 мг P₂O₅/л.

Зеленые водоросли в большинстве случаев исчислялись сотнями тысяч и миллионами экземпляров в 1 мл. Наибольшее и сравнительно устойчивое количество зеленых водорослей было в прудах № 14, 16 и 17; в конце сезона особенно сильное развитие водорослей наблюдалось в пруду № 18 (табл. 3). Столь сильное развитие зеленых водорослей явилось следствием удобрения прудов аммиачной селитрой, что хорошо иллюстрируется исследованием количества фитопланктона в прудах № 19 и 20, в которых потребители первичной продукции отсутствовали (выращивался только карп на естественной пище).

В пруду № 19, который мы удобряли селитрой и суперфосфатом, по нормам, принятым для опытных прудов, количество зеленых водорослей было в несколько раз больше, чем в пруду № 20, который удобряли лишь суперфосфатом (табл. 4).

Внесение удобрений благоприятно сказалось на кислородном режиме. Содержание кислорода в воде опытных прудов, несмотря на сильно уплотненные посадки рыбы и кормление карпа, было удовлетворитель-

ным на протяжении всего вегетационного периода. Днем и вечером вода перенасыщалась кислородом, а ночью вследствие прекращения фотосинтетической деятельности содержание его постепенно снижалось до 2—3 мг/л (10/VIII до 1 мг/л) (рис. 1).

Т а б л и ц а 3

Количество фитопланктона (тыс. кл./мл) в опытных прудах Саввинского
рыбхоза при удобрении прудов аммиачной селитрой и суперфосфатом летом 1959 г.

Номера прудов	Группа водорослей	Даты взятия проб							
		11/VI	19/VI	3/VII	14/VII	25/VII	8/VIII	26/VIII	3/X
13	Зеленые Диатомовые	875 13	875 16	48 —	3825 —	2558 22	1397 —	1599 24	1512 —
14	Зеленые Диатомовые	3923 —	572 11	370 11	3078 26	1043 87	246 20	1190 —	725 26
15	Зеленые Диатомовые	2481 —	1506 20	47 3	6274 53	638 79	354 20	3484 31	333 —
16	Зеленые Диатомовые	1002 14	1928 15	912 —	1648 15	1584 4	420 71	673 —	1337 90
17	Зеленые Диатомовые	552 —	1931 185	31 3	570 53	26 2	657 —	1207 14	612 29
18	Зеленые Диатомовые	374 —	556 42	1006 191	5227 —	7979 420	7194 88	5786 70	3206 25

Т а б л и ц а 4

Развитие зеленых и диатомовых водорослей (тыс. кл./мл) в прудах
Саввинского рыбхоза при различном удобрении

Даты взятия проб	Пруд № 19		Пруд № 20	
	зеленые	диатомовые	зеленые	диатомовые
3/VII	250	—	101	16
14/VII	90	15	15	—
25/VII	2117	167	6	—
8/VIII	1201	—	4	4
26/VIII	3403	—	46	14
19/IX	901	—	16	—
3/X	2202	—	203	—

Произведенный 21 июля круглосуточный анализ воды на содержание кислорода и углекислоты показал, что истощение воды кислородом продолжается до 9 часов, когда насыщение воды снижается до 57%. С 10 часов содержание кислорода начинает повышаться, достигая максимума к 22 часам. Насыщение воды в это время достигает 200%. В отношении углекислоты идет обратный процесс.

Как уже отмечалось выше, наши опыты велись при уплотненных посадках годовиков (440 экз./га) и мальков карпа (5000 экз./га). Дву-

летки и сеголетки карпа, интенсивно выедая бентос, питались и зоопланктоном. Продукция по карпу (чистый прирост) составила 14—17 ц/га.

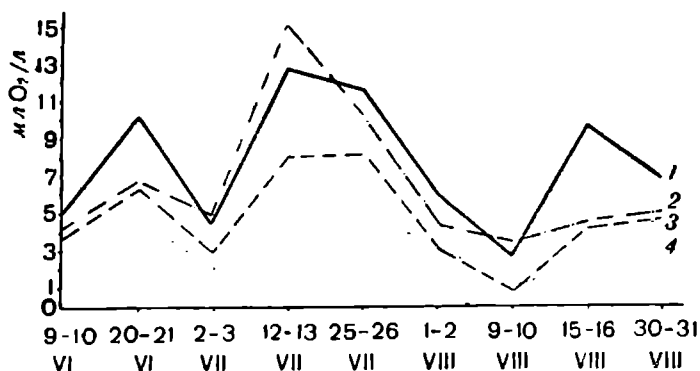


Рис. 1. Содержание кислорода (мг/л) в воде прудов Саввинского рыбхоза утром (1—№ 15, 2—№ 16) и вечером (3—№ 15, 4—№ 16)

Первичная донная продукция в виде рдестов использовалась белым амуром, который дал прирост 40—107 кг/га. Затраты кормовой смеси, сбалансированной по питательным веществам, составили 2 кг на 1 кг прироста (за вычетом прироста за счет естественной пищи). Амур не использовал в пищу ряску (*Lemna trisulca*), которая наиболее интенсивно и более продолжительное время развивалась в пруду № 13, где амур рос медленнее, чем в других прудах. Рыбопродуктивность за счет первичной продукции по донной растительности при поедании ее белым амуром составила в среднем 63 кг/га. Примерно такая величина рыбопродуктивности (78,3 кг/га) была получена в наших опытах (1958 г.) при выращивании четырехлетков амура без кормления его травой и без удобрения прудов минеральными веществами. Наилучший рост амура и самая высокая рыбопродуктивность получены в прудах № 14 и 17, где наиболее интенсивно развивались рдесты.

Белый толстолобик питается исключительно фитопланктоном, главным образом *Scenedesmus*, *Pediastrum*, *Chlorella*. Несмотря на довольно сильное развитие фитопланктона, белый толстолобик рос сравнительно медленно и дал прирост 187—235 кг/га.

Значительно лучше рос в прудах пестрый толстолобик, питавшийся как фитопланктоном, главным образом *Scenedesmus* и *Pediastrum*, так и зоопланктоном: *Bosmina*, *Daphnia*, *Diaptomus* и коловратками. Прирост пестрого толстолобика составил 145—190 кг/га. Общий прирост рыбы по отдельным прудам колеблется в пределах 18,4—22,9 ц/га (табл. 5).

Рыбопродукция по фитопланктону при поедании его белым толстолобиком в среднем по 6 прудам дала 211 кг/га. По пестрому толстолобику, в питании которого фитопланктон, судя по восстановленным весам организмов, занимал удельный вес 50%, продуктивность исчислена в 98 кг. Таким образом, рыбопродуктивность по фитопланктону исчисляется 309 кг/га, а с учетом прироста пестрого толстолобика за счет зоопланктона—407 кг/га.

Естественная рыбопродуктивность контрольных прудов Саввин-

ского рыбхоза при выращивании в них только карпа в среднем составляет 180 кг/га.

Т а б л и ц а 5

Рыбопродуктивность прудов (кг/га) Саввинского рыбхоза при удобрении аммиачной селитрой и суперфосфатом летом 1959 г. (в числителе—средний вес, г, в знаменателе—прирост, кг/га)

Показатели	Номера опытных прудов					
	13	14	15	16	17	18
Рыбопродуктивность по карпу	$\frac{405}{1591}$	$\frac{442}{1740}$	$\frac{460}{1704}$	$\frac{450}{1730}$	$\frac{450}{1739}$	$\frac{384}{1396}$
Рыбопродуктивность по белому амуру	$\frac{165}{40}$	$\frac{230}{62}$	$\frac{178}{47}$	$\frac{170}{58}$	$\frac{280}{109}$	$\frac{192}{59}$
Рыбопродуктивность по белому толстолобику	$\frac{100}{187}$	$\frac{123}{235}$	$\frac{107}{200}$	$\frac{124}{225}$	$\frac{130}{220}$	$\frac{115}{199}$
Рыбопродуктивность по пестрому толстолобику	$\frac{145}{202}$	$\frac{174}{223}$	$\frac{178}{141}$	$\frac{183}{192}$	$\frac{190}{220}$	$\frac{185}{168}$
Общая рыбопродуктивность	202	226	204	221	229	184

На основе проведенных экспериментов мы пришли к выводу, что сильное развитие первичной продукции в прудах вызывается удобрением воды азотом и фосфором. Использование первичной продукции белым амуrom, белым и пестрым толстолобиком повышает естественную рыбопродуктивность, получаемую при выращивании в прудах только карпа, в 2,6 раза.

РАЗДЕЛ 4

РАДИОУГЛЕРОДНЫЙ МЕТОД
ИЗМЕРЕНИЯ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ
И РЕЗУЛЬТАТЫ ЕГО ПРИМЕНЕНИЯ

О ПРИМЕНЕНИИ РАДИОУГЛЕРОДНОГО И КИСЛОРОДНОГО МЕТОДОВ ПРИ ИЗУЧЕНИИ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ОЗ. КРАСАВИЦА

В. И. ЖАДИН, Т. В. ЖАРОВА, Н. Г. ОЗЕРЕЦКОВСКАЯ

(Зоологический институт Академии наук СССР)

Оз. Красавица является нижним водоемом в системе озер Верхнее—Долгое—Красавица, соединенных между собою небольшими речками. В оз. Красавица впадает р. Юла-йоки, а из озера вытекает р. Ала-йоки. Наибольшая глубина озера 19 м, средняя около 11 м, площадь 2,8 км², объем водной массы 23 164 тыс. м³. Средний секундный расход р. Юла-йоки в 1957 г. равнялся 0,97 м³. Таким образом, за год в озеро из притока поступило около 30 600 тыс. м³ воды и столько же примерно озеро отдало своему истоку—р. Ала-йоки. Отсюда следует, что оз. Красавица обладает значительной проточностью: его водная масса полностью обновляется в срок, меньший одного года. Однако проточность озера не препятствует установлению прямой летней и обратной зимней температурной стратификаций, которые весной и осенью сменяются периодами вертикальной гомотермии (рис. 1). Озеро освобождается ото льда обычно в первых числах мая и покрывается льдом в ноябре или первых числах декабря. Продолжительность ледостава 150—175 дней; период открытой воды длится соответственно 190—215 дней.

Вода озера отличается малой минерализацией и относительно высоким содержанием органических веществ гумусового типа [2]. Величина минерализации держится около 30 мг/л, ионный состав, соответствующий гидрокарбонатно-кальциевому типу, довольно устойчив в течение года. Прозрачность воды значительная—до 170—250 см, цвет коричневатый, в течение лета соответствующий 62—78° цветности. Активная реакция воды слабокислая: рН в летние месяцы держится несколько ниже 7, но за пределы 6,45 не опускается; в дни наиболее интенсивного развития фитопланктона (в августе) рН поднимается до 7,12; зимой опускается до 6,3—6,1. Перманганатная окисляемость воды в поверхностных слоях озера равняется 11—15 мг О/л; в придонных слоях она поднимается до 20—21 мг О/л. Бихроматная окисляемость воды достигает 20—30 мг О/л.

Содержание биогенных элементов в воде озера очень мало в течение всего свободного ото льда периода. Концентрация нитратного азота не превышает 0,11, фосфора 0,005 мг/л. Постоянно присутствует железо, количество которого колеблется от 0,2 до 0,5 мг/л, а весной повышается до 1,0 мг/л. Преобладает окисное железо—около 75% общего количества железа (табл. 1).

Гидрохимическая характеристика оз. Красавица

Дата наблюдения	Горизонт, м	Температура, °С	pH	CO ₂	Кислород		Прозрач- ность, см	Цветность, градусы	Окисля- емость		Железо			Фос- фор	Нит- раты
					мг	%			пер- манганат- ная	бих- ромат- ная	закис- ное	окис- ное	общее		
16/VI 1958 г.	у поверхности	12,9	6,67	2,88	9,86	91,5	180	76	13,8		0,08	0,30	0,308	—	0,5
	5	12,8	6,65	3,08	9,70	89,7									
	9	10,0	6,45	5,50	8,88	77,4									
21/VII 1958 г.	пов.	14,25	6,81	2,64	8,64	82,3	205	70	10,1		0,076	0,24	0,316	0,005	—
	1	14,28	6,80	2,86	8,74	83,4		70	15,5		0,076	0,24	0,316	0,005	—
	2	14,28	6,80	2,86	8,62	82,2		72	14,0		0,076	0,24	0,316	0,005	—
	8	14,3	6,80		8,68	82,8		76	20,9		0,076	0,24	0,316	0,005	—
26/VIII 1958 г.	у поверхности	16,3	6,86	2,42	9,35	92,8	215	62	15,68	30,2*			0,336	—	—
	0,5	16,3	6,85	2,42	9,28	92,1		70	13,76	30,65			0,228	—	—
	1	16,3	6,84	2,64	9,31	92,5		70	12,48				0,436	—	—
	1,5	16,3	6,84	2,64	9,31	92,5		70	11,20	30,65			0,228	—	—
	2	16,3	6,84	2,86	9,24	91,7		70	14,08	30,65			0,336	—	—
	5	16,0						70	12,48	30,65			0,320	—	—
	8	15,75						74	13,44	24,05			0,336	—	—
	11	14,2						74	13,44	27,35			0,400	—	—
17/III 1960 г.	у поверхности	0,3	6,68	3,74	14,03	96,2		48,4	9,40	19,7					
	2	0,7	6,62	5,50	12,43	86,2									
	4	1,0	6,55	5,94	12,23	85,5									
	7	1,5	6,50	6,16	11,56	81,9									
	10	1,9	6,38	7,70	9,86	70,6									
	12	2,3	6,35	8,14	8,37	60,6									

* Бихроматная окисляемость определена 21 августа.

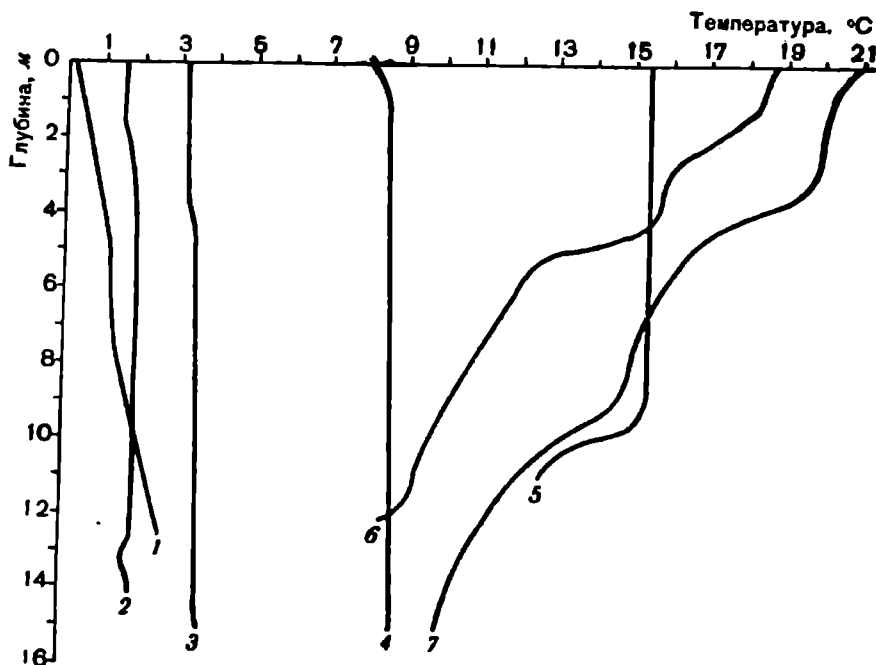


Рис. 1. Вертикальное распределение температуры в оз. Красавица: 1—10 марта; 2—1 декабря; 3—20 ноября; 4—20 октября; 5—9 сентября; 6—26 июня; 7—2 августа

Содержание растворенного кислорода в воде озера высокое. Годовая динамика его в общих чертах соответствует изменениям температурной кривой. Однако в гипolimнии количество кислорода значительно и в летние месяцы не падает ниже 50—60% нормального насыщения. Зимой содержание кислорода хотя заметно и уменьшается с глубиной, но у дна, как и летом, оказывается не ниже 60% насыщения (рис. 2). Суточные различия в содержании кислорода, равно как и величины pH, незначительны даже летом, что можно считать признаком малой интенсивности процесса фотосинтеза фитопланктона.

По поперечному разрезу через озеро температура, активная реакция воды, углекислота и кислород изменяются мало и однотипно на каждой вертикали (табл. 2).

Водная растительность в озере скудная и однообразная, песчаные со слегка заиленным дном побережья и отмели покрыты довольно хилым тростником, местами растут хвощ и ежеголовник.

Сведения о фитопланктоне содержатся в работе М. Б. Ивановой [3]. Зоопланктон довольно разнообразный. Характерно попадание в планктонную сетку бенто-нектонной реликтовой мизиды *Mysis oculata relicta*.

Донная фауна в профундали озера количественно бедна: встречаются единичные олигохеты и немногочисленные личинки тендипед¹—*Tendipes* sp. *thummi*, *Procladius*, *Prodiamesa* sp. *bathypila*, *Ser-*

¹ Определенные В. Я. Панкратовой.

gentia sp. longiventris, Tanytarsus sp. gregarius. Ближе к берегу к ним присоединяется Cryptochironomus sp. defectus. Над дном и в илу обитают личинки Chaoborus.

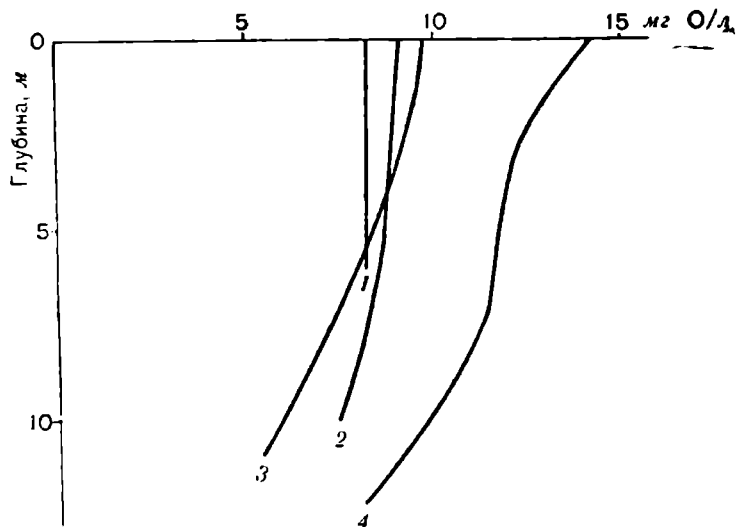


Рис. 2. Вертикальное распределение кислорода в оз. Красавица:
1—23 сентября; 2—28 июня; 3—31 июля; 4—17 марта

Таблица 2

Температура, активная реакция, углекислота и кислород на поперечных разрезах через оз. Красавица

Место обсле- дова- ния	Горизонт, м	Темпе- ра- тура, °C		pH	CO ₂		Растворенный кислород			
		16/VI	4/VII		16/VI	4/VII	мг/л		насыщенн., 0/0	
							16/VI	4/VII	16/VI	4/VII
У южного берега	у поверх- ности	13,5	20,3	6,67	2,42	1,98	10,0	8,62	93,9	92,3
В 100 м от южного берега	у поверх- ности	13,1	20,1	6,62	2,88	1,98	9,88	8,60	92,0	80,1
	5	13,0	17,2	6,63	3,08	3,74	9,84	8,17	91,4	82,6
	7,5	10,8	10,1	6,59	3,96	7,04	9,32	7,35	82,6	64,2
Середина озера	у поверх- ности	12,9	20,4	6,67	2,88	1,76	9,86	8,83	91,5	94,6
	5	12,8	16,9	6,65	3,08	2,88	9,70	8,31	89,7	83,5
	8		10,5			7,04				
	9	10		6,45	5,50		8,88	7,43	77,4	65,5
В 150 м от северного берега	у поверх- ности	13,5	20,5	6,7	2,64	2,2	9,81	8,88	92,1	95,4
	5		15,6			3,52		8,23		80,6
	11		9,7					7,06		61,1

В песчаной литорали, иловой сублиторали и среди прибрежной растительности живут губки-бодяги, мшанки, пиявки, водяные ослики,

личинки ручейников и поденок. Из личинок тендипедид здесь отмечены *Glyptotendipes gripekoventi*, *Tanytarsus* sp. *lauterborni*, *Sergentia* sp. *longiventris*. Моллюски представлены перловицами (*Unio tumidus*) и беззубками (*Anodonta anatina*).

Ихтиофауна озера состоит из судака, окуня, налима, плотвы, уклей и некоторых других видов. Промыслового значения озеро не имеет.

По совокупности химических и биологических признаков оз. Красавица может быть отнесено к группе гумифицированных проточных озер с относительно невысокой окисляемостью воды и низкой биологической продуктивностью.

Задачей нашей работы на оз. Красавица был чисто методический вопрос—сравнение результатов, получаемых при изучении первичной продукции радиоуглеродным и кислородным методами в условиях малопродуктивного озера. Надо сказать, что до сих пор неясно, какого рода продукцию устанавливает радиоуглеродный метод и насколько реальные величины, получаемые кислородным методом. В отношении радиоуглеродного метода некоторые авторы [7] считают, что он дает величины, близкие к валовой продукции, другие [6] принимают полученные цифры за чистую продукцию, третьи [5] придерживаются мнения, что получаются величины, средние между чистой и валовой продукцией. Что касается кислородного метода, то (равно как и при любом другом варианте скляночного метода) здесь встает старый вопрос: насколько склянка является надежной моделью водоема.

Нами на оз. Красавица был сделан целый ряд параллельных определений продукции фитопланктона и зеленого бактериопланктона обоими упомянутыми методами. Мы считаем уместным сделать несколько замечаний о применявшейся методике. Кислородный метод применялся без каких-либо существенных отклонений от того, что делается Г. Г. Винбергом [1] и другими авторами. При отборе проб воды из озера мы старались наполнять все опытные склянки из одного и того же батометра, хотя специально поставленные опыты показали, что ошибкой в величинах фотосинтеза, связанной с несоблюдением этого условия, можно пренебречь.

Радиоуглеродную методику мы применяли в модификации С. И. Кузнецова [4], однако дело осложнялось несовершенством фильтров марки «предварительный», что вызвало необходимость некоторых дополнительных опытов. Эти опыты показали, что «предварительные» фильтры, выпускаемые Мытищинской фабрикой ультрафильтров, даже тщательно отобранные, пропускают не только бактериопланктон, но и некоторую часть фитопланктона. Поэтому полученные первоначально раздельные величины фотосинтеза фито- и бактериопланктона мы затем суммировали и получали величину, которая и сопоставлялась с результатами кислородного метода.

Одновременно мы сделали ряд определений продукции, фильтруя всю пробу через мембранный фильтр № 5. Этот фильтр оказался очень близким к фильтру № 2, и полученные с его помощью величины фотосинтеза дали хорошее совпадение с величинами, подсчитанными по фракционной фильтрации (фильтры «предварительный»+№ 2).

Все данные наших опытов сведены в табл. 3. Из таблицы видно, что процесс созидания первичной продукции фитопланктоном и бактериопланктоном в воде оз. Красавица происходит на низком уровне.

В течение большей части года чистая продукция (определяемая кислородным методом) или не образуется вовсе, или дает незначительные величины. Во многих случаях получены даже отрицательные цифры. В это же время радиоуглеродный метод давал конкретные величины продукции. Это еще раз подтверждает большую чувствительность радиоуглеродного метода.

Годовой ход фотосинтеза в оз. Красавица может быть охарактеризован следующим образом. В подледный период фотосинтез шел очень слабо и обнаруживался только радиоуглеродным методом. Количество ассимилированной углекислоты, пересчитанное на количество органического углерода, выражалось величинами порядка $10,2 \cdot 10^{-5}$ мг С/л. С апреля до августа интенсивность фотосинтеза возрастала и достигла по радиоуглеродному методу 0,1 мг С/л, а затем опять понизилась.

По данным кислородного метода, в течение июня—сентября средняя суточная величина фотосинтеза всего фотосинтезирующего слоя озера (валовая продукция) изменялась в пределах 0,10—0,56 мг О/л (0,04—0,21 мг С/л), держась большей частью около 0,2—0,4 мг О/л. В конце июля—августе она достигла своего максимального значения—0,55 мг О/л. Интенсивность фотосинтеза в поверхностном слое была выше и варьировала от 0,17 до 1,10 мг О/л (0,06—0,41 мг С/л) (рис. 3).

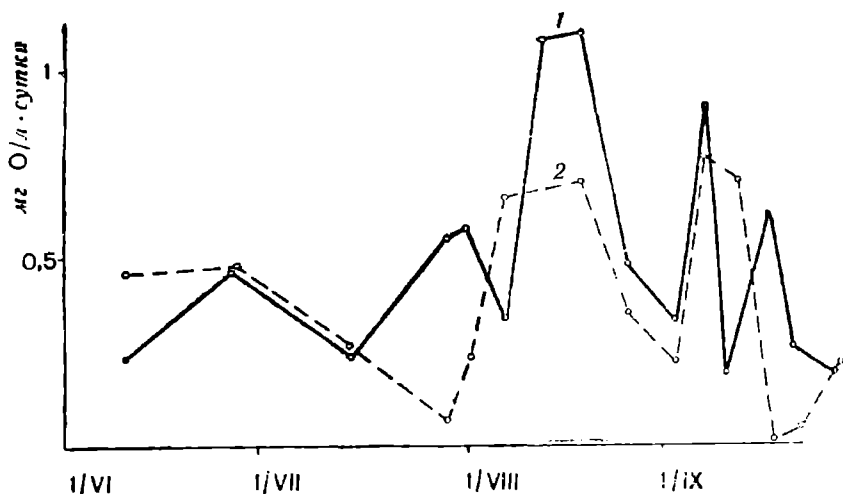


Рис. 3. Фотосинтез (1) и деструкция (2) органического вещества («дыхание» планктона) в поверхностном слое воды оз. Красавица летом 1958 г.

Как правило, интенсивность фотосинтеза падала с глубиной. На глубине 1 м она снижалась в среднем на 56% (согласно данным обоих методов), хотя были и отклонения от этой величины. В горизонте 1—2 м интенсивность фотосинтеза снижалась еще в среднем на 44%, но здесь также были исключения.

Суточная величина деструкции органического вещества («дыхания» планктона) колебалась в том же интервале, что и величина фотосинтеза (0—1,17 мг О/л), однако закономерности вертикального распределения этой величины менее ясны.

Таблица 3

Сравнение результатов определения интенсивности фотосинтеза (мг С/л) в оз. Красавица радиоуглеродным и кислородным методами

Дата обследо- вания (1958 г.)	Горизонт, м	Продукция (фотосинтез) по радио- углеродному методу				Продукция по кис- лородному методу	
		фито- планкто- на	бакте- риоплан- ктона	общая	фильтр № 5	чистая	валовая
24/IV	у поверхн.	0,004	0,007	0,011			
23/V	"	0,001	—	0,001			
10/VI	"	0,007	—	—			0,09
27/VI	"	0,026	—	—		0,037	0,18
	1	0,01	—	—			0,01
8/VII	у поверхн.	0,02	0,002	0,022			0,093
	1	0,01	0,006	0,016			0,078
21/VII	у поверхн.	0,08	—	—		0,18	0,21
	1	0,02	—	—			0,04
	2	0,008	—	—		0,063	0,09
25/VII	у поверхн.	0,08	0,004	0,084		0,13	0,21
	1	0,027	0,01	0,037		0,05	0,17
	2	0,01	0,002	0,012		0,01	0,06
31/VII	у поверхн.	0,07	0,037	0,11	0,11		0,13
	1	0,016	0,002	0,018	0,02		0,063
	2	0,004	0,001	0,005	0,008		0,08
6/VIII	у поверхн.	0,05	0,048	0,098	0,097	0,15	0,4
	0,5	0,03	0,004	0,034	0,04		0,28
	1	0,02	—	—			0,13
	1,5	0,006	0,002	0,008	0,01		0,07
12/VIII	у поверхн.	0,055	0,035	0,09	0,16	0,15	0,41
	0,5	—	—	—	0,13	0,14	0,23
	1	0,05			0,07	0,17	0,17
	1,5	0,024			0,06	0,08	0,12
	2	0,042	0,003	0,05	0,019	0,09	0,09
14/VIII	у поверхн.	0,041				0,04	0,17
	0,5	0,016				0,06	0,09
	1	0,021				—	—
	1,5	0,01				0,08	0,08
21/VIII	у поверхн.	0,005	0,002	0,007		0,05	0,12
	0,5	0,005				0,09	0,20
	1	0,002				0,02	0,16
26/VIII	у поверхн.	0,004				0,06	0,34
	0,5	0,03				0,07	0,16
	2	0,0006					

Чтобы подойти к решению вопроса, как склянки с их неподвижной в течение суток водой влияют на величину фотосинтеза, мы поставили две серии опытов (кислородным и радиоуглеродным методами), причем в одних склянках продукция определялась каждые 4 часа, а в других— 1 раз в сутки. В обеих сериях были получены согласующиеся данные: суммы четырехчасовых продукций оказались выше круглосуточной продукции (рис. 5). Это наблюдение лишний раз подтверждает необходимость дальнейших исканий приближения склянок к истинной модели водоема с тем, чтобы скляночный режим не искажал природных

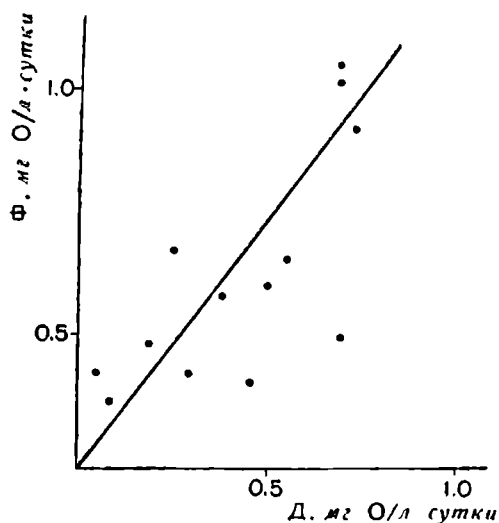


Рис. 4. Соотношение фотосинтеза и деструкции органического вещества в поверхностном слое воды оз. Красавица летом 1958 г.

условий фотосинтеза, особенно в отношении освещенности, температурной конвекции и циркуляции биогенов.

Наши опыты были далеко недостаточны, чтобы решить вопрос, какую продукцию выражает радиоуглеродный метод. Однако в тех случаях, когда мы имели возможность сопоставить результаты радиоуглеродного и кислородного методов, величина продукции, полученная с применением изотопа углерода, или равнялась или была несколько ниже величины чистой продукции. Такое одностороннее отклонение величины продукции, установленной радиоуглеродным методом, наблюдалось на протяжении всей нашей работы, и выведение средних не нивелировало различий. Получавшиеся средние были далеки от величин валовой продукции (рис. 6).

Получавшиеся средние были далеки от величин валовой продукции (рис. 6).

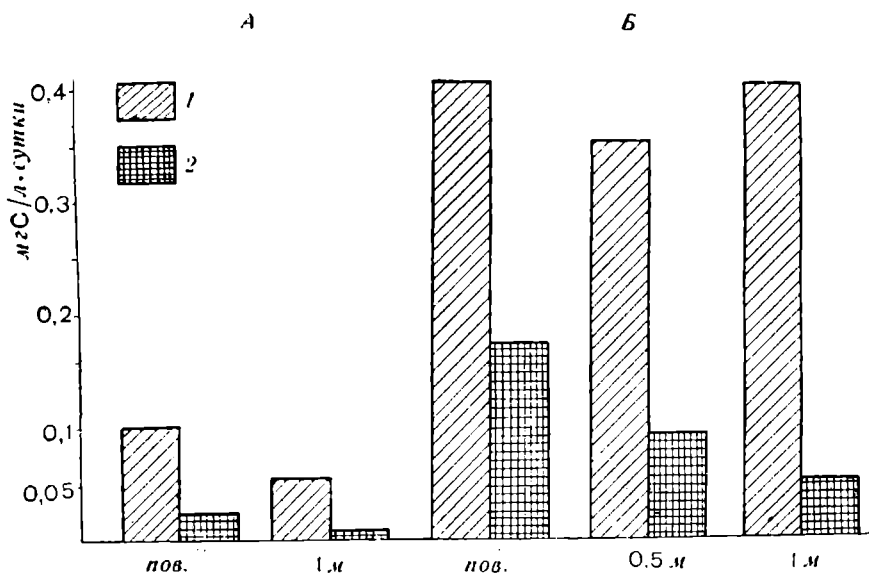


Рис. 5. Зависимость величины продукции от срока экспозиции склянок в озере:

А—первичная продукция (по радиоуглеродному методу, опыт 27/V 1958 г.).

Б—валовая продукция (по кислородному методу, опыт 14/V 1958 г.);

1—экспозиция 4 часа; 2—экспозиция 24 часа

Подводя итог изложенному, мы можем сказать, что полученные данные свидетельствуют о применимости обоих испытанных нами методов—радиоуглеродного и кислородного—к установлению интенсивности

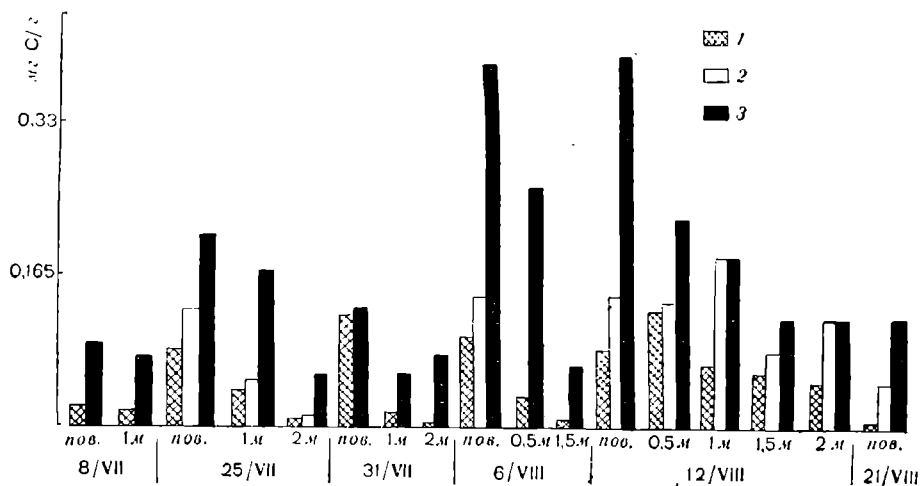


Рис. 6. Сравнение результатов определения интенсивности фотосинтеза в оз. Красавица радиоуглеродным (1) и кислородным (2—3) методами (2—чистая продукция; 3—валовая продукция)

процесса первичной автохтонной продукции. Величины этой продукции в нашем случае оказались близкими к величинам первичной продукции олиготрофных озер. Следует отметить, что использование только одной скляночной методики (радиоуглеродной и кислородной) при изучении первичной продукции проточного озера с довольно разнообразной фауной планктона, бентоса и рыб нам представляется недостаточным. В условиях такого водоема, как оз. Красавица, необходимо учитывать и аллохтонную продукцию, поступающую через приток озера.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Винберг Г. Г. 1960. Первичная продукция водоемов, Минск. [2] Воронков П. П., О. К. Соколова. 1950. Тр. Гос. гидролог. ин-та, 25. [3] Иванова М. Б. 1961. В настоящем сборнике. [4] Кузнецов С. И. 1955. В сб. Изотопы в микробиологии, М. [5] Rodhe W. 1958. Rapp. et procès-verbaux réunions. Conseil perman. internat. explorat. mer, 144. [6] Ryther J. H. 1956. Limnol. a. Oceanogr., 1. [7] Steemann-Nielsen E. 1952. J. Conseil perman. internat. explorat. mer, 18. [8] Steemann-Nielsen E. 1954. J. Conseil. perman. internat. explorat. mer, 19.

Подводя итог изложенному, мы можем сказать, что полученные данные свидетельствуют о применимости обоих испытанных нами методов—радиоуглеродного и кислородного—к установлению интенсивности

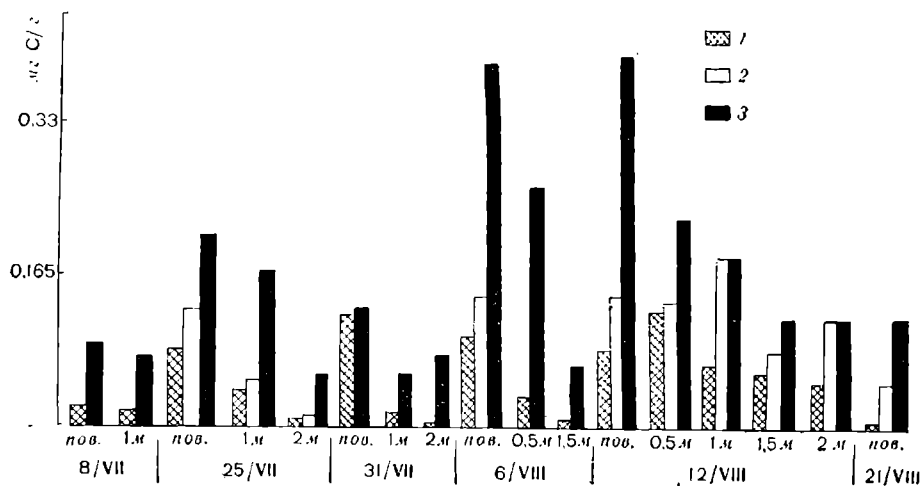


Рис. 6. Сравнение результатов определения интенсивности фотосинтеза в оз. Красавица радиоуглеродным (1) и кислородным (2—3) методами (2—чистая продукция; 3—валовая продукция)

процесса первичной автохтонной продукции. Величины этой продукции в нашем случае оказались близкими к величинам первичной продукции олиготрофных озер. Следует отметить, что использование только одной скляночной методики (радиоуглеродной и кислородной) при изучении первичной продукции проточного озера с довольно разнообразной фауной планктона, бентоса и рыб нам представляется недостаточным. В условиях такого водоема, как оз. Красавица, необходимо учитывать и аллохтонную продукцию, поступающую через приток озера.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Винберг Г. Г. 1960. Первичная продукция водоемов, Минск. [2] Воронков П. П., О. К. Соколова. 1950. Тр. Гос. гидролог. ин-та, 25. [3] Иванова М. Б. 1961. В настоящем сборнике. [4] Кузнецов С. И. 1955. В сб. Изотопы в микробиологии, М. [5] Rodhe W. 1958. Rapp. et procès-verbaux réunions. Conseil perman. internat. explorat. mer, 144. [6] Ryther J. H. 1956. Limnol. a. Oceanogr., 1. [7] Steemann-Nielsen E. 1952. J. Conseil perman. internat. explorat. mer, 18. [8] Steemann-Nielsen E. 1954. J. Conseil. perman. internat. explorat. mer, 19.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ КРИВОЙ САМОПОГЛОЩЕНИЯ ПРИ ПРИМЕНЕНИИ РАДИОУГЛЕРОДНОГО МЕТОДА

В. Л. КАЛЕР, Р. З. КОВАЛЕВСКАЯ

*(Лаборатория изотопов Академии наук БССР, Белорусский
государственный университет)*

При измерении первичной продукции водоемов радиоуглеродным методом исходную радиоактивность обычно определяют измерением радиоактивности препарата, получаемого путем перевода всего радиоактивного углерода в форму карбоната бария. Мягкое излучение изотопа C^{14} является причиной серьезных затруднений в определении радиоактивности исходного раствора. Трудности возникают вследствие самопоглощения и саморассеяния излучения в слое препарата, которые следует точно учесть [11].

Для точных работ применяют метод экспериментального построения кривой самопоглощения с последующей экстраполяцией ее в область «невесомого» слоя [1, 2, 5, 9, 11]. Для этого обычно готовят серию образцов в форме карбоната бария с разным весом, но постоянной общей активностью. Активность препаратов измеряется в тех же условиях, в которых проводятся измерения радиоактивности исследуемого объекта. Пользоваться кривыми самопоглощения, полученными другим исследователем (даже для одного и того же вещества), при точных работах не рекомендуется [7], так как на форму кривой влияют плотность осадка и состояние поверхности образца, которые зависят от условий выделения осадка при приготовлении препарата. Вид кривой зависит также и от применяемого счетчика [6] и от геометрических условий измерения [5].

Особенно ответственным является начальный участок: именно эта часть кривой экстраполируется к нулевой толщине препарата для определения интересующей исследователя исходной радиоактивности. Однако на кривых самопоглощения в тех случаях, когда они строятся по измерениям торцовым счетчиком, в области тонких слоев имеется максимум, обусловленный саморассеянием излучения в слое образца, пренебрегать которым ни в коем случае нельзя во избежание ошибок [1, 2, 5, 9]. Впервые максимумы на кривых самопоглощения были описаны в марте 1950 г. (см. [5]) и в последующие годы детально изучались многими исследователями.

Достаточно полный анализ этого явления на основе литературных данных и собственных наблюдений произведен И. Б. Кеирим-Маркусом и М. А. Львовой [5]. Основываясь на накопленных фактах, авторы сделали вывод, что в случае измерения радиоактивности торцовыми счетчиками с геометрией меньше 50% кривые самопоглощения бета-излучения всех изотопов проходят через максимум в области малых толщин

препарата. Максимумы появляются при толщинах, равных 0,25—0,6 слоя половинного ослабления бета-излучения данного изотопа. При точных измерениях нежелательно пользоваться толщинами от $\frac{1}{80}$ до 0,7 слоя половинного ослабления для вещества с эффективным атомным номером меньше 30 и от $\frac{1}{200}$ до 1,7 слоя полуослабления для вещества с эффективным атомным номером больше 30, так как поправка на самопоглощение и саморассеяние в этих условиях не поддается точному вычислению и должна быть определена экспериментально. В применении к изотопу C^{14} в виде карбоната бария эти условия оказываются следующими: положение максимума—0,65—1,5 мг/см², неблагоприятные толщины слоев—0,032—1,8 мг/см². При толщинах меньше 0,032 мг/см² поправка на самопоглощение и саморассеяние не превышает 1% и может не вводиться. По данным тех же авторов, высота максимума может меняться в широких пределах, достигая 50% и более в зависимости от условий измерения.

В настоящее время представление о наличии максимумов на кривых самопоглощения является общепринятым, и имеется единый подход в объяснении физической природы этого явления [2, 5, 9]. Однако в опубликованных до сих пор работах по радиоуглеродному методу определения первичной продукции водоемов нам не удалось найти каких-либо упоминаний о том, что при экстраполяции к нулевой толщине препарата авторы учитывали наличие максимумов на кривых самопоглощения. В одной части работ [12] использовалась кривая самопоглощения, опубликованная в монографии Келвина и сотрудников [11]; в других работах [10, 13] авторы строили экспериментальную кривую для своих условий измерения, но не замечали на ней максимума, так как не имели образцов с толщиной слоя меньше 0,5 мг/см²; третьи исследователи [8] вообще обходились без кривой самопоглощения, а за исходную принимали радиоактивность, рассчитанную по результатам измерения образца с поверхностной плотностью не более 0,5—0,7 мг/см². Очевидно, что все авторы, пользовавшиеся не газопроточными, а торцовыми счетчиками, допускали ошибку в определении исходной радиоактивности в сторону получения величин, больших, чем истинные, что не могло не сказаться на рассчитанных ими величинах первичной продукции, которые должны быть соответственно ниже истинных.

В 1958 г. Г. Г. Винбергом и В. Л. Калером [3] было проведено сравнительное исследование продуктивности озерного фитопланктона радиоуглеродным и кислородным методами. В этой работе была сделана попытка избежать крупных ошибок в определении исходной радиоактивности. Чтобы четко выписать начальный участок кривой для достаточно надежной экстраполяции, нужно было приготовить препараты карбоната бария с толщиной слоя 0,05; 0,1 мг/см² и т. д. Однако щелочь, необходимая для подавления гидролиза радиоактивного карбоната натрия, содержала такие количества растворенных карбонатов, что препараты первоначально получались с толщиной слоя гораздо большей. Если удавалось получить щелочь с достаточно малым содержанием карбонатов, то за время работы на воздухе растворы успевали поглотить заметные количества углекислоты, что также приводило к увеличению веса осадка.

В результате долгих поисков авторы остановились на приеме, который давал возможность получать достаточно тонкие слои. К раствору осадителя (BaCl_2) добавлялось необходимое для подавления гидролиза количество щелочи. Выпадавшие при этом осадки карбоната бария отстаивались в условиях, обеспечивавших изоляцию осадков от углекислоты воздуха. Затем раствор из средних слоев засасывался в бюретку, из которой добавлялся к холодному раствору радиоактивной соды. Осаждение проводилось в широких пробирках, снабженных клапанами Бунзена. После осаждения осадки нагревались на водяной бане при 80°C в течение 30 минут для созревания. Охлажденные осадки переносились на мембранный фильтр № 5 с фильтрующей поверхностью 1 см^2 . Полнота осаждения проверялась по радиоактивности сухого остатка от высушивания 1 мл фильтрата. Вес препарата определялся расчетным путем из данных по титрованию на содержание карбонатов во всех исходных растворах с учетом добавленного носителя. Вес некоторых осадков проверялся после измерения радиоактивности путем титрования осадка соляной кислотой в присутствии метилоранжа. В разных опытах были получены три кривые самопоглощения с использованием исходных растворов трех различных удельных активностей (рис. 1).

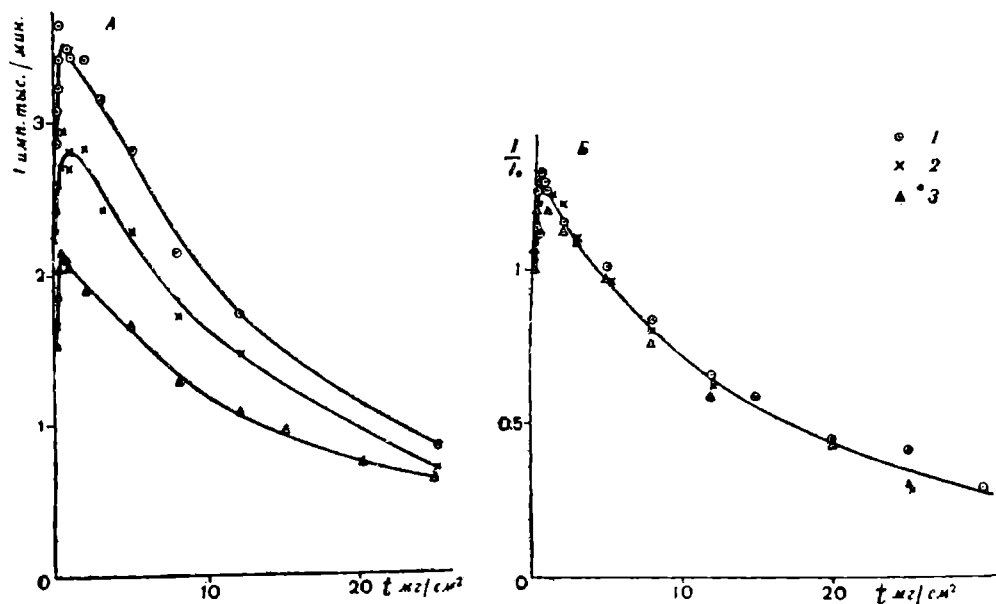


Рис. 1. Кривая самопоглощения BaCO_3 , полученная с помощью торцевого счетчика:
А. BaCO_3 (мг/см^2) в трех опытах с различной активностью. Б. То же в относительных величинах. Зависимость измеренной радиоактивности (имп./мин) от толщины слоя.

Чтобы выяснить, действительно ли мы имеем дело с максимумом, обусловленным рассеянием излучения в слое образца, мы попытались проследить зависимость высоты максимума от геометрических условий измерения (рис. 2). Как видно из рисунка, высота максимума убыв-

вает с ростом телесного угла, стремясь к нулю при 50%-ной геометрии, что хорошо согласуется с выводами И. Б. Кеирим-Маркуса и М. А. Львовой [5]. Положение максимума в наших опытах также не выходит за пределы, указанные этими авторами, и лежит при 0,25—0,4 слоя полуослабления. Полученная нами на счетчике МСТ-17 кривая отли-

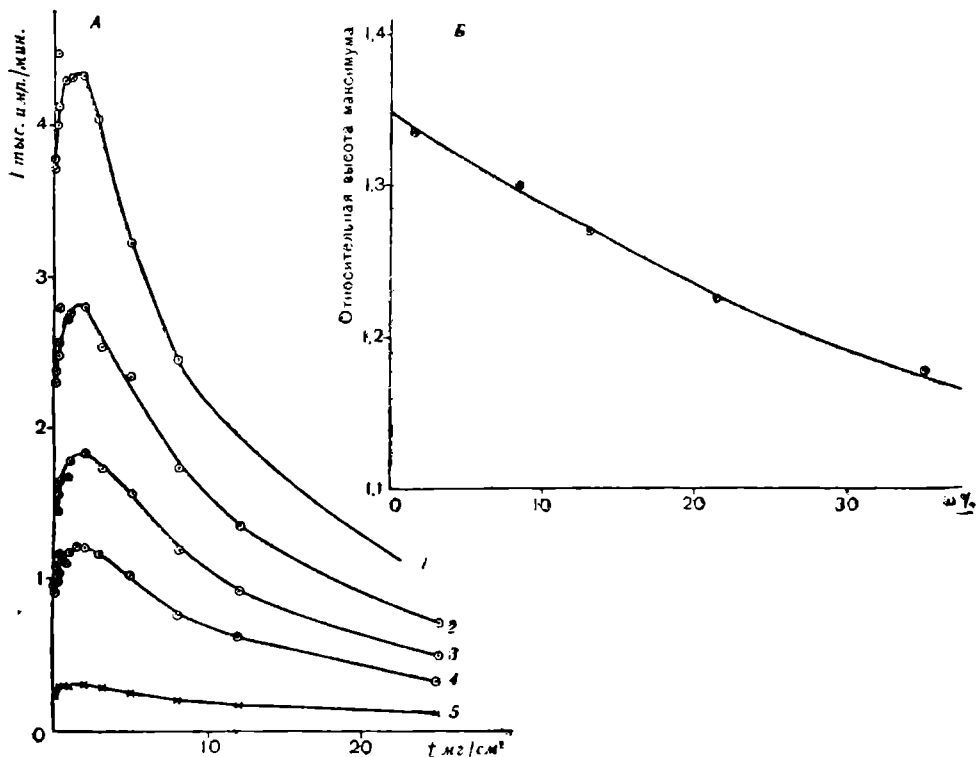


Рис. 2. Влияние геометрических условий измерения на высоту максимума. А. Зависимость измеренной радиоактивности (имп/мин) от толщины препарата (мг/см²), полученной при разных геометрических условиях. Б. Изменение относительной высоты максимума от величины телесного угла в процентах к полному телесному углу.

1 — $\omega = 35,6^\circ$; $\frac{I_{\text{макс}}}{I_0} = 1,18$; 2— $21,5^\circ$; 1,227; 3— $13,1^\circ$; 1,27; 4— $8,5^\circ$; 1,30; 5— $1,6^\circ$; 1,335

чается от опубликованных ранее кривых [2, 4] более высоким расположением в области средних и больших толщин препарата, что можно, по-видимому, объяснить большой толщиной окна счетчика (не менее 3,7 мг/см²).

На основании полученной нами кривой самопоглощения была определена величина исходной радиоактивности в упомянутом выше исследовании Стемана-Нильсена [12], в котором при измерениях фотосинтеза планктона получено достаточно хорошее совпадение данных по кислородному и радиоуглеродному методам, что, по нашему мнению, может также служить подтверждением правильности выбранной методики определения исходной радиоактивности.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Бочкарев В., Кеирим-Маркус И., Львова М., Пруслин Я. 1953. Измерение активности источников бета- и гамма-излучений, М. [2] Бреслер С. Е. 1955. Радиоактивные элементы, М. [3] Винберг Г. Г., Калер В. Л. 1960. Докл. АН СССР, 130. [4] Иванов И. И., Модестов В. К., Штуккенберг Ю. М., Романцев Е. Ф. и Воробьев Е. И. 1957. Радиоактивные изотопы в медицине и в биологии. [5] Кеирим-Маркус И. Б., Львова М. А. 1957. Исследования в области дозиметрии ионизирующих излучений, М. [6] Комар С. 1957. Радиоактивные изотопы в биологии и сельском хозяйстве, М. [7] Смит Д. Р. 1955. В реферат. Применение метода меченых атомов в физике и технике, М. [8] Сорокин Ю. И. 1956. Тр. Всес. гидробиол. об-ва, 7. [9] Спицын В. И., Кодочигов П. Н. и др. 1955. Методы работы с применением радиоактивных индикаторов, М. [10] Angot M., Doty M. S., Oguri M. 1958. Inst. Fran. Oceanie, sect. oceanogr., Noumea, Rapp. scient., 4. [11] Calvin M., Reid J. C., Tolbert B. M., Jankwich P. E. 1949 Isotopic Carbon, Techniques in its measurement and chemical manipulation, 12. New York. [12] Steemann-Nielsen E. 1958. Rapp. proces-verb. réunions, Conseil. perman. internat. explorat. mer, 144. [13] Steemann-Nielsen E., Jensen A. 1957. „galathea“ Rep., I.
-

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ПЛАНКТОНА В ПРУДАХ ЛАТВИЙСКОЙ ССР КИСЛОРОДНЫМ И РАДИОУГЛЕРОДНЫМ МЕТОДАМИ

Н. Н. ХМЕЛЕВА

(Зоологический институт Академии наук СССР)

Летом 1958 г. (июль, август) нами совместно с М. Н. Матисоне (Институт биологии АН Латвийской ССР) была проведена сравнительно-методическая работа по измерению первичной продукции планктона кислородным и радиоуглеродным методами на трех прудах (№ 27, 20, 9) рыбхоза «Рита Аусма» в Скрундском районе. Это старое хозяйство, существующее с конца прошлого столетия. Пруды питаются грунтовыми водами и атмосферными осадками. Берега покрыты преимущественно лиственными деревьями и кустарниками. Грунты прудов представляют собой заиленные суглинки, у берега почти чисто глинистые. Глубина прудов не превышает 1,5—2 м. Соотношение ионов типичное для гидрокарбонатных вод кальциевой группы.

Площадь пруда № 27—0,31 га. В пруд никакие удобрения не вносились. Температура воды была 14,6—19,7°C, pH—7,2—8,01; содержание растворенного в воде кислорода составляло 65—96% насыщения; прозрачность воды—80—100 см по диску Секки. Для данного пруда характерно постоянное присутствие золотистых водорослей (*Dinobryon*, *Uroglenopsis*), которые иногда развивались в значительном количестве.

В пруд № 20 площадью 0,65 га весной 1958 г. было внесено минеральное удобрение (N+P+K+Ca), после чего пруд не удобрялся. Температура воды была 19,3—22,3°C, pH—7,5—8,38; содержание растворенного в воде кислорода составляло 75—110% насыщения; прозрачность—90—117 см. К концу лета пруд сильно зарос рдестом. Фитопланктон по качественному составу был достаточно разнообразен; в количественном отношении несколько выделялись вольвоксовые (*Volvox*, *Phacotus*).

Площадь пруда № 9—0,24 га. В пруд постоянно поступало органическое удобрение в виде сточной жидкости из стойла для животных, расположенного на берегу пруда. Температура равнялась 16,7—19,5°C, pH—8,78—8,98; содержание растворенного в воде кислорода—73—173% насыщения; прозрачность воды 40—50 см. В течение всего периода работы в пруду в массовом количестве был развит *Aphanizomenon flos-aquae*.

Для измерения первичной продукции планктона применялся скляночный метод в двух его модификациях—кислородной и радиоуглеродной. Опыты проводились *in situ*. Склянки на 120—130 мл, заполненные пробой воды, на специальных крестовинах закреплялись в горизонтальном положении и выдерживались в течение 24 часов на тех же глубинах, с которых были взяты пробы воды. В определенную часть

склянок добавляли по 1 мл раствора радиоактивного углерода в виде углекислого натрия общей радиоактивностью $4 \mu\text{Ci}/\text{л}$. После экспозиции пробы воды из этих склянок профильтровывали через мембранный фильтр марки «предварительный». Иногда пробы до фильтрования фиксировались формалином. На величине первичной продукции это не отражалось, что показали специальные опыты по влиянию формалина на поверхностную сорбцию радиоуглерода фитопланктоном. При добавлении C^{14} в пробу, предварительно зафиксированную формалином, спустя 3 часа, 24 часа (2 опыта) и 7 суток радиоактивность планктона не обнаруживалась. Не обнаруживалась она и спустя 22 дня в начале опыта в пробах, в которые был добавлен C^{14} и которые до фиксации формалином находились сутки в темноте. В пробе, которая после добавления C^{14} экспонировалась на свету в течение суток, начальная активность планктона составляла 1550 имп./мин.л и спустя двое суток после фиксации формалином—1537 имп./мин.л.

Для удаления с фильтров остатков минеральных радиоактивных карбонатов применялся 0,1N раствор соляной кислоты, в котором фильтры выдерживались 2—3 минуты. Радиоактивные пробы просчитывались с помощью торцового счетчика на установке Б-2. Определения велись на двух горизонтах—0,3 и 0,75 м.

Как известно, интерпретация результатов, получаемых радиоуглеродным методом, представляет некоторые трудности. По мнению одних

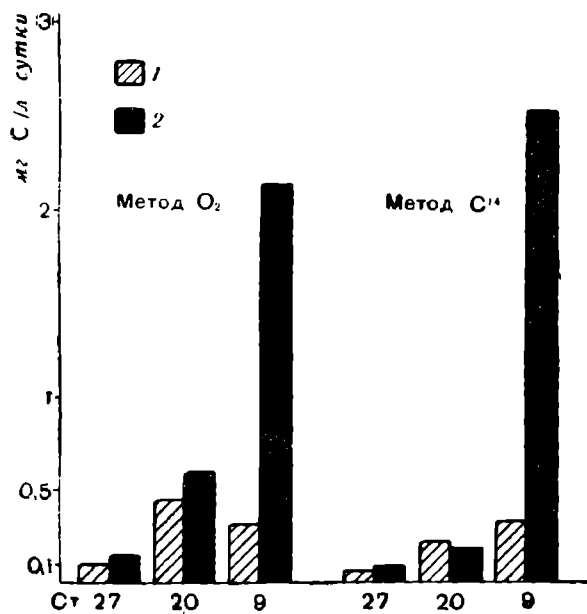


Рис. 1. Первичная продукция планктона прудов рыбхоза «Рита Лусма», измеренная кислородным и радиоуглеродным методами в поверхности (1) и придонном (2) горизонтах воды

авторов [6, 7], таким путем измеряется валовая продукция фитопланктона, по мнению других [1, 2, 4]—чистая продукция, по мнению третьих—некоторая промежуточная величина, которая в одних случаях приближается к валовой, а в других к чистой продукции планктона, полученной кислородным методом.

Сравнение результатов обоих методов в нашем случае показало хорошее сходство относительных величин, т. е. общая картина распределения первичной продукции во времени по глубинам водоема и по водоемам в целом одинаковая. Наименьшая величина первичной продукции и тем

и другим методом получена для пруда № 27, средняя—для пруда № 20 и наивысшая—для пруда № 9 (рис. 1). Различия в продукции поверхностного и придонного слоя воды более значительны в пруду с сильным развитием фитопланктона (№ 9). В двух

других прудах первичная продукция планктона на глубине 0,75 м в отдельных случаях была выше, чем в поверхностном горизонте воды, что, возможно, объясняется неравномерным вертикальным распределением фитопланктона либо тормозящим действием высокой освещенности на ассимиляцию углерода фитопланктоном в поверхностном слое воды в яркие солнечные дни.

Таблица 1

Потеря C^{14} фитопланктоном (‰) за время экспозиции в темноте
(опыты проведены с практически чистой культурой *Aphanizomenon*)

Дата наблюдений	Глубина взятия проб, м	Длительность экспозиции в часах		Радиоактивность фитопланктона после экспозиции, имп./мин.л		Потери C^{14} фитопланктоном
		на свету	в темноте	на свету	в темноте	
19/VII	0,3	3	3	3 000	2 900	3,5
	0,75	3	3	3 100	1 370	54,5
25/VII	0,3	2	2	4 000	3 300	17,5
	0,75	2	2	2 650	1 950	26,5
28/VII	0,3	3	3	20 100	20 000	1
	0,3	3	6	20 100	12 000	59,7
	0,75	3	3	8 750	7 200	18
	0,75	3	6	8 750	7 300	16
6/VIII	0,75	3	3	8 425	7 675	9
9/VIII	0,75	4	6	1 600	1 250	22
	0,75	4	12	1 600	900	44,5
	0,75	4	24	1 600	550	64,7

Совпадение абсолютных величин, полученных тем и другим методом, наблюдалось далеко не всегда. Величины продукции планктона, полученные кислородным методом, чаще всего были выше определенных с помощью C^{14} . Совпадение или приближение к валовой продукции по кислороду величин, полученных с помощью C^{14} , часто наблюдалось в том случае, когда чистая продукция по кислороду была со знаком минус, иными словами, когда деструкция превышала фотосинтез. В том случае, когда чистая продукция, измеренная кислородным методом, была положительна, радиоуглеродный метод давал сходные с ней величины. Однако по средним значениям величины первичной продукции планктона, полученные радиоуглеродным методом, приближались или совпадали с величинами валовой продукции, определенными по кислороду.

В отличие от кислородного метода радиоуглеродным методом не учитывается отдельно углерод, выделенный организмами при дыхании и деструкции. Одним из допущений, на котором основан расчет первичной продукции, является предположение, что ассимилированные атомы C^{14} не тратятся в процессе дыхания, которое идет одновременно с фотосинтезом. Неясно также, сколько теряется радиоуглерода в темноте. Попытки измерить интенсивность дыхания фитопланктона при приме-

нении радиоуглеродной методики, сделанные Райтером [3,4] и нами (табл. 1), показали, что потеря C^{14} в темноте от накопленного за равное время экспозиции на свету в среднем составляет 18—20%, но в отдельных случаях может колебаться в широких пределах, что, вероятно, в основном зависит от физиологического состояния водорослей.

Применяя для определения первичной продукции планктона скляночный метод в любой его модификации нельзя забывать его основной недостаток—изоляция пробы воды из естественных условий. Если даже температура и освещенность являются в пробах приблизительно такими же, как и в водоеме, то такое явление, как влияние вертикального перемещения фитопланктона на величину первичной продукции, в сосуде исключается. Даже в мелководных прудах планктон может быть неравномерно распределен по вертикали при определенных условиях, что было отмечено нами и с помощью радиоуглеродного метода для вольвоксовых (*Volvox*), золотистых (*Uroglenopsis*) и сине-зеленых (*Aphanizomenon flos-aquae*) (табл. 2).

Таблица 2

Вертикальное распределение фитопланктона в пруду № 9 хозяйства «Рита Аусма» при массовом развитии *Aphanizomenon*

Дата наблюдения	Глубина взятия пробы, м	Экспозиция в часах	Радиоактивность фитопланктона имп./мин.·л	Содержание фитопланктона, %	Отношение
19/VII	0,35	3	3 000	100	1:1
	0,75	3	3 100	103	
25/VII	0,35	2	4 000	100	1,5:1
	0,75	2	2 650	66,2	
28/VII	0,35	3	20 100	100	2,3:1
	0,75	3	8 750	43,5	
6/VIII	0,35	3	50	100	1:169
	0,75	3	8 425	16,850	

Поскольку для определения величины первичной продукции планктона скляночный метод применяется уже давно, а за последние годы радиоуглеродная модификация его получает все большее распространение, важно, чтобы результаты, полученные различными исследователями, были, насколько это возможно, сравнимыми и достоверными. Для этого необходима стандартизация методики работы, введение соответ-

ствующих поправок, а также осуществление параллельных определений первичной продукции различными методами: кислородным, радиоуглеродным, хлорофильным и другими.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Ketchum B. H., Ryther I. H., Yentsch C. S., Corvin N. 1958. Rapp. et procès-verbaux réunions. Conseil perman. internat. explorat. mer, 144. [2] Jitts H. R. 1958. Докл. на симпозиуме в Бергене. [3] Ryther I. H. 1956. Limnol. a. Oceanogr., 1. [4] Ryther I. H. 1956. Nature, 178. [5] Ryther I. H., Vaccaro R. F. 1955. J. Conseil perman. internat. explorat. mer, 20. [6] Rodhe W. 1958. Rapp. et procès-verbaux réunions. Conseil perman. internat. explorat. mer, 144. [7] Steemann-Nielsen E., Kholý A. 1956. Physiol. plantarum, 9.
-

ИЗОТОПНЫЙ ЭФФЕКТ ПРИ ОПРЕДЕЛЕНИИ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В ВОДОЕМАХ РАДИОИЗОТОПНЫМ МЕТОДОМ

Н. П. РУДАКОВ

(Институт гидробиологии Академии наук Украинской ССР)

За последнее время в гидробиологических исследованиях получает все большее распространение метод определения первичной продукции водоемов при помощи радиоактивного изотопа углерода [7, 8, 9, 12, 14, 16, 17, 21, 22, 26]. Достоинства метода и методика постановки опытов подробно изложены в работах Стемана-Нильсена [19, 20], Г. Г. Винберга [2, 3], С. И. Кузнецова [5], Ю. И. Сорокина [6] и др. Согласно этому методу для определения величины первичной продукции планктона концентрацию стабильного и радиоактивного углерода в среде умножают на коэффициент распределения C^{14} между организмами и средой. В полученную величину вводят ряд поправок, среди которых поправка на изотопный эффект, по-видимому, имеет наибольшую абсолютную величину.

Для соотношений C^{12}/C^{14} изотопный эффект не очень велик и обычно равен нескольким процентам, но современные методы изотопного анализа достаточно чувствительны для количественного его изучения. В то же время точное определение изотопного эффекта встречает значительные теоретические и экспериментальные трудности. Чтобы оценить эти трудности, необходимо прежде всего, хотя бы в самой общей форме, рассмотреть теорию вопроса, которая недостаточно освещена в гидробиологической специальной литературе.

В последнее время изотопный эффект являлся предметом всестороннего и широкого изучения в физической химии. Это привело к разработке ряда положений, которые легли в основу теории изотопного разделения элементов. Наиболее полные сводки работ, посвященных этому вопросу, приведены Кэввином и сотрудниками [13], Янквичем [27] и А. И. Бродским [1].

В биологических системах, так же как и в химических реакциях, происходит частичное разделение изотопов вследствие различия в скоростях их включения в процессы обмена веществ. Эти различия до некоторой степени ограничивают применение изотопов в качестве индикаторов. В настоящее время разделение изотопов биологическими системами необходимо учитывать как возможный источник ошибок при оценке результатов изотопных исследований. Возможно также, что такое поведение изотопов по отношению к биологическим системам обусловлено существующим распределением изотопов важнейших элементов в природе.

Явления изотопного эффекта возникают из-за различий в термодинамических и кинетических свойствах изотопов. Эти различия тем больше,

чем больше относительное различие масс соответствующих изотопов. В качестве примера можно указать на существенное различие в физико-химическом поведении протия (H^1), дейтерия (D^2) и трития (T^3). После изотопов водорода, имеющих широкое применение в биологии, наибольшие отклонения обнаруживаются в соотношениях C^{12}/C^{14} .

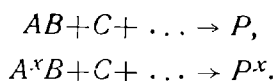
Различают два основных вида изотопного эффекта—термодинамический и кинетический. При реакциях обмена, протекающих в обоих направлениях с одинаковой скоростью, константа равновесия равна единице. Если в такой реакции участвуют компоненты с разными массами, например $C^{12}O_2$ и $C^{14}O_2$, то из-за различия в нулевых энергиях этих молекул константа равновесия оказывается несколько отличной от единицы. В связи с этим более тяжелый изотоп углерода C^{14} распределяется неравномерно, концентрируясь в известной степени в тех или иных молекулах. Это явление называется термодинамическим изотопным эффектом. В большинстве случаев коэффициент k лишь незначительно отличается от единицы, поэтому термодинамическим эффектом в тех работах, где требуется лишь средняя точность результатов, можно пренебречь. Однако его необходимо учитывать при использовании изотопа C^{14} в особо точных опытах.

Кинетический изотопный эффект проявляется в том случае, когда меченые молекулы вступают в химическую реакцию, не доходящую до конца. Как известно, в химическую реакцию вступают лишь активированные молекулы. Между тем энергия активации молекул C^{12} лежит несколько ниже, чем молекул C^{14} . Это означает, что для активации молекул C^{12} к нулевой энергии потребуется добавить меньше энергии, чем для активации молекул C^{14} . При прочих равных условиях более легкие изотопы реагируют с большей скоростью. Кинетический изотопный эффект имеет гораздо большее значение по сравнению с термодинамическим эффектом, и поэтому его необходимо учитывать при проведении опытов с мечеными атомами.

Константа скорости химической реакции может быть представлена общим уравнением: $k = P n e^{-Q/RT}$, где n —число соударений, Q —энергия активации и P —специфический для каждой реакции множитель. При замене в молекуле одного изотопа другим все три величины могут измениться в разных направлениях, что сильно затрудняет теоретическое предсказание изотопных эффектов в кинетике. В связи с этим указанная проблема до настоящего времени не получила удовлетворительного количественного разрешения. Имеющиеся методы расчета констант кинетического изотопного эффекта, приведенные в работе И. Н. Годнева [4], очень сложны и позволяют получить лишь максимальные константы, которые не всегда подтверждаются экспериментальными данными. Поэтому изотопный эффект желательно в каждом отдельном случае определять экспериментально.

Для определения кинетического изотопного эффекта достаточно найти изменение изотопного продукта или непрореагировавшего остатка при доведении реакции со смесью изотопов до некоторой заданной доли от полной. Последнее условие необходимо, так как после завершения реакции распределение изотопов определяется материальным балансом и термодинамическим коэффициентом распределения, которые не связаны со скоростями реакций.

Рассмотрим реакцию, в которой смесь изотопных молекул AB и $A^x B$ распадается или реагирует с другими молекулами— C, D, \dots , давая продукты P и P^x , состав и количество которых для данной задачи не существенны до тех пор, пока реакция протекает вдали от равновесия, т. е. практически необратимо:



Из кинетических уравнений обеих реакций находим:

$$\frac{d[AB]}{d[A^x B]} = \frac{k_1}{k_2} \cdot \frac{[AB]}{[A^x B]},$$

где $k_1 k_2$ —отношение констант скорости реакций для обоих изотопов, характеризующее изотопный эффект. Если через E_0 обозначить отклонение от единицы констант скоростей, то изотопный эффект можно считать по уравнению:

$$E_0 = \left(1 - \frac{k_1}{k_2}\right) \cdot 100\%, \text{ или } E_0 = \left(1 - \frac{A}{A_0}\right) \cdot 100\%,$$

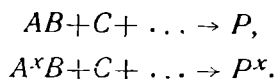
где A_0 —исходная удельная активность и A —удельная активность продукта реакции.

Приведенные нами уравнения являются итоговыми. Более подробное описание способов расчета кинетического изотопного эффекта, которые находят применение при обработке данных в опытах по определению изотопного разделения элементов, приведено в монографии А. И. Бродского [1].

Фотосинтетический изотопный эффект у водных и наземных растений изучали немногие авторы, но полученные ими данные не оставляют никакого сомнения в способности растений и водорослей к изотопному разделению углерода. Так, в кратковременных опытах, проведенных Вейлом и Кэлвином [24] при помощи C^{14} , удельная активность синтезированного водорослями органического вещества оказалась на 14% меньше удельной активности углерода, растворенного в среде. Применение радиоуглерода при изучении зависимости газообмена от фотосинтеза в листьях ячменя показало, что фотосинтетический изотопный эффект в опытах продолжительностью 20—60 минут близок к 17% [25]. К такому же выводу пришли Ван-Норман и Браун [23] при определении методом масс-спектрометрии относительных констант скоростей утилизации изотопных форм углерода в процессе фотосинтеза.

В опытах продолжительностью от 20 дней до трех лет, выполненных Бьюкененом и сотрудниками [11], определялась скорость усвоения C^{12} и C^{14} у водорослей и других водных организмов, предварительно находившихся на протяжении трех лет в условиях, изолированных от внешней среды. Оказалось, что изотопный эффект для разных видов водорослей и водных растений равен 3—6% (*Ceratophyllum*—3%, *Lemna minor*—4,3%, *Oscillatoria*—3,4%, *Vallisneria*—6%). Близкие значения (6%) найдены этими же авторами в культуре водорослей *Scenedesmus obliquus*, которые предварительно на 19 суток помещались в герметически закрытый аквариум. Такой же изотопный эффект у водорослей был получен Хольм-Хансеном и соавторами [15] при определении влияния радиоуглерода (C^{14}) на скорость утилизации углекислоты в процессе фотосинтеза.

Рассмотрим реакцию, в которой смесь изотопных молекул AB и $A^x B$ распадается или реагирует с другими молекулами— C, D, \dots , давая продукты P и P^x , состав и количество которых для данной задачи не существенны до тех пор, пока реакция протекает вдали от равновесия, т. е. практически необратимо:



Из кинетических уравнений обеих реакций находим:

$$\frac{d[AB]}{d[A^x B]} = \frac{k_1}{k_2} \cdot \frac{[AB]}{[A^x B]},$$

где $k_1 k_2$ —отношение констант скорости реакций для обоих изотопов, характеризующее изотопный эффект. Если через E_0 обозначить отклонение от единицы констант скоростей, то изотопный эффект можно считать по уравнению:

$$E_0 = \left(1 - \frac{k_1}{k_2}\right) \cdot 100\%, \text{ или } E_0 = \left(1 - \frac{A}{A_0}\right) \cdot 100\%,$$

где A_0 —исходная удельная активность и A —удельная активность продукта реакции.

Приведенные нами уравнения являются итоговыми. Более подробное описание способов расчета кинетического изотопного эффекта, которые находят применение при обработке данных в опытах по определению изотопного разделения элементов, приведено в монографии А. И. Бродского [1].

Фотосинтетический изотопный эффект у водных и наземных растений изучали немногие авторы, но полученные ими данные не оставляют никакого сомнения в способности растений и водорослей к изотопному разделению углерода. Так, в кратковременных опытах, проведенных Вейлом и Кэлвином [24] при помощи C^{14} , удельная активность синтезированного водорослями органического вещества оказалась на 14% меньше удельной активности углерода, растворенного в среде. Применение радиоуглерода при изучении зависимости газообмена от фотосинтеза в листьях ячменя показало, что фотосинтетический изотопный эффект в опытах продолжительностью 20—60 минут близок к 17% [25]. К такому же выводу пришли Ван-Норман и Браун [23] при определении методом масс-спектрометрии относительных констант скоростей утилизации изотопных форм углерода в процессе фотосинтеза.

В опытах продолжительностью от 20 дней до трех лет, выполненных Бьюкененом и сотрудниками [11], определялась скорость усвоения C^{12} и C^{14} у водорослей и других водных организмов, предварительно находившихся на протяжении трех лет в условиях, изолированных от внешней среды. Оказалось, что изотопный эффект для разных видов водорослей и водных растений равен 3—6% (*Ceratophyllum*—3%, *Lemna minor*—4,3%, *Oscillatoria*—3,4%, *Vallisneria*—6%). Близкие значения (6%) найдены этими же авторами в культуре водорослей *Scenedesmus obliquus*, которые предварительно на 19 суток помещались в герметически закрытый аквариум. Такой же изотопный эффект у водорослей был получен Хольм-Хансенom и соавторами [15] при определении влияния радиоуглерода (C^{14}) на скорость утилизации углекислоты в процессе фотосинтеза.

Опытами Ю. И. Сорокина [9] продолжительностью от 10 до 15 суток было показано, что в культуре водорослей *Scenedesmus quadricauda* изотопный эффект составляет 6,6—6,7%. Наконец, Сteman-Нильсен [20] по материалам Ван-Нормана и Брауна [23] и других авторов подсчитал, что радиоуглерод усваивается водорослями на 6% медленнее по сравнению со стабильным изотопом углерода (C^{12}).

При определении фотосинтетического изотопного эффекта, по-видимому, большое значение имеет продолжительность опытов. Как было показано выше, в кратковременных опытах этот эффект примерно в 2,5 раза выше, чем в опытах продолжительностью от 10 до 20 суток. Такие же величины получены и для водорослей, предварительно находившихся в течение трех лет в изолированном от внешней среды аквариуме. Это хорошо согласуется с теоретическими представлениями о кинетическом изотопном эффекте. Известно, что скорость изотопного обмена однозначно зависит от скорости химической реакции, но не равна ей.

Распределение легких и тяжелых молекул продолжается и после достижения химического равновесия. Изотопное равновесие, таким образом, достигается медленнее сопутствующей ему химической реакции. Поэтому в кратковременных опытах, когда реакция фотосинтетического связывания угольной кислоты протекает вдали от равновесия, изотопный эффект максимален. По мере приближения к равновесию он уменьшается. Однако, как это можно судить по имеющимся литературным данным, полного равновесия не достигается даже через очень продолжительное время. Кроме того, фотосинтетический изотопный эффект оказывается неодинаковым для разных представителей фитопланктонских водорослей. Иногда, как это было показано Роппом [18], для многих химических реакций с органическими соединениями изотопный эффект вопреки ожиданиям вообще не обнаруживается.

Для определения изотопного эффекта у фитопланктона необходимо прежде всего детальное изучение динамики самого фотосинтетического процесса. При постановке такого рода экспериментов следует предусмотреть изучение ассимиляции углерода при разных концентрациях C^{14} в среде. Определение изотопного эффекта должно проводиться на разных этапах процесса фотосинтеза, так как величина изотопного эффекта изменяется во времени и к моменту равновесия достигает значений, близких к единице.

Очевидно также, что нельзя иметь универсального поправочного коэффициента на изотопный эффект, в равной степени пригодного для морского и пресноводного планктона. Отсутствие исчерпывающих экспериментальных данных по изотопному эффекту для отдельных видов пресноводных и морских водорослей не позволяет в настоящее время отдать предпочтение тому или иному коэффициенту, полученному на каком-нибудь отдельном виде или группе водорослей. Было бы совершенно неправильно поэтому использовать такой коэффициент по отношению к общей продукции фитопланктона. Кроме того, состав планктона претерпевает существенные качественные изменения не только в течение сезона, но и за более короткие промежутки времени. Можно думать, что различный качественный состав водорослей будет оказывать неодинаковое влияние на величину изотопного эффекта.

Несовпадение результатов при определении первичной продукции водоемов радиоизотопным и кислородным методами, вероятно, из-

вестной степени обусловлено фотосинтетическим изотопным эффектом [26]. Применяемая в настоящее время величина фотосинтетического изотопного эффекта, равная 6—10%, не всегда соответствует действительности, так как изотопный эффект может колебаться в более широких пределах (особенно при суточной или более кратковременной экспозиции склянок).

В заключение следует сказать, что для широкого использования радиоизотопного метода при определении первичной продукции водоемов необходимы дополнительные экспериментальные исследования явлений изотопного разделения у различных представителей фитопланктона при разном их качественном и количественном соотношении. Такие исследования следует проводить по строго стандартизированной методике, в широком диапазоне экспозиций и разных концентрациях радиоактивного и стабильного изотопов углерода в среде.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Бродский А. И. 1957. Химия изотопов, М. [2] Винберг Г. Г. 1954. Природа, 5. [3] Винберг Г. Г. (Winberg G. G.) 1958. Rapp. et procès-verbaux réunion Conseil perman. internat. explorat. mer, 144. [4] Годнев И. Н. 1956. Вычисление термодинамических функций по молекулярным данным, М. [5] Кузнецов С. И. 1955. В сб. Применение изотопов в техн., биол. и сельском хоз-ве, М. [6] Сорокин Ю. И. 1956. Тр. Всес. гидробиол. об-ва, 7. [7] Сорокин Ю. И. 1958. Изучение животн. организма, рыби. хоз-во, пищевая пром-ть, М. [8] Сорокин Ю. И. 1958. Тр. Биол. ст. Борок, 3. [9] Сорокин Ю. И. 1959. Бюлл. Ин-та биол. водохр., 4. [10] Сорокин Ю. И., Розанова Е. П., Соколова Г. А. 1959. Тр. Всес. гидробиол. об-ва, 2. [11] Buchanan D. L., Nakao A., Edwards G. 1953. Science, 117. [12] Bückmann A. 1958. Biologische Probleme in Nordatlantischen Ozean in Internationalen Geophysikalischen Jahr 1957—1958. [13] Calvin M., Heidelberger C., Reid J. C., Tolbert B. M., Yankwich P. E. 1949. Isotopic carbon, techniques in its measurement and chemical manipulation. N. Y.—London. [14] Doty M. S., Oguri M. 1958. Rapp. et procès-verbaux réunions. Conseil perman. internat. explorat. mer, 144. [15] Holm Hansen O., Moses V., van Sumere C. F., Calvin M. 1958. Biochem. et biophys. Acta, 28. [16] Ichimura S., Saijo Y. 1958. Bot. Mag., 71 (Tokyo). [17] Rodhe W. 1958. Rapp. et procès-verbaux réunions. Conseil Internat. explorat. mer, 144. [18] Ropp G. A. 1952. Nucleonics, 10. [19] Steemann-Nielsen E. 1952. Nature, 199. [20] Steemann-Nielsen E. 1952. J. Conseil Internat. explorat. mer, 18. [21] Steemann-Nielsen E. 1958. Rapp. et procès-verbaux réunions. Conseil Internat. explorat. mer, 144. [22] Steemann-Nielsen E. 1958. Rapp. et procès-verbaux réunions. Conseil Internat. explorat. mer, 144. [23] Van Norman R. W., Brown A. H. 1952. Plant. Physiol., 27. [24] Weigl J., Calvin M. 1949. J. Chem. Phys., 17. [25] Weigl J., Warrington P., Calvin M. 1951. J. Amer. Chem. Soc., 73. [26] Wimpenny R. S. 1958. Rapp. et procès-verbaux réunions. Conseil. Internat. explorat. mer, 144. [27] Yankwich P. E. 1953. Ann. Rev. Nuclear. Sci., 3.

О ПРОДУКЦИИ ФИТОПЛАНКТОНА И ХЕМОАВТОТРОФНЫХ БАКТЕРИЙ В ОЗ. СЕВАН

М. Е. ГАМБАРЯН

(Севанская гидробиологическая станция Академии наук Армянской ССР)

Высокогорное оз. Севан является одним из наиболее полно исследованных водоемов. Однако некоторые вопросы, относящиеся к образованию в нем органических веществ, до последнего времени оставались открытыми. Первые определения интенсивности фотосинтеза в оз. Севан были проведены Г. Г. Винбергом в нашей лаборатории летом 1955 г. Было выяснено, что величина фотосинтеза в озере незначительна и не всегда улавливается кислородным методом.

Исследования, проведенные С. И. Кузнецовым и нами на оз. Севан летом 1957 г., показали, что радиоуглеродный метод определения первичной продукции вполне применим в условиях Севана. Только при постановке опыта необходимо вносить большее количество меченого изотопа углерода, порядка $10 \mu \text{Ci/l}$. Кроме того, определения интенсивности проникновения света в водную толщу озера с помощью культуры *Chlorella rupeoidosa* показали, что фотосинтез в озере в августе практически происходит до глубины 30 м и что величина его в различных пунктах Севана в это время колеблется от 42 до $177 \text{ мг C/m}^2 \cdot \text{сутки}$.

Настоящая работа посвящена изучению интенсивности образования органических веществ в процессе фотосинтеза фитопланктона и хемосинтеза микроорганизмов в грунтах оз. Севан в различные сезоны года с помощью радиоактивного углерода. При выполнении этой работы большую помощь оказал С. И. Кузнецов, за что приношу ему искреннюю благодарность. Определения интенсивности фотосинтеза фитопланктона проводились в открытых участках Малого (ст. Арегуни) и Большого (ст. Мыс Сарыкая) Севана в различные сезоны года по методу, разработанному Стеманом-Нильсеном [6], С. И. Кузнецовым [2] и Ю. И. Сорокиным [3, 4]. Углерод бикарбонатов (свободная CO_2 отсутствует) определялся титрованием соляной кислотой в присутствии метилоранжа, а коэффициенты вертикального распределения фитопланктона—инкубацией в аквариуме проб, взятых с различных глубин. Коэффициенты проникновения света в водную толщу озера рассчитывались на основании определения их биологическим методом и прозрачности воды; общая радиоактивность—по удельной активности использованного изотопа. Определение величины хемосинтеза в различных типах донных отложений проводилось по методу Ю. И. Сорокина [4]. Всего было выполнено около 200 определений.

Исследования, проведенные нами в течение 1958 г. с целью определения условий обитания и интенсивности развития фитопланктона в

водной толще оз. Севан, показали, что содержание $C-HCO_3'$ в воде в течение года изменяется от 56,3 до 81,9 мг/л. Наибольшее количество бикарбонатов было обнаружено в мета- и в гипolimнионе, т. е. зоне незначительного развития фитопланктона и освещения. Расчеты коэффициентов освещения различных горизонтов водной толщи в течение года показали, что на глубину 10 м в зависимости от времени года проникает 26—62% света, падающего на поверхность озера, на 20 м—5,5—14%, на 30 м—1—2,5%, на 40 м—0,9—1,8% и на 65 м—менее 1%. Наиболее глубоко свет проникает летом, слабо—зимой.

Таблица 1

Величина фотосинтеза фитопланктона (мг C/m^3 -сутки) на различных глубинах водной толщи Малого и Большого Севана, 1958 г.

Станции наблюдений	Глубина, м	Дата наблюдения							
		25/I	25/IV	24/V	27/VI	25/VII	25/VIII	19/IX	16/XII
М. Севан (ст. Арегуни)	0	1,981	1,987	1,038	2,582	34,287	4,646	5,832	13,804
	10	0,715	0,991	0,140	0,723	20,983	3,721	1,242	4,748
	20	0,156	0,093	0,028	0,083	3,291	0,850	0,361	0,828
	40	0,026	0,018	0,005	0,008	0,720	0,106	0,052	0,014
	65*	0,019	0,053	0,002	0,002	0,274	0,023	0,012	0,001
Б. Севан (ст. Сарыкая)	0	5,829	2,000	0,214	4,864	10,331	3,669	4,229	2,131
	10	1,620	1,310	0,233	7,383	3,626	1,801	1,505	0,449
	20	0,052	1,466	0,031	1,615	0,433	0,503	0,554	0,111
	30**	0,012	0,020	0,013	0,102	0,258	0,1	0,084	0,017

Примечание. * Величина фотосинтеза рассчитывалась непосредственно—на основании радиоактивности фильтров, содержания $C-HCO_3'$, освещенности каждого слоя воды и косвенно—перемножением величины фотосинтеза в поверхностном слое воды на общий коэффициент распределения фитопланктона и проникновения света. В результате были получены совпадающие данные.

** Придонный слой.

Сравнительно глубокое проникновение света в водную толщу озера связано с большой прозрачностью его вод и интенсивной солнечной радиацией в условиях высокогорья.

Судя по радиоактивности планктонных водорослей на мембранных ультрафильтрах, фотосинтезирующий фитопланктон в оз. Севан встречается круглый год и имеет два периода наибольшего развития—зимой и летом. Основная масса их, как правило, сконцентрирована на глубине 0—30 м. Исключение составляют летние месяцы, когда в поверхностном слое водной толщи количество физиологически активного фитопланктона заметно уменьшается, а на больших глубинах (40—65 м), наоборот, увеличивается. Первое обстоятельство, по-видимому, связано с угнетающим действием сильного света, второе—с развитием глубоководных олигофототрофных водорослей. Аналогичные данные по развитию и вертикальному распределению фитопланктона в оз. Севан были получены Т. М. Мешковой при одновременном исследовании его отстойным методом.

Величина фотосинтеза в трофогенном слое оз. Севан в течение года колеблется от сотых долей до нескольких десятков миллиграммов углерода в 1 м^3 воды в сутки. Сравнительно интенсивные процессы фотосинтеза наблюдаются в верхних слоях водной толщи в период зимней и летней стагнации. Количество синтезированного органического вещества в это время достигает соответственно 13,8 и $34,4 \text{ мг С/м}^3 \cdot \text{сутки}$ (табл. 1). Зимний максимум, по данным Т. М. Мешковой, обуславливается массовым развитием диатомовых водорослей (*Asterionella formosa* и *Stephanodiscus astraea*), летний—зеленых (*Sphaerocystis schroeteri*, представители рода *Oocystis*, *Tribonema depauperatum* *Ankistrodesmus Lacustris*. Мощность трофогенного слоя водной толщи оз. Севан в течение года изменяется в пределах 10—40 м. Летом, в период интенсивной солнечной радиации и глубокого проникновения света,

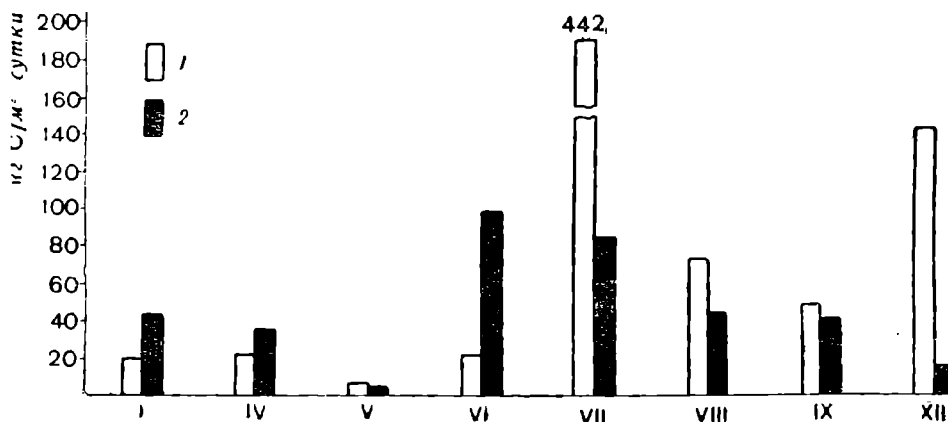


Рис. 1. Продукция органических веществ под 1 м^2 поверхности (мг С/сутки) Малого (1) и Большого (2) Севана

зона фотосинтеза достигает 40 м глубины, весной, когда прозрачность воды равна 5—6 м, зона фотосинтеза охватывает лишь самый верхний слой (0—10 м). Осенью и зимой фотосинтез практически происходит до 20, реже до 30 м глубины.

Летом, в период вегетации зеленых водорослей, количество синтезированного органического вещества почти в три раза больше, чем зимой, несмотря на то, что развивающиеся в зимнее время диатомовые водоросли имеют в несколько раз большую биомассу, чем зеленые, вегетирующие летом. Последнее, очевидно, является следствием того, что многие представители диатомовых накапливают в клетках большое количество кремния вместо углерода. Это подтверждается и сравнением полученных величин продукции фитопланктона оз. Севан с его биомассой в различные сезоны года [5]. Среднесуточный коэффициент П/Б у диатомовых водорослей не превышает 2,7, а у зеленых достигает 18,2.

Расчеты продукции органических веществ на единицу площади (1 м^2 поверхности) двух бассейнов оз. Севан показали, что в зависимости от времени года в Малом Севане образуется 7,5 (май)—441,9 (июнь), а в Большом—3,5 (май)—99,0 (июнь) $\text{мг С/м}^2 \cdot \text{сутки}$ (рис. 1). Различная интенсивность фотосинтеза в указанных участках оз. Севан,

по-видимому, связана со сравнительно малой прозрачностью и большим перемешиванием воды Б. Севана, ограничивающим развитие фитопланктона.

Определения интенсивности процессов хемосинтеза в оз. Севан, происходящих в грунтах при участии нитрификаторов, серобактерий [1] и других хемоавтотрофных микроорганизмов, показали, что эти процессы не имеют существенного значения в регенерации и трансформации органических веществ. Количество образующихся при этом органических веществ не превышает $0,1982 \text{ мг С/м}^2 \cdot \text{сутки}$ (табл. 2).

Таблица 2

Величина хемосинтеза ($\text{мг С/м}^2 \cdot \text{сутки}$) в поверхностных слоях донных отложений оз. Севан, 1958 г.

Тип грунта	Глубина расположения грунта, м	Дата наблюдения						
		25/I	25/IV	24/V	27/VI	25/VIII	19/IX	16/XII
Песок	0—5	0,0210	0,0052	0,0365	0,0289	0,1011	0,1350	—
Известковый песок	0—25	0,0210	0,0092	0,0204	0,0334	0,0413	—	0,0119
Коричневый ил	25—40	0,0049	—	—	0,0103	0,1982	—	0,0332
Черный ил	40—80	0,0145	0,0074	0,003	0,0013	0,1074	0,0217	—

В заключение считаем необходимым отметить, что непрерывный спуск вековых запасов вод Севана для нужд гидроэнергетики и ирригации отрицательно сказывается как на условиях обитания и развитии продуцентов органических веществ—водной растительности, так и их консументов—зоопланктона и зообентоса. Конкретно это выражается в изменении гидрологического и гидрохимического режимов, в обнажении продуктивной литеральной зоны, в сокращении озерных нерестилищ, в нарушении установившихся веками закономерностей образования первичной, промежуточной и конечной продукции—рыбы. Учитывая эти обстоятельства, мы считаем, что для сохранения форелевого хозяйства в оз. Севан необходимо в течение семилетки сбалансировать приход и расход воды.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Гамбарян М. Е. 1957. Докл. АН Арм. ССР, 25 [2] Кузнецов С. И. 1955. Тр. конф. по применению меченых атомов в микробиологии. [3] Сорокин Ю. И. 1956. Тр. Всес. гидробиол. об-ва, 7. [4] Сорокин Ю. И. 1958. Микробиол., 27. [5] Стройкина В. Г. 1953. Тр. Севан. гидробиол. ст., 13. [6] Steemann-Nielsen E. 1952. J. Conseil. perman. internat. explorat. mer, 18.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ФОТОСИНТЕЗА ФИТОПЛАНКТОНА МИНГЕЧАУРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА С ПОМОЩЬЮ РАДИОИЗОТОПНОГО УГЛЕРОДА

М. А. САЛМАНОВ

(Институт зоологии Академии наук Азербайджанской ССР)

Как известно, в водоемах есть три главных источника органического вещества: 1) поступление его с поверхностными водами с водосборного горизонта; 2) фотосинтез макрофитов и 3) фотосинтез фитопланктона. Как показывают исследования [5], даже в небольших водоемах главным источником органического вещества является первичная продукция фотосинтеза фитопланктона. Проследить это явление на Мингечаурском водохранилище было особенно интересно, поскольку данные по изучению фотосинтеза в водоемах такого типа отсутствуют.

С возведением высокой земляной плотины у Мингечаурской горловины на р. Куре образовалось крупное искусственное озеро—Мингечаурское водохранилище. Площадь его 600 км², полный объем 16 км³, длина 75 км, максимальная ширина в верхней части 20 км, средняя ширина 9 км. Мингечаурское водохранилище является самым глубоким в СССР: средняя глубина 25,6 м, максимальная около 75 м.

Определение продукции фотосинтеза фитопланктона проводилось с помощью изотопного метода, который подробно описан в работах Ю. И. Сорокина [3, 4]. Результаты измерений пересчитывались на 1 м² поверхности.

Для вычисления суточной продукции под 1 м² поверхности водохранилища на каждой станции определялась фактическая величина суточной продукции фотосинтеза в 1 л воды— $C_{\text{фп}}$ и коэффициенты K_p и K_T . Слянки с пробами для определения $C_{\text{фп}}$ инкубировались в аквариуме с постоянно сменяемой водой, расположенном на палубе судна. Для определения поправочных коэффициентов K_p на зависимость скорости фотосинтеза от вертикального распределения фитопланктона слянки с пробами из разных глубин подвергались кратковременной экспозиции на палубе в условиях равномерного умеренного освещения. Для определения поправочных коэффициентов K_T на зависимость скорости фотосинтеза от проникновения света в толщу воды слянки с одинаковыми пробами воды выдерживались на разных глубинах в течение половины светового дня. Одновременно на каждой станции определялось содержание в воде углерода CO_2 и бикарбонатов (Ск). Общая активность добавляемого изотопа (R) определялась с помощью BaCl_2 в виде осадка BaCO_3 .

Перемножением коэффициентов K_p и K_T для соответствующих глубин был найден коэффициент K_c , соответствующий относительной скорости фотосинтеза на разных глубинах. Зная величину $C_{\text{фп}}$ и относительную скорость фотосинтеза, можно было рассчитать суточную продукцию под 1 м² поверхности водохранилища.

Для определения продукции фотосинтеза в Мингечаурском водохранилище в летний и осенний сезоны 1958 г. было проведено 5 съемок по 14 станций в каждой, за исключением июньского рейса, в котором было 10 станций. Всего было сделано 70 станций и обработано свыше 500 проб.

Таблица 1

Суточная (г/м^2) и общая (т) первичная продукция фотосинтеза фитопланктона в Мингечаурском водохранилище (в весовых единицах органического вещества с содержанием С 50%)

	Июнь		Июль		Август		Сентябрь		Октябрь	
	Среднесуточная	Общая	Среднесуточная	Общая	Среднесуточная	Общая	Среднесуточная	Общая	Среднесуточная	Общая
Северо-западная часть, 318 км ² , ст. 1—6	0,81	257,58	3,00	954	0,83	263,94	0,56	178,08	0,78	248,04
Юго-восточная часть, 282 км ² , ст. 7—14	3,48	981,36	3,80	1071,6	1,59	448,38	2,23	628,86	0,90	253,80
Всего 600 км ²	—	1238,94	—	2025,60	—	712,32	—	806,94	—	501,84

На основании табл. 1, в которой сведены полученные результаты, были составлены карты, показывающие распределение величин суточной продуктивности фотосинтеза (рис. 1). Для вычисления суммарной

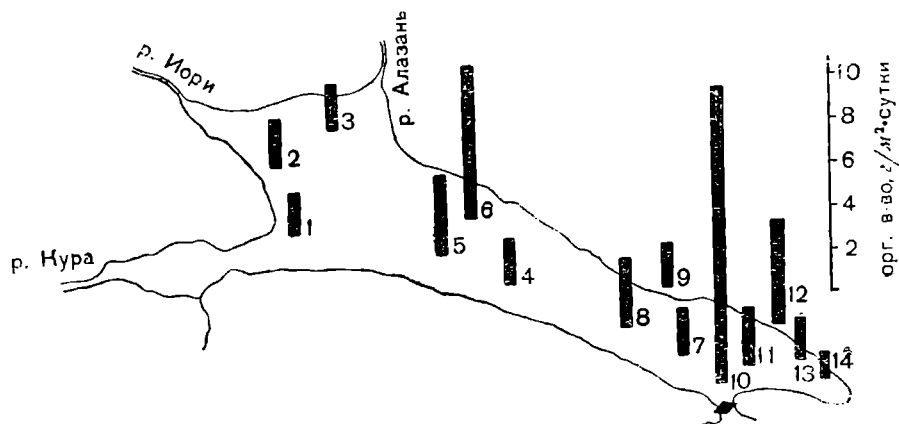


Рис. 1. Суточная продуктивность фотосинтеза фитопланктона в Мингечаурском водохранилище с 14 по 17 июля. Цифры под столбиками обозначают номера станций.

продукции фотосинтеза в водохранилище за этот срок необходимо было вычислить среднесуточную продукцию во время каждой из

съемок. С указанной целью вся площадь водохранилища была разбита на две части, отличающиеся по продуктивности—северо-западную и юго-восточную (рис. 1). Умножением средней суточной продукции, найденной за время каждого рейса, на площадь соответствующей части водохранилища вычислялась ее продукция. Сумма продукций этих двух участков давала величину среднесуточной продукции всего водохранилища за данный период.

Полученные таким способом величины суммарной среднесуточной продукции, выраженные в тоннах сухого органического вещества содержанием углерода, равным 50%, наносились на график (рис. 2). Полученная кривая соответствует изменению скорости первичного продуцирования органического вещества во всем водохранилище. Суммарная продукция органического вещества в водохранилище за срок исследования (с июня по октябрь), рассчитанная по графику, оказалась равной 165 240 т. Следовательно, средняя величина продукции под 1 м² равна 275 г сухого органического вещества, или 341 г глюкозы, или 223 г С/м² в год, если принять величину фотосинтеза с ноября по апрель, равной октябрьской, а в мае равной июньской.

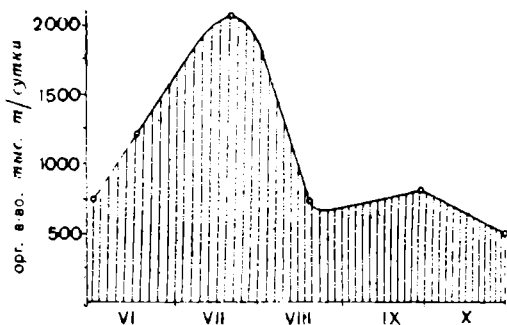


Рис. 2. Ход изменения величины среднесуточной продукции (тыс. т органического вещества) в Мингечаурском водохранилище за летний и осенний периоды 1958 г.

Для наглядного представления о величине первичной продукции Мингечаурского водохранилища в табл. 2 приведены сравнительные данные по водохранилищам волжской системы.

Таблица 2

Сравнительные величины первичной продукции водохранилищ волжской системы и Мингечаурского водохранилища

Водохранилища	Общая величина первичной продукции в пересчете на глюкозу		Автор
	г/м ²	г/м ³	
Рыбинское—14-й год существования	125	24,5	Ю. И. Сорокин [4]
Горьковское—1-й год существования	171	33,0	Г. А. Соколова, Ю. И. Сорокин, Л. П. Розанова [2].
Куйбышевское—1957 г.	356	37,5	М. А. Салманов, Ю. И. Сорокин [1].
Мингечаурское—1958 г.	341	10,3	Наши данные

Из таблицы видно, что величина первичной продукции Мингечаурского водохранилища под 1 м² близка к величине первичной продукции

Куйбышевского водохранилища, в два раза превышает продукцию планктона недавно залитого Горьковского водохранилища и в три раза — Рыбинского. Однако Мингечаурское водохранилище глубже, чем вышеуказанные, поэтому в расчете на единицу объема (1 м^3 воды) его продукция получается гораздо меньше, чем для Куйбышевского водохранилища. Таким образом, обеспеченность водной толщи Мингечаурского водохранилища органическими веществами гораздо меньше, чем в Куйбышевском и в ряде других водохранилищ волжской системы. Поэтому по степени трофии Мингечаурское водохранилище можно отнести к водоемам мезотрофного типа.

Одной из причин его сравнительно высокой продуктивности (из расчета на 1 м^2 поверхности) является большая прозрачность воды, вследствие чего фотосинтезирующий слой здесь в 4—8 раз больше, чем в волжских водохранилищах. Кроме того, высокая продукция под 1 м^2 обеспечивается присутствием достаточного количества солей биогенных элементов. Например, азота аммиачного содержится в воде в среднем 0,008, нитратного 1, нитритного 0,0012, фосфора фосфатного 0,008 мг/л.¹ Высокая температура воды обеспечивает быструю регенерацию биогенных элементов.

Прозрачность воды по длине водохранилища от северо-запада к юго-востоку сильно увеличивается; амплитуда колебания прозрачности в различных частях водохранилища составляет 3—5 м по диску Секки. Низкая прозрачность наблюдается у устьев рек и у берегов водохранилища.

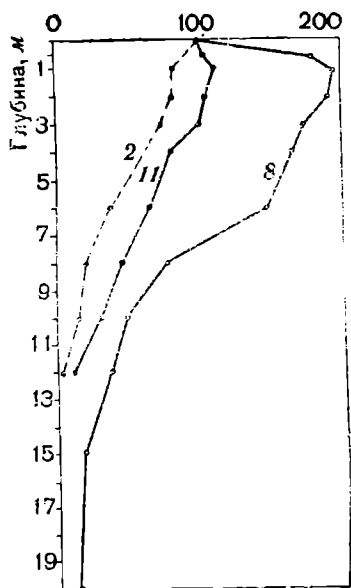


Рис. 3. Толщина фотосинтезирующего слоя — коэффициенты K_t — в Мингечаурском водохранилище. Цифры на кривых обозначают номера станций

На рис. 3 представлены результаты определения толщины фотосинтезирующего слоя (K_t). В зависимости от прозрачности воды в разных частях водохранилища фотосинтезирующий слой резко изменяется. На ст. 2 (прозрачность 1,5 м) фотосинтез прекращается на глубине 12 м, а на ст. 8 (прозрачность 6,3 м) идет до глубины 25 м. Кроме того, в зоне с большой прозрачностью, к которой относится озерная часть водохранилища, максимальная скорость фотосинтеза установлена на глубине 0,5—8 м. В самом поверхностном слое он угнетается избыточной освещенностью.

Юго-восточная часть водохранилища отличается более высокой продукцией. Суммарная продукция за период исследования составила здесь 474 г/м^2 в пересчете на глюкозу, т. е. почти вдвое больше, чем в северо-западной части. Причиной этого, очевидно, является большая мутность воды в предустьевой части водохранилища, несущей много взвешенных частиц (рис. 1).

В течение сезона наблюдений (с июня по октябрь 1958 г.) в Мингечаурском водохранилище вегетировали следующие основные формы

¹ Данные представлены М. М. Гусейновым.

фитопланктона. В мае—июне преобладали диатомовые водоросли (*Melosira granulata*, *Cyclotella* и др.); в июле в планктоне доминировали зеленые (*Chlorella*, *Oocystis*, *Scenedesmus acuminatus*) и (*Anabaena*, *Oscillatoria*), массовая вегетация которых продолжалась до конца августа. Во второй половине июля наблюдалось очаговое цветение в основном в Ханабадском заливе и предплотинной части водохранилища. В цветении основную роль играли сине-зеленые водоросли, но диатомовые из состава фитопланктона не исчезали. Осенний фитопланктон (октябрь), как правило, был беден; преобладающее значение имели диатомовые водоросли (*Melosira granulata* и *Cyclotella*).

Сопоставляя сезонный ход смены форм фитопланктона с изменением величины первичной продукции, можно заключить, что в Мингечаурском водохранилище, так же как и в водохранилищах волжской системы, основную массу первичной продукции дают сине-зеленые водоросли.

Наблюдения над вертикальным распределением фитопланктона в разные сроки показали, что диатомовые водоросли, развивающиеся в основном в мае—июне и октябре, распределены почти во всей толще воды. Результаты июльских и августовских анализов показывают, что в это время основная масса фитопланктона находится в поверхностных горизонтах; по-видимому, это связано с тем, что сине-зеленые водоросли обладают способностью всплывать на поверхность. В сентябре—октябре фитопланктон был распределен по всей водной толще, причем в ряде случаев в придонных слоях его было гораздо больше, чем у поверхности. Такое явление объясняется ветреной и дождливой погодой, вследствие чего фитопланктон мог заноситься в придонный слой сгонно-нагонными течениями. Некоторые авторы [4] отмечают, что диатомовые водоросли очень чувствительны к свету и способны синтезировать органическое вещество при незначительной освещенности на больших глубинах.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Салманов М. А., Сорокин Ю. И. 1958. Тезисы докл. Всес. совещ. по вопр. рыбохозяйственного освоения водохр. [2] Соколова Г. А., Сорокин Ю. И., Розанова Л. П. 1959. Тр. Всес. гидробиол. об-ва, 9. [3] Сорокин Ю. И. 1956. Там же, 7. [4] Сорокин Ю. И. 1958. Тр. Биол. ст. Борок, 3. [5] Щербак в А. П. 1953. Тр. Всес. гидробиол. об-ва, 5.
-

РАЗДЕЛ 5

**МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СОДЕРЖАНИЯ
ХЛОРОФИЛЛА В ПЛАНКТОНЕ
И РЕЗУЛЬТАТЫ ИХ ПРИМЕНЕНИЯ**

МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СОДЕРЖАНИЯ ХЛОРОФИЛЛА В ПЛАНКТОНЕ И НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ ИХ ПРИМЕНЕНИЯ

Г. Г. ВИНБЕРГ, Т. Н. СИВКО, Р. З. КОВАЛЕВСКАЯ

(Белорусский государственный университет, Белорусский санитарно-гигиенический институт)

При гидробиологических исследованиях на морях и на пресных водах в последние годы широкое применение получают определения содержания хлорофилла в планктоне. Результаты этих определений используются, во-первых, как показатель наличного количества, т. е. биомассы, фитопланктона, во-вторых, для расчета величин валовой первичной продукции (истинного фотосинтеза) планктона.

Многими авторами было показано, что большую роль в первичной продукции играет не облавливаемый планктонными сетями наннопланктон. Поэтому пробы для определения хлорофилла должны отбираться способами, обеспечивающими сбор всего планктона, включая наннопланктон. Это достигается главным образом путем фильтрования воды через ультрафильтры. Пигменты из собранного планктона обычно извлекаются органическими растворителями (ацетон, метиловый спирт). Для определения количества хлорофилла в экстракте планктона морскими гидробиологами первоначально применялся колориметрический метод, с помощью которого содержание хлорофилла выражалось в условных «единицах Харви». В настоящее время этот метод оставлен всеми исследователями, и содержание хлорофилла в экстракте определяется с помощью фотометров, снабженных соответствующими светофильтрами, например с помощью фотометра типа Пульфриха, или спектрофотометров.

Методика определений содержания хлорофилла в планктоне еще имеет много слабых мест. В результате этого приводимые в литературе величины содержания хлорофилла во многих случаях могут довольно сильно отклоняться от истинных.

При экстракции пигментов планктона встречаются многие трудности, незнакомые физиологам высших растений. Количество поступающего для анализа планктона в большинстве случаев очень мало; пигментный состав фитопланктона, включающего не только зеленые, но и сине-зеленые, диатомовые, перидиниевые и другие водоросли, много сложнее и изменчивей, чем у высших растений; наконец, условия экстрагирования хлорофилла из интактных клеток фитопланктона существенно отличаются от условий экстрагирования из клеток высших растений, целостность которых обычно нарушается растиранием или другими приемами.

Наши методические наблюдения, проведенные на материале из культур протококковых водорослей (*Chlorella*, *Scenedesmus*), пока-

зали, что для экстракции ацетоном или метиловым спиртом недостаточно 24 и даже 36 часов. При 42 часах экстракцию можно было считать практически полной, хотя и в этом случае осадок клеток водорослей сохранял зеленоватую окраску. Сравнение спектров поглощения, полученных при 42-часовой экстракции, со спектрами, полученными с помощью растирания клеток с кварцевым песком и мелом при кратковременной экстракции, устранило опасения, что при длительной экстракции могло произойти частичное разрушение пигментов, так как спектры оказались идентичными.

Растирание клеток с песком, применяемое для определения количества пигментов в тканях высших растений, не может быть рекомендовано и практически не применяется по отношению к фитопланктону, когда имеют дело обычно с очень малыми пробами. Согласно нашему опыту при экстракции без растирания извлечение хлорофилла из протоккокковых с достаточной полнотой достижимо только с помощью безводного ацетона; 80- и 90%-ный ацетон оказался совершенно не пригодным для указанной цели. Это относится не только к сырым клеткам, но и к клеткам, высушенным незадолго до опыта. Метиловый спирт полнее и быстрее, чем ацетон, извлекает хлорофилл из протоккокковых. Трудно сказать, в какой мере эти результаты можно распространить на фитопланктон другого состава. Для выяснения этих немаловажных вопросов, которым уделяется недостаточно внимания, нужны специальные наблюдения.

Следуя рекомендации Роде [17], мы применяли метиловый спирт и вели экстракцию при кипячении в течение 1 минуты. Этот прием не встречает возражений, когда ограничиваются определением содержания хлорофилла «а». Когда же экстракт используется для определения всех пигментов, нагревание при экстрагировании, по-видимому, неприменимо, так как спектры погашения экстрактов, полученных при кипячении, заметно отклоняются в сторону меньшего погашения света в области максимума хлорофилла «b». В то же время последующее кипячение экстракта, полученного без нагревания, почти не изменяет спектр погашения. Создается впечатление, что нагревание препятствует экстракции хлорофилла «b».

Для сбора планктона наиболее удобны ультрафильтры из клетчатки, нерастворимые в органических растворителях. Авторы, однако, пользовались распространенными в СССР растворимыми в ацетоне и метиловом спирте мембранными фильтрами из нитроцеллюлозы. Чтобы обеспечить возможность отделения от фильтра собранного планктона, на фильтр предварительно наносился слой порошкообразного стекла. После подсушки стекло с осевшим на нем планктоном легко отделяется от фильтра и может быть подвергнуто экстракции [2]. Этот метод применялся авторами при работах на прудах и озерах Белоруссии с 1951 по 1957 г. Им же воспользовался Б. Чечуга [7, 8] при определении количества хлорофилла планктона прудов и некоторых Августовских озер (Польша).

Хотя планктонные водоросли, помимо хлорофилла «а», содержат также хлорофилл «b» (зеленые водоросли) и хлорофилл «с» (диатомовые и перидиниевые), основное значение имеет определение содержания хлорофилла «а», так как только этот компонент пигментной системы обязателен для фотосинтеза. При гидробиологических исследованиях, когда речь идет о содержании «хлорофилла», обычно практи-

чески определяется содержание хлорофилла «а», как это, в частности, имело место и в наших работах. В этом случае можно пользоваться фотометрами, например, фотометром типа Пульфриха, снабженными светофильтрами, которые пропускают достаточно узкий участок спектра в области максимума поглощения света хлорофилла «а» (660—665 $m\mu$).

При пользовании фотометрами необходимо знать, каким концентрациям хлорофилла в экстракте соответствуют отсчитываемые по прибору величины экстинкции (погашения света). Нельзя рекомендовать калибровку приборов с помощью фирменных препаратов хлорофилла, так как действительное содержание хлорофилла в препарате может сильно отклоняться от номинального. В методической работе Крея [12] приводятся данные, согласно которым погашению 0,284, измеренному на фотометре Пульфриха при светофильтре S 66,6 и кювете 3 см, соответствует концентрация 3,33 мг хлорофилла «а» в 1 л. Применив калибровку фотометра по Роде [17], т. е. по раствору хлорофилла, концентрация которого была предварительно установлена визуальной колориметрией против раствора Гётри, мы получили кривую, согласно которой указанной величине погашения соответствует несколько большая концентрация—4,12 мг/л. В книге Т. Н. Годнева [3] дана таблица, связывающая экстинкцию и концентрацию хлорофилла, согласно которой указанной величине погашения на 3 см соответствует концентрация 3,568 мг/л. Хотя последняя величина на 15% ниже полученной нами при калибровке по способу Роде, мы все же при всех определениях хлорофилла для лучшей сравнимости наших данных с литературными пользовались таблицей Т. Н. Годнева.

Последнее время в широкое употребление, особенно при морских исследованиях, входят спектрофотометры, позволяющие получать непрерывный спектр поглощения и рассчитывать содержание в экстракте различных компонентов пигментной системы. Для последней цели при океанологических работах большая часть авторов пользуется предложенной Ричардсом и Томпсоном [16] системой уравнений, относящейся к ацетоновой вытяжке пигментов.

Для расчета концентрации (С) в экстракте хлорофиллов «а» и «b», выраженных в мг/л, и хлорофилла «с», выраженной в условных единицах, приблизительно равных мг/л, нужно измерить на спектрофотометре экстинкцию (D) при 665, 645 и 630 $m\mu$. Тогда

$$D_{665} = 0,0667 C_a + 0,0065 C_b + 0,0011 C_c$$

$$D_{645} = 0,0164 C_a + 0,0456 C_b + 0,0044 C_c$$

$$D_{630} = 0,0119 C_a + 0,0127 C_b + 0,0104 C_c.$$

Для устранения ошибки от неспецифического поглощения и рассеяния света экстрактом в последние годы некоторые авторы из полученных величин экстинкции вычитают экстинкцию при 750 $m\mu$. Методом Ричардса и Томпсона было показано, что в морском планктоне содержание хлорофилла «с» очень велико и даже превосходит содержание хлорофилла «а». В связи с этим некоторые авторы полагают, что интенсивность фотосинтеза планктона теснее связана с суммой всех пигментов, чем с содержанием хлорофилла «а». Спектрофотометрические определения пигментов пресноводного планктона не проводились, и относительное содержание в нем различных пигментов, если не

считать данных Хандке [10], остается неизученным. Очевидно, что этот вопрос стоит на очереди исследования. Но поскольку основное значение для фотосинтеза имеет хлорофилл «а», для гидробиологических целей наиболее важны определения содержания в планктоне именно этого компонента хлорофилла.

Несмотря на то, что расчет содержания хлорофилла по Ричардсу и Томпсону получил общее признание при зарубежных океанографических работах, он не свободен от условностей, существенно влияющих на результаты определения количества хлорофилла, и это, как нам кажется, недостаточно учитывается применяющими его авторами. Дело в том, что Ричардс и Томпсон, руководствуясь данными Цшейле, полученными еще в 1934 г., приняли, что молярный коэффициент погашения света хлорофилла близок к 60 000, в то время как по более новым данным ряда авторов истинная величина его в полтора раза больше. Соответственно этому концентрация хлорофилла «а», определенная по Ричардсу и Томпсону, должна быть примерно в полтора раза больше, истинной. Последнее обстоятельство следует иметь в виду при сравнении полученных этим способом величин содержания хлорофилла и рассчитанных на их основе ассимиляционных чисел с найденными другими методами.

Позднее Смит и Бенитец [21] предложили другую формулу расчета концентрации хлорофиллов «а» и «b», в основу которой положены более поздние данные по молярным коэффициентам погашения:

$$D_{662} = 100,9 C_a + 6,2 C_b.$$

$$D_{644} = 15,8 C_a + 62,0 C_b.$$

Очень близкую систему уравнений дает Ветштейн [24].

Уравнение Ветштейна принято в настоящее время в лаборатории Т. Н. Годнева в следующей форме:

$$C_a = 9,784 D_{663} + 0,990 D_{644}$$

$$C_b = 21,426 D_{644} + 0,465 D_{663}.$$

Представляет интерес сравнить полученные с его помощью данные с результатами определения содержания хлорофиллов «а» и «b» по уже упоминавшейся таблице, ранее рекомендованной Т. Н. Годневым для расчета концентрации хлорофилла по величинам экстинкций, отсчитанным на фотометре Пульфриха со светофильтром, соответствующим области максимума поглощения хлорофилла «а».

Результаты параллельных определений обоими методами на экстрактах протококковых показаны на рис. 1. Как видно, концентрации хлорофилла «а», найденные по формуле Ветштейна, составляют около 60% от величин, получаемых по фотометрическим измерениям и таблице Т. Н. Годнева. Это различие лишь в малой мере может зависеть от того, что в таблице Т. Н. Годнева, видимо, имеется в виду сумма хлорофиллов «а» и «b», так как даже при соотношении хлорофиллов «а» и «b» 3:1 на долю хлорофилла «b» приходится всего около 1,5% от погашения света при $\lambda = 665$ мμ. Очевидно, что таблица Т. Н. Годнева, впервые предложенная еще в 1950 г. [4], соответствует молярному коэффициенту погашения хлорофилла «а» 56 000. Эта вели-

чина принимается Т. Н. Годневым также и в его книге (1952 г.) для расчета концентрации хлорофилла по формуле, приведенной на стр. 146.¹

Если принять, к чему есть все основания, что расчет по Ветштейну дает близкие к истинным величины, то придется признать, что данные, получаемые по таблице Т. Н. Годнева, в полтора раза выше истинных. Это относится ко всем опубликованным нами величинам содержания хлорофилла, и к данным авторов, использовавших ту же методику [5, 7, 8].

Уравнения Ветштейна не предусматривают наличие в экстракте хлорофилла «с». Если в составе фитопланктона содержатся диатомовые и перидиниевые водоросли, хлорофилла «с» в нем может быть даже больше хлорофилла «а». Следовательно, по отношению к фитопланктону такого состава уравнения

Смита и Бенитеца и Ветштейна могут дать только приближенные результаты. Впрочем, если исходить из уравнений Ричардса и Томпсона, то при расчете концентрации хлорофилла «а», даже если в составе пигментов в равном количестве имеются хлорофиллы «а» и «с», за счет последнего компонента при свете с длиной волны 645 $m\mu$ придется только немногим более 1% от погашения света хлорофиллом «а».

В 1957 г. Енч [25] предложил удобный прием определения содержания хлорофилла «а» в планктоне, не требующий отделения планктона от фильтра и приготовления экстракта, что устраняет многие методические трудности и сильно упрощает и ускоряет определения. Енч пользовался спектрофотометром. Проведенные нами методические наблюдения показали, что метод Енча можно применять и при измерениях на фотометре Пульфриха. Было найдено также, что импортная и советская модели прибора, имеющие несколько разные красные светофильтры, дают практически совпадающие величины погашения света.² Начиная с лета 1958 г., все наши измерения сделаны этим методом, которым в 1959 г. воспользовалась также М. Б. Иванова [5] для измерения количества хлорофилла в планктоне оз. Красавица.

Принцип метода Енча заключается в следующем. Путем фильтрования известного объема воды на поверхность мембранного фильтра наносится исследуемый фитопланктон. Фильтр подсушивается в темноте, просветляется иммерсионным маслом и зажимается между двумя

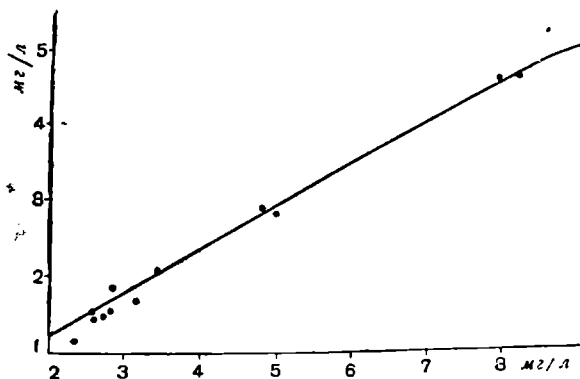


Рис 1. Соотношение между содержанием хлорофилла в экстракте, определенном по фотометру Пульфриха и таблице Т. Н. Годнева (на горизонтальной оси), и содержанием хлорофилла «а», определенном по спектрофотометру СФ-4 и уравнениям Ветштейна (на вертикальной оси)

¹ На стр. 148 той же книги дается другая формула, в основу которой положен молярный коэффициент погашения хлорофилла «а», равный 91 890.

² Сравнительные измерения на отечественном и импортном фотометре выполнил З. З. Финенко.

покровными стеклами. Теперь легко установить с помощью фотометра или спектрофотометра погашение света. Для устранения влияния рассеяния света веществом фильтра, величина которого в достаточно широких пределах не зависит от длины волны света, из отсчитанной величины экстинкции в области максимума поглощения хлорофилла «а» вычитается экстинкция при $\lambda=750\text{ м}\mu$.

Мы провели обширные серии сравнительных определений содержания хлорофилла в фитопланктоне с помощью метода Енча и ранее

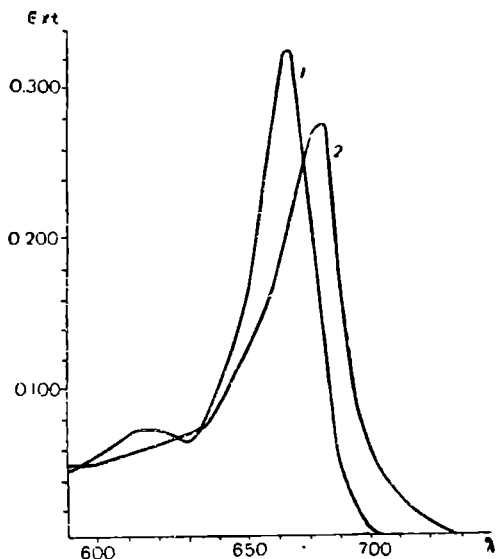


Рис. 2. Спектры поглощения света пигментами протококковых водорослей из культур: 1—экстракт в 100%-ном ацетоне, полученный с растиранием клеток; 2—экстракт, полученный по методу Енча (см. текст).

приготовления экстракта. Обе кривые вполне сопоставимы, так как при построении их было принято во внимание, что объем экстракта равнялся 10 мл, а площадь сложенного вдвое фильтра $3,46\text{ см}^2$. Чтобы отсчитанные по прибору величины погашения света фильтром были сопоставимы с погашением света экстрактом при кювете 1 см, они были помножены на 0,346.

Как видим, максимум поглощения хлорофилла «а» смещен вправо и приходится на $675\text{ м}\mu$, что хорошо соответствует данным других авторов по положению максимума хлорофилла «а» в интактных клетках. Еще нельзя указать, какие условия ограничивают применение метода Енча, в частности, окажется ли он применимым, когда преобладает зоопланктон, содержащий астациновые каротиноиды, а относительное содержание фитопланктона мало.

До получения таких данных при использовании подкупающего своей простотой принципа Енча следует путем параллельных измерений содержания хлорофилла другим методом первоначально установ-

применявшегося нами метода [2] и нашли, что величины погашения света при светофильтре S 66,6 ($665\text{ м}\mu$) и количества хлорофилла на фильтре находятся в прямолинейной зависимости. В нашем случае (при сложенном вдвое мембранном фильтре с диаметром 30 мм) коэффициент пропорциональности был равен 0,14, т. е. $A=0,14D$, где A —количество хлорофилла «а» (мг) на всей поверхности фильтра; D —погашение света при светофильтре S 66,6 (или M 66 советской модели) минус погашение света при светофильтре S 75 (или M 72).

На рис. 2 показаны спектр поглощения ацетонового экстракта хлорелл и спектр поглощения, полученный по принципу Енча, относящийся к фильтру, через который был профильтрован такой же объем культуры, как и взятый для

ливать коэффициенты, пригодные при данных конкретных условиях измерения.

При работах на водоемах, в особенности в экспедиционных условиях, часто нет возможности на месте проводить фотометрические измерения. Поэтому в методическом отношении весьма важно, с какой скоростью при хранении сухих фильтров с планктоном идет снижение содержания хлорофилла. Специальные серии определений показали, что независимо от того, был ли обработан фильтр горячим паром, как это делают некоторые авторы, или нет, при хранении в темноте фильтров с планктоном озер снижение содержания хлорофилла за первый месяц хранения не превосходит 3—5%. Бóльшая скорость снижения наблюдалась при хранении фильтров с отфильтрованными водорослями (*Scenedesmus* и др.) из культуры (рис. 3).

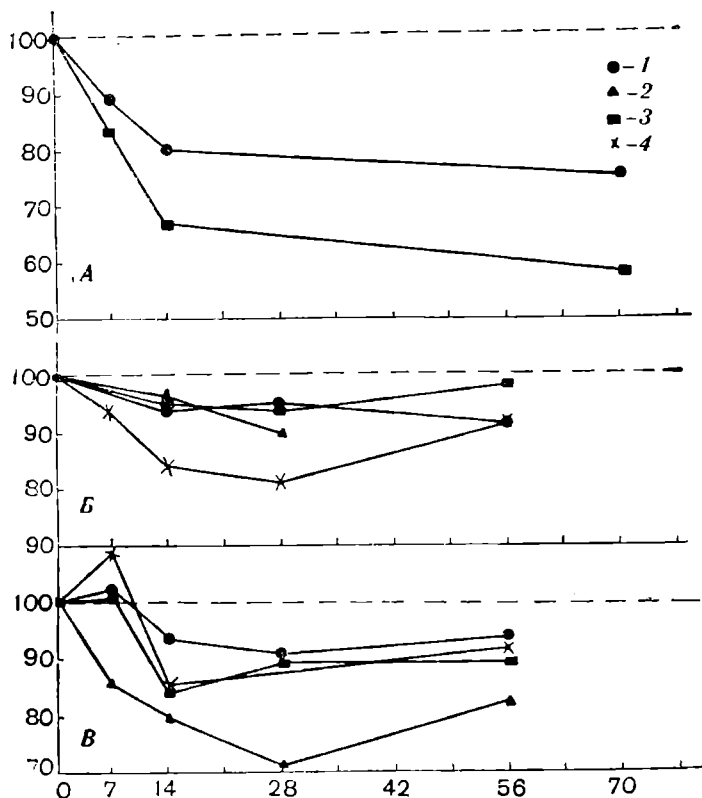


Рис. 3. Изменение количества хлорофилла при хранении мембранных фильтров с планктоном. На вертикальной оси—количество хлорофилла в процентах от начального, на горизонтальной—время от начала опыта в сутках.

А—культура *Scenedesmus quadricauda* при начальном количестве хлорофилла на фильтре 3,06 мг; Б—планктон эвтрофного оз. Баторин, 0,013 мг хлорофилла на 1 л;

В—планктон мезотрофного оз. Нарочь, 0,007 мг хлорофилла на 1 л.

1—фильтры высушены и хранились на воздухе; 2—влажные фильтры сразу после фильтрации обработаны сухим паром; 3—паром обработаны подсушенные фильтры; 4—фильтры высушивались и хранились над хлористым кальцием

К настоящему времени накоплено большое количество определений хлорофилла в планктоне водоемов разного характера. Эти определения

показали, что содержание хлорофилла может служить одним из лучших критериев степени развития фитопланктона, и дали общее представление о том, каково содержание хлорофилла в планктоне водоемов разного типа [1]. Главной задачей дальнейших исследований должно быть выяснение закономерных соотношений между содержанием хлорофилла и другими показателями развития фитопланктона, например «биомассой», рассчитанной по объему клеток. Заметим, что содержание хлорофилла, приходящееся на единицу рассчитанного объема фитопланктона, колеблется очень сильно. В отличие от этого относительное содержание хлорофилла в сухом веществе морского и пресноводного фитопланктона, по-видимому, укладывается в относительно узкие пределы (2—4%) и в среднем близко к 3% от беззольного вещества. Впрочем, еще не вполне ясно, насколько в зависимости от условий и состава планктона может изменяться относительное содержание хлорофилла в планктоне, и нужны дальнейшие специальные исследования этого вопроса.

Некоторые авторы [9, 13, 18, 19] на основании своих измерений считают, что в природных условиях каждой данной интенсивности света соответствует некоторое среднее достаточно определенное соотношение между содержанием хлорофилла в планктоне и интенсивностью фотосинтеза, которое лишь слабо зависит от состава планктона и при насыщении светом составляет в среднем 3,7 г С на 1 г хлорофилла за час. Зная содержание хлорофилла и распределение света в воде, можно рассчитывать величину валовой первичной продукции. Райтер [19] предложил для этой цели простую формулу, позволяющую рассчитать величину валовой первичной продукции (Φ) за сутки под 1 м², если известны: величина относительного фотосинтеза (R_s), соответствующая суточной энергии солнечной радиации, достигающей поверхности воды; содержание хлорофилла в планктоне (C) и константа поглощения света водой данного водоема (k)

$$\Phi = \frac{R_s}{k} \cdot C \cdot 3,7.$$

Применив свою формулу при круглогодичных наблюдениях в прибрежных водах пролива Лонг-Айленд параллельно с измерениями кислородным и радиоуглеродным методами, Райтер всеми тремя способами получил сходные величины. В докладе на Нью-Йоркском океанографическом конгрессе Менцель и Райтер [14] привели рассчитанные методом Райтера величины продукции планктона Саргассова моря (32° с.ш., 65° з.д.), которые они принимают за валовую продукцию планктона (в среднем за сутки 0,44, за год 160 г С/м²). Параллельные измерения радиоуглеродным методом дали в два с лишним раза меньшие величины (в среднем 0,20 и 72 г С/м²), которые авторами принимаются за чистую продукцию фитопланктона.

Хотя Райтер, Итимура и другие исследователи уже применяют хлорофильный метод, возможность правильного расчета величин первичной продукции с его помощью скептически оценивается некоторыми авторитетными авторами. Указывают, например, на возможное присутствие в воде «мертвого» неактивного хлорофилла [23]. Стеман-Нильсен и Хансен [22] на большом материале, полученном во время рейсов «Дана», показали, что нельзя игнорировать большие и харак-

терные отличия ассимиляционных чисел в разных широтных зонах для поверхностного и глубинного планктона и в разные сезоны при разной температуре. Аналогичные данные находим среди наблюдений Итимура [11], относящихся к пресноводному планктону. Сайа и Итимура [20] в двух различных районах Тихого океана получили сильно отличающиеся ассимиляционные числа (3—6 и 0,3—0,7 мг С на 1 мг хлорофилла за час), что связывают с разным содержанием биогенов и разными условиями питания фитопланктона в этих двух районах. Анго [6] по своим данным, полученным в южной части Тихого океана, отмечает, что распределение хлорофилла и продукция планктона, измеренная с помощью C^{14} , могут быть как в положительной, так и в отрицательной корреляции.

Все это показывает, что было бы неоправданным упрощением принимать для всех условий одни и те же ассимиляционные числа. С другой стороны, весьма интересные обширные материалы Стемана-Нильсена и Хансена [22] убедительно показали, что есть возможность установить типы вод и условий, для которых характерны определенные величины ассимиляционных чисел. Как видно из рис. 4, в различных водах и при разных условиях при световом насыщении ассимиляционные числа планктона колеблются в пределах 1—8 мг С на 1 мг хлорофилла за час. Впрочем, следует иметь в виду, что кривые, изображенные на рисунке, были получены не путем сопоставления одновременных наблюдений за фотосинтезом и содержанием хлорофилла, а сконструированы Стеманом-Нильсеном на основе кривых зависимости относительных величин фотосинтеза от освещенности и допущения, что при 1000 лк за 1 час на 1 мг хлорофилла тропический планктон ассимилирует 0,40, поверхностный летний планктон умеренной зоны—0,36 и «теневого», или глубинный планктон—0,29 мг С. Стеман-Нильсен считает, что тропический планктон содержит всего 0,5—1,0%¹ хлорофилла в сухом весе, поверхностный планктон умеренной зоны—1,5%¹ и «теневого»—3%. В этом случае в расчете на сухой вес или на содержание углерода различия в кривых фотосинтеза становятся намного меньше.

При измерениях первичной продукции планктона в природных условиях соотношение между фотосинтезом и хлорофиллом предпочтительно выражать в виде суточных ассимиляционных чисел (САЧ). Наши наблюдения на озерах Белоруссии показали, что величины САЧ не отличаются большим постоянством. По данным 1948 г., на разных озерах САЧ равнялись 43—216 (в среднем 111). По данным И. С. Захаренкова, в 1949 г. тот же показатель для планктона оз. Нарочь был равен всего 70 (в 1948 г.—112).¹ При наших систематических наблюдениях в 1958 г. на озерах Нарочь, Мястро и Баторин были полу-

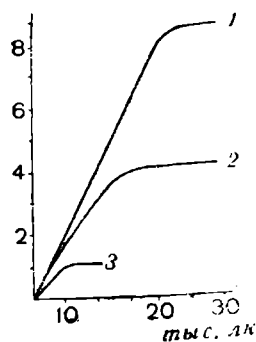


Рис. 4. Зависимость от света фотосинтеза морского планктона, рассчитанного на единицу хлорофилла по Стеману-Нильсену: 1—тропический планктон; 2—летний поверхностный планктон умеренной зоны; 3—«теневого» летний планктон с глубины проникновения 1% зеленого света. На вертикальной оси—фотосинтез в мг С за 1 час на 1 мг хлорофилла

чены значительно меньшие величины. Специальные опыты 1959 г. также дали очень малые значения САЧ.

Еще трудно обсуждать причины таких различий, но очевидно, что нет оснований для всех условий принимать какую-либо одну определенную величину ассимиляционного числа. Тем не менее, в качестве одного из методов изучения первичной продукции хлорофильный метод представляет интерес и должен быть уточнен и разработан путем специального изучения закономерной зависимости ассимиляционных чисел планктона разного состава от световых, температурных и других условий.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Винберг Г. Г. 1960. Первичная продукция водоемов, Минск. [2] Винберг Г. Г., Сивко Т. Н. 1953. Изв. АН БССР, 3. [3] Годнев Т. Н. 1952. Строение хлорофилла и методы его количественного определения, Минск. [4] Годнев Т. Н., Терентьев В. М. 1950. Тр. Ин-та физиол. раст., 7. [5] Иванова М. Б. 1961. В настоящем сборнике. [6] Angot M. 1959. Internat. Oceanogr. Congr., Reprints of Abstracts. [7] Czeczuga B. 1957. Roczn. Akad. Med. Bialymstoku, 3. [8] Czeczuga B. 1958. Acta Soc. Bot. Polon., 27. [9] Gessner F. 1943. Z. Bot., 38. [10] Handke H. H. 1941. Bot. Arch., 42. [11] Ichimura S., Aruga S. 1958. Bot. Mag., 7. [12] Krey I. 1939. J. Conseil. perman. Internat. explorat. mer, 14. [13] Manning W. M., Juday R. E. 1941. Trans. Wisconsin Acad. Sci., 33. [14] Menzel D. W., Ryther J. K. 1959. Internat. Oceanogr. Congr. Reprints of Abstracts. [15] Richards F. A. 1952. J. Marine. Res., 11. [16] Richards F. A., Thompson T. G. 1952. J. Marine., 11. [17] Rodhe W. 1948. Symbolae botan. upsaliensis, 10. [18] Ryther J. H. 1956. Limnol. a. Oceanogr., 1. [19] Ryther J. H., Yentsch C. S. 1957. Limnol. a. Oceanogr., 2. [20] Saijo I., Ichimura S. 1959. Internat. Oceanogr. Congr., Reprints of Abstracts. [21] Smith J. H. C., Benitez A. 1955. Modern. Meth. Plant. Physiol., 4. [22] Steeman-Nielsen E., Hansen V. K. 1959. Physiol. plantarum, 12. [23] Vallentyne J. R. 1957. J. Fish. Res. Board Canada, 14. [24] Wettstein. 1957. Exper. Cell. Res., 12. [25] Yentsch C. S. 1957. Nature, 179, 4573

¹ Как указывалось выше, есть серьезные основания считать, что как опубликованные в литературе данные по содержанию хлорофилла, полученные методом Ричардса и Томпсона, так и наши данные примерно в 1,5 раза выше истинных. Соответственно ниже истинных должны быть и все приводимые на их основе ассимиляционные числа.

СОДЕРЖАНИЕ ХЛОРОФИЛЛА В ПЛАНКТОНЕ ОЗЕР РАЗНЫХ ТИПОВ

И. С. ЗАХАРЕНКОВ

(Белорусский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства)

Научно обоснованная классификация озер имеет первостепенное значение как для исследований в области лимнологии, так и для народнохозяйственного использования озер. Поэтому вопросы типизации озерных водоемов продолжают оставаться в центре внимания исследователей.

Однако проблема классификации водоемов все еще остается одной из малоизученных. Главные трудности состоят в отыскании наиболее характерных количественных объективных показателей, интегрирующих совокупность влияния максимально большого количества факторов водной среды.

Одним из таких достаточно обоснованных биологических показателей при классификации озер может быть содержание хлорофилла в планктоне.

Данные комплексных исследований озер БССР [1—16] позволяют отметить определенную зависимость между содержанием хлорофилла в планктоне и трофической группировкой озер, в основе которой лежат другие признаки.

Следует отметить, что средние величины содержания хлорофилла в планктоне озер разных групп, кроме водоемов с чертами олиготрофии, относительно мало отличаются при их наблюдении через значительные промежутки времени (около 10 лет) и в годы, сильно различающиеся по метеорологическим условиям. Летние периоды 1948—1949 гг. характеризовались средним или малым числом солнечных дней и значительным количеством атмосферных осадков. В противоположность им лето 1959 г. было солнечное и сухое. Однако в обоих случаях содержание хлорофилла в планктоне мезотрофных озер составляло 5—8, в среднеэвтрофных озерах—18—23, в высокоэвтрофных—108—154 $\mu\text{г/л}$. Наблюдаются некоторые закономерности и в размахе колебаний содержания хлорофилла.

Заметные различия в неодинаковые по метеорологическим условиям годы были обнаружены только в глубоких озерах, с высокой прозрачностью воды, с чертами олиготрофии. Различия, как видно из табл. 1, состоят в том, что во время очень солнечного и сухого лета 1959 г. количество хлорофилла в водоемах значительно увеличилось. Летом 1959 г. прозрачность воды была меньше на 20—30%.

Величины содержания хлорофилла в планктоне озер Белоруссии сходны с аналогичными величинами, определенными рядом авторов для других озер.

В мезотрофных озерах штата Конектикут, по наблюдениям Райли и Диви, хлорофилла содержалось 2—6 $\mu\text{г/л}$; в среднеэвтрофном оз. Мендота, по данным ряда исследователей [18], содержание хлорофилла составляло 28,6 $\mu\text{г/л}$; в оз. Гельмет (северо-восточная часть штата Висконсин), по материалам Косминского, [17]—18,4 $\mu\text{г/л}$. Известно также, что в высокоэвтрофных озерах содержание хлорофилла в планктоне в периоды цветения составляет сотни микрограмм на 1 л.

Таблица 1

**Содержание хлорофилла „а“ ($\mu\text{г/л}$) в планктоне различных типов озер
Белоруссии в летний период**

В скобках указано количество озер

Типы озер	1948—1949 гг.		1959 г.	
	Среднее для группы	Пределы колебаний	Среднее для группы	Пределы колебаний
С чертами олиготрофии	1 (2)	0,14— 2,9	7 (2)	7,0— 7,6
Мезотрофные	5 (4)	1,6 — 14,0	8 (3)	8,0— 8,2
Эвтрофные	23 (4)	3,8 — 53,0	18 (8)	12,9— 40,6
Высокоэвтрофные*)	108 (1)	73,0—147,0	154 (3)	106,4—224,0

Озера с чертами олиготрофии: Волос Южный, Рудаково, Воронеж.

Озера мезотрофные: Нарочь, Мядель, Волчино, Струто, Рыча.

Озера эвтрофные: Мястро, Овирь, Швакшта Большая, Швакшта Малая, Ходосы, Росохи, Лотвины, Слободское, Дривяты, Должа.

Озера высокоэвтрофные: Червоное, Воробьевское, Баторино, Вишневское.

Приведенные факты показывают, что содержание хлорофилла в планктоне можно считать характерным биологическим показателем при трофической классификации озер.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Акимова О. Д. 1954. Уч. зап. Белорусск. ун-та, 17. [2] Боровик Е. А. 1954. Там же. [3] Винберг Г. Г. 1954. Там же. [4] Винберг Г. Г. 1956. Тр. компл. эксп. по изуч. водоемов Полесья, Минск. [5] Винберг Г. Г. 1957. В сб. Вопр. экологии, 1. Киев. [6] Винберг Г. Г. 1959. Тр. Пятой научн. конф. по изуч. внутр. водоемов Прибалтики. [7] Винберг Г. Г., Захаренков И. С. 1950. Докл. АН СССР, 73. [8] Винберг Г. Г., Сивко Т. Н., 1953. Изв. АН БССР, 3. [9] Годнев Т. Н., Калишевич С. В., Захарич Г. Ф. 1950. Докл. АН СССР, 73. [10] Драко М. М. 1954. Уч. зап. Белорусск. ун-та, 17. [11] Драко М. М. 1956. Там же, 26. [12] Захаренков И. С. 1957. Тезисы докл. Пятой научн. конф. по изуч. внутр. водоемов Прибалтики. [13] Захаренков И. С. 1959. Тр. Пятой научн. конф. по изуч. внутр. водоемов Прибалтики. [14] Петрович П. Г. 1954. Уч. зап. Белорусск. ун-та, 17. [15] Петрович П. Г. 1956. Там же, 26. [16] Цыганков И. В. 1957. Тр. Белорусск. отд. ВНИОРХ, 1. [17] Kozminski Z. 1938. Arch Hydrobiol. Rybactwa, 11. [18] Wohlschlag D. E., Hasler A. D. 1951. Ecology, 32.

ПРИМЕНЕНИЕ ХЛОРОФИЛЬНОГО МЕТОДА ПРИ ИЗУЧЕНИИ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ ДИСТРОФНОГО ОЗЕРА

М. Б. ИВАНОВА

(Зоологический институт Академии наук СССР)

Определение количества хлорофилла в планктоне и подсчет биомассы фитопланктона являлись составной частью работ по определению продуктивности дистрофного озера Красавица (Ленинградская обл.), проводившихся в 1958—1959 гг. Пробы брались батометром Руттнера с плота Гидрологического института, стоявшего на якоре в средней части озера, где глубина достигала 13 м. Пробы брались с 6 горизонтов: 0, 1, 2, 5, 8 и 10 м. Вода из батометра сливалась в бутылки объемом 2—2,5 л, для определения количества хлорофилла наливалось 1—2 л воды, для подсчета фитопланктона 0,5 л, для определения органического вещества сестона методом бихроматного окисления 0,5 л.

Для определения количества хлорофилла озерную воду фильтровали через предварительный фильтр на матовую сторону. Затем фильтры после тщательной подсушки пропитывались иммерсионным маслом. Их складывали вдвое и помещали между двух покровных стекол. Погашение света (ϵ) отсчитывалось на фотометре Пульфриха при светофильтрах 660 и 720 $m\mu$. Экстинкция хлорофилла определялась как разница экстинкций при указанных длинах волн. Количество хлорофилла высчитывалось по формуле:

$$\text{хлорофилл мг/л} = \frac{(\epsilon_{660} - \epsilon_{720}) K}{\text{объем профильтрованной воды, л}},$$

где K —коэффициент, прямо пропорциональный диаметру фильтрующей поверхности. При диаметре 30 мм и сложенных вдвое фильтрах K равно 0,14.¹

Количество клеток фитопланктона подсчитывалось под микроскопом. В 1958 г. просчитывался осадочный фитопланктон, в 1959 г. пробы фильтровались через предварительный фильтр, и подсчет клеток производился непосредственно на фильтре, обработанном ксилолом и залитом канадским бальзамом по методу И. А. Киселева [2]. Для определения биомассы фитопланктона клетки диатомовых измерялись и высчитывался их объем. Полученный объем переводился на вес.

Количество сестона в воде определялось методом бихроматной окисляемости.

В фитопланктоне оз. Красавица преобладают диатомовые водоросли.

¹ В основу примененного метода определения содержания хлорофилла положен принцип Енча [5], использованный для измерений на фотометре Пульфриха в лаборатории Г. Г. Винберга, где определена также и величина K .

В 1958 г. это были *Tabellaria*, *Asterionella*; в 1958 г., особенно в первую половину лета, к вышеуказанным родам присоединилась еще *Cyclotella*.¹ Из других типов водорослей в планктоне присутствуют сине-зеленые, протококковые и перидиниевые. В 1959 г. по сравнению с 1958 г. было меньше сине-зеленых, но зато чаще встречались протококковые (*Pediastrum*).

Таблица 1
Сырые веса некоторых представителей фитопланктона

Вид	Вес 1 экз., 10^{-7} мг
<i>Asterionella</i> sp.	4,86
<i>Cyclotella</i> sp.	10,7
<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngb.) (1958)	10,7
(1959)	7,4
<i>Tabellaria flocculosa</i> (Both.)	12,7

Массовое развитие фитопланктона начинается во второй половине июля (рис. 1, 2). Следует отметить очень большую разницу в количественном развитии фитопланктона за два года (табл. 2, 3).

Таблица 2
Средние биомассы и количество хлорофилла (µл) на разных горизонтах (м) в оз. Красавица в июне—августе

Год	Показатели	Горизонты					
		0	1	2	5	8	10
1959	Биомасса	67,3	71,88	81,44	77,71	39,35	27,16
	Хлорофилл	6,8	7,4	6,65	7,35	6,65	5,6
1958	Биомасса	524,14	548,24	582,4	679,54	530,8	229,45
	Хлорофилл	7,58	8,72	6,45	6,80	7,82	6,86

Лето 1958 г. было холодное и дождливое, и наибольшая биомасса диатомовых под 1 м² поверхности озера (12 августа) равнялась 9625 мг. Лето 1959 г. было очень жаркое и сухое, дожди выпадали редко, наибольшая биомасса диатомовых (9 сентября) достигла 885,8 мг под 1 м².

Водоросли в эти годы были встречены на всех горизонтах лова, причем наибольшее количество в слое 1—5 м, наименьшее в слое 8—10 м (табл. 2).

Колебания количества хлорофилла в воде озера в общем отвечают колебаниям биомассы фитопланктона, но размах этих колебаний значительно меньше. Относительное содержание хлорофилла в фитопланктоне—величина чрезвычайно непостоянная и в течение лета сильно меняется. Так, в 1958 г. и в 1959 г. весной и в начале лета наблюдалось увеличение количества хлорофилла (рис. 1, 2), не связанное ни с повышением биомассы фитопланктона, ни с повышением продуктивности, определяемой кислородным методом. Причины этого увеличения неясны.

¹ В дальнейших расчетах, исходя из преимущественного развития в озере диатомовых, мы приравниваем биомассу всего фитопланктона к биомассе диатомовых.

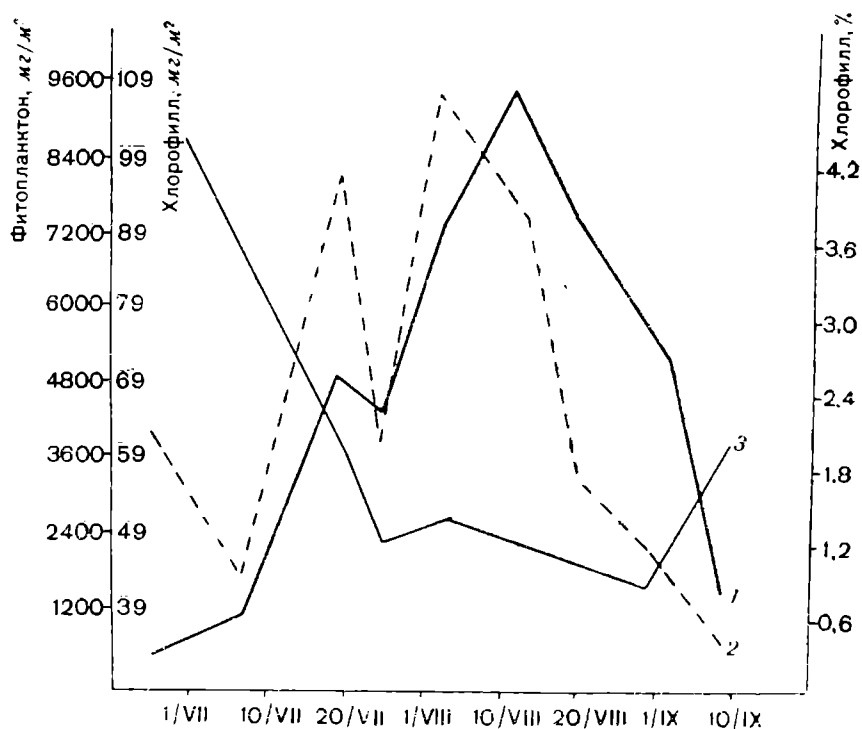


Рис. 1. Биомасса фитопланктона, мг/м² (1), количество и содержание хлорофилла в оз. Красавица в 1958 г.

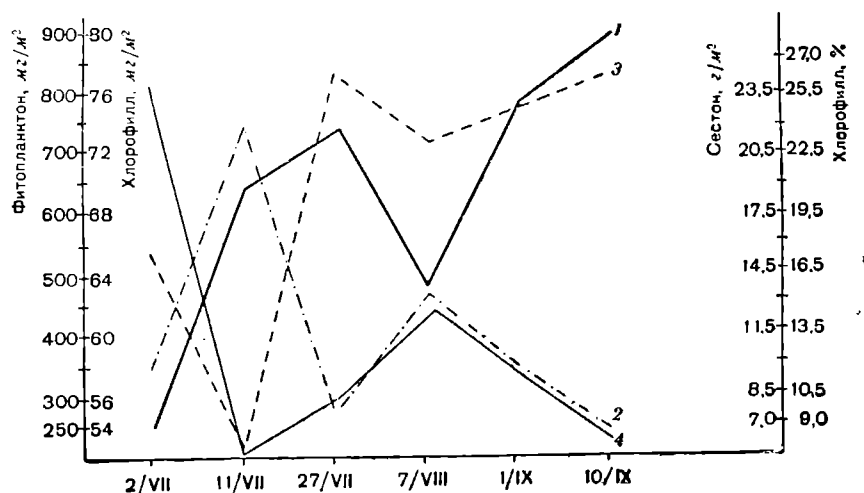


Рис. 2. Биомасса фитопланктона, мг/м² (1), количество сестона, г/м² (2), количество хлорофилла, мг/м² (3) и содержание хлорофилла, % (4) в оз. Красавица в 1959 г.

Таблица 3

Биомасса фитопланктона, количество сестона и количество хлорофилла в оз. Красавица в 1958—1959 гг.

Показатели	Июль—август 1958 г.	Сентябрь 1959 г.
Биомасса диатомовых, мг/м ²	4625—9625	252—885,7
Хлорофилл, мг/м ²	35,70—107,10	52,5—77,5
Хлорофилл биомасса	0,0054—0,190	0,061—0,367
мг О ₂ в сутки мг хлорофилла л	42,7—119,8	28,6—242,4
Сестон, мг орг. вещ./м ²	—	6960—21650
Хлорофилл/сестон	—	0,0014—0,0110

Многие авторы неоднократно указывали, что относительное содержание хлорофилла в фитопланктоне зависит от многих не изученных полностью причин. Райт [4] писал, что в течение года в озере отношение $\frac{\text{хлорофилл}}{\text{биомасса}}$ меняется. При этом он отмечал, что чем меньше биомасса фитопланктона, тем выше содержание хлорофилла в клетках водорослей и одновременно количество кислорода, продуцируемого водорослями. Енч и Райтер [6] указывали на изменения содержания хлорофилла при проведенных ими опытах, превышающие пределы, которые можно объяснить делением или отмиранием клеток. В воде оз. Красавица с увеличением биомассы водорослей также уменьшается содержание хлорофилла на единицу биомассы (табл. 4).

Количество кислорода, продуцируемое 1 мг хлорофилла в сутки, сильно варьировало в течение двух лет. Ассимиляционное число (мг О₂/мг хлорофилла за сутки) выше всего на поверхности и резко уменьшается уже на глубине 1 м (рис. 3, 4). Наивысшая величина (242,4) на поверхности отмечалась 7 августа 1959 г. Прямой зависимости между биомассой фитопланктона и содержанием хлорофилла, с одной стороны, и количеством продуцируемого кислорода, с другой стороны, не наблюдалось (табл. 4). Видимо, колебания ассимиляционных чисел вызваны иными причинами. Маннинг и Джеди [3] считают, что в исследованном ими дистрофном озере Хелмет низкая продукция кислорода при достаточно высоком содержании хлорофилла вызвана коричневым цветом воды, мешающим проникновению солнечных лучей.

На основании вышеизложенного, можно сделать следующие выводы.

1. Описанный выше метод вполне пригоден для определения содержания хлорофилла в воде озера. Коричневая окраска фильтров не является помехой при просмотре фильтров в колориметре Пульфриха.

2. Содержание хлорофилла в воде характеризует продуктивность озера. По количеству хлорофилла (0,0152—0,0019 мг/л) оз. Красавица относится к малопродуктивным водоемам [1]. Это совпадает с данными по биомассе фитопланктона и по фотосинтезу.

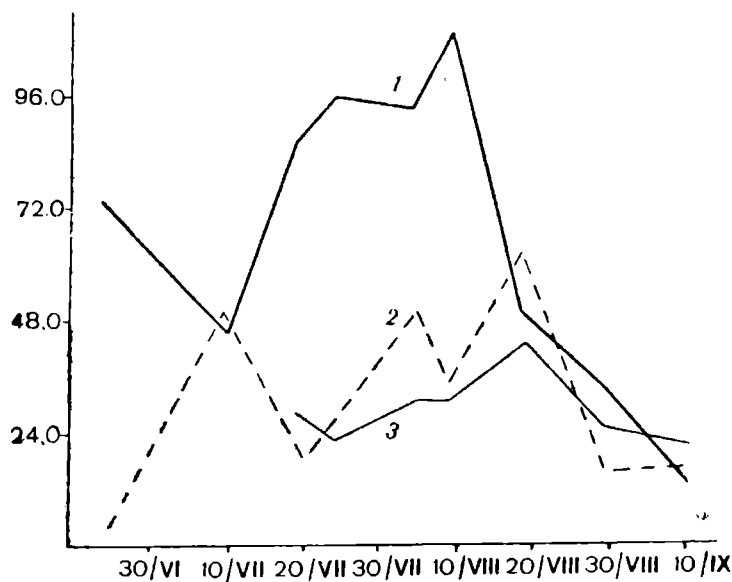


Рис. 3. Ассимиляционные числа по кислороду (мг О на мг хлорофилла в сутки) в оз. Красавица в 1958 г.: 1—на поверхности; 2—на глубине 1 м; 3—на глубине 2 м

3. Содержание хлорофилла в клетках водорослей изменяется в течение года. Необходимы дальнейшие исследования выяснения причин этих изменений.

Таблица 4

Соотношения между биомассой фитопланктона, содержанием хлорофилла и фотосинтезом при разной биомассе фитопланктона

Число измерений	Биомасса фитопланктона, г/л	Количество хлорофилла, г/л	Хлорофилл Биомасса	мг О ₂ /л.сутки хлорофилл
23	0—100 среднее	9,80—2,16 5,90	0,367—0,0290 0,1200	242,4—2,856 45,6
20	100—500 среднее	12,55—1,90 4,80	0,073—0,0140 0,0160	93,12—12,96 38,4
16	500—1000 среднее	15,20—3,88 8,10	0,0288—0,0064 0,0136	90,72—14,88 36,96
5	1000 среднее	13,80—8,10 11,80	0,0096—0,0071 0,0079	119,76—30,0 61,44

4. Количество органического вещества, ассимилируемого клетками водорослей, содержащими хлорофилл, зависит не только от биомассы водорослей и количества хлорофилла, но и от целого ряда других причин, одной из которых является, видимо, интенсивность освещения.

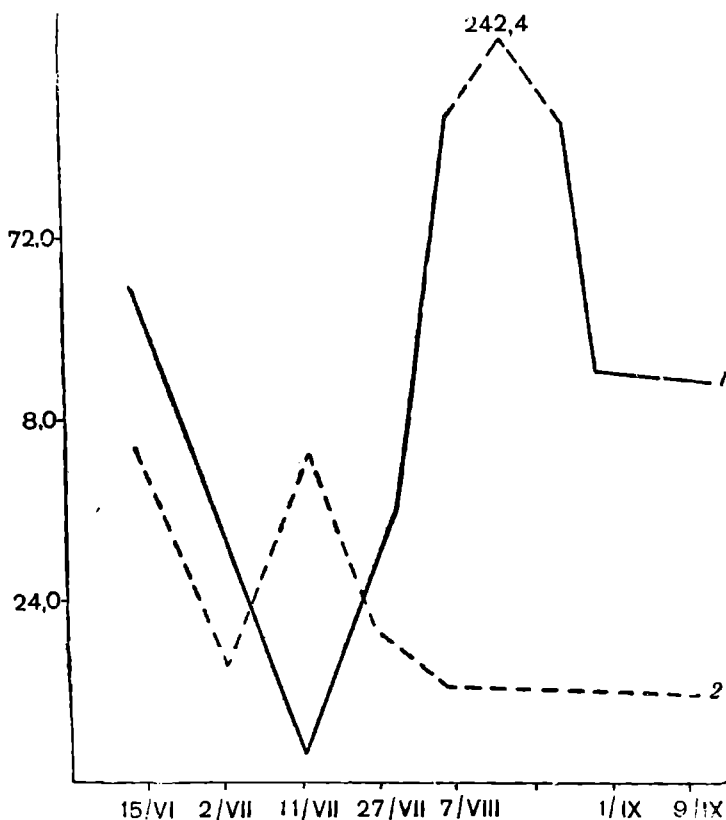


Рис. 4. Ассимиляционные числа по кислороду (мг О на мг хлорофилла в сутки) в оз. Красавица в 1959 г.:
1—на поверхности; 2—на глубине 1 м

5. В силу вышеизложенных причин вряд ли можно достаточно надежно определить продуктивность озера и биомассу фитопланктона, пользуясь только хлорофильным методом. Хлорофильный метод следует использовать в комплексе с другими методами. В этом случае он дает хорошие результаты.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Винберг Г. Г. 1954. Тезисы докл. 3-й экол. конф., 4. Киев. [2] Киселев И. А. 1956. Жизнь пресных вод, 4. [3] Manning W. M., Iuday R. E. 1941. Trans. Wiscons. Acad. Sci., 33. [4] Wright I. C. 1959. Limnol. a. Oceanogr., 4. [5] Yentsch C. S. 1957. Nature. 179. [6] Yentsch C. S., Ryther J. H. 1957. Limnol. a. Oceanogr., 2.

ИНТЕНСИВНОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА ВОДОРΟΣЛЕЙ И МЕТОД ОПРЕДЕЛЕНИЯ ЕЕ ПО СОДЕРЖАНИЮ ХЛОРОФИЛЛА

В. М. КУТЮРИН, М. В. УЛУБЕКОВА

(Институт геохимии Академии наук СССР)

Определение биомассы и продуктивности фитопланктона приобретает важное значение в связи с изучением геохимии Мирового океана и внутренних морей и прежде всего в связи с изучением газообмена между атмосферой и гидросферой. Между тем один из основных вопросов газообмена—обмен кислорода не имеет удовлетворительного решения, поскольку величина продуктивности фитопланктона и, следовательно, количество фотосинтетического кислорода фитопланктона, выделяемое в год, не известны. Хотя большинство исследователей склоняется к тому, что основная масса кислорода продуцируется океаном [4], есть мнение, что фотосинтез наземных растений дает большее количество кислорода [7].

Очевидно, что определение одной величины биомассы не может решить этого вопроса. С другой стороны, определение количества хлорофилла в фитопланктоне без учета биомассы, а в некоторых случаях и видового состава фитопланктона также недостаточно, так как интенсивность фотосинтеза пропорциональна количеству хлорофилла в пределах одной из двух групп водорослей: светлюбивой или тенелюбивой. При переходе от одной группы к другой может получиться, что интенсивность фотосинтеза будет большей при меньшем содержании хлорофилла в водорослях.

На существование светлюбивых и тенелюбивых форм водорослей указывал еще В. Н. Любименко [3]. Однако изученность этого вопроса для морского фитопланктона совершенно недостаточна. Поэтому принять метод Райтера [6] подсчета продукции фитопланктона и, следовательно, интенсивности фотосинтеза по содержанию хлорофилла без существенных оговорок невозможно. Для пресноводных форм водорослей и для наземных растений разница в интенсивностях фотосинтеза, отнесенных к весовой единице хлорофилла, может достигать более чем 100%.

Поэтому более правильно использовать этот метод после того, как будут изучены следующие основные вопросы: влияние внешних факторов (t , pH , освещенность и т. д.) на интенсивность фотосинтеза и содержание хлорофилла; пределы изменения концентрации хлорофилла у разных групп водорослей и разница в интенсивностях фотосинтеза водорослей на весовую единицу хлорофилла. Эти вопросы придется решать в первую очередь на доминирующих видах фитопланктона. Быть может, на определенной стадии, далекой от окончательного решения поставленных вопросов, появится возможность приблизительного

расчета биомассы и продуктивности фитопланктона по количеству хлорофилла. Однако в настоящее время в ряде работ по суммарному определению хлорофилла в пробах морской воды отсутствуют указания хотя бы на качественный состав фитопланктона.

Говоря о влиянии внешних факторов на интенсивность фотосинтеза, обычно подразумевают температуру, pH, освещенность, солевой состав воды. Между тем важно выяснить влияние концентрации свободного кислорода на интенсивность фотосинтеза водорослей. Эффект снижения интенсивности фотосинтеза при понижении концентрации кислорода в воде был обнаружен нами вначале при предварительном частичном удалении газа из питательного раствора диатомовыми водорослями, выращиваемыми Л. А. Ланской на Севастопольской биологической станции (табл. 1). Поскольку при этом уменьшалась концентрация углекислоты, не учитывавшаяся в опыте, изучение было продолжено со *Scenedesmus obliquus* в опытах при уменьшении концентрации кислорода и углекислоты или только концентрации кислорода, при постоянном pH (табл. 1, 2). Из среды Успенского предва-

Таблица 1

Влияние содержания в среде кислорода и углекислоты на интенсивность фотосинтеза водорослей

Вид водорослей	CO ₂ , мг/л	O ₂ , мг/л	Фотосинтез, мг О/мг кл. × 10 ²	Изменение интенсивности, %	Хлорофилл, мг/мг сухого веса × 10 ⁻²
<i>Chaetoceros curvisetus</i>	—	5,52	2,04	100	—
<i>Leptocylindras danicus</i>	—	1,47	0,84	40	—
<i>Nitzschia closterium</i>	—	—	—	—	—
<i>Scenedesmus obliquus</i>	142,1 76,0	4,99 3,39	4,0 2,2	100 55	2,5 2,0
<i>Scenedesmus obliquus</i>	317,3 681,3 443,2	5,50 2,69 2,32	5,1 3,7 4,3	100 60 84	2,0 2,6 2,2

рительно удалялся газ с помощью водоструйного насоса и в нее вносились суспензия водорослей. Во втором варианте опытов вносилось также определенное количество бикарбоната натрия, затем определялась концентрация кислорода (методом Винклера) и углекислоты (титрованием). Часть растений освещалась при $t=25^{\circ}\text{C}$ (интенсивность освещения ~ 25 тыс. люкс) в течение 1 часа, другая часть находилась в темноте. После опыта определялась интенсивность фотосинтеза и количество хлорофилла с учетом веса клеток. Данные, содержащиеся в табл. 1 и 2 (в табл. 2 представлены данные опытов, где концентрация CO₂ была одинаковой), показывают, что наблюдаемый эффект уменьшения интенсивности фотосинтеза зависит в основном от снижения концентрации кислорода и достигает 40%, в то время как в опыте с морским фитопланктоном эффект может быть большим, так как водоросль *Scenedesmus obliquus* известна как вид, хорошо приспособленный к анаэробным условиям. Обнаруженная закономерность, по-видимому, может играть роль при определении фотосинтеза фитопланктона в зонах с пониженным содержанием кислорода.

Таблица 2

Влияние содержания кислорода в среде на интенсивность фотосинтеза *Scenedesmus obliquus*

O ₂ , мл/л	Вес клеток, мг	Фотосинтез, млО/мг кл × 10 ²	Хлорофилл, мг/мг сухого веса	Изменение интенсив- ности, %	O ₂ мл мг хлорофилла
5,40 1,63	16,9 14,9	8,3 6,7	2,2 · 10 ⁻² 2,5 · 10 ⁻²	100 80	3,8 2,7
5,30 2,07	32,5 32,5	6,1 4,2	2,6 · 10 ⁻² 2,4 · 10 ⁻²	100 70	2,3 1,7
5,30 2,75	13,2 8,6	8,5 8,3	3,5 · 10 ⁻² 4,1 · 10 ⁻²	100 97	2,4 2,0
5,54 2,69 1,68	10,9 22,5 14,2	6,0 3,7 2,9	2,8 · 10 ⁻² 2,6 · 10 ⁻² 2,2 · 10 ⁻²	100 60 48	2,1 1,4 1,3

Влияние внешних факторов на содержание хлорофилла в водорослях и пределы изменений концентрации хлорофилла у различных видов водорослей в одних и тех же условиях целесообразно решать путем спектрофотометрирования проб фитопланктона, относя получаемый результат к биомассе, после определения видового состава доминирующих форм водорослей. Для большинства проб морского фитопланктона это будет отношением количества хлорофилла «а», определяемого в пределах 662—666 $\mu\text{м}$ к биомассе водорослей, так как они не содержат хлорофилла «b», для других проб (зеленые водоросли)—суммой хлорофиллов «а» и «b», которая может быть получена использованием известного уравнения [5]. Необходимо подчеркнуть важность спектрофотометрического определения, так как в настоящее время уже недостаточно определять хлорофилл колориметрическим способом в виде условных единиц, не позволяющим вычислить его содержание в весовых единицах благодаря переменному составу сопутствующих пигментов. С другой стороны, само определение интегрального максимума желтых пигментов представляет интерес. Если спектрофотометрический анализ не всегда возможен на корабле, то его можно осуществить в специализированной лаборатории на образцах фитопланктона, собранных путем мембранной фильтрации или сепарированием воды, а также обычным методом, после высушивания их в темноте при комнатной температуре. Эту работу следует организовывать централизованно, поскольку важность ее проведения не вызывает сомнений: речь идет не только об определении биомассы и первичной продукции водоемов и связанного с этим круговорота кислорода в биосфере, но и об изменении ассимиляционной активности хлорофилла фитопланктона и ее зависимости от внешних условий.

В табл. 3 и 4 приводятся результаты определения количества хлорофилла в морской воде и пробах сепарационной взвеси из антарктического сектора и центральной части Индийского океана (рис. 1), взятые во время второй Антарктической экспедиции на д/э «Обь». Определение хлорофилла в морской воде проводилось на образцах.

полученных от мембранной фильтрации ($\Phi_{\text{пор}} < 0,7\mu$) и от сепарирования определенного объема воды на суперцентрифуге типа Шарпле (25 000 об/мин.), причем параллельное использование двух методов давало одинаковый результат. Образцы сепарационных взвесей, полученные геологическим отрядом с поверхности на отрезке пути, проходящем через указанные станции, просчитывались после подведения баланса отсепарированной воды на объем, на 1 мг взвеси. Хлорофилл извлекался этиловым спиртом после растирания пробы с песком, экстракт отфильтровывался через стеклянный фильтр и доводился до точного объема, содержание хлорофилла рассчитывалось по формуле: $P_{\text{мг}} = \frac{E_c M v}{E_m}$, где E_c , E_m —наблюдаемая и молярная экстинкции; M —молекулярный вес, v —объем раствора. Было показано, что количество хлорофилла не меняется при сушке и хранении образцов в темноте и при температуре 40°.

Таблица 3

Количество хлорофилла в морской воде

Номер района	Число станций	Номер станций, где хлорофилла $> 1\gamma\text{л}$	Средн. кол-во хлорофилла, $\gamma\text{л}$	Ошибка измерения, %
1	8	177, 180, 182, 283	1,5	8
2	9	237, 246	1,1	10
3	10	255, 268	1,2	9

Таблица 4

Количество хлорофилла в сепарационных взвесах

Номер района	Номер станций	Кол-во хлорофилла, $\gamma\text{л}$	Кол-во сепарационной взвеси, мг/л	Кол-во хлорофилла, мг/мг сухого вещества	Ошибка измерения, %
1	182—186	1,75	2,38	$7,8 \cdot 10^{-4}$	3
	189—193	0,65	1,16	$5,6 \cdot 10^{-4}$	1
2	230—232	0,93	1,16	$8,0 \cdot 10^{-4}$	2
	232—234	0,69	0,86	$8,0 \cdot 10^{-4}$	2
	237—240	0,55	1,15	$4,8 \cdot 10^{-4}$	3
	244—246	1,32	1,43	$9,2 \cdot 10^{-4}$	3
3	254—256	0,56	0,94	$6,0 \cdot 10^{-4}$	4
	257—259	0,25	0,21	$1,1 \cdot 10^{-3}$	
	262—264	4,60	1,21	$3,6 \cdot 10^{-3}$	4
	267—268	0,42	0,19	$2,2 \cdot 10^{-3}$	

Как уже отмечалось, определение хлорофилла позволило говорить о трех районах скопления фитопланктона, что совпадало с результатами определения биологического отряда [6]. Это два района, примыкающие к Антарктиде (станции 177—193; 281—284; 232—246), и один, примы-

кающий к Африке (станции 254—269). Между ними есть существенные различия по содержанию хлорофилла в сепарационных взвесах, в то время как содержание его в воде в среднем одинаково. Однако эта разница связана с увеличением массы взвешенных частиц от ледникового стока, а не с уменьшением хлорофилла в фитопланктоне.

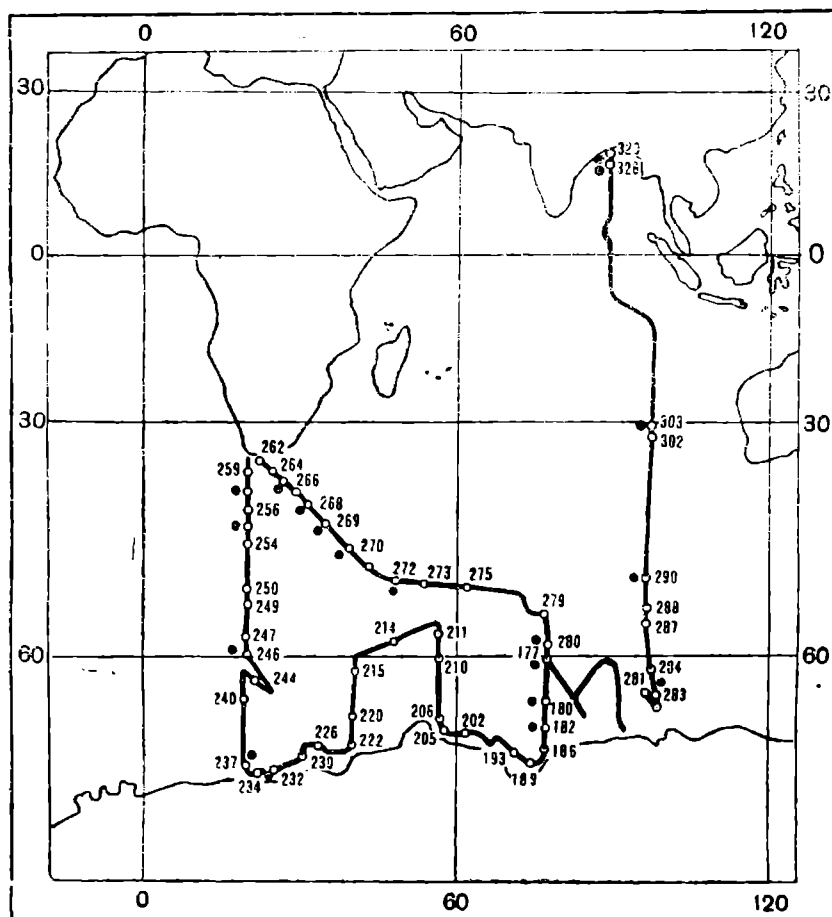


Рис. 1. Карта расположения станций, где были взяты пробы. Зачерненным кружком помечены станции, где содержание хлорофилла превышает 0,2 л

Это подтверждают данные табл. 5 по содержанию хлорофилла в фитопланктоне указанных районов на станциях, где определена биомасса фитопланктона и его качественный и количественный состав по доминирующим видам.¹

Если учесть, что вес сухих водорослей составляет 15—20% от свежего веса, то среднее содержание хлорофилла в водорослях составит $3 \cdot 10^{-2}$ мг на 1 мг сухого веса, или 3%. Этот результат завышен, так как не учитывалась биомасса зоопланктона и возможность определе-

¹ Данные по составу и биомассе фитопланктона были получены с согласия П. И. Усачева от В. В. Зерновой (Лаборатория планктона Ин-та океанологии АН СССР).

ния какой-либо части хлорофилла, поглощенного зоопланктоном (фекальные комочки), но порядок величины совпадает с известными данными для пресноводных водорослей (2—5%). Таким образом, о порядке величины биомассы в исследованном районе можно судить по количеству хлорофилла и можно сделать вывод относительно характера взвесей, получаемых сепарационным методом. В антарктических взвесах доля «живого вещества», по В. И. Вернадскому, составляет около 2%, во взвесах африканских вод—около 12%.

Таблица 5

Содержание хлорофилла в диатомовых водорослях Индийского океана

Но- мер рай- она	Но- мер стан- ции	Гори- зонт, м	Видовой состав	Вес, мг/л	Сред. кол-во хлорофилла мг/мг сыро- го веса	Ошибка измере- ния, %
1	182	0	<i>Tropidoneis antarctica</i> <i>Corethron criophilum</i> <i>Fragilariopsis antarctica</i> <i>Navicula</i> sp.	0,778	$6,1 \cdot 10^{-3}$	8
1	283	0	<i>Chaetoceros dichaela</i> <i>Dactyliosolen antarctica</i>	0,747	$1,4 \cdot 10^{-3}$	15
2	246	25	<i>Corethron criophilum</i> <i>Fragilariopsis antarctica</i> <i>Asteromphalus</i> sp.	0,297	$7,6 \cdot 10^{-3}$	10
3	255	0	<i>Dactyliosolen antarctica</i>	0,058	$6,5 \cdot 10^{-3}$	7
3	257	25	<i>Tholassiothrix antarctica</i>	0,025	$8,0 \cdot 10^{-3}$	20

Необходимо отметить, что приведенные данные относительно количества хлорофилла соответствуют данным о количестве хлорофилла «а», так как спектральным анализом проб не обнаружено хлорофилла «b». Вместо него почти во всех пробах был замечен пик 630 $m\mu$, соответствующий хлорофунину, и пик 440 $m\mu$, характерный для диатомовых, перидинеевых и жгутиковых водорослей. Он может соответствовать фукоксантолу, неофукоксантолу и дидиноксантолу. Как уже отмечалось [6], максимум поглощения желтых пигментов представляет интегральный максимум, величина которого уменьшается при хранении образцов даже при комнатной температуре, но при снятии кривых поглощения сразу после сбора образцов наблюдается приблизительное постоянство соотношения между пиком желтых пигментов и пиком хлорофилла. В более чем десяти случаях проб из разных районов Индийского океана отношение пиков желтых пигментов к хлорофиллу составляло 3:1, и колебания не превышали 30%. Определение этого соотношения для *Scenedesmus obliquus* в разных условиях опыта дало величину $2,5:1 \pm 10\%$. Дальнейшее изучение этого соотношения

на большем материале представляет интерес, и в случае совпадения с найденной величиной можно будет определять величину биомассы фитопланктона по количеству желтых пигментов. Этот метод будет в три раза более чувствительным и позволит пользоваться для определения меньшими объемами воды.

Рассмотрение методики извлечения хлорофилла не входило в рамки нашего сообщения, тем более, что в последнее время появилась полная монография Г. Г. Винберга [1]. Можно отметить, что извлечение хлорофилла «а» из водорослей лучше производить метиловым спиртом при кратковременном кипячении [2]. Для *Scenedesmus obliquus* приходилось использовать 3-минутное кипячение и повторять его 3 раза для полного извлечения хлорофилла.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Винберг Г. Г. 1960. Первичная продукция водоемов, Минск. [2] Винберг Г. Г., Сивко Т. Н. 1953. Изв. АН БССР, 3. [3] Любименко В. Н. 1935. Фотосинтез и хемосинтез в растительном мире, М. [4] Рабинович Е. 1951. Фотосинтез, т. 1, М. [5] Mackinney G. J. 1941. Biol. Chem., 140. [6] Ryther J. H., Yentsch C. S. 1957. Limnol. u. Oceanogr., 2. [7] Steemann-Nielsen E. 1952. Nature, 169.
-

МЕТОДЫ ЛЮМИНЕСЦЕНТНОГО АНАЛИЗА ПРИ ИЗУЧЕНИИ ВОПРОСОВ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ

С. В. ГОРЮНОВА

(Институт микробиологии Академии наук СССР)

Данное сообщение ставит своей целью показать возможность применения методов люминесцентного анализа при решении некоторых гидробиологических вопросов, в частности, при изучении вопросов первичной продукции. Так, методы люминесцентного анализа могут быть использованы для прямого учета первичной продукции путем количественных определений хлорофилла, а также для качественной оценки этой продукции. Применяемые методы люминесцентного анализа основаны на способности основного зеленого пигмента водорослей хлорофилла испускать огненно-красный свет при облучении естественных или искусственных растворов ультрафиолетовыми лучами [1, 2].

Микрометод определения хлорофилла в морской воде, основанный на измерении красной флуоресценции экстрактов хлорофилла, был предложен сотрудником Гамбургского гидрографического института Калле [4]. Для определения интенсивности свечения экстрактов хлорофилла он использовал фотометр Пульфриха при помощи следующих дополнений к нему (рис. 1): двух объективов с фокусным расстоянием 30 и 90 мм (8), окрашенного в желтый цвет окуляра в оправе (1), специальной трубочки для микроколориметрирования (3) на стеклянной подставке (4), высоковольтной ртутной лампы (5) со стеклянной синей кюветой и соответствующими дросселем и реостатом (6) и двумя маленькими ширмочками (1, 2). В качестве сравнительного источника излучения (стандарта) ему служил специальный фильтр фирмы Шотта и Гена (gg^3), принимавший в ультрафиолетовом свете золотисто-желтый оттенок.

Для отфильтровывания воды Калле применял обычные фильтрационные аппараты с мембранными фильтрами, а отсасывание проводил при помощи водоструйного насоса. Для серийных определений такие фильтрационные аппараты соединялись в общие батареи. По окончании фильтрации мембранные фильтры с планктоном разрезались на кусочки, которые помещались в специальные стеклянные сосудики. Для лучшей экстракции хлорофилла они ставились на 1 минуту в кипяток, а затем к ним добавлялся 1 мл 85 %-ного ацетона.

Применением специальных окулярных светофильтров (красного фильтра Rg2) Калле удавалось производить измерения хлорофилла без участия синей флуоресценции, обусловленной присутствием в пробах морской воды органического детрита и бактерий. При калибровке

аппаратуры автором были взяты за основу значения адсорбции, полученные Крейем для хлорофилла «а». Предложенный Калле метод позволяет проводить определения хлорофилла при содержании его в литре воды от 0,5 до 10 μ . Детальное изложение правил применения микрометода для определения хлорофилла в морской воде и таблицы с расчетами изложены в специальной статье Калле [4].

Основным недостатком предложенного микрометода является его техническая примитивность, выражающаяся в кустарности применяемых приспособлений и несоборности всей аппаратуры в единый компактный прибор. Вместе с тем сам принцип метода, т. е. использование первичной люминесценции хлорофилла, представляется весьма перспективным. Путем применения специальных растворителей, точнее их смесей (добавление к органическим растворителям липоидных веществ), можно значительно увеличить

яркость свечения хлорофилла и тем самым не только повысить чувствительность метода, но и свести до минимума необходимые для этих определений количества морской воды (вместо 100 5—10 мл).

Проведение качественной оценки первичной продукции при помощи метода люминесцентной микроскопии технически сводится к определению в ультрафиолете изменений цвета свечения живых, отмирающих и мертвых клеток микроскопических водорослей. Теоретические обоснования возможности использования этого метода для изучения физиологии водорослей приведены нами в ряде статей и поэтому в данном сообщении опущены. Практическое проведение таких наблюдений осуществляется в специально сконструированных люминесцентных микроскопах (ЛМ-1; ЛМ-2) или при помощи осветителей—ОИ-17 или ОИ-24. Это можно проиллюстрировать двумя примерами: использованием метода люминесцентной микроскопии в условиях наблюдений за развитием фитопланктона и в экспедиционных условиях.

Интересные детали были отмечены в развитии хлореллы в водной толще Белого озера в Косине (Московской обл.) во второй половине мая 1953 г. У многих водорослей (мелозира, церациум, микроцистис, анабена и другие), наиболее часто вызывающих цветение воды в пресных водоемах, переход к массовому развитию осуществляется через подготовительную стадию, которая в зависимости от комплекса условий каждого года имеет различные периоды. Во время этой стадии зимующие клетки водорослей, медленно поднимаясь со дна, усиленно

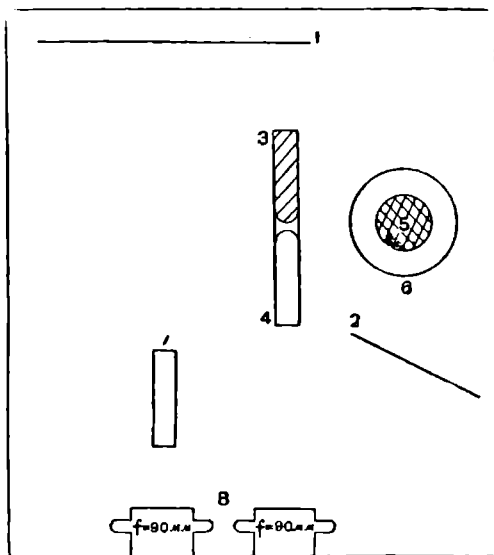


Рис. 2. Количество хлорофилла в антарктическом секторе и центральной части Индийского океана. Объяснения в тексте

делятся в водной толще озера и, достигая поверхности, часто создают иллюзию внезапной вспышки цветения.

В отличие от перечисленных выше форм развитие хлореллы в озере начинается в конце весенней циркуляции. Во время этой циркуляции крупные со спорами клетки перезимовавшей хлореллы, поднимаясь к поверхности, почти равномерно распределяются по всей водной толще. Затем они одновременно лопаются и выпускают споры. Последние вне пределов материнской клетки очень малы и были обнаружены потому, что в ультрафиолетовом свете принимали красный оттенок. Через три недели они достигали нормальных размеров. После этого часть их переходила к образованию спор и опускалась в ил, остальные в большинстве растворялись.

Таким образом, в условиях относительно длинного весеннего дня (Московская обл.) весь цикл развития хлореллы продолжался две с половиной—три недели. В условиях южных широт при коротком дне эти закономерности будут иными.

Опыты по изучению специфичности процессов роста протококковых водорослей различных подмосковных водоемов показали, что у хлореллы, так же как и сценедесмуса и анкистродесмуса, действительно существует периодичность в развитии. Так, при одинаковом питании в условиях осенне-зимнего дня наивысший рост у них наблюдался только в марте—апреле (в условиях лаборатории водоросли нашего пояса обычно развиваются на один-два месяца раньше, чем в природных условиях) и почти отсутствовал в октябре—январе [3].

Изложенные наблюдения позволяют приурочить развитие хлореллы в условиях водоемов умеренной полосы к периоду весенней циркуляции, т. е. приурочить перемешивание всех слоев воды в озере ко времени выделения хлореллой токсических веществ, вредно действующих и на ее собственное развитие. Наступление летней стагнации, т. е. расслоение водных масс на довольно постоянные горизонты, создает при массовом развитии этой формы благоприятные условия для накопления токсических веществ в воде, которые отравляют клетки и вызывают быстрый лизис их. Время, необходимое для распада этих веществ, в природных условиях не установлено. По-видимому, в водоемах различных климатических зон оно будет различным. В жарких зонах из-за быстроты распада органических веществ—более коротким. В умеренных—более продолжительным, возможно, до нескольких месяцев. Эта особенность в развитии хлореллы должна быть учтена при всех попытках получения массовых культур ее в таких искусственных водоемах, как окислительные пруды, удобряемые временные водоемы и т. д.

Применение метода люминесцентной микроскопии благодаря его простоте и легкости облегчало проведение поисковых исследований в экспедиционных условиях, позволяя непрерывно наблюдать за состоянием фитопланктона, т. е. сразу же после взятия проб морской воды фиксировать на каждой станции отмирание одних форм водорослей, начало развития других и т. д. В качестве иллюстрации могут служить материалы наших исследований, проведенных на борту э/с «Севастополь» в 1958 г.

Целью работы являлось выявление взаимосвязей между гидрологическим режимом и процессами развития и распада фитопланктона в Норвежском море. Как известно, по своему гидрологическому режиму

Норвежское море является уникальным водоемом. В нем в непосредственной близости располагается несколько мощных течений: теплое Норвежское, являющееся продолжением Гольфстрима, и холодные—Восточно-Гренландские, Восточно-Исландские и Восточно-Шпицбергенское. Пересеченность Норвежского моря холодными и теплыми течениями создает на небольшой акватории моря различные климатические сезоны, которые резко проявляются и в количественном и в качественном составе планктонных водорослей.

Особенно интересны данные, полученные после обработки образцов воды, взятых по вертикальному разрезу.

Пробы с глубинных станций были взяты в различных районах Норвежского моря: вблизи берегов Норвегии на линии Балтийского течения (ст. 1695 и 1747), вблизи полярного фронта (ст. 1712 и 1732), в Восточно-Исландском течении (ст. 1767), между Исландией и Фарерскими островами (ст. 1779—перемешанные воды и ст. 1785—воды теплого Атлантического течения), в Фареро-Шетландском проливе (ст. 1796 и 1799), между Шетландскими островами и Норвегией (ст. 1807).

На основании определения живых и мертвых клеток, проведенного при помощи метода люминесцентной микроскопии, можно сделать следующие обобщения. Живые полноценные клетки теплолюбивых водорослей, представленных несколькими видами церациумов и *Gallosphaera viridis*, помимо основного потока теплого Атлантического течения, входящего через Фареро-Шетландский пролив, вносятся в Норвежское море и отдельными струями этого течения, входящими в море между Фарерскими островами и Исландией и между Шетландскими островами и Норвегией.

Сильная пересеченность Норвежского моря многочисленными струями холодных и теплых течений не исключает, однако, благодаря приливно-отливным явлениям, обуславливающим относительную стабилизацию условий, возможности развития в нем и чисто местных форм, например диатомовой водоросли конскинодискус. Районы ее распространения в Норвежском море занимают значительную южную его часть (начинается примерно с 67-й параллели и заканчивается островами в Северной Атлантике). В момент проведения наблюдений особенно большое количество взрослых клеток конскинодискуса было отмечено в Фареро-Шетландском проливе и прилегающих к нему районах, причем живые клетки распространялись до 300—400 м включительно. Там, где вклиниваются воды холодного течения (например на ст. 1799), наблюдается массовое отмирание водоросли. Вся площадь ареала распространения конскинодискуса была обильно обсеменена аутоспорами, которые, так же как и молодые мельчайшие клеточки ее, были обнаружены исключительно благодаря их красной люминесценции в ультрафиолетовом свете.

Исследования процессов распада диатомовых водорослей в осадках Норвежского моря, также проведенных при помощи метода люминесцентной микроскопии, являются заключительным разделом наших многолетних исследований, посвященных изучению условий образования диатомовых илов в современную эпоху.

Исследованиями проведенными в Охотском море на борту э/с «Витязь» [1, 2] установлено, что массовое захоронение в осадках не-

разложившихся мертвых клеток диатомовых водорослей возможно и в современную эпоху при следующих условиях: массовом развитии этих водорослей и наличии в районах их цветения низких, часто даже отрицательных температур в нижних горизонтах, исключающих процессы автолитического их распада.

Проведение специальных наблюдений, посвященных выявлению специфичности в процессах распада диатомовых водорослей в водной толще и осадках Норвежского моря, было вызвано отсутствием диатомовых илов не только в Норвежском море, но и во всей северной части Атлантического океана. Это установлено многими авторами, несмотря на наличие здесь «линии полярного фронта», которая, как и «линия полярного фронта» в Южной Атлантике, особенно богата фитопланктоном и известна как богатейший в мире промысловый район.

Нами, как и другими исследователями, не обнаружены диатомовые илы, но просмотры образцов иловых отложений из Норвежского моря при помощи обычного микроскопа и метода люминесцентного анализа подтверждали не только наши прежние результаты, но позволили установить некоторые новые факты в процессах распада диатомовых водорослей. Так, оказалось, что между представителями рода *Coscinodiscus*, для которых характерны прочные панцири, испускающие зелено-желтый свет в синих лучах, и всеми другими видами диатомовых водорослей с хрупкой структурой панциря, не светящегося при облучении его ультрафиолетом, существуют переходные формы. К ним относится, например, *Thalassiosira excentrica* или *Coscinodiscus excentrica*.

Этот организм нельзя относить к роду *Thalassiosira*, так как он имеет очень грубые створки и очень нежные для *Coscinodiscus*. По способности к люминесценции его правильнее отнести к роду *Coscinodiscus*, хотя при облучении створки его обладают слабым свечением. Тем не менее в ультрафиолетовых лучах можно отчетливо наблюдать и структуру его створок и постепенный, послойный процесс растворения их в поверхностных слоях иловых отложений.

Такие формы диатомовых водорослей, как хетоцерусы и ризосолеции (из которых некоторые аналогичны формам Черного моря, несмотря на высокие широты (полярный круг), встречающиеся в планктоне Норвежского моря и обладающие хрупким панцирем, благодаря высоким температурам (особенно там, где преобладают теплые воды Гольфстрима), отмирая, растворяются полностью в водной толще моря, не достигая дна. Чем выше температура, тем скорее идет растворение и тем меньше мертвых клеток или пустых панцирей обнаружено в нижних горизонтах.

Таким образом, благодаря применению метода люминесцентной микроскопии нам удалось установить основные закономерности накопления диатомовых илов в современную эпоху и отчетливо показать отрицательную роль Гольфстрима в этом процессе. Заканчивая свое сообщение, следует отметить, что область применения методов люминесцентного анализа для гидробиологических исследований не исчерпывается приведенными здесь примерами и может быть значительно расширена.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Горюнова С. В. 1958. Тр. Ин-та микробиол. АН СССР. [2] Горюнова С. В. 1958. Тр. Океаногр. комиссии АН СССР. [3] Горюнова С. В., Насонова М. В. 1955. Микробиология, 24. [4] Kaile K. 1951. Dtsh. hydrogr. Z., 4.
-

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ОБЩЕГО ЧИСЛА БАКТЕРИЙ И ВРЕМЯ ГЕНЕРАЦИИ В ОЗЕРАХ РАЗНОГО ТИПА

Б. ЧЕЧУГА

(Институт биологии Медицинской Академии, Белосток)

Принято считать, что общее количество бактерий в водоеме определяется главным образом количеством органического вещества. Целью исследования было, как выяснение изменений общего количества бактерий по сезонам в озерах разного типа, так и изменений интенсивности их размножения по сезонам.

Общее описание Райгородских озер, где проводились исследования, дано в нашей работе по содержанию хлорофилла (в настоящем сборнике). Количественные данные получены методом прямого расчета по А. С. Разумову [4]. Пробы отбирались при помощи барометра Рутнера в каждом озере на одной станции, расположенной в районе наибольшей глубины, в основном через каждые 5 м. Только в летний период в слое температурного скачка пробы брались через каждые 2,5 м. Как правило, старались обследовать озера в один и тот же день. Время генерации бактерий определяли методом А. С. Разумова [5], а продукцию бактерий методом М. В. Иванова [2]. Вывод А. Е. Крисса [3] о том, что в изолированной склянке воды бактерии размножаются более интенсивно и что поэтому нельзя полученные результаты переносить на водосм, нам кажется не совсем правильным. По нашим данным [7], при разной температуре (летом и осенью) в озерах разного типа при экспозиции склянок в водоеме от 10 до 19,5 час. количество бактерий в изолированной воде по сравнению с водой озера увеличивается только на 3% (средние из 30 определений). Таким образом, полученные результаты по интенсивности размножения бактерий в склянках вполне соответствуют этим процессам в исследуемых водоемах. К такому же выводу пришла и Ю. С. Беляцкая [1].

Так как различия в вертикальном распределении бактерий в исследуемых озерах небольшие, то, за исключением озера Райгородского, для всех остальных озер приводятся средние количества бактерий для столба воды от поверхности до дна.

Из табл. 1 видно, что максимальное количество бактерий во всей толще воды в Райгородском озере обнаружено зимой, минимальное количество—осенью, летом немного больше, чем весной. Характерно, что в летний период в Райгородском озере на глубине температурного скачка (12,5 м), где расположен кислородный минимум, не наблюдался максимум бактерий. Как уже отмечалось нами ранее [6], в Райгородском озере бактерии не могут влиять на образование кислородного минимума.

Подобный сезонный тип изменений общего числа бактерий наблюдался в озерах Белое и Кривое (табл. 2): максимум—зимой и летом,

минимум—весной и осенью. В озерах Дренство и Слепое минимальное количество бактерий наблюдалось в летний период. Почти во всех озерах довольно большое количество бактерий обнаружено в последний период (табл. 2). В основном же считается, что максимальное количество бактерий в озерах приурочено к весеннему и осеннему периодам. Данные, полученные в результате исследований на Райгородских озерах, можно объяснить метеорологическими условиями. Биологическое лето 1958 г. в водоемах затянулось почти до октября, осень тоже была относительно теплая, дождливая. Исследуемые озера покрылись льдом только 10 января 1959 г. Таким образом, календарной зиме соответство-

Таблица 1

Общее число бактерий в воде оз. Райгородское (тыс. кл./мл) в 1959 г.

Глубина, м	Зима (11/II)	Весна (27/IV)	Лето (28/VIII)	Осень (29/XI)
0	1460	1091	1360	714
5	1456	1131	1338	762
10	1578	1115	1380	829
12,5	—	—	1119	—
15	1716	1166	1492	891
20	1798	1040	1178	887
25	2051	930	2320	879
среднее	1834	1064	1455	827

Таблица 2

Средние количества бактерий в воде Райгородских озер (тыс. кл./мл) в 1959 г.

О з е р о	Зима (11/II)	Весна (27/IV)	Лето (28/VIII)	Осень (29/XI)
Белое	1509	549	1214	672
Райгородское	1834	1064	1455	827
Дренство	1575	1113	823	1667
Кривое	2295	1184	2526	1290
Слепое	2665	1531	848	1399

вала биологическая осень. Зимой снега на полях почти не было, так что весенний паводок почти отсутствовал и, вероятно, этим обусловлено сравнительно малое количество бактерий в таких озерах, как Белое, Райгородское и Кривое, в весенний период. Лето, а также осень 1959 г. характеризовались большой засушливостью и, возможно, поэтому наблюдалось малое количество бактерий в осенний период (озера Белое, Райгородское, Кривое). В озерах Дренство и Слепое осенью было больше бактерий, чем летом. Оз. Дренство является проточным водоемом, а пробы воды брались на расстоянии 300 м от места впадения р. Егжни. По-видимому, снос рекой органических веществ в осенний период, несмотря на засушливую осень, содействовал развитию бактерий. Следует отметить, что бактерии в этом озере интенсивно размножались в осенний период. Значительное количество бактерий в осенний период по сравнению с летним в оз. Слепое также связано с поступлением большого количества органических веществ в озеро. Дно оз. Слепое поросло высшей растительностью. Отмирание ее в осенний период, по-видимому, содействует росту бактерий.

Таблица 3

Время генерации, суточная продукция и П/Б-коэффициент бактерий в воде Райгородских озер летом (август) и осенью (ноябрь) 1959 г.

Озеро	Температура воды, °С		Время генерации, в часах		Суточная продукция, тыс. кл./мл		Суточный П/Б-коэффициент	
	лето	осень	лето	осень	лето	осень	лето	осень
Белое	22,8	4,7	97,8 81,4— 121,5	55,1 40,3—63,8	134,4 106,8— 182,4	516,2 437—590	0,26 0,11—0,22	0,34 0,28—0,41
Райгородское	21,9	5,0	50,9 45—62	29,5 27—32	831 513—1327	650 458—809	0,61 0,20—0,92	0,46 0,32—0,55
Дренство	23,0	5,0	8,3 6,6—10,6	31,4 31—32	2026 237—3132	1182 1153— 1120	2,23 0,40—3,10	0,73 0,72—0,76
Кривое	22,7	4,9	34,9 25—40,8	74,8 59—93	1597 1373— 2011	732 576—984	0,71 0,63—0,92	0,33 0,25—0,41
Слепое	23,0	5,2	5,9 3,5—6,5	74,7 57—93	—	984 808—1154	—	0,36 0,30—0,46

Таблица 4

Суточный П/Б-коэффициент фитопланктона и бактерий в воде поверхностного слоя Райгородских озер в августе 1959 г.

Озеро	П/Б-коэф- фициент фитопланктона	А/Б-коэф- фициент бактерий
Белое	0,62	0,16
Райгородское	2,84	0,61
Дренство	3,46	2,23
Кривое	1,42	0,71
Слепое	0,013	—

Данные о времени генерации, суточной продукции и по суточному П/Б-коэффициенту бактерий в летний и осенний периоды приводятся в табл. 3. Летом наиболее интенсивно бактерии размножаются в дистрофном оз. Слепое, а также в оз. Дренство. В оз. Белое время генерации бактерий в среднем равно 98 часам. В осенний период при температуре воды 5°C разница в показателях времени генерации в исследуемых озерах сглаживается.

Самой малой продукцией бактерий как в летний, так и в осенний период характеризуется оз. Белое, самой большой—проточное оз. Дренство. В этом же озере отношение суточной продукции к биомассе тоже больше, чем в остальных озерах.

При сравнении суточного П/Б-коэффициента бактерий в августе с подобным показателем для фитопланктона (табл. 4) видно, что в основном большому показателю этих отношений для фитопланктона соответствует большой показатель для бактерий. Это ориентировочные сравнения, но они показывают, что в оз. Дренство процесс продуцирования как фитопланктона, так и бактерий протекает интенсивнее, чем в остальных озерах.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Беляцкая Ю. С. 1958. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 2. [2] Иванов М. В. 1955. Микробиология, 24. [3] Крисс А. Е. 1959. Морская микробиология, М. [4] Разумов А. С. 1932. Микробиология, 1. [5] Разумов А. С. 1948. В сб. Вопр. санит. бактериологии. [6] Czeczuga B. 1959. Acta. Hydrobiol., 1. [7] Czeczuga B. 1960. Acta Hydrobiol.
-

СОДЕРЖАНИЕ ХЛОРОФИЛЛА И ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ В РАЙГРОДСКИХ ОЗЕРАХ РАЗНОГО ТИПА

Б. ЧЕЧУГА

(Институт биологии Медицинской Академии, Белосток)

Зная содержание хлорофилла в фитопланктоне, можно легко определить величину биомассы последнего в момент исследования. Но биомасса фитопланктона не отражает скорость новообразования этого первичного продукта. Эту задачу можно решить путем измерения интенсивности фотосинтеза фитопланктона в исследуемом водоеме.

В течение трех лет нами проводились наблюдения по содержанию хлорофилла и интенсивности фотосинтеза фитопланктона Райгородских озер разного типа, расположенных в северо-восточной части Польши. Краткие сведения об этих озерах приводятся в табл. 1.

Количество хлорофилла в фитопланктоне определялось методом Г. Г. Винберга и Т. Н. Сивко [4] на фотоколориметре Мод. 400-А при светофилт্রে с длиной волны 650 μ ; интенсивность фотосинтеза — кислородной модификацией скляночного метода, разработанного Г. Г. Винбергом [1]. Результаты первого года наблюдений относительно содержания хлорофилла на разных глубинах уже опубликованы [7], поэтому в настоящей работе сопоставляются только данные, полученные в 1958—1959 гг.

В табл. 2 приводятся данные по среднему количеству хлорофилла на разных глубинах и в разное время года в пяти Райгородских озерах. Характерно, что в 1958 г. в оз. Белом максимальное количество хлорофилла на всех глубинах было обнаружено в подледный период. Количество хлорофилла в фитопланктоне к осени 1958 г. постепенно уменьшилось. В период температурного расслоения в 1958 г. наблюдался минимум хлорофилла в металимнионе. Несколько иная картина наблюдалась в 1959 г. Максимум (правда, незначительный) хлорофилла был весной. Зимой наибольшее количество хлорофилла отмечалось у поверхности озера подо льдом. Подобные явления обнаружены и в Райгородском озере. Хотя количество хлорофилла в одном литре воды здесь большее, однако сезонный тип изменений был таким, как и в оз. Белом. Иначе по сезонам года распределяется количество хлорофилла в фитопланктоне оз. Дренство. Максимум хлорофилла констатирован как в 1958, так и в 1959 г. в весенний период. Во все периоды 1959 г. количество хлорофилла было значительно меньше, чем в 1958 г.

В эвтрофном оз. Кривое содержание хлорофилла значительно больше, чем в других озерах (табл. 2). Следует отметить, что в этом озере в больших количествах присутствует *Oscillatoria planctonica* Wołoszcz.

и *Synedra ulna* var. *donica* Kütz. Максимальное количество хлорофилла приходится всегда на летний период. Характерно то, что придонный слой воды в зимнее время содержит меньше хлорофилла по сравнению с поверхностным слоем и в нем (придонном слое) скапливается основное количество *Eudiaptomus graciloides* Lill.

Определение хлорофилла в дистрофном оз. Слепое показало, что его количество значительно увеличивается в осенне-зимний период, хотя наблюдения одного года еще не дают оснований делать категорических выводов.

Табл. 3 содержит данные, полученные в результате сопоставления количества хлорофилла под 1 м² поверхности исследуемых озер. В оз. Белом под 1 м² до глубины 15 м хлорофилла содержалось 0,1—0,35 г, в Райгородском до глубины 25 м—от 0,16 до 0,71 г. Гораздо больше хлорофилла под 1 м² в оз. Кривом, где до глубины 6 м его содержится до 1 г. Однако и это не максимальная величина, так как в 1957 г. в этом озере нами было констатировано 1,7 г/м². С другой стороны, в оз. Слепом находим всего сотые доли грамма хлорофилла до глубины 2 м.

Данные, характеризующие величину первичной продукции в этих водоемах, приведены в табл. 4. В оз. Белом при среднем содержании хлорофилла 9 мкг/л и при преобладании в фитопланктоне *Chroococcus minutus* (Kütz.), *Microcystis* sp., *Asterionella formosa* Hacsal, *Ceratium hirundinella* Shrank суточная продукция углерода в августе составляет 0,24 г/м²; в оз. Дренство немного больше (0,34 г/м²), в фитопланктоне доминировали *Ceratium hirundinella* Shrank, *Dinobryon sertularia* Ehr. В Райгородском озере преобладали *Peridinium tabulatum* (Ehr.), *Ceratium hirundinella*, *Fragilaria crotonensis* Ehr., и суточная продукция углерода составляла в среднем 1,41 г/м². Максимальная продукция углерода наблюдалась в оз. Кривом (3,29 г/м²), где в большем количестве присутствовали *Oscillatoria planctonica* Woloszcz., *Synedra ulna* var. *donica* Kütz. В оз. Слепом под 1 м² поверхности в течение суток продуцируется всего 0,06 г углерода при доминировании в фитопланктоне *Ceratium hirundinella* Shrank. Ассимиляционные числа самые большие в мезотрофных озерах Дренство и Райгородское, самые малые в оз. Белом. Характерно, что для озер разного типа ассимиляционные числа такого порядка указывает Итимура [12]. Максимальному количеству хлорофилла (оз. Кривое) не соответствует максимальное ассимиляционное число. На это указывает В. И. Галоненко [5], хотя нельзя во всех случаях отстаивать такую зависимость. Например, в нашем случае озера Белое и Слепое при малом содержании хлорофилла показали малые ассимиляционные числа.

Зная суточные ассимиляционные числа и считая, что относительное содержание хлорофилла в фитопланктоне близко к 3% от беззольного органического вещества, можно приблизительно определить суточную продукцию фитопланктона. Как видно из табл. 4, самый большой суточный прирост биомассы фитопланктона наблюдается в оз. Дренство (346%), а самый малый в олиготрофном оз. Белом (62%). Интересно отметить, что отношение фотосинтеза к деструкции в дистрофном оз. Слепом меньше единицы, что вполне согласуется с наблюдениями Г. Г. Винберга [2] для озер Глубокое и Пиявочное. В остальных озерах эта величина выше единицы.

В заключение следует отметить, что содержание хлорофилла хорошо отражает количество фитопланктона, находящегося в водоеме. По-видимому, явление максимального количества фитопланктона в последний период довольно широко распространено и встречается не только в таких крупных водоемах, как озера Эри [10] или Байкал [6], но и в обычных озерах Прибалтики. О подобном случае писал уже Гесснер [11]. Суточная продукция углерода под 1 м² для различных Райгородских озер совпадает с предложенными Г. Г. Винбергом [2, 3] величинами, характерными для озер соответствующих типов.

Таблица 1

Некоторые морфометрические данные Райгородских озер

Название озера	Тип озера	Площадь озера, га	Максимальная глубина, м
Белое	Приближается к олиготрофному	146	35
Райгородское	Мезотрофное	1919	51
Дренство (проточное)		550	25
Кривое	Эвтрофное	88	8
Слепое	Дистрофное	12	2

Таблица 2

Содержание хлорофилла (мг л) в фитопланктоне Райгородских озер

Название озера	Глубина, м	1958 г.				1959 г.			
		зима (II)	весна (V)	лето (VIII)	осень (XI)	зима (II)	весна (V)	лето (VIII)	осень (XI)
Белое	0	20	15	13	9	10	10	10	8
	5	20	16	14	9	6	11	12	8
	10	23	14	9	9	7	12	8	7
	12,5	—	—	10	—	—	—	5	—
	15	33	18	13	10	7	9	5	8
	20	—	—	15	—	—	—	11	11
Райгородское	0	25	20	17	9	10	24	30	6
	5	24	22	19	9	8	22	34	7
	10	19	21	18	9	8	31	9	9
	12,5	—	—	8	—	—	—	5	—
	15	18	19	—	10	4	34	8	13
	20	18	—	12	10	5	29	9	8
	25	25	—	9	15	6	—	23	9
Дренство	0	19	21	12	10	5	11	9	5
	5	18	17	15	8	7	12	9	7
	10	16	21	18	11	7	13	10	9
Кривое	0	68	49	144	21	50	45	150	36
	3	68	54	147	22	51	50	180	38
	6	58	56	160	25	21	60	192	38
Слепое*						15	5	7	14

* Пробы брались с глубины 0,5 м

Таблица 3

Среднее содержание хлорофилла вод в Райгородских озерах

Название озера	До глубины, м	1958 г.				1959 г.			
		зима (II)	весна (V)	лето (VIII)	осень (XI)	зима (II)	весна (V)	лето (VIII)	осень (XI)
Белое	15	351	223	163	138	111	162	124	117
Райгородское	25	527	498	320	259	163	715	430	223
Дренство	10	175	198	153	98	64	111	94	72
Кривое	6	388	318	900	136	244	310	1044	224
Слепое	2	—	—	—	—	30	10	14	28

Таблица 4

Продукция органического вещества в Райгородских озерах (август)

Показатели	Название озера				
	Белое	Райгородское	Дренство	Кривое	Слепое
Количество хлорофилла в месте наблюдения, мг/л	9	15	9	177	7
Суточная продукция углерода, г/м ²	0,24	1,41	0,34	3,29	0,05
Часовое ассимиляционное число	2,2	10,0	12,3	5,0	4,4
Суточное ассимиляционное число	28,6	130,4	159,0	65,0	59,0
Суточный прирост сухой массы фитопланктона, %	62	284	346	142	130,0
Отношение продукции к деструкции	1,5	2,9	1,8	2,5	0,25

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Винберг Г. Г. 1934. Тр. Лимнол. ст. в Косине, 18. [2] Винберг Г. Г. 1960. Первичная продукция водоемов, Минск. [3] Винберг Г. Г. 1961. В настоящем сборнике. [4] Винберг Г. Г., Сивко Т. Н. 1953. Изв. АН БССР, 3. [5] Гапоненко В. И. 1959. Вестн АН БССР, 4. [6] Кожова О. М. 1959. Бот. ж., 44. [7] Czeczuga B. 1958. Acta. Soc. bot. Polon., 27. [8] Czeczuga B. 1959. Acta Soc. bot. Polon., 28. [9] Czeczuga B. 1960. Acta Hydrobiol. [10] Davis C. 1954. Ecol. Monographs. [11] Gessner F. 1953. Arch. Hydrobiol., 47. [12] Ichimura S., Aruga Y. 1958. Bot. Mag., 71.

* Условно принято, что фотосинтез идет 13 часов в сутки.

РАЗДЕЛ 6

СВЕТОВЫЕ УСЛОВИЯ
В ВОДОЕМЕ

МЕТОДИКА И НЕКОТОРЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗУЧЕНИЯ ПРОНИКАЮЩЕЙ В ВОДНУЮ МАССУ ОЗЕРА СОЛНЕЧНОЙ РАДИАЦИИ

К. А. МОКИЕВСКИЙ

(Лаборатория озераведения Академии наук СССР)

Поступающая на поверхность водоема лучистая энергия солнца частью отражается, а частью поглощается, причем часть лучистого потока, вошедшего в воду, в результате обратного рассеяния дополняет собой отраженную радиацию, составляя в ней иногда существенную долю [5]. Поглощение лучистой энергии приводит к превращению ее в тепловую (нагрев водной массы, таяние ледяного покрова) и фотохимическую энергию.

В пресных водоемах, имеющих небольшую прозрачность (3—5 м), процесс поглощения наиболее интенсивно происходит в самых верхних слоях воды. Так, в районах Ладожского озера с прозрачностью до 3 м в слое 2—3 м поглощается более 90% радиации, пришедшей на водную поверхность. На этой же глубине наиболее интенсивно протекает процесс фотосинтеза, например на Клязьминском водохранилище он на 75% ограничен верхним двух-, трехметровым слоем [2]. Таким образом, особенно тщательного изучения требует довольно небольшой 5—15-метровый, в зависимости от прозрачности, слой водной массы пресноводных водоемов. Конечно, в таких озерах как Байкал и Севан (с большой прозрачностью) слой активного поглощения солнечной радиации значительно больше.

Основной задачей проводимых нами исследований является выяснение того, какая доля пришедшей на поверхность водоема солнечной радиации проникает на различные глубины, как изменяется с глубиной ее спектральный состав, каков по своим размерам слой активного поглощения радиации, как он изменяется в течение дня и по сезонам в различных районах озера, как на это влияют гидрометеорологические и лимнологические факторы, каковы абсолютные величины интенсивности солнечной радиации на различных горизонтах. Это очень важно для решения некоторых вопросов теплового баланса и гидробиологии озера.

Методика наших исследований основана на непосредственном измерении интенсивности солнечной радиации с помощью термоэлектрических пиранометров. Работы проводились круглогодично.

При наличии на озере ледяного покрова интенсивность солнечной радиации, приходящей на поверхность льда и отражающейся от нее, измерялась стандартными походными альбедометрами, установленными на специальной стойке, вмороженной в лед, с двухметровой стрелой на высоте 1,5 м. Стрела с приборами всегда была обращена к югу. Один альбедометр служил для измерения интенсивности суммар-

18 Заказ 177

ной (Q) и рассеянной (D) радиации, а другой, обращенный головкой вниз, для измерения отраженной радиации (R_k). На специальном столе были установлены три гальванометра типа ГСА-1 с чувствительностью по току порядка $1,0 \cdot 10^{-6}$ А. Два гальванометра были соединены с альбедометрами на стреле и регистрировали «воздушную» радиацию (Q , D и R_k), а третий—подледную (Q_0).

Интенсивность подледной радиации измерялась подводным пиранометром, представляющим собой термобатарею радиального пиранометра, заключенную в герметическую камеру. Пиранометр опускался под лед с помощью специальной штанги, подобной ледемерной рейке, на конце которой крепилась качающаяся деревянная площадка с прибором и отвесом. Такая система обеспечивала всегда горизонтальное положение прибора.

В тех случаях, когда измерялась интенсивность радиации и на нескольких горизонтах ниже льда, применялась штанга в виде легкой алюминиевой трубки с площадкой на конце, на которой крепился пиранометр. В средней части штанги был закреплен уровень, который можно было перемещать по ней. Он служил для установки прибора в момент измерения строго в горизонтальной плоскости.

Прибор с помощью штанги через прорубь заводился под лед на 1,0—1,2 м от проруби в сторону юга и плотно прижимался к нижней поверхности льда. Когда измерения проводились и в воде, прибор опускался под лед на штанге второго типа, и штанга по узкому пропилу отводилась в южном направлении на 1,0—1,5 м от лунки; лунка и прорезь во время измерений закрывались фанерой или льдом.

Перед началом серии измерялась интенсивность суммарной (Q), рассеянной (D) и отраженной (R_k) радиации, а затем уже интенсивность подледной и подводной радиации (Q_0). Во время измерения Q_0 проводилось несколько контрольных измерений Q , а при низком положении солнца (h_0) или при переменной облачности Q измерялась при каждом измерении Q_0 . Серия заканчивалась снова измерениями Q , D и R_k . Такой порядок измерений позволял тесно увязывать интенсивность подледной радиации с радиацией, приходящей на поверхность льда.

Во время измерений радиации велись наблюдения за состоянием ледяного покрова, из которого выпиливались или вырубались образцы льда, которые затем подробно описывались и фотографировались. Велись также наблюдения за состоянием облачности, солнечного диска, ветром, температурой и влажностью воздуха.

Подобные наблюдения проводились в марте—апреле 1958 г. на оз. Пуннус-Ярви Ленинградской области. Подледная радиация измерялась на участках ледяного покрова, отличающихся как толщиной, так и строением льда.

На рис. 1 приведен дневной ход радиации за два дня (к сожалению, значительная облачность во второй половине дня 19 апреля не позволила провести полный цикл наблюдений, начатый при ясной погоде, как это было в первый день). 11 апреля за день на поверхность льда пришло 500 кал/см², прошло же под лед только 59 кал/см², т. е. 11,8% от ΣQ . 19 апреля за время наблюдений на лед пришло больше радиации, чем за то же время 11 апреля—322 кал/см², прошло же под лед 14,4 кал/см², или 4,5% от ΣQ . Таким образом, строение льда играет большую роль в поглощении и рассеянии радиации, чем его толщина. На рис. 2 дано убывание солнечной радиации с глубиной. 19 апреля

(кривая 3) лед стал прозрачнее по сравнению с 16 апреля (кривая 1) так как в результате таяния его толщина уменьшилась на 5 см.

Резюмируя сказанное, надо отметить, что хотя многослойный лед пропускает в воду незначительное количество радиации, но все же ее величина не так уж и мала, если учесть, что видимая область спектра солнечной радиации ослабляется льдом в меньшей степени, чем длинноволновая область. Так, по нашим измерениям со стеклянным светофильтром КС 14 (область пропускания $0,62-3,0 \mu$, $\lambda_{\text{пр}}=0,648 \mu$, $\lambda_{\text{max}}=0,72$

при $\tau_{\text{max}}=89\%$), значение $\frac{Q_0^\Phi}{Q_0}$,

где Q_0^Φ — интенсивность подводной радиации, измеренной с фильтром, составила подо льдом ($H=60$ см) всего 18% при $h_0=37^\circ$. Аналогичное объяснение, но для воды, дает и К. Я. Кондратьев [4].

Проведение подобных наблюдений на водной поверхности осложняется динамическим воздействием водной массы на плавсредства, с которых проводятся измерения, а следовательно, и на приборы. Опыт показал, что проведение работ с лодок, с катеров и с небольших судов (водоизмещением до 100 т) возможно только при волнении до трех (с лодки) и четырех (с судна) баллов.

Большинство наших наблюдений было проведено с четырехвесельной лодки с подвесным мотором. Для опускания подводных пиранометров на корме размещалась реконструированная лебедка Кузнецова с двухметровой стрелой и специальными стойками для облегчения подъема приборов. К тросу лебедки с помощью специального устройства — коромысла подвешивались два пиранометра: один для измерения суммарного потока подводной радиации Q_0 , а другой для измерения той же радиации, но со светофильтром — Q_0^Φ . В первом случае нами использовался специальный подводный пиранометр конструкции Ю. Д. Янишевского [3, 6]. Для измерения Q_0^Φ применялся пиранометр, описанный выше.

В средней части лодки устанавливалась тренога с вертикально закрепленной дюралевой трубой, на которой крепились две стрелы с альбедометрами: одна трехметровая для измерения Q , D и R_k , а дру-

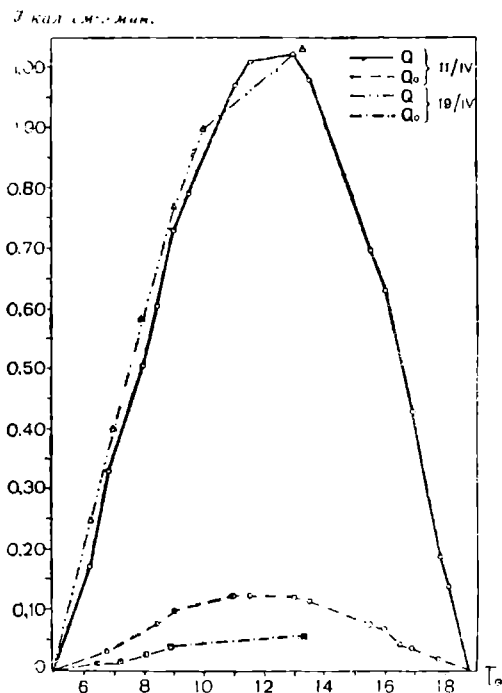


Рис. 1. Дневной ход суммарной радиации на поверхности льда (Q) и подо льдом (Q_0). 11/IV ($H=60$ см) и 19/IV ($H=45$ см). Оз. Пуннус-Ярви, 1958 г.

гая для измерения спектрального состава приходящей солнечной радиации с помощью светофильтров Q_ϕ , D_ϕ , а иногда и R_k^ϕ .

Для крепления на приборах светофильтров второй подводный пиранометр и работающий на воздухе альбедометр были снабжены специальными насадками. Светофильтры сверху закрывались молочными стеклами для создания равномерного поля освещения батареи и исключения краевого эффекта. Кроме того, при диффузном освещении светофильтра обеспечивается постоянство пути луча в нем и защитном стекле независимо от углового распределения энергии в приходящей радиации. Применявшиеся светофильтры, все отечественного производства (ЖС-12, ОС-11, ОС-13, КС-13, КС-15, КС-19, ИКС-1), были парные, и измерения спектрального состава приходящей и подводной радиации проводились практически синхронно, как и Q и Q_0 .

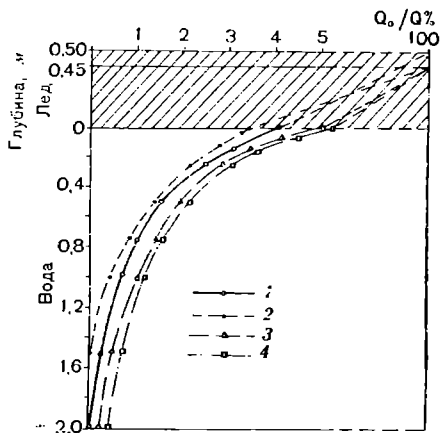


Рис. 2. Убывание солнечной радиации с глубиной. Оз. Пунпус-Ярви, 1958 г.

Гальванометр ГСА-1 устанавливался на специальном кардановом столике у лебедки и подключался к пиранометрам через специальный пульт—переключатель. При проведении наблюдений лодка или судно устанавливались так, чтобы приборы были обращены в сторону солнца.

Кроме тех наблюдений, о которых уже говорилось, определялась прозрачность воды по диску Секки, цвет по шкале Фореля-Уле и степень волнения. Измерения, как правило, проводились на горизонтах: 0,1; 0,25; 0,5; 1,0; 1,5; 2,0 м и далее через каждый метр.

Порядок наблюдений при измерении элементов приходящей радиации и обработка их были аналогичны тем, которые приняты в настоящее время в актинометрии [7, 8].

Остановимся на некоторых результатах измерений подводной радиации в июле—августе 1959 г. на

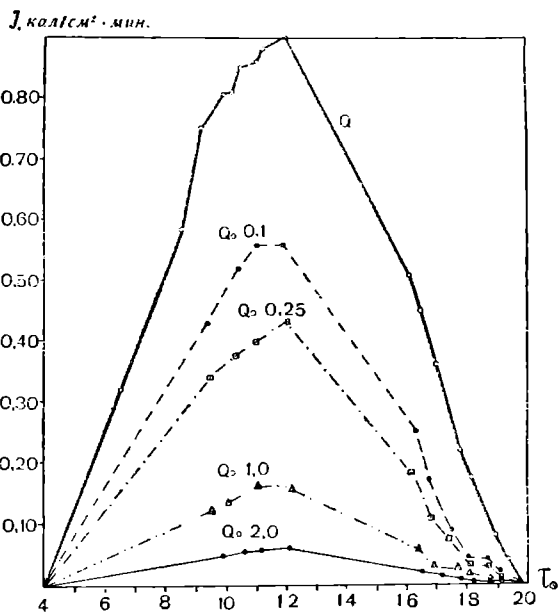


Рис. 3. Дневной ход солнечной радиации на поверхности воды (Q) и на глубине (Q_0) 0,1; 0,25; 1,0; 2,0 м в прибрежном районе западной части Ладожского озера (прозрачность 3 м) 15/VIII 1959 г.

Ладожском озере. Рассмотрим дневной ход солнечной радиации за 15 августа (рис. 3). В течение дня на поверхность воды пришло 472 кал/см², а из этого количества радиации на глубину 0,1 м прошло 274 кал/см², или 58,1%, на 0,25 м—206 кал/см² (43,7%), на 1,0 м—79 кал/см² (16,8%), а на 2,0 м—только 34 кал/см², т. е. 7,2%. Приведенные данные хорошо согласуются с результатами измерений подводной радиации Н. Н. Андреевой [1], полученными ею тоже для Ладожского озера.

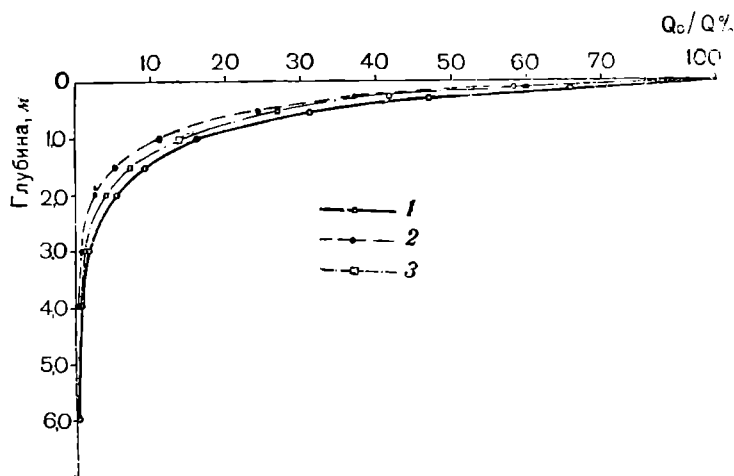


Рис. 4. Убывание солнечной радиации с глубиной в районе Якимварского залива Ладожского озера, 1959 г.:

1—ст. Юконсари, 27/VII; $h_0=45,9-47,5^\circ$ 2—ст. 25, 28/VII; $h_0=47,2-46,9^\circ$; 3—ст. 26 (VI—A), 29/VII; $h_0=46,9-46,2^\circ$

На рис. 4 показано убывание солнечной радиации с глубиной для трех станций с различной прозрачностью и цветностью (табл. 1).

Как видно из графика, значительное различие в ослаблении радиации наблюдается между ст. Юконсари и ст. 25. Так, на глубине 0,5 м оно достигает 9%, а на глубине 1,0 м—5%. Далее с глубиной разница в величине ослабления сокращается, составляя на горизонте 3,0 м всего 1%.

Таким образом, фактор цветности и прозрачности заметно влияет на ослабление солнечной радиации по мере ее проникновения в глубь водоема, что можно объяснить избирательным характером поглощения и рассеяния лучистого потока в воде.

На рис. 5 приведен пример убывания солнечной радиации с глубиной в ясный день на режимной вертикали. График построен в полулогарифмической шкале. В случае, если бы среда была оптически однородной, то убывание радиации с глубиной изображалось бы прямой линией, т. е. логарифмы относительной интенсивности $\left(\frac{Q_0}{Q}\right)$ были бы пропорциональны глубине.

В нашем случае график имеет вид ломаной линии, которая с увеличением глубины отклоняется в сторону больших процентов пропускания, так как с глубиной прозрачность нижележащих слоев увеличивается.

Таблица 1
Цветность и прозрачность воды в некоторых районах Ладожского озера

Дата измерения	5/IX 1956 г.					7/IX 1956 г.					7/VIII 1959 г.	23/VIII 1959 г.	18/VIII 1959 г.			
Станция	3-я стандартная точка					ст. 25					3-я стандартная точка		Режимная вертикаль			
Глубина, м	0,0	5,0	10,0	15,0	20,0	0,0	7,0	0,0	5,0	10,0	22,5	0,0—25,0	0,0—40,0	0,0—5,0	10,0	
Цветность по плат.-кобальт. шкале	32,0	30,0	30,0	30,0	29,0	94,0	192,0	90,0	96,0	54,0	70,0	42,6	39,6	37,6	32,6	
Прозрачность по диску Секки, м	3,0—3,1					1,6—1,8					2,45—2,6					3,0

П р и м е ч а н и я. Цветность за сентябрь 1956 г.—по данным Н. Ф. Соловьевой, за август 1959 г.—по данным В. А. Толмачева; прозрачность—по данным автора, за июль и август 1959 г.

Это можно объяснить следующим. Как видно из табл. 1, цветность воды, хотя и незначительно, но уменьшается с глубиной. В то же время, по предварительным данным Н. А. Петровой, в этот период наблюдается активное развитие сине-зеленых водорослей, которые в основном сосредоточены в самых верхних горизонтах (примерно до 4—5 м), заметно убывая с глубиной. На этих же горизонтах, особенно у поверхности, наблюдается также большое скопление бактерий, которые все вместе довольно заметно замутняют верхние горизонты воды, обуславливая неравномерное ослабление радиации с глубиной.

В табл. 2 приведено распределение солнечной радиации по спектру на нескольких горизонтах. Необходимо сразу же оговорить, что участки спектра неравнозначны по своей ширине, но все же приведенная таблица дает представление о перераспределении спектрального состава суммарного потока лучистой энергии при его убывании с глубиной. Как видно, с глубиной возрастает доля желто-зеленых, желтых, оранжевых и ближних красных лучей в суммарном потоке. В то же время происходит заметное уменьшение дальних красных и ближних инфракрасных лучей (688—936 $m\mu$), которые полностью поглощаются на глубине 2 м; лучи же с длиной волны больше 936 $m\mu$ поглощаются в верхнем 10-сантиметровом слое. Что касается коротковолновой области радиации, то здесь наблюдается очень неровное изменение удельного веса ее в общем потоке. По нашему мнению, это обусловлено неодинаковой замутненностью живыми организмами отдельных слоев водной толщи, что определяет в свою очередь величину коэффициента рассеяния, как одного из слагаемых коэффициента ослабления (экстинкции).

Полученные результаты очень сходны с данными, полученными Бердж и Джэди [9] на оз. Мидж, вода которого близка по цветности ладожской на режимной вертикали.

Подводя итоги изложенного, необходимо отметить, что методика измерения интенсивностей приходящей и подводной (подледной) радиации с помощью термоэлектрических пиранометров вполне себя оправдывает в плане тех задач, которые нами были изложены. Применяемые приборы позволяют измерять солнечную радиацию во всем спектральном диапазоне приходящей на поверхность водоема лучистой энергии

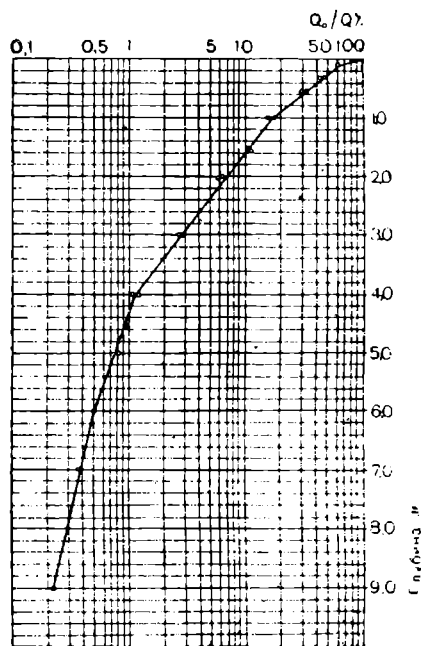


Рис. 5. Убывание солнечной радиации с глубиной на режимной вертикали в 5 км от берега в западной части Ладожского озера 18/VIII 1959 г. (глубина 146 м, прозрачность 3,0 м, цвет по шкале Фореля-Уле 19, $h_0 = 41,2-41,9^\circ$).

солнца. Сравнительно небольшие габариты приборов дают возможность использовать их на водоемах любого размера, применяя для наблюдения любые плавсредства (плот, лодку и т. д.).

Таблица 2

**Изменение спектрального состава солнечной радиации (%)
с глубиной в Ладожском озере 18/VIII 1959 г.
Режимная вертикаль**

Спектральные участки	Г л у б и н а, м					
	0,1	0,25	0,50	1,0	1,5	2,0
360—457	31,0	29,7	19,2	13,6	13,7	19,5
457—537	12,7	11,4	19,8	10,6	17,7	12,6
537—569	8,6	7,7	9,0	19,3	9,2	4,5
569—630	18,4	21,8	24,5	28,1	36,6	34,5
630—652	1,3	0,9	1,6	5,0	2,8	2,3
652—688	5,9	12,6	13,1	12,3	17,6	26,5
688—936	20,4	15,9	12,8	11,1	2,4	0,0
936—3000	2,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

ЛИТЕРАТУРА

[1] Андреева Н. Н. 1959. Фотопиранометр НМС-2. Тр. ААНИИ, 217. [2] Вертебная П. И. 1959. Тр. VI Совещ. по пробл. биол. внутр. вод. [3] Кириллова Т. В., Бюриг Р. Ф. 1958. Тр. Гос. гидролог. ин-та, 78. [4] Кондратьев К. Я. 1954. Лучистая энергия Солнца, М. [5] Тер-Маркарянц Н. Е. 1957. Тр. Гос. гидролог. ин-та, 68. [6] Янишевский Ю. Д. 1947. Там же, 67. [7] Янишевский Ю. Д. 1957. Актинометрические приборы и методы наблюдений, М. [8] Руководство гидрометеорологическим станциям по актинометрическим наблюдениям, М., 1957. [9] Birge E. A. Juday C. 1932. Transactions of the Wisconsin Academy of Sciences, Arts and Letters, 27.

ОСНОВНЫЕ ГИДРООПТИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ, МЕТОДЫ ИХ ОПРЕДЕЛЕНИЯ И НЕКОТОРЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ИХ ИЗМЕРЕНИЙ В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ

Б. М. ПЕТРОВ

(Лаборатория озераведения Академии наук СССР)

Ослабление монохроматического излучения подчиняется закону Бугера:

$$\Phi = \Phi_0 e^{-\varepsilon' z}, \quad (1)$$

где Φ_0 — поток монохроматического излучения на поверхности;

Φ — поток того же излучения на глубине z ;

ε' — натуральный показатель ослабления света в воде.

Закон Бугера позволяет определить две важные характеристики для воды: коэффициент пропускания и прозрачность. Используя обозначения, предложенные М. В. Козляниновым, эти характеристики определяют следующим образом. Коэффициент пропускания воды T равен:

$$T = \frac{\Phi}{\Phi_0} = e^{-\varepsilon' z} = 10^{-\varepsilon z}, \quad (2)$$

где ε — показатель ослабления при основании 10.

Отметим, что оптической плотностью D будет называться десятичный логарифм величины, обратной коэффициенту пропускания:

$$D = \lg \frac{1}{T}, \quad (3)$$

а величина $\tau = \varepsilon' z$ будет называться оптической глубиной.

Прозрачность воды Θ определяется как:

$$\Theta = 10^{-\varepsilon} = e^{-\varepsilon'}, \quad (4)$$

Выполненные разными авторами в различное время эксперименты показывают, что в первом приближении свет в море ослабляется с глубиной по показательному закону:

$$S_{z_2} = S_{z_1} 10^{-\alpha z}, \quad (5)$$

где S_{z_1} — поток немонахроматического излучения на глубине z_1 ;

S_{z_2} — поток того же излучения на глубине z_2 ;

α — показатель вертикального ослабления;

$z = z_2 - z_1$ — толщина водного слоя.

Из равенства (5) следует, что:

$$\alpha = \frac{1}{z} \lg \frac{S_{z_1}}{S_{z_2}}. \quad (6)$$

Необходимо отметить, что равенство (5) для случая сильно окрашенных вод является весьма грубым приближением. Это обусловлено

тем, что сильно окрашенная водная масса (а это имеет место в естественных условиях) играет роль светофильтра, т. е. избирательно ослабляет проходящий через нее свет. В силу этого будет значительно правильнее измерять показатель вертикального ослабления α со светофильтром, т. е. для некоторой части спектра.

Изменение потока дневного (смешанного) света с глубиной удобно характеризовать коэффициентом подводной освещенности η :

$$\eta = \frac{E_z}{E_0}, \quad (7)$$

где E_z — освещенность некоторой плоскости на глубине z ;

E_0 — подповерхностная освещенность.

К числу важных гидрооптических характеристик следует отнести и коэффициент диффузного отражения ζ :

$$\zeta = \frac{R_z}{S}, \quad (8)$$

где R_z — диффузное излучение, идущее к поверхности водной массы; S — поток естественного излучения, идущий на глубине вертикально вниз.

Все перечисленные характеристики являются величинами безразмерными, за исключением α и ε , которые обычно измеряются в обратных метрах.

Совершенно понятно, что нашедшее широкое распространение определение «прозрачности» воды при помощи белого диска нельзя считать равноценным прозрачности воды в физическом смысле, определяемой равенством [4]. Результаты измерений по диску правильнее называть относительной прозрачностью, или глубиной видимости диска. Эмпирические зависимости между глубиной видимости диска и некоторыми гидрооптическими характеристиками не могут быть механически распространены на любые водоемы, а всегда требуют проверки для конкретных условий.

Для вычисления всех перечисленных выше характеристик необходимо измерить следующие величины: а) поток излучения, идущий на различных глубинах вертикально вниз, б) поток излучения, идущий на различных глубинах вертикально вверх, в) поток излучения, вошедший в водную массу (подповерхностный поток), г) прозрачность воды. Все эти измерения необходимо проводить с применением светофильтров с целью получения характеристик в определенных частях спектра. Поскольку использование многих светофильтров в приборах усложняет их конструкцию и создает трудности в работе, целесообразно исследовать пробы воды и с помощью спектрофотометра. Применение при этих исследованиях мембранных фильтров позволяет подойти к изучению мутности исследуемой пробы.

Применяющаяся в настоящее время при океанологических исследованиях аппаратура для измерений в природных условиях гидрооптических характеристик вследствие своей громоздкости и по другим причинам не может быть использована при работах на пресноводных водоемах. Это обстоятельство привело к созданию в Гидрофизической группе Лаборатории озерадения АН СССР первых опытных упрощенных и

облегченных приборов и приспособлений для проведения гидрооптических наблюдений. В их число входят: а) измеритель подповерхностной освещенности, б) фотоэлектрический измеритель подводной освещенности (ФИПО), в) прозрачномер. В первых двух в качестве приемников света используются полупроводниковые селеновые фотоэлементы в герметизированных камерах, покрытых полусферическими молочными органическими стеклами.

Для определения подповерхностной освещенности или потока излучения, вошедшего в водную среду, фотоэлемент крепится на плавучей металлической раме. В целях уменьшения линзового эффекта при волнении к плавучей раме прикрепляется подводный парус и груз (рис. 2). В измерителе подводной освещенности для определения потоков «туда» и «обратно» фотоэлементы в камерах закреплены на крестообразной раме, к которой подвешивается дополнительный груз (рис. 1). Применяемые в приборах селеновые фотоэлементы имеют площадь светочувствительной поверхности 3 см^2 и интегральную чувствительность порядка 390 мка/люмен . Фотоэлементы водостойким проводом соединяются с многопредельным микроамперметром (тип М-194), для питания светового указателя которого используется батарея на 6 вольт. Для проведения измерений в отдельных частях спектра у камер фотоэлементов предусмотрена возможность установки светофильтров под молочное полусферическое стекло. Применение полусферических молочных покровных стекол необходимо, так как это обеспечивает поступление световых лучей на фотоэлементы со всей полусферы и, кроме того, обеспечивает постоянство пути лучей при их прохождении через светофильтр. Измеритель подводной освещенности рассчитан для работы до глубин 25 м.

Облегченная опытная модель прозрачномера состоит из камеры с источником света и двух камер с селеновыми фотоэлементами, укрепленными на расстоянии 50 см от первой. Крепление камер с фотоэлементами сделано так, что при опускании прибора вода может циркулировать между ними и камерой с осветителем (рис. 3). В качестве источника света применена электролампа на 15 ватт, питаемая от аккумулятора. Постоянство режима работы лампы контролируется включенным в ее цепь прибором и может быть изменено имеющимся переменным сопротивлением. В цепи фотоэлементов в качестве измерительного

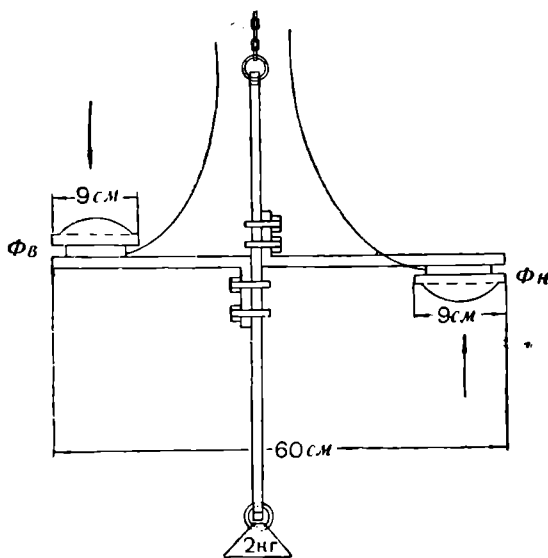


Рис. 1. Схема фотоэлектрического измерителя подводной освещенности (ФИПО)

прибора использован микроамперметр М-194. Наличие двух камер с фотоэлементами позволяет одновременно с измерением прозрачности в белом свете измерять прозрачность и для какой-то части спектра. Прибор рассчитан для работы до глубин 50 м и позволяет работать в водах с различной мутностью ($\approx 0,05-1,8 \text{ л/м}$). Вес прибора без источника питания и микроамперметра около 5 кг.

Одновременно с работой перечисленных выше приборов для получения спектральных характеристик был использован спектрофотометр с 8 светофильтрами. В качестве кювет были взяты трубки с плоскопараллельными стеклянными крышками длиной 50 см. Питание спектрофотометра обеспечивалось аккумулятором напряжением 6 вольт и емкостью 60 ампер-часов.

На рис. 4 в полулогарифмической сетке нанесены результаты измерений подводной освещенности, полученные с помощью ФИПО для открытой и шхерной частей Ладожского озера и относящиеся к осеннему периоду 1959 г. Из расположения кривых можно заключить, что воды открытой части значительно «чище» вод шхерного района. Кроме того, освещенность на глубине порядка 10—12 м в обоих случаях близка к одному люксу. Обращает внимание некоторая кривизна кривых, особенно для поверхностных

Рис. 2. Схема фотоэлектрического измерителя подповерхностной освещенности:

1—кабель; 2—поплавок; 3—фотоэлемент; 4—подводный парус; 5—груз

слоев, которая подтверждает отступление от показательного закона (равенство (5)).

Иначе проявляет себя диффузный световой поток, идущий из глубины. Пунктирные прямые показывают хорошую сходимость с показательным законом. По понятным причинам диффузный поток более мут-

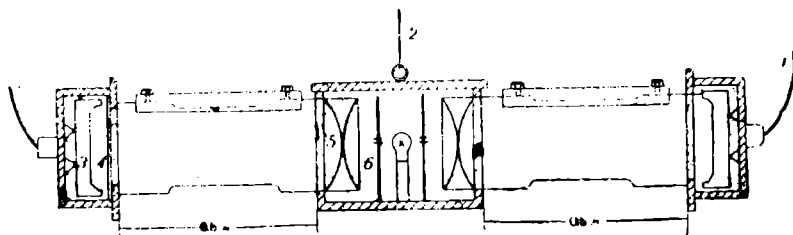


Рис. 3. Схема опытного прозрачномера: 1—кабель; 2—трос; 3—фотоэлемент; 4—светофильтр; 5—конденсаторная линза; 6—диафрагма

ных вод больше (прямая лежит ниже), чем у более чистых. По абсолютным величинам освещенность диффузным светом у самой поверхности едва достигает 20—30 люкс, в то время как подповерхностная освещенность равняется 10 000 люкс.

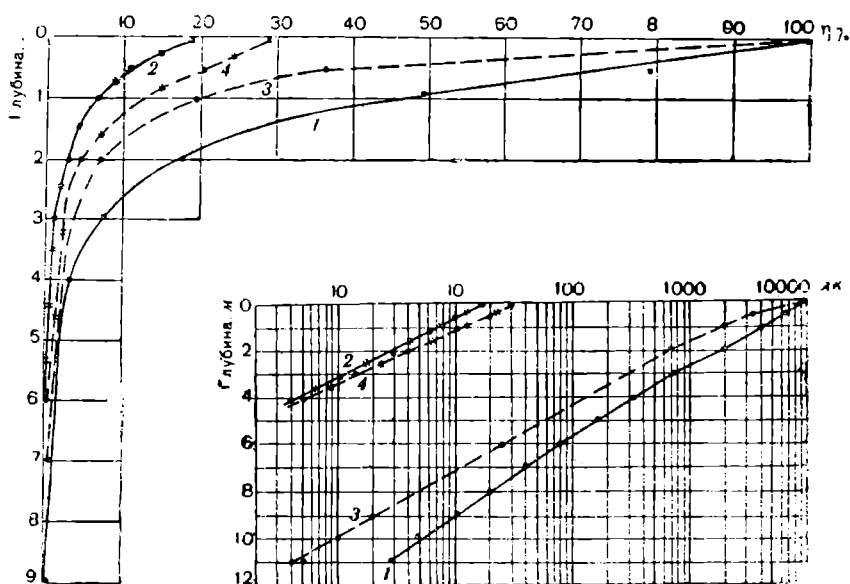


Рис. 4. Изменение коэффициента освещенности с глубиной для вод Ладожского озера (1959 г.).
Открытая часть озера (сентябрь): 1—поток туда, 2—поток обратно; центральная часть Якимварского шхера (октябрь): 3—поток туда; 4—поток обратно

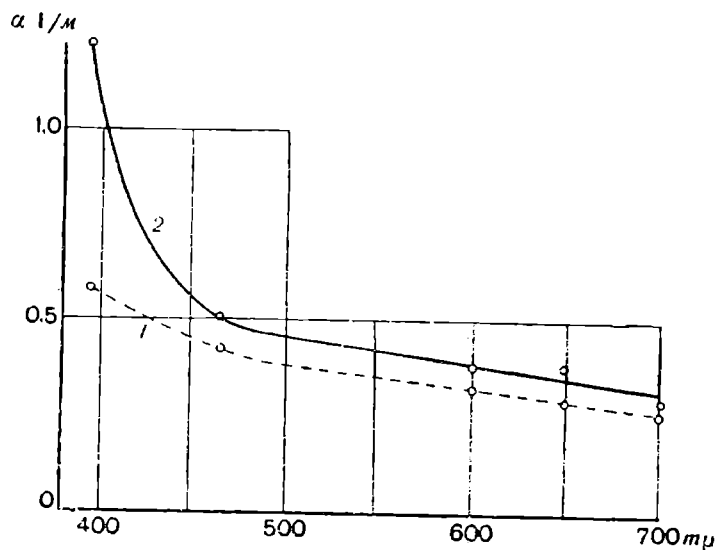


Рис. 5. Изменение показателя вертикального ослабления для вод Ладожского озера:
1—открытая часть озера; 2—шхерный район

Изменение коэффициента освещенности с глубиной для взятого выше примера позволяет заключить, что наиболее освещенные поверх-

ностные слои располагаются в основном до глубин 5 м, хотя наличие света с помощью описанной здесь аппаратуры прослеживается до 13--14 м. Коэффициент освещенности «обратным» диффузным светом составляет в поверхностных слоях только доли процента.

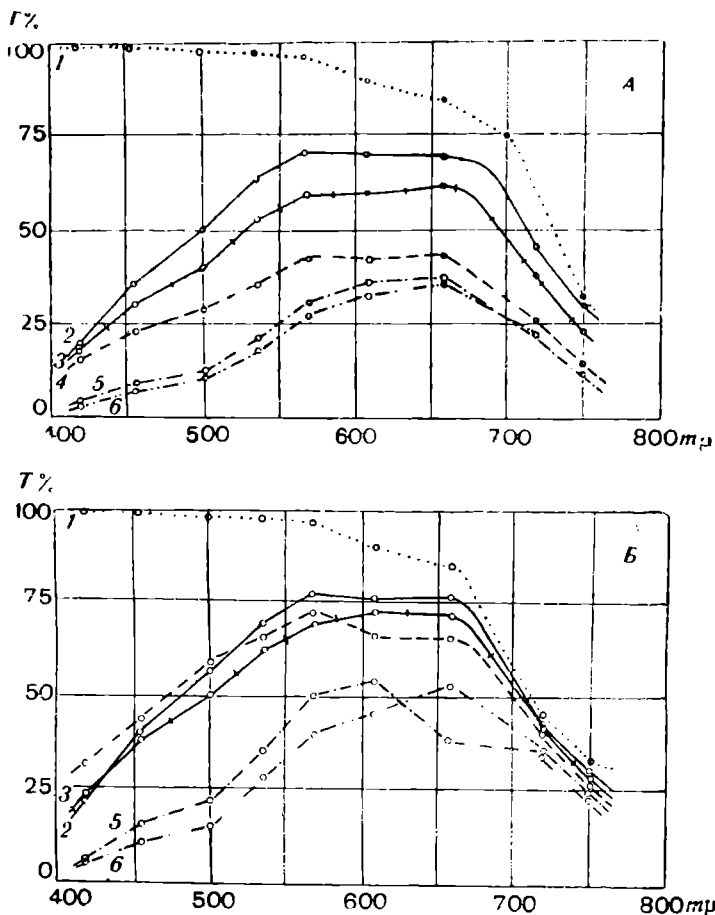


Рис. 6. Спектральные характеристики некоторых видов поверхностных вод до (А) и после (Б) фильтрования: 1—пустая проба; 2—соленое оз. Май-Балык (Тургай); 3—Ладожское озеро; 4—оз. Пуннус-Ярви (Карельский перешеек); 5—р. Япис (приток Ладоги); 6—р. Тохма Рюттю

Кривые, показывающие изменение показателя вертикального ослабления α в различных частях спектра для вод открытой и шхерной частей Ладожского озера (рис. 5), позволяют сделать вывод о том, что воды открытой части менее окрашены так называемым «желтым» веществом, или гуминовыми соединениями, чем воды шхерной части.

Рассмотрение спектральных характеристик некоторых видов поверхностных вод (рис. 6) позволяет заключить, что в длинноволновой части видимого спектра спектральные характеристики имеют тенденцию к сближению при значительных расхождениях в средней части спектра.

Наименее светопроницаемыми являются речные воды (сплошные кривые располагаются низко) в противоположность водам соленого оз. Май-Балык (Тургай). Воды открытой части Ладожского озера (при видимости диска 3,5 м) и оз. Пуннус-Ярви (Карельский перешеек) (видимость диска 2 м) располагаются между этими крайними кривыми. Воды р. Ладоги значительно оптически «чище», чем воды оз. Пуннус-Ярви.

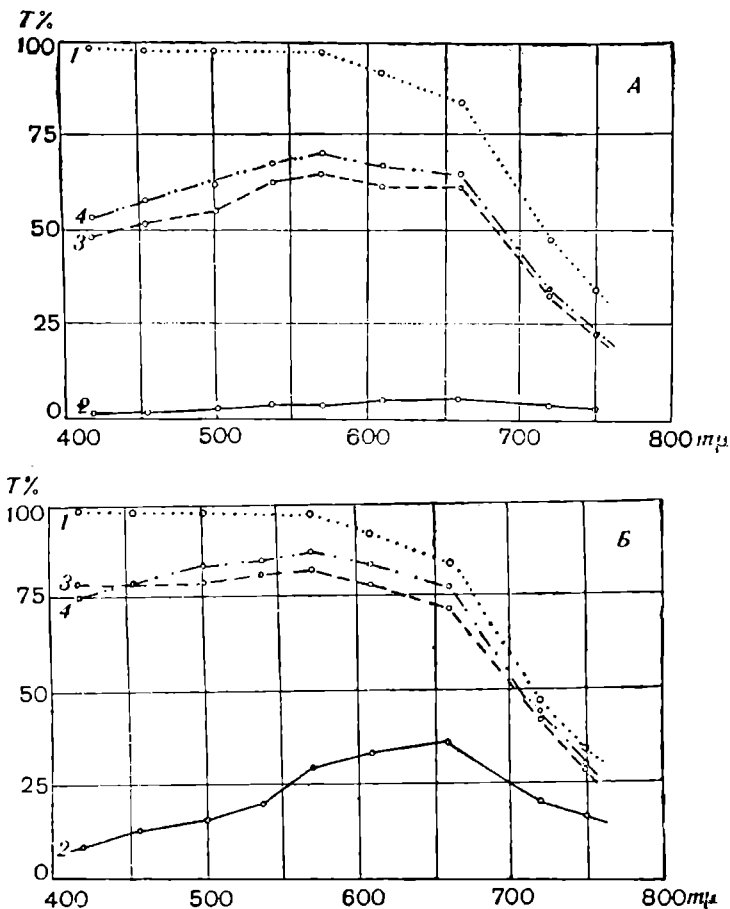


Рис. 7. Спектральные характеристики грунтовых вод в районе Лимнологической станции АН СССР на оз. Пуннус-Ярви до (А) и после (Б) фильтрования:
1—пустая проба; 2—проба из колодца глубиной 4 м; 3—проба из родника $\alpha\omega$ 1 м; 4—проба из колодца глубиной 1 м

Расположение пунктирных кривых, являющихся спектральными характеристиками тех же вод после их фильтрования, позволяет составить представление об интегральной мутности взятых проб, которая может быть оценена величиной площади между спектральными кривыми до и после фильтрования. Так, наименьшим количеством примесей обладают воды соленого оз. Май-Балык, а наибольшим—воды притоков Ладоги.

Поскольку максимум пропускания на спектральной кривой характеризует цветность воды, интересно отметить ее изменение после фильтрации, что особенно хорошо видно на кривой для р. Янис.

Несколько иная картина наблюдается у спектральных характеристик грунтовых вод (рис. 7). По расположению кривых видно, что воды колодца глубиной 4 м являются значительно менее светопроницаемыми, чем воды родника и колодца глубиной 1 м. Кроме того, из расположения максимумов на кривых пропускания следует вывод, что воды поверхностных горизонтов по своему цвету ближе к желтому, а воды более глубокого колодца—к оранжевому. Мутность воды из более глубокого колодца (4 м) значительно больше, чем вод из поверхностного горизонта.

Поскольку максимум пропускания на спектральной кривой характеризует цветность воды, интересно отметить ее изменение после фильтрации, что особенно хорошо видно на кривой для р. Янис.

Несколько иная картина наблюдается у спектральных характеристик грунтовых вод (рис. 7). По расположению кривых видно, что воды колодца глубиной 4 м являются значительно менее светопроницаемыми, чем воды родника и колодца глубиной 1 м. Кроме того, из расположения максимумов на кривых пропускания следует вывод, что воды поверхностных горизонтов по своему цвету ближе к желтому, а воды более глубокого колодца—к оранжевому. Мутность воды из более глубокого колодца (4 м) значительно больше, чем вод из поверхностного горизонта.

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ИТОГИ ИССЛЕДОВАНИЯ ПРОНИКНОВЕНИЯ СОЛНЕЧНОЙ РАДИАЦИИ В ВОДНУЮ ТОЛЩУ ВОДОХРАНИЛИЩ И ОЗЕР

В. А. РУТКОВСКАЯ

(Институт географии Академии наук СССР)

С 10 июня по 30 августа 1959 г. на ряде водохранилищ (Рыбинском, Горьковском, Угличском, Учинском) и озер (Белом, Кубенском, Сиверском, Вазеринском и Кишимском) были проведены измерения радиации на различных глубинах. Наблюдения велись с экспедиционных судов Института биологии водохранилищ, Института географии АН СССР и Учинской лаборатории. Для наблюдений использовался подводный пиранометр ГГО [5], позволяющий измерять суммарную радиацию на различных глубинах. Градуировка указанного пиранометра производилась по контрольному пиранометру Метеорологической обсерватории Московского университета.

Так как чувствительность подводного пиранометра значительно превышает чувствительность обычного, то при работе с гальванометрами ГСА-1 на малых глубинах вводилось дополнительное сопротивление в 200 ом. Для приведения показаний гальванометра к одной шкале производились последовательные отсчеты на одной и той же глубине на различных клеммах. При обработке данных выяснилось, что переводные множители непостоянны, поэтому в расчетах использованы их средние значения, подсчитанные для каждой серии. Продолжительность одной серии наблюдений колебалась от 10 до 25 минут. Учитывалось, что чувствительность подводного пиранометра зависит от высоты солнца и от ориентации термобатарей прибора к солнечным лучам. Поэтому в начале серии, до опускания пиранометра в воду, после определения места нуля, производились параллельные измерения суммарной радиации с 10-кратной повторностью по контрольному пиранометру на актинометрической установке и по подводному—над поверхностью воды для нахождения среднего переводного множителя. Расхождения между средними значениями множителей, полученными в обсерватории и на основании полевых наблюдений, составляли 2—10%. Каждый отсчет каждой серии по подводному пиранометру сопровождался синхронным отсчетом по контрольному, что позволяло даже в случаях значительных изменений суммарной радиации сопоставлять ее с радиацией, проникающей на глубину.

Для измерений подводной радиации с судна использовалась радиационная установка [7], в дополнение которой инженером Г. Я. Ламбергом (Институт биологии водохранилищ) была изготовлена из двутавровой дюралевой рейки стрела для выноса за борт подводного пиранометра. Она ввинчивалась в центральную крестовину установки вза-

19 Заказ 177

мен стрелы для актинометрических приборов. Подводный пиранометр с помощью лебедки «Нева» опускался и поднимался на тросе, пропущенном через ролик в каретке, перемещающейся по стреле, и через ролик на штанге. Наблюдения могли проводиться на любом (в пределах длины стрелы 4, 5 м) расстоянии от судна, а прибор мог быть возвращен на борт без поворота стрелы.

Обработка наблюдений по подводному пиранометру состояла во введении в отсчеты шкаловых поправок гальванометра и учета места нуля, после чего определялось отношение радиации, измеренной на определенной глубине $Q_{г\lambda}$, к суммарной радиации по контрольному пиранометру над водной поверхностью Q_0 , т. е. отношение $\frac{Q_{г\lambda}}{Q_0}$.

Наблюдения над подводной радиацией сопровождались определениями прозрачности воды по диску Секки, цвета по хромово-кобальтовой шкале и по шкале Фореля-Уля, волнения и облачности.

Закономерность распространения солнечной энергии в глубь водоема в зависимости от высоты солнца выявлена на Черном море Д. Л. Грищенко [3] в условиях безоблачных и малооблачных дней. Здесь интенсивность радиации, выраженная в процентах от падающей, распределяется по глубинам в строгой последовательности в зависимости от высоты солнца. Данные, полученные на Рыбинском водохранилище при большой мутности и низкой прозрачности, не подтверждают эту закономерность. Последовательно по высотам солнца в этих условиях располагаются кривые распределения интенсивности радиации по глубине, выраженные в абсолютных величинах.

Дневной ход подводной радиации уловлен на Рыбинском водохранилище 3 августа при безоблачной погоде, цветности воды 40° и ряби на поверхности водоема. Резко выраженный в поверхностных горизонтах дневной ход проникновения радиации с увеличением глубины сглаживается (рис. 1). Если на глубине 1—5 см установленный максимум достигал $0,86 \text{ кал/см}^2 \cdot \text{мин}$, то на глубине 50 см он составил только 0,17, а на глубинах 1,0 и 1,5 м соответственно 0,04 и $0,02 \text{ кал/см}^2 \cdot \text{мин}$. Уже на глубине 1,0 м дневной ход радиации был ничтожен и мало изменялся в течение дня.

Проникновение солнечной радиации на глубину 50 см составляло около 20% солнечной энергии, проникающей в верхние 1—5 см, а на глубине 100 см—всего только около 5%. Проникновение солнечной радиации в водную толщу в условиях переменной облачности носит резко выраженный пульсационный характер. В ясный день распределение солнечной радиации по глубинам очень схоже с эпюрами температуры водной массы в период интенсивного прогрева после установления штилевой погоды [8]. Это еще раз подтверждает, что прогревание вод в водоеме при отсутствии перемешивания зависит непосредственно от проникновения солнечной энергии в воду [4].

Максимальные абсолютные величины интенсивности суммарной радиации на различных глубинах в Рыбинском водохранилище (по данным всех 57 серий наблюдений) оказались следующими: для глубины 0—5 см—0,9; 50 см—0,2; 100 см—0,08; 150 см—0,04; 200 см—0,02; 250 см—0,01 и 300 см— $0,004 \text{ кал/см}^2 \cdot \text{мин}$.

В результате работ 1959 г. получены материалы о проникновении солнечной радиации в водную толщу водоемов, расположенных в пределах лесной зоны (табл. 1). Кроме того, использованы сопоставимые

по методике и условиям сбора литературные данные для двух небольших озер Ленинградской области [1] с прозрачностью воды 70 и 116 см, для Цимлянского водохранилища [6] и для оз. Севан [5], прозрачность которого достигает 21 м (табл. 4).

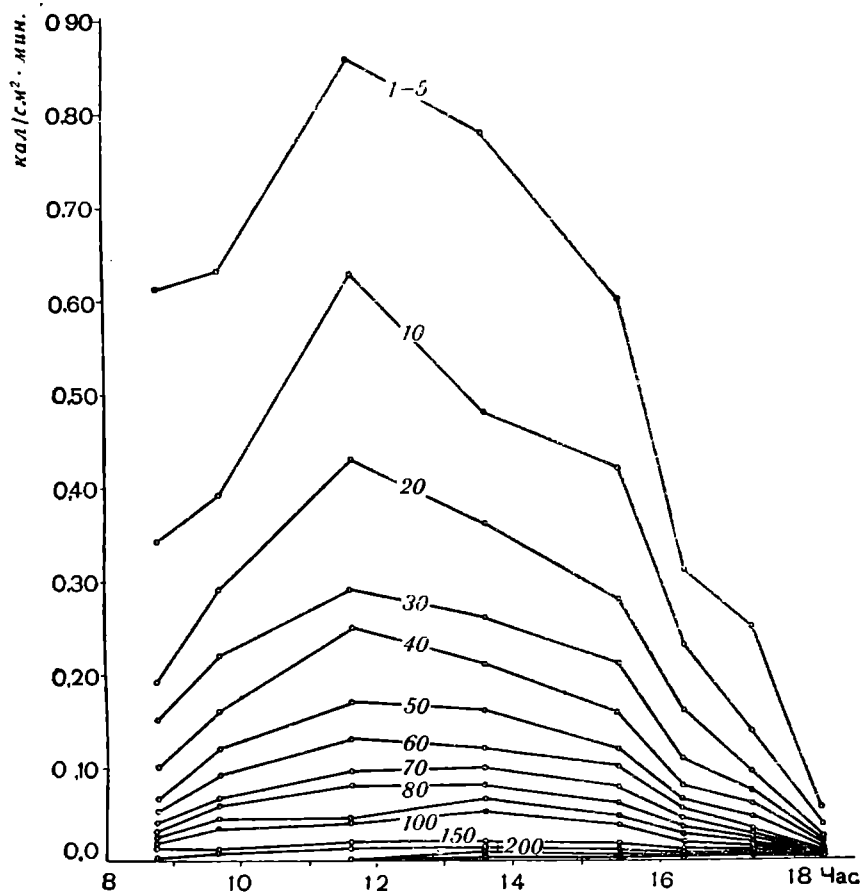


Рис. 1. Дневной ход подводной радиации при безоблачном не бе. Рыбинское водохранилище, 3/VIII 1959 г. Цифры на кривых обозначают глубины в сантиметрах. Не обозначены кривые 90, 170 и 220—240 см

При обработке материала были исключены наблюдения при малых высотах солнца, когда с уменьшением потока радиации возможно возрастание ошибки в наблюдениях. Отобранные результаты были распределены для каждого водоема на 2 группы: 1) характеризующие безоблачные и малооблачные дни и 2) характеризующие пасмурные дни.

В каждой группе все серии наблюдений $\left(\frac{Q_{гд}}{Q_0}\right)$ в интервале высот солнца 30—60° осреднялись для отдельных водоемов по глубинам (табл. 2 и 3).

Таблица 1

Колебания цвета, прозрачности и волнения в водоемах лесной зоны (1959 г.)

Водоем	Расположение станции	Цвет по хромо- кобальтовой шка- ле, градусы	Цвет по шкале Фореля-Уля	Прозрачность по диску Секки, см	Волнение, баллы	Число серий
Реки						
Ковжа	5 км выше устья	60	XIX	15	Рябь	1
р. Шексна	Село Чайка	40	XVIII	20	"	1
"	30 км от оз. Белого	45	XVIII	35	Рябь	1
"	157 км от оз. Белого	50	XVIII	60	"	1
"	у г. Череповца	55	XXIII	90	"	1
Водохранилища						
Рыбинское	Коприно, Наволок	38—40	XVII— XVIII	80—200	До 2	57
Горьковское	гг. Рыбинск, Тутаев, Красн. Профинтерн, Кинешма, Реш- ма, Юрьево, Сокольское, Пучеж, Чкаловск	40—50	XVII	70—180	Рябь, 2	18
Угличское	гг. Мышкин, Калязин, дд. Павловское, Прилуки	35—40	XVII— XVIII	90—125	Рябь, 1	6
Учинское	Пестовский водозабор. центр, у электростанции	40—50		150—270	Рябь	4
Озера						
Белое	По суд. ходу от р. Ковжи к р. Шексне	40—50	XVIII— XIX	20—105	Рябь, 1	8
Сиверское	В центре	15	XV	200	"	2
Вазеринское	"	40	XVIII	60	"	1
Кишимское	"	50	XVIII	180	1	1
Кубенское	В северной части	50	XVII— XVIII	130—135	1	6

Таблица 2

Убывание радиации с глубиной в безоблачные и малооблачные дни

[illegible]

Таблица 3

Убывание радиации с глубиной в облачные и малооблачные дни

Глубина, см	Озера					Водохранилища		
	Белое	Северское	Вазеринское	Кишимское	Кубенское	Рыбинское	Горьковское	Угличское
0—5	0,54	0,75	0,63	0,72	0,64	0,73	0,70	0,67
10	0,44	0,60	0,51	0,58	0,52	0,48	0,47	0,58
20	0,28	0,49	0,27	0,38	0,38	0,33	0,32	0,43
50	0,10	0,29	0,11	0,23	0,18	0,13	0,13	0,13
70	0,06	0,21	0,04	0,13	0,10	0,11	0,07	0,08
100	0,029	0,14	0,025	0,11	0,06	0,05	0,03	0,04
150	0,010	0,08	0,003	0,04	0,02	0,09	0,017	0,011
200	0,009	0,04		0,02	0,01	0,015	0,010	0,008
250	0,003	0,03		0,009	0,002	0,009	0,004	
300		0,022		0,004		0,005		
350		0,010		0,001		0,002		
400		0,006						
450		0,001						

В ясные дни наименьшее проникновение радиации в глубину происходило вблизи устья р. Ковжи, на Белом озере и в верховьях р. Шексны, что объясняется низкой прозрачностью и высокой мутностью этих водоемов. По мере стока вод Белого озера по р. Шексне происходит постепенное изменение их оптических свойств, в результате которого возрастает проникновение солнечной радиации. В Рыбинском и Горьковском водохранилищах проникновение света в ясные дни почти одинаково и выше, чем в предыдущих водоемах, благодаря более высокой прозрачности своих вод. Проникновение радиации в Угличском водохранилище несколько больше, чем в Рыбинском, что объясняется освещением его вод при проходе через вышележащее Иваньковское водохранилище и меньшей мутностью, обусловленной слабым ветровым перемешиванием из-за незначительного размера водоема. Несколько в особом положении находится Учинское водохранилище, в котором была обнаружена наиболее высокая светопроницаемость. Этот водоем принадлежит к категории отстойных [9].

В пасмурную погоду различия в проникновении радиации в рассматриваемых водоемах сильно сглаживаются. На рис. 2 в виде поллогарифмических кривых показано проникновение радиации в безоблачную и малооблачную погоду. Вырисовываются три группы водоемов. К 1-й группе, характеризующейся низкой прозрачностью и высокой мутностью, относятся устье р. Ковжи, Белое озеро и верховья р. Шексны. Ко 2-й группе относятся низовья р. Шексны, все обследованные водохранилища Волжского каскада—Рыбинское, Горьковское, Угличское (несколько выделяется Учинское по вышеуказанным причинам), озера Ленинградской области и Цимлянское водохранилище. 3-я группа представлена исключительно прозрачным оз. Севан. В облачные дни (рис. 3) выделяется только Северское озеро, резко отличное по цвету и прозрачности.

Из всего количества тепла, приходящего 1-й группой рек и водоемов за счет солнечной энергии, 70—84% ее поглощается верхним слоем в 10 см, а вся радиация практически поглощается в слое 70 см (табл. 2).

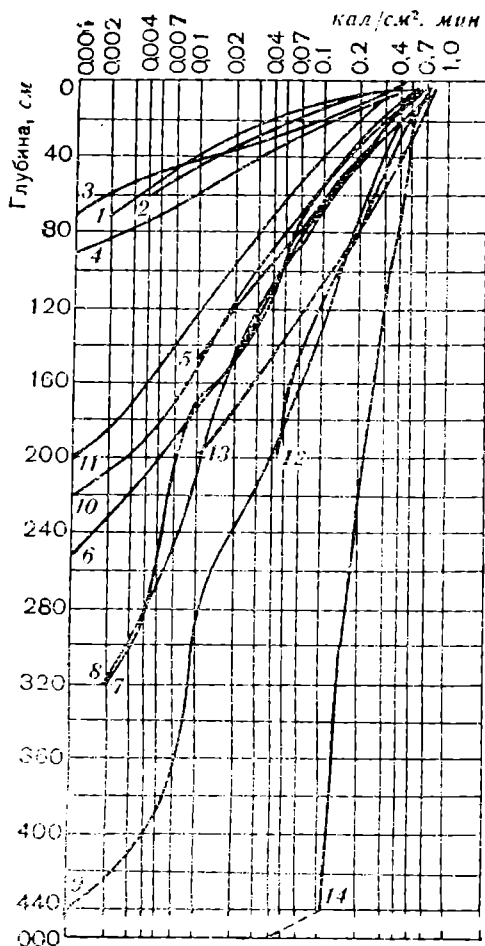


Рис. 2. Убывание солнечной радиации $\frac{Q_{гг}}{Q_0}$ с глубиной на различных водоемах в безоблачные и малооблачные дни. α_0 в интервале $n_0 = 30-60^\circ$.

1—р. Ковжа (устье); 2—оз. Белое; 3—6—р. Шексна (3—с. Чайка, 4—30 км от оз. Белого, 5—157 км от оз. Белого, 6—у г. Череповца); 7—Рыбинское водохранилище; 8—Угличское; 9—Учинское; 10—Горьковское; 11 и 12—оз. № 1 и 2. Ленинградской обл.; 13—Цимлянское водохранилище; 14—оз. Севан

Для 2-й группы водоемов (за исключением Учинского водохранилища и р. Шексны у г. Череповца) установлено, что верхний слой толщиной 10 см поглощает 36—56% проникающей радиации, слой в 50 см—67—92%, слой в 1 м—88—97% и слой в 2 м почти полностью поглощает всю падающую на воду радиацию. В 3-й группе водоемов (в оз. Севан) даже на глубине 10 м остается довольно значительная доля радиации (табл. 4).

Изложенное может быть представлено осредненными характеристиками приведенными в табл. 5.

Наблюдения над проникновением радиации на изученных водоемах лесной зоны Европейской территории СССР показали, что в июне—августе почти 100% тепловой энергии поглощается верхним двухметровым слоем, в связи с чем и непосредственное прогревание водной толщи солнечными лучами достигает той же глубины. Это не исключает наличия в пределах лесной зоны водоемов такого типа, как Сиверское озеро и Учинское водохранилище, или наличия водоемов с аналогичными показателями, как например Цимлянское водохранилище, в пределах других географических зон.

Одновременно с исследованиями проникновения солнечной радиации в вол-

ную толщу озер Белое, Кубенское и устья р. Комжи сотрудник лаборатории фитопланктона Института биологии водохранилищ И. Л. Пыриной проводились опыты по определению величины фото-

синтеза планктона. Наблюдения проводились во время суточных станций. В течение суток определялся приход суммарной радиации на поверхности водоема по пиранометру Янишевского и на глубинах 0—5, 50, 100, 200, 300 см по подводному пиранометру; соответственно на тех же глубинах кислородным методом определялся фотосинтез. Все склянки заполнялись водой,

Таблица 4

Поглощение солнечной радиации в процентах от падающей на поверхность водоема (в безоблачные и малооблачные дни)

Озера Ленинградской обл.			Цимлянское водохранилище		Оз. Севан	
Глубина, см	Радиация, %		Глубина, см	Ради- ация, %	Глубина, см	Ради- ация, %
	оз. № 1	оз. № 2				
0—5	55	32	1—5	22	1—6	28
10	71	51			12	40
25	83	65	20	36	18	44
50	92	72	50	67	50	55
75	96					
100	98,2	86	100	88	100	64
150	99,4	93				
200	99,9	95,8	200	99	200	79

Примечание. В оз. Севан на глубине 3 м поглощается 84% падающей радиации, на глубине 5 м—90%, 8 м—94%, 10 м—96%.

Таблица 5

Поглощение радиации в водоемах 1 и 2-й группы в процентах от падающей на поверхность водоема

Группы водоемов	Глубины, см				
	10	50	100	100	200
1-я	77	—	100	—	—
2-я	59	78	—	92	100

взятой 10-литровым батометром с поверхности водоема. Интенсивность фотосинтеза выражалась в весовых единицах кислорода с последующим перерасчетом на калории. Расчеты утилизации в настоящей работе произведены от общей энергии солнечной радиации [2, 10]¹.

¹ Следует иметь в виду, что величины «процента утилизации», приведенные в табл. 6, рассчитаны по отношению к энергии радиации, поглощенной в соответствующем слое, а не по отношению к энергии радиации, достигающей поверхности водоема или рассматриваемого горизонта его, как у других авторов [2, 10].—Прим. ред.

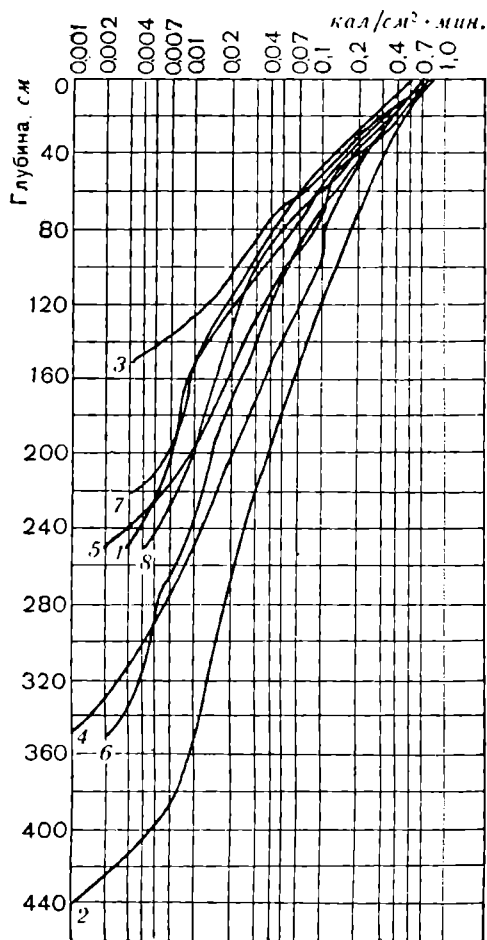


Рис. 3. Убывание радиации с глубиной на различных водоемах в облачные и пасмурные дни \odot° П.

Озера: 1—Белое; 2—Сиверское; 3—Вазеринское; 4—Кишинское; 5—Кубенское; водохранилища: 6—Рыбинское; 7—Угличское; 8—Горьковское

имеющихся данных можно отметить отсутствие связи между прозрачностью водоема и количеством первичной продукции в нем. Наиболее высокая интенсивность фотосинтеза на поверхности водоемов, выявившаяся в условиях облачных дней на Белом и Кубенском озерах, подтверждает зависимость между приходом радиации и величиной фотосинтеза [10] в период, когда радиация бывает ниже оптимальных величин.

Все отмеченные в работе соотношения между солнечной радиацией и ее использованием через фотосинтез носят условный характер, так как отсутствуют данные по спектральной дифференциации проникающей в воду энергии и не выделяется физиологически активная часть спектра.

Определения фотосинтеза на Белом озере и на р. Ковже проводились синхронно, проникновение радиации в воду наблюдалось только на оз. Белом. Поэтому рассчитать утилизацию солнечной энергии для суточной станции на р. Ковже оказалось возможным только от радиации, падающей на ее поверхность. Наблюдения проводились с 22 по 28 августа при пасмурной погоде (табл. 6).

На всех трех водоемах максимальная продукция кислорода была обнаружена в поверхностных слоях воды. Здесь выявилась прямая зависимость между фотосинтезом и количеством поступающей радиации. Максимальный процент утилизации солнечной радиации в более прозрачном Кубенском озере был определен на глубине 2 м и на менее прозрачном Белом озере на глубине 1 м, т. е. на предельных глубинах уловленного проникновения радиации.

Таким образом, в обследованных водоемах процент утилизации солнечной энергии оказался обратно пропорциональным интенсивности фотосинтеза и количеству проникающей радиации. На основании

Таблица 6

Поглощенная радиация и утилизация ее при фотосинтезе планктона

Водоем	Глубина наблюдений над радиацией и фотосинтезом, см	Поступившая радиация	Поглощенная радиация		Фотосинтез		Процент утилизации за сутки	
дата и время наблюдения		кал/см ² ·день	слой, см	кал/см ² ·день	мгО/м ² ·день	кал/м ² ·день		
Белое оз.—15 км от устья р Ковжи 22—23/VIII, 19.00	0—5 50 100 200	114,5 23,0 5,8 0,0	0—5—50 50—100 100—200	91,5 17,2 5,8	454,2 254,4 127,2	1594,2 892,9 446,5	0,17 0,52 0,77	
р. Ковжа, 22—23/VIII, 22.00	у поверхности	222,5	0—100	222,5	90,8	318,7	0,014	
Кубенское оз.—северная часть, 26—27/VIII, 20.00	0—5 50 100 200 300	102,6 28,1 9,4 0,72 0	0—5—50 50—100 100—200 200—300	74,5 18,7 8,68 0,72	436,1 308,9 236,2 54,5	1530,7 1084,2 829,1 191,3	0,21 0,58 0,96 2,66	
Водоем	Условия наблюдений							
	состояние диска солнца	прозрачность, см	Цвет	глубина, м	биомасса, мг/л	Основные формы		
класс	градусы	волнение, баллы						
оз. Белое	П, О, О°	50—70	XIX	50	рябь, 1	4,0	1,10	Диатомовые и сине-зеленые—по 50% Диатомовые Диатомовые и сине-зеленые—по 50%
р. Ковжа	П, О, О°	15	XIX	60	рябь	10,0	0,12	
оз. Кубенское	П, О°	130	XVII—XVIII	50	1—2	3,5	2,16	

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Арсеньева Н. М. 1955. Уч. зап. Ленингр. ун-та, 199, сер. геогр. [2] Винберг Г. Г. 1960. Первичная продукция водоемов, Минск. [3] Грищенко Д. Л. 1957. Тр. Главн. геофиз. обсерват., 68. [4] Зайков Б. Д. 1955. Очерки по озераведению, М. [5] Кириллова Т. В., Бюриг Р. Ф. 1958. Главн. геофиз. обсерват., 78. [6] Кириллова Т. В., Огнева Т. А. 1956. Метеорология и гидрология. 4. [7] Рутковская В. А., Чуковенко П. В. 1959. Там же, 6. [8] Рутковский В. И. 1959. Рук. [9] Францев А. В. 1959. Тр. Всес. гидробиол. об-ва, 9. [10] Edmonson W. 1956. Ecology, 37.

РАЗДЕЛ 7

**ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ РАЗВИТИЕ
ФИТОПЛАНКТОНА И УСЛОВИЯ РОСТА
ВОДОРΟΣЛЕЙ В КУЛЬТУРАХ**

ФАКТОРЫ, ОБУСЛОВЛИВАЮЩИЕ РАЗВИТИЕ ФИТОПЛАНКТОНА В ВОДОЕМЕ

К. А. ГУСЕВА

(Институт биологии водохранилищ Академии наук СССР)

Ведущая роль в продуцировании первичного органического вещества в водоеме в зависимости от его морфологии, морфометрии и водообмена может принадлежать высшей водной растительности, фитобентосу или фитопланктону. Поскольку развитие первых двух групп растений ограничено небольшими глубинами, то в большинстве водоемов, особенно глубоководных, обогащение вод органическим веществом за счет фотосинтеза производится главным образом фитопланктоном.

Интенсивность продуцирования органического вещества обуславливается прежде всего численностью фитопланктона и его видовым составом. Как правило, водоемы олиготрофного типа бедны водорослями, малопродуктивны. Зависимость образования первичного органического вещества в водоеме от видового состава фитопланктона показана в докладе И. Л. Пыриной (настоящий сборник). По характеру воздействия на клетку факторы окружающей среды могут быть лимитирующими, управляющими, летальными или нейтральными. Лимитирующие факторы те, эффект действия которых направлен на накопление запасов энергии или вещества (таковы свет и питательные вещества, идущие непосредственно на построение клетки); управляющие лишь направляют процессы лимитирующих (это температура, рН, остальные химические элементы среды, идущие на питание водорослей). При определенных концентрациях обе группы факторов могут быть летальными или нейтральными.

По своей природе факторы, обуславливающие развитие водорослей, принято делить на химические и физические. К первой группе относятся химические элементы среды, принимающие непосредственное участие в построении основных элементов тела клетки, ее плазмы, ядра (N и P), и элементы только управляющие этими процессами (Fe, Si, микроэлементы, K, Ca). К физическим факторам относятся свет, температура, оптические свойства воды (мутность, цветность), токи водных масс и др.

В настоящем сообщении дается лишь краткая характеристика самых основных элементов солевого питания водорослей и некоторых физических факторов, влияющих на развитие водорослей в водоеме.

К группе химических элементов солевого питания по значимости прежде всего следует отнести азот. Поскольку он входит в состав белковой молекулы, его роль в жизни водоросли не вызывает сомнения. По наличию той или иной концентрации азота в водоеме можно судить о примерной продуктивности последнего.

ФАКТОРЫ, ОБУСЛОВЛИВАЮЩИЕ РАЗВИТИЕ ФИТОПЛАНКТОНА В ВОДОЕМЕ

К. А. ГУСЕВА

(Институт биологии водохранилищ Академии наук СССР)

Ведущая роль в продуцировании первичного органического вещества в водоеме в зависимости от его морфологии, морфометрии и водообмена может принадлежать высшей водной растительности, фитобентосу или фитопланктону. Поскольку развитие первых двух групп растений ограничено небольшими глубинами, то в большинстве водоемов, особенно глубоководных, обогащение вод органическим веществом за счет фотосинтеза производится главным образом фитопланктоном.

Интенсивность продуцирования органического вещества обуславливается прежде всего численностью фитопланктона и его видовым составом. Как правило, водоемы олиготрофного типа бедны водорослями, малопродуктивны. Зависимость образования первичного органического вещества в водоеме от видового состава фитопланктона показана в докладе И. Л. Пыриной (настоящий сборник). По характеру воздействия на клетку факторы окружающей среды могут быть лимитирующими, управляющими, летальными или нейтральными. Лимитирующие факторы те, эффект действия которых направлен на накопление запасов энергии или вещества (таковы свет и питательные вещества, идущие непосредственно на построение клетки); управляющие лишь направляют процессы лимитирующих (это температура, pH, остальные химические элементы среды, идущие на питание водорослей). При определенных концентрациях обе группы факторов могут быть летальными или нейтральными.

По своей природе факторы, обуславливающие развитие водорослей, принято делить на химические и физические. К первой группе относятся химические элементы среды, принимающие непосредственное участие в построении основных элементов тела клетки, ее плазмы, ядра (N и P), и элементы только управляющие этими процессами (Fe, Si, микроэлементы, K, Ca). К физическим факторам относятся свет, температура, оптические свойства воды (мутность, цветность), токи водных масс и др.

В настоящем сообщении дается лишь краткая характеристика самых основных элементов солевого питания водорослей и некоторых физических факторов, влияющих на развитие водорослей в водоеме.

К группе химических элементов солевого питания по значимости прежде всего следует отнести азот. Поскольку он входит в состав белковой молекулы, его роль в жизни водоросли не вызывает сомнения. По наличию той или иной концентрации азота в водоеме можно судить о примерной продуктивности последнего.

Водоросли используют все пять форм азота, встречающиеся в природе.

Исследованиями советских и зарубежных ученых доказано, что водоросли, как и высшие растения, способны использовать азот в форме нитратных и аммонийных соединений. Но поступление последних идет значительно быстрее, чем первых, поэтому нужно их раз в десять меньше. Теоретически это вполне понятно, так как для нитратов путь до белковой молекулы более длинный, поскольку они должны предварительно пройти стадию восстановления. Вопросом восстановления нитратов в клетке зеленых водорослей занимался Кеслер [21]. У водорослей этот процесс мало отличается от аналогичного процесса у высших растений.

Водоросли способны также утилизировать некоторые органические соединения азота (мочевину, аспарагин, глутамин, пептон, альбумин и др.). Одна и та же концентрация органического азота не одинаково действует на различные формы водорослей. Так, диатомовые в присутствии органического вещества развиваются слабо, зеленые и сине-зеленые могут дать даже лучший эффект с органическим азотом, чем с минеральным.

Механизм использования органического азота водорослями не изучен. У высших растений утилизация этой формы азота протекает без предварительного расщепления. Вероятно, водоросли также не лишены способности использовать эти вещества без предварительного их расщепления.

Свободный азот могут фиксировать только сине-зеленые водоросли и то далеко не все. Пока установлено, что этой способностью обладают следующие пять семейств: *Anabaenaceae*, *Nostocaceae*, *Rivuluriaceae*, *Stigonemataceae* и *Scytonemataceae*, при этом главным образом почвенные формы. Из наиболее широко распространенных планктонных форм сине-зеленых, вызывающих частые цветения крупных и малых водоемов, могут утилизировать молекулярный азот различные виды *Anabaena*, но *Microcystis* и *Aphanizomenon* этими свойствами не обладают.

Фиксация свободного азота у водорослей протекает более энергично, чем у бактерий. Поэтому водоросли могут способствовать заметному обогащению среды азотом. Отмечено, что на рисовых полях может накапливаться до 50 кг N/га, фиксированного почвенными сине-зелеными.

Одна и та же водоросль в зависимости от физиологического состояния может потреблять различное количество азота.

Голодная в отношении этого элемента водоросль первое время потребляет его очень быстро, пропорционально ее концентрации в водоеме. Но через некоторое время наступает внутриклеточное биохимическое равновесие, и потребление азота устанавливается на определенном уровне. Поэтому при определении доз азота, способствующих наилучшему развитию водоросли, необходимо учитывать ее физиологическое состояние, а также находится ли она в состоянии голодания или биохимического равновесия. Один азот не может обеспечить полного развития водоросли, так как не только он участвует в построении тела клетки. Отсюда ясно, почему внесение в рыбоводные пруды только одного азота дает в большинстве случаев меньший эффект, чем одновременное внесение азота и фосфора.

Относительную потребность в азоте тех или иных водорослей характеризуют результаты их химического анализа. По имеющимся данным, наиболее требовательны к азоту сине-зеленые, а из зеленых—протокковые; менее нуждаются в нем диатомовые.

Значение фосфора для растительных организмов близко к значению азота. Фосфор входит в состав ядерного вещества клетки, кроме того, участвует в дыхании и регуляции внутриклеточного рН. Потребность же водорослей в этом элементе во много раз меньше, чем в азоте. Если клетка водоросли содержит 9% азота и более, то фосфора не более 1,6% на сухой вес.

Водоросли способны использовать как минеральный фосфор, так и органические его соединения. Последние даже у форм, тяготеющих к органическому питанию, дают больший эффект. Но поступает в клетку быстрее минеральный фосфор. Механизм поступления в клетку водорослей органического фосфора не изучен. У высших растений идет предварительное расщепление сложного органического соединения с образованием фосфорной кислоты. Этот процесс осуществляется с помощью фермента фосфатазы. Не исключена возможность существования аналогичного фермента и у водорослей.

Поглощение фосфора из раствора водорослями происходит очень быстро [1]. При внесении фосфора в рыбоводные пруды также наблюдалось быстрое его исчезновение, что объясняется как адсорбцией, так и выпадением фосфора при вступлении его в труднорастворимые соединения с минеральными и органическими веществами.

В природных чистых водах фосфор содержится в небольших количествах, не превышающих десятых долей миллиграмма на литр. Больше его обычно в форме минеральных соединений, чем органических, особенно в верхних слоях водоема. Поскольку минеральный фосфор быстрее поступает в клетку, надо полагать, он имеет большее значение в водоеме для водорослей, чем органический.

Отдельные авторы устанавливают весьма различные предельные концентрации минерального фосфора, необходимые для наилучшего развития водорослей. Так, Чу считает, что наилучший прирост водорослей наблюдается в пределах от 0,1 до 2,0 мгР/л. Персалл [28, 29] отмечал максимальное развитие диатомовых (*Asterionella* и *Tabellaria*) при 0,002—0,01 мгР₄/л. Мы наблюдали [4] угнетающее действие фосфора на диатомовые при концентрации 0,2 мгР/л.

Определение примерных концентраций фосфора, способствующих развитию водорослей, встречает еще большие трудности, чем установление благоприятных доз азота, так как активность фосфора в водоеме зависит от рН среды и присутствия в ней таких минеральных веществ, как железо, и ряда органических, с которыми он образует труднорастворимые соединения. Внесение в рыбоводные пруды одного фосфора, так же как и одного азота, не может дать полного эффекта.

Не меньшее значение имеет вторая группа химических элементов солевого питания—железо, кремний и марганец. Значение железа в жизни водорослей ни одним из исследователей полностью не отрицается. Однако часть из них пыталась сопоставить значение железа со значимостью азота и фосфора [32]. Это совершенно неправильно, так как железо не лимитирующий фактор. Оно не используется клеткой для построения ее основных элементов, а лишь способствует этому процес-

су и, конечно, не может дать такого эффекта, который дает азот и фосфор.

Некоторые исследователи [26, 30], высказывая сомнение о роли железа как существенного элемента для жизнедеятельности водорослей, базировались на отсутствии метода учета тех форм железа, которые водоросли способны использовать, подчеркивая чрезвычайную подвижность активной формы закисного железа. Такие высказывания являются слабым доводом для отрицания роли железа в жизни водорослей тем более, что оно используется водорослями в довольно разнообразной форме. Е. Е. Успенский [8] считал, что железо может поступать в клетку только в ионной форме. Но это, по-видимому, не лишает водорослей возможности утилизировать и другие формы железа. Харвей [18] и Купер [12] предполагали, что водоросли могут использовать коллоидальное железо. В последнее время Гольдберг [14], используя радиоактивное железо, показал, что морская диатомовая водоросль *Asterionella jaronica* действительно утилизирует коллоидальное железо.

Харвей [17] и Ваксман [33] считали, что для водорослей доступно и фосфорное железо. Из органических соединений железа широкое применение для культурных сред получило за последнее время нитратное железо, как более устойчивая форма по сравнению с хлорным и серноокислым, применявшимися ранее.

Механизм поступления в клетку различных форм железа не изучен, не ясна и его роль в жизни водорослей. У высших растений недостаток железа вызывает хлороз. Роде [32] аналогичное явление наблюдал у протококковой водоросли *Scenedesmus*. Возможно, что, не входя в состав хлорофилла, железо как катализатор принимает какое-то участие в одном из звеньев сложного процесса его образования. Являясь акцептором кислорода, железо несомненно участвует и в окислительно-восстановительных процессах клетки. У высших растений железо входит в состав ферментов.

Потребность в железе у различных альгологических групп различна. В природных условиях более четкая корреляция его в большинстве случаев наблюдается с диатомовыми. Было показано экспериментально, что диатомовые требуют больше железа, чем остальные планктонные формы, и реагируют более резко на его добавление [4]. Работы, проведенные за последние годы с применением «метода гидробиологической производительности» О. И. Кобленц-Мишке [5] с морскими формами и пресноводными диатомовыми, Б. Я. Слоботчикова и В. Г. Стройкиной [7] на оз. Севан и А. Д. Приймаченко на Рыбинском водохранилище, подтверждают значение железа в развитии диатомовых водорослей.

Основными потребителями кремния в водоеме являются диатомовые водоросли, представляющие одну из существенных групп планктонных организмов как пресных, так и соленых вод. Поэтому естественно, что вопрос о значении и роли кремния вызывает у альгологов существенный интерес. В данное время накопилась большая литература, посвященная развитию диатомовых водорослей в связи с сезонной динамикой кремния в водоемах.

При добавке кремния в культуру диатомовых, голодных в отношении этого элемента, поглощение его первое время идет очень энергично [22], после чего оно замедляется и, наконец, устанавливается на определенном уровне. При повышенных концентрациях кремния рост идет быстрее, но содержание его в клетке снижается [20]. По-видимому, при интенсивном росте водоросли не успевают его накапливать.

Концентрации кремния, нужные для лучшего развития диатомовых, разные авторы даже для одной и той же формы дают весьма различные.

В природных водах кремний встречается в виде растворимого окисла (SiO_2) и в виде коллоидных нерастворимых и растворимых соединений с неорганическими и органическими веществами. В какой форме диатомовые могут использовать кремний, еще не вполне ясно. Бирдже и Жудай [11] показали, что *Fragillaria pinnata* может усваивать и коллоидальный кремний. Левин [23] считает, что коллоидальный кремний, не дающий реакции с молибденом, не способствует росту диатомей. По некоторым данным, диатомовые могут использовать кремний агара и его зола [11]. О. П. Виноградов и Е. Е. Бойченко [2] наблюдали разрушение диатомовыми каолина.

Какова же роль кремния в жизни этой группы водорослей? Левин [22, 23] связывает потребление кремния с дыханием. Проведенные им наблюдения показали, что добавка в культуру диатомовых кремния повышает у них в темноте дыхание и усвоение этого элемента. Вещества, стимулирующие дыхание (углеводы), усиливают поступление в клетку кремния и, наоборот, угнетающие дыхание (CdCl_2), снижают его накопление. Однако отсутствие кремния не останавливает развития диатомовых [10]. Но как показали наблюдения, проведенные в нашей лаборатории, в культурах без внесения кремния (кроме поступающего из стекла и реактивов) водоросли очень быстро теряют четкость структуры оболочек. Необходимость образования структурной, зачастую очень сложной, кремниевой оболочки у диатомовых до сих пор альгологами не выяснена. Последние данные по изучению структур диатомовых створок при помощи электронного микроскопа наводят на мысль о том, что они помогают водорослям наиболее полно использовать солнечную энергию, так как отраженный от поверхности луч получает возможность, благодаря этим структурам полностью или частично возвратиться обратно. Такая экономия света нужна прежде всего глубоководным морским формам, у которых структура створок наиболее сложна. Диатомовые пресных мелководных водоемов имеют в большинстве случаев слабовыраженную структуру створок. Но и здесь она сложнее у бентосных форм, чем у планктонных.

Потребление кремния диатомовыми, возможно, связано с потреблением ими железа. Оба эти элемента имеют сходную сезонную динамику в водоеме и, вступая во взаимное соединение, удерживаются в растворе.

Опыты, проведенные нами с *Asterionella*, показали, что действие одного железа дает лучшие результаты, чем одного кремния. Но при одновременном внесении в культуру кремния и железа эффект действия последнего заметно повышается [4]. Следовательно, присутствие кремния активизирует железо.

Положительную роль марганца в жизни высших растений и водорослей надо считать признанной. Действие его в клетке сводится к реоксидации в ней железа [16]. Обладая более высоким окислительным потенциалом, чем железо, марганец способствует переходу последнего из закисного в окисное. Таким образом, марганец предохраняет клетку от чрезмерного накопления в ней активного железа и, следовательно, от отравления им. При чрезмерных количествах марганца растение может

страдать от недостатка железа. Поэтому для нормального роста клетки необходимы определенные соотношения железа и марганца [13, 31].

Свет и температура в природе тесно связаны между собой, поэтому трудно оценить раздельно их значение для развития фитопланктона. Но характер воздействия их на клетку различен. Действие световой энергии ограничено непосредственным воздействием на клетку и используется только для одного внутриклеточного процесса—фотосинтеза. Тепловая энергия солнечной радиации может непосредственно влиять на интенсивность ряда процессов, происходящих в клетке, а кроме того, может воздействовать на жизнедеятельность клетки косвенным путем, вызывая физико-химические и химические изменения окружающей среды при термических перемешиваниях водных масс в водоеме. Поэтому в природных условиях крайне сложно уловить непосредственное воздействие термического фактора.

Большинство представителей фитопланктона, передвигаясь в больших реках с севера на юг и обратно, приспособились к обитанию в условиях большого температурного интервала. Но максимальное развитие их происходит в более узком температурном пределе, специфичном для каждого вида.

При исключении светового фактора Роде [32] изучал влияние температуры на развитие диатомовых и пришел к выводу, что температура может дать наилучший эффект лишь в том случае, если она находится в определенном соотношении с интенсивностью освещения.

Косвенное воздействие температуры на фитопланктон обуславливает явление сезонной периодичности в развитии диатомовых. Весной и осенью в результате термических перемешиваний водных слоев водоема происходит резкое изменение в химическом составе водной его толщи, имеющей сходные закономерности в эти оба сезона. Эти закономерности изменения химизма воды обуславливают и соответствующие закономерности в изменении видового состава фитопланктона.

На одну и ту же освещенность различные группы водорослей реагируют, как это показала И. Л. Пырина [6], различно.

В вегетационный период света бывает вполне достаточно. Летом даже в самом поверхностном слое (0—0,5 м) наблюдается угнетение фотосинтеза, и максимум его перемещается на большую глубину.

Интенсивность фотосинтеза не всегда совпадает с интенсивностью размножения. Лунд [25] при экспозиции *Asterionella* в водоем на разных глубинах, а Майерс [27] на *Chlorella* показали, что максимум роста падает на освещенность, в четыре раза меньшую, чем максимум фотосинтеза, т. е. в пределах освещенности, необходимой для наилучшего фотосинтеза, рост снижается. И. Л. Пырина установила, что с увеличением биомассы фитопланктона интенсивность фотосинтеза в водоеме падает.

Различные формы водорослей реагируют также по-разному на длительность светового дня. Этот вопрос освещен в работе О. И. Феоктистовой [9]. Немецкие исследователи [34] изучали действие интенсивности света, ритмичность смены дня и ночи и их длительность на скорость размножения и величину клеток на разных стадиях цикла развития *Chlorella*. Влияние различных частей спектра на развитие водорослей изучено очень слабо.

Мутность в водоеме воздействует на водоросли косвенным путем как фактор, изменяющий оптические свойства воды, и непосредственно как

химический и чисто механический фактор. Взвешенные в воде частицы органического и неорганического происхождения задерживают светопроникновение и, следовательно, тормозят фотосинтез. Роль мутности как химического фактора в водоеме может быть положительной или отрицательной в зависимости от видового состояния водорослей. Так, сине-зеленые водоросли плохо переносят взмучивание, в то время как развитие диатомовых в ряде случаев с увеличением мутности повышается [15].

Цветность подобно мутности изменяет оптические и химические свойства водной среды. Но цветность как химический фактор действует на развитие водорослей в большинстве случаев только отрицательно, так как гуминовые вещества, обуславливающие бурную окраску воды, создают для большинства водорослей неблагоприятный химизм среды.

Скорость передвижения водных масс может оказать на фитопланктон чисто механическое воздействие и может быть также причиной нарушения условий фотосинтеза при перемещении клетки из слоя максимального освещения в глубь водной толщи. Особенно резко это сказывается на сине-зеленых. Исследования показали [3], что на Рыбинском водохранилище ветровые перемешивания водных слоев являются основной причиной прекращения цветения, вызванного сине-зелеными. Кроме того, взмучивание донных отложений является косвенной причиной химических изменений водных масс и их газового режима.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Баславская С. С., Киселева Т. Е. 1954. Докл. АН СССР, 98.
- [2] Виноградов О. П., Бойченко Е. Е. 1942. Докл. АН СССР, 37. [3] Гусева К. А. 1958. Тр. Биол. ст. Борок., 3. [4] Гусева К. А. 1952. Тр. Всес. гидробиол. об-ва, 4. [5] Кобленц-Мишке О. И. 1954. О минеральном питании некоторых черноморских диатомовых водорослей. Автореф. дис., М. [6] Пырина И. Л. 1959. Тр. Ин-та биол. водохранилищ, 4. [7] Слабодчиков Б. Я., Стройкина В. Г. 1953. Изв. АН СССР, сер. биол., 6—7.
- [8] Успенский Е. Е. 1925. Тр. Ботан. ин-та МГУ. [9] Феоктистова О. И. 1959. Тр. Ин-та биол. водохранилищ, 4. [10] Bachrach E., Lefèvre M. 1926. J. physiol. pathol. gener., 27. [11] Birge E., Juday Ch. 1922. Wisconsin. Geol. Nat. Hist. Survey, Bull., 64. [12] Cooper L. H. N. 1948. J. Marine Biol. Assoc. U. K., 27. [13] Gerloff G. C., Skoog F. 1957. Ecology, 38. [14] Goldberg E. D. 1952. Biol. Bull., 102. [15] Griffith Ruth E. 1955. Ecology, 36. [16] Hopkins E. F. 1930. Science, 72, 1876. [17] Harvey H. W. 1937. J. Marine Biol. Assoc. U. K., 22. [18] Harvey H. W. 1945. Recent advances in the chemistry and biology of sea water. Cambridge. [19] Harvey H. W. 1947. J. Marine Biol. Assoc. U. K., 22. [20] Orgensen E. G. 1955. Physiol. plantarum., 8. [21] Kessler E. 1953. Mechanismus der Nitrat Assimilation. [22] Lewin J. C. 1954. J. Gen. Physiol., 37. [23] Lewin J. C. 1955. Plant Physiol., 30. [24] Lewin J. C. 1955. J. Gen. Physiol., 39. [25] Lund J. W. 1948. J. Ecol., 37, 38. [26] Lund J. W. 1955. Proc. Soc. water treat. and examination, 4. [27] Myers J. E. 1951. Annual Rev. Microbiol., 5. [28] Pearsall W. H. 1930. J. Ecol., 18. [29] Pearsall W. H. 1932. J. Ecol., 20. [30] Pringsheim E. G. 1934. Planta., 22. [31] Pringsheim E. G. 1953. New. Phytologist, 52. [32] Rodhe W. 1948. Symbolae botan. upsaliensis, 10. [33] Waksmann. 1937. Цитируется по Harvey. 1937. [34] Wanka F. 1959. Arch. Microbiol., 34.

ЗАВИСИМОСТЬ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ОТ СОСТАВА ФИТОПЛАНКТОНА

И. Л. ПЫРИНА

(Институт биологии водохранилищ Академии наук СССР)

Изучая первичную продукцию водоемов, многие исследователи отмечали отсутствие прямой зависимости между фотосинтезом и биомассой водорослей [1, 3, 4, 6, 10]. Причины этого явления неясны. Исследования в этом направлении проводилось мало. Можно лишь сослаться на лабораторные опыты Вердайна [11], изучавшего интенсивность фотосинтеза озерного планктона при разных его концентрациях. В настоящем сообщении приводятся данные, которые получены нами при выяснении соотношения интенсивности фотосинтеза с биомассой планктона разного состава в природной обстановке. Исследования заключались в измерении первичной продукции, созданной фитопланктоном под единицей поверхности водоема.

Наблюдения проводились в течение летнего сезона 1958 г. на Ивановском, Рыбинском и Куйбышевском водохранилищах. Отдельные опыты ставились на Волге в районе гг. Горького и Камышина. При постановке опытов, кроме первичной продукции, учитывались видовой состав и биомасса фитопланктона,¹ измерялась суммированная за время опыта энергия солнечного света, падающая на поверхность водоема, температура и прозрачность воды.

Вода для опытов отбиралась 10-литровым батометром системы Н. А. Дзюбана с поверхности или с глубины 0,5 м. Большой объем батометра позволял одновременно получать воду для измерения первичной продукции и учета фитопланктона.

Фотосинтез измерялся по разности содержания кислорода в светлых и темных склянках. Применяемые в опытах склянки были шарообразной формы с притертыми пробками объемом 150 см³. Наполненные водой и укрепленные в специальных держателях, они в течение суток экспонировались в водоеме на глубине 0; 0,5; 1; 2; 3 м.

Для учета фитопланктона 0,5 л воды концентрировалось с помощью мембранного фильтра (марки «предварительный»). Клетки подсчитывались в камере типа Нажотта вместимостью 1/100 см³, и обычным методом определялась их биомасса.

Измерение световой энергии производилось с помощью фотоинтегратора [2], позволившего получить просуммированную за время опыта энергию радиации в пределах 400—700 тм, которая выражалась в ккал/м² физиологической радиации.

¹ Фитопланктон обрабатывал А. Л. Ильинский.

Принимая, что продукция фотосинтеза под 1 м² площади водоема изменяется соответственно поверхностной освещенности и прозрачности воды [9], среднюю интенсивность фотосинтеза в водной толще пересчитывали на единицу световой энергии (1000 ккал) и единицу прозрачности (100 см).

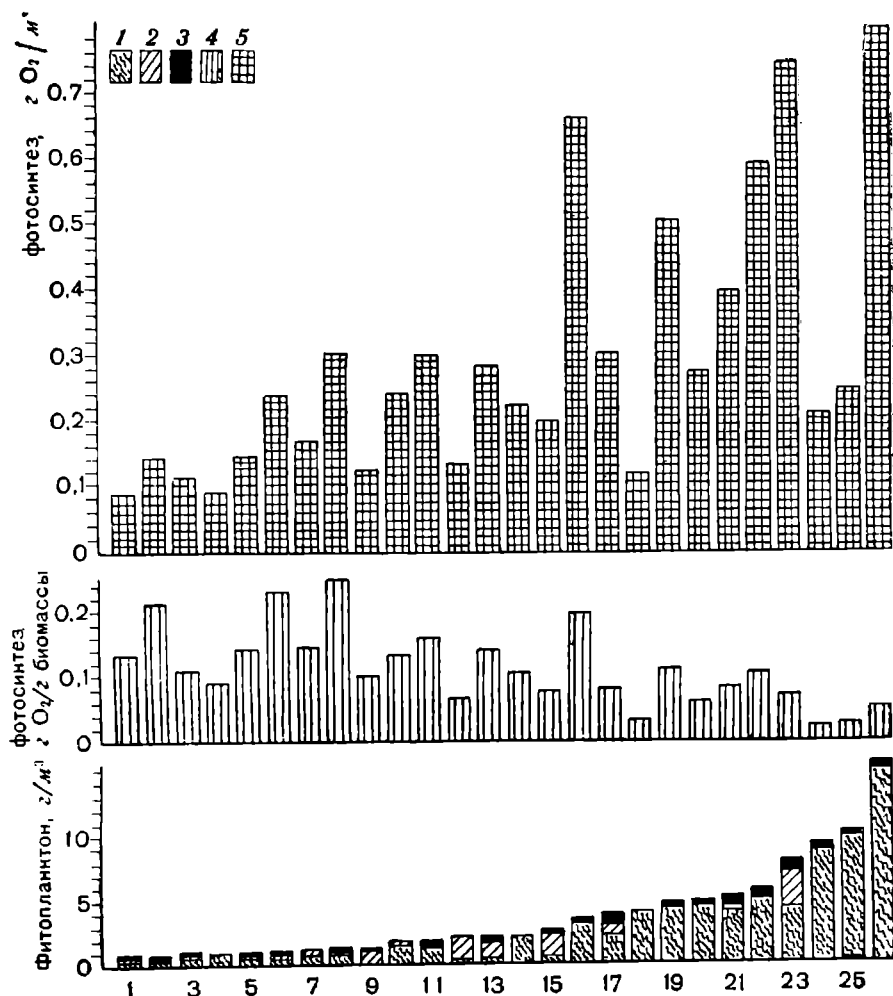


Рис. 1. Интенсивность фотосинтеза фитопланктона при различной биомассе:

1—диатомовые; 2—сине-зеленые; 3—прочие; 4,5—фотосинтез.

Цифры под столбиками обозначают номера опытов

Результаты всех опытов по учету первичной продукции, приведенные к одинаковым световым условиям и расположенные в порядке возрастания биомасс, представлены на рис. 1. Данные показывают, что интенсивность фотосинтеза водорослей снижается с нарастанием их биомассы, а продукция органического вещества в единице объема воды повышается. Как видно, большая концентрация фотосинтезирующих орга-

низмов, хотя и обладающих пониженной интенсивностью фотосинтеза, обеспечивает максимальную первичную продукцию в единице объема воды.

Аналогичная картина наблюдается в тех же опытах, отнесенных к конкретным условиям водоема (рис. 3). Значительные сезонные колебания биомассы планктона в водоеме обычно не вызывают соответствующих изменений в продуцировании органического вещества. При слабом развитии планктона малая плотность его компенсируется повышенной фотосинтетической активностью водорослей. Во время цветения первичная продукция максимальная, однако меньше ожидаемой для данной биомассы фитопланктона.

От общей закономерности, отражающей соотношение фотосинтеза и биомассы фитопланктона, возможны отдельные отклонения. В большинстве случаев они соответствуют изменениям в составе планктона. Как видно из рис. 1, планктон, состоящий главным образом из сине-зеленых, характеризуется пониженной интенсивностью фотосинтеза.

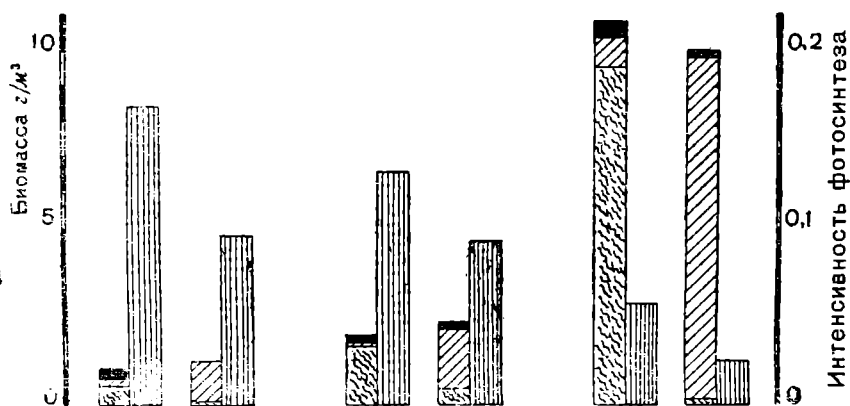


Рис. 2. Интенсивность фотосинтеза фитопланктона различного состава. Обозначения те же

Чтобы получить более наглядное представление о сравнительном фотосинтезе у различных групп водорослей (главным образом диатомовых и сине-зеленых, составлявших основную массу планктона в наших опытах), были проведены 3 серии опытов с планктоном близких биомасс, но различного состава. На рис. 2 приведены средние результаты каждой серии опытов. Во всех трех случаях интенсивность фотосинтеза «диатомового планктона» выше, чем планктона, состоящего из сине-зеленых.

По-видимому, имеются соответствующие различия в фотосинтезирующей особенности отдельных родов и видов водорослей. Максимальная интенсивность фотосинтеза получена в опытах, в которых фитопланктон был представлен главным образом одноклеточными диатомовыми *Stephanodiscus* и *Cyclotella* (рис. 1, № 11, 16).

Различия в фотосинтезирующей способности диатомовых и сине-зеленых сказываются на первичной продукции в водоеме (рис. 3). Максимальные величины первичной продукции ($4-6 \text{ г } O_2/м^2 \cdot \text{сутки}$) были обнаружены в июне, во время цветения диатомовых (у плотины Иваньковского водохранилища и на Камском плесе Куйбышевского водохра-

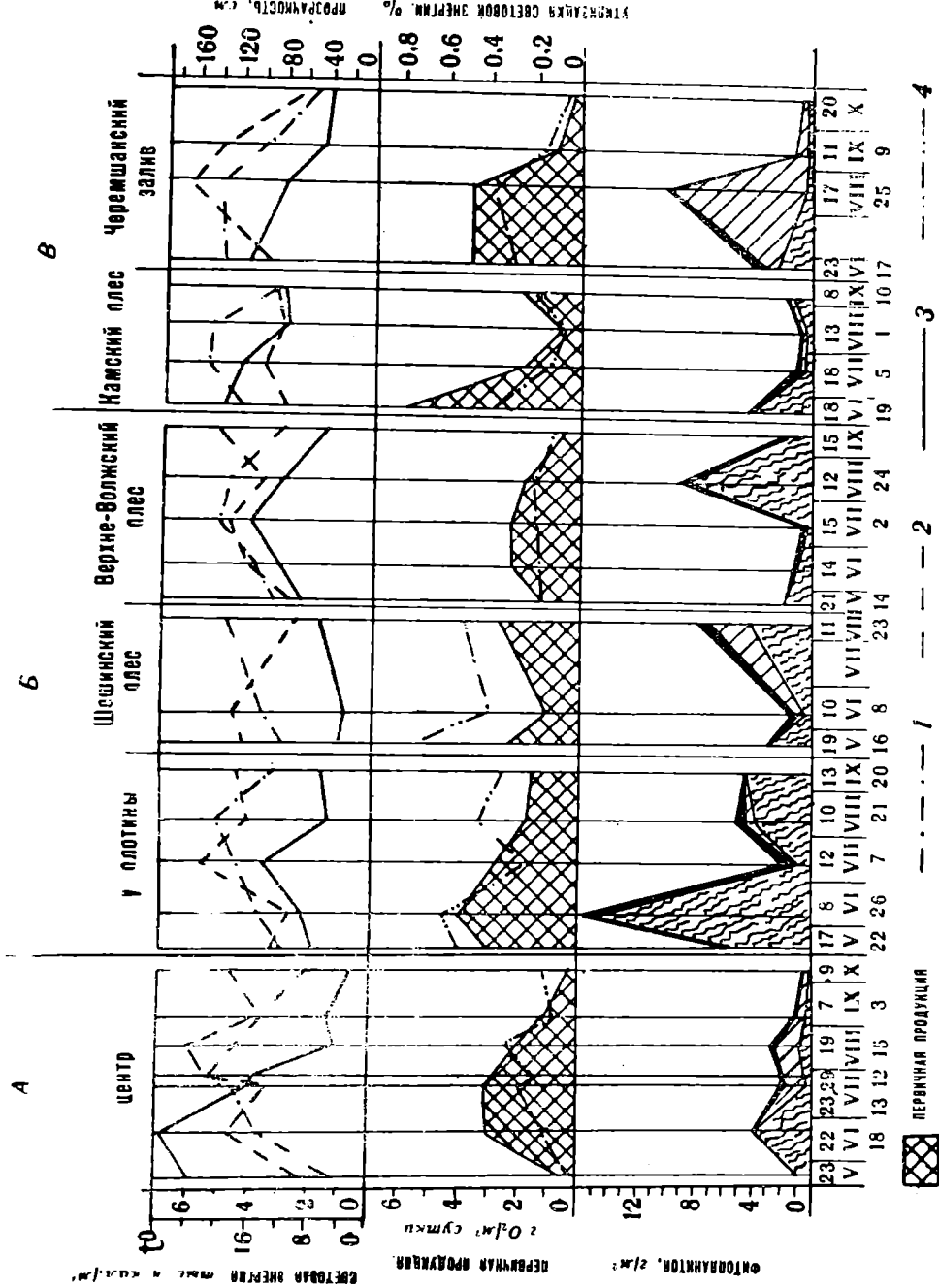


Рис. 3. Первичная продукция и утилизация световой энергии фитопланктоном различного состава в Рыбинском (А), Ивановском (Б) и Куйбышевском (В) водохранилищах: 1—температура, °С; 2—прозрачность, см; 3—световая энергия, тыс. ккал/м²; 4—утилизация световой энергии, %.

Цифры под вертикальными прямыми обозначают дату наблюдений и номера опытов

нилища). Продукция органического вещества в Ивановском водохранилище, где преобладают диатомовые, выше, чем в расположенном в этой же лесной зоне Рыбинском водохранилище, в котором развиваются, кроме диатомовых, и сине-зеленые. Ранее нами было установлено, что в хвостовой части водохранилищ озерно-речного типа (Куйбышевское, Горьковское), где фитопланктон состоял из диатомовых, продукция фотосинтеза выше, чем в нижней озерной части, где развивались сине-зеленые [6].

Говоря об эффективности утилизации света планктоном различного состава, можно отметить, что «диатомовый планктон» лучше использует световую энергию, чем «сине-зеленый». В Ивановском водохранилище, где доминируют диатомовые, утилизация света максимальная. Здесь в процессе фотосинтеза использовалось 0,2—0,8% физиологически активной солнечной энергии (рис. 3, Б). В Куйбышевском водохранилище, где при такой же биомассе планктон составляли диатомовые и сине-зеленые водоросли, утилизировалось несколько меньше энергии физиологической радиации—около 0,05—0,4% (рис. 3, В). Для фитопланктона Рыбинского водохранилища, представленного обеими группами, но более бедного по биомассе, получены минимальные величины утилизации, порядка 0,03—0,3% (рис. 3, А).

Наши данные по утилизации световой энергии и по величине первичной продукции под единицей поверхности воды не могут характеризовать соответствующие величины в условиях водоема, так как при постановке опытов не учитывалось вертикальное распределение фитопланктона. Они показывают лишь фотосинтезирующую способность планктона определенного состава, его продуктивность в различных условиях.

Значительная фотосинтетическая активность в водоеме диатомовых, особенно их повышенная способность утилизировать проникающую в воду световую энергию, согласуется со сравнительно небольшой потребностью этих водорослей в свете. Малая потребность диатомовых в световой энергии проявляется при культивировании их в лабораторных условиях, где для развития диатомовых требуется меньшее количество света, чем для развития сине-зеленых [8], а следовательно глубина фотосинтезирующего слоя у диатомовых больше, чем у сине-зеленых [7]. Фотосинтез у диатомовых водорослей интенсивнее протекает при умеренной освещенности, а у сине-зеленых—при высокой интенсивности света [5]. Диатомовые, по-видимому, способны фотосинтезировать в широком интервале световых условий в водоеме, меняя лишь глубину максимального фотосинтеза, а продуцирование сине-зеленых приурочено к условиям интенсивного освещения. Поэтому «диатомовый планктон» полнее утилизует световую энергию в водной толще и дает больший выход первичной продукции.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Баславская С. С., Кобленц-Мишке О. И., Удалова Л. А., Чистякова Е. А. 1953. Сб. Водоемы Гос. лесн. полесаш. полосы Камышин—Сталинград.
- [2] Белл Л. Н., Чмора С. Н., Корнильев В. П. 1959. Физиол. раст., 6. [3] Бессемянова Н. П. 1957. Тр. Севастоп. биол. ст., 9. [4] Винберг Г. Г., Иванова А. И. 1935. Тр. Лимнол. ст. в Косине, 20. [5] Пырина И. Л. 1959. Тр. Ин-та биол. водохранилищ, 4. [6] Пырина И. Л. 1959. Бюлл. Ин-та биол. водохранилищ, 3. [7] Сорокин Ю. И. 1957. Тр. Всес. гидробиол. об-ва, 7. [8] Феоктистова О. И. 1959. Тр. Ин-та биол. водохранилищ, 4. [9] Edmondson W. T. 1956. Ecology, 37. [10] Rodhe. 1958. Verhandl Internat. Ver. Limnol., 13. [11] Verduin J. 1951. Plant. Physiol., 26.
-

ТЕЧЕНИЕ КАК ФАКТОР, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЙ РАЗВИТИЕ ФИТОПЛАНКТОНА В ВОДОЕМЕ

А. Д. ПРИЙМАЧЕНКО

(Институт биологии водохранилищ Академии наук СССР)

В настоящем сообщении главное внимание уделяется вопросу о составе и распределении общей биомассы фитопланктона в водоемах в зависимости от их скоростного режима. Исследования проводились на Волге в районе Ярославля—Сталинграда в начале сентября 1955 г. и в конце августа—начале сентября 1957 г., т. е. до и после зарегулирования стока реки, а также на Куйбышевском и Горьковском водохранилищах в различные сезоны 1956—1957 гг. Пробы фитопланктона брались по продольной оси водоемов из различных горизонтов сотрудниками гидрологической лаборатории. Соответственно измерялись скорости течения.

До зарегулирования стока на участке Волги от Ярославля до Сталинграда основную массу растительного планктона составляли диатомовые с преобладанием *Melosira italica*, *Stephanodiscus astraea*, *St. Hantzschii*. В распределении общей биомассы фитопланктона по продольной оси реки резких колебаний не наблюдалось.

Некоторые повышения или снижения биомассы в районе Ярославля—Куйбышева, как было установлено раньше [4], объясняются главным образом влиянием притоков. На участке ниже Куйбышева, где мало притоков, значительных колебаний биомассы фитопланктона не наблюдалось.

После зарегулирования стока в планктоне этого участка реки произошли существенные изменения. Были отмечены резкие скачки общей биомассы по продольной оси реки и увеличение количества сине-зеленых.

В августе—сентябре 1957 г. преобладание диатомовых с руководящими видами *Melosira italica*, *Stephanodiscus astraea*, *St. Hantzschii* наблюдалось лишь на участках с большими скоростями течения. На участках со слабым течением из указанных видов в значительном количестве встречалась лишь *Melosira italica*. На участке от устья р. Елнать до Городца основная биомасса диатомовых в это время была представлена видами *Melosira italica*, *M. Binderana*, *Asterionella formosa*. В районе Камское устье—Березовка диатомовые целиком были вытеснены сине-зелеными водорослями, среди которых преобладали *Microcystis aeruginosa* и *Aphanizomenon flos-aquae*.

Биомасса диатомовых на участке от устья р. Елнать до Чкаловска и сине-зеленых на участке от Камского устья до Березовки в августе—сентябре 1957 г. повышалась соответственно снижению скоростей течения. Резкое увеличение скоростей течения в нижнем бьефе Куйбышев-

ской ГЭС явилось, вероятно, одной из главных причин резкого падения здесь общей биомассы фитопланктона, основу которого, судя по его составу в приплотинном участке водохранилища, должны были составлять сине-зеленые водоросли. Увеличение биомассы фитопланктона в нижнем бьефе Куйбышевской ГЭС началось лишь на расстоянии 230 км от плотины, где преобладали диатомовые и протоккокковые.

Зависимость состава и распределения биомассы фитопланктона от скоростей течения наиболее отчетливо выражается в водохранилищах, возникших на реках, поскольку они в отличие от других водоемов характеризуются резким изменением этого фактора как территориально, так и по сезонам.

В различные сезоны 1956 г. нами проводились наблюдения за распределением скоростей течения и биомассы основных групп фитопланктона по продольной оси Куйбышевского водохранилища. В мае, когда скорости течения в водохранилище были довольно высокими, по всей его акватории доминировали диатомовые. К летнему периоду проточность водохранилища заметно снизилась, и в планктоне появились сине-зеленые. Причем в июне и августе на участке от плотины до Черемшанского залива, где течение воды практически отсутствовало, они составляли основную биомассу планктона. Выше Черемшанского залива, где скорости течения оставались довольно высокими, в планктоне доминировали диатомовые.

Осенью проточность Куйбышевского водохранилища заметно увеличилась. Так, в октябре неуловимыми скорости течения были лишь в районе Березовки. Сине-зеленые к этому времени из планктона выпали, и во всем водохранилище преобладали диатомовые. Причем в приплотинном районе значительную часть биомассы диатомовых составляли виды *Asterionella formosa*, *Flagilaria crotonensis* и *Synedra ulna* v. *amphirhynchus*, а в остальной части они были представлены видами *Melosira italica* и *Stephanodiscus Hantzschii*. Таким образом, смена состава фитопланктона в Куйбышевском водохранилище на протяжении вегетационного периода соответствовала изменениям его скоростного режима.

Еще более убедительно иллюстрируют зависимость состава фитопланктона от проточности водоема данные, полученные в одни и те же календарные сроки разных лет. При этом исключается связанное с сезонностью различное влияние на фитопланктон целого ряда других факторов. Как показали исследования, более высокая проточность Куйбышевского водохранилища в августе 1956 г. определила значительно больший процент в планктоне диатомовых и меньший процент сине-зеленых по сравнению с августом 1957 г. Так, в августе 1956 г. при колебаниях скоростей течения на участке от Чебоксар до плотины 0,00—0,92 м/сек, почти 61,3% всей биомассы фитопланктона составляли диатомовые водоросли и 29,9% сине-зеленые. В августе 1957 г. при колебаниях скоростей течения 0,00—0,38 м/сек удельный вес диатомовых в общей биомассе снизился до 41,6%, а сине-зеленых повысился до 42,3%. Преобладание сине-зеленых над диатомовыми в обоих случаях началось в районе резкого падения скоростей течения. В августа 1956 г. это наблюдалось в районе Черемшанского залива, а в августе 1957 г. несколько выше Тетюшей.

Таким образом, состав фитопланктона и соотношение его основных групп определяются скоростным режимом водоема. Изменения послед-

него влекут за собой соответствующие изменения в фитопланктоне. Причем преобладание сине-зеленых над диатомовыми, как и смена руководящих видов последних, территориально совпадает с резким падением скоростей течения.

В результате исследований, проведенных нами на Горьковском и Куйбышевском водохранилищах, установлено, что появление в планктоне значительных количеств сине-зеленых водорослей наблюдается при скоростях течения, не превышающих 0,1 м/сек. Преобладание их в планктоне отмечается при скоростях не выше 0,04 м/сек. Смена руководящих видов диатомовых в связи с изменением скоростей течения наблюдалась и при более высоких скоростных режимах (до 0,1 м/сек).

Распределение общей биомассы фитопланктона по продольной оси Куйбышевского водохранилища весьма неравномерное и в течение вегетационного периода меняется. Так, в мае по всей его длине наблюдалось уменьшение общей биомассы по направлению к плотине. Летом и осенью уменьшение общей биомассы по направлению к плотине наблюдалось только в верхних районах, где преобладали диатомовые водоросли. В нижних районах водохранилища, где преобладали сине-зеленые и диатомовые с руководящими видами *Asterionella formosa*, *Fragilaria crotonensis* и *Synedra ulna* v. *amphirhynchus*, по направлению к плотине общая биомасса фитопланктона увеличивалась. В районе смены состава фитопланктона во всех случаях наблюдалось резкое ее падение.

Уменьшение биомассы диатомовых по направлению к плотине неоднократно наблюдал Д. О. Свиренко в Днепровском водохранилище, объясняя это: 1) гибелью водорослей вследствие отравления их заводскими сточными водами; 2) осаждением отмерших клеток на дно в связи с уменьшением скоростей течения и 3) сменой химического состава воды, вызванного затоплением поймы. Первое положение опровергнуто исследованиями Э. С. Гаухман [1]. Остальные, возможно, правомерны, но, на наш взгляд, основная причина этого явления заключается в том, каково отношение к течению воды отдельных видов водорослей, населяющих водохранилище. Приведенные в табл. 1 данные по распределению численности наиболее богато представленного в волжских водохранилищах видов водорослей по продольной их оси показывают, что по отношению к фактору течения среди них резко выделяются две экологически разнородные группы. Одну из них составляют диатомовые — *Melosira italica*, *M. islandica*, *M. granulata*, *Stephanodiscus Hantzschii*, *Cyclotella Meneghiniana*, для вегетации которых условия большей проточности являются более благоприятными, чем условия малой проточности. Другую группу составляют *Melosira Binderana*, *Asterionella formosa*, *Fragilaria crotonensis* из диатомовых; *Aphanizomenon flos-aquae* и *Microcystis aeruginosa* из сине-зеленых, для вегетации которых более благоприятны условия малой проточности или стоячей воды. Такую же точку зрения в отношении видов рода *Melosira* и сине-зеленых высказал И. А. Киселев [3]. Эти данные объясняют преобладание диатомовых в реках и водохранилищах при больших скоростях течения и уменьшение общей биомассы фитопланктона по направлению к плотине, равно как и преобладание сине-зеленых или значительное развитие из диатомовых *Melosira Binderana*, *Asterionella formosa*, *Fragilaria crotonensis* в водохранилищах при малых скоростях течения и увеличение общей биомассы по направлению к плотине.

Следует отметить, что уменьшение общей биомассы водорослей в водохранилищах по направлению к плотине частично обусловливается также выпадением из толщи воды бентосных и факультативно-планктонных форм вследствие уменьшения скоростей течения.

В свете наших представлений о роли течения в развитии фитопланктона в водоеме становятся понятными сезонные изменения состава и распределения его общей биомассы в других водохранилищах равнинных рек Европейской части СССР. Так, по данным Д. О. Свиренко и других исследователей [1, 2], в Днепровском и Угличском водохранилищах, характеризующихся большой проточностью, по всей площади весь вегетационный период преобладают диатомовые водоросли и по направлению к плотине наблюдается падение общей биомассы фитопланктона. В других водохранилищах равнинных рек Европейской части преобладание диатомовых и падение общей биомассы фитопланктона по направлению к плотине по всей длине водохранилища наблюдается только весной, в период максимальных расходов воды водохранилищ. Летом такой состав и распределение общей биомассы сохраняется только в русловых участках, где скорости течения остаются высокими весь вегетационный период. В расширенных или озерных участках в связи с резким падением скоростей течения наблюдается смена распределения общей биомассы и состава фитопланктона. В водохранилищах степной и лесостепной зоны (Каховское, Цимлянское, Куйбышевское), как правило, диатомовые нацело вытесняются сине-зелеными. В водохранилищах лесной полосы (Иваньковское, Горьковское, Рыбинское) чаще происходит лишь смена видового состава диатомовых, и только в самые теплые месяцы наблюдается более или менее значительное развитие сине-зеленых. Распределение общей биомассы фитопланктона по продольной оси водохранилища представляется обычно в виде кривой с одним повышением в верховьях, а другим—в низовьях и резким ее снижением в районе смены преобладающих видов фитопланктона.

Придавая ведущее значение скоростям течения как фактору, определяющему состав и распределение общей биомассы фитопланктона в водохранилищах, нельзя не учитывать других условий. Если тот или иной фактор, оказывающий влияние на развитие фитопланктона, не зависит от скоростей течения, он нарушает общую картину. Например, в Угличском водохранилище характерное для него распределение общей биомассы по продольной оси часто нарушается в связи со спецификой перераспределения в нем водных масс, определяющимся режимом работы Угличской и Иваньковской ГЭС. В Горьковском водохранилище в отличие от других ранней весной и поздней осенью наблюдается повышение общей биомассы по направлению к плотине, что объясняется спецификой температурных условий, создающихся под влиянием выше лежащего Рыбинского водохранилища. Не характерное для речных участков распределение общей биомассы фитопланктона в верховьях Иваньковского водохранилища объясняется спецификой состава фитопланктона верхневолжских вод, являющихся основным источником питания водохранилища [5].

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Гаухман З. С. 1955. Вестн. н.-и. ин-та гидробиол. Днепропетр. ун-та, 11.
[2] Гусева К. А. 1955. Тр. Биол. ст. Борок, 2. [3] Киселев И. А. 1948. Тр. Зоол. ин-та, 8. [4] Приймаченко А. Д. 1959. Тр. Ин-та биол. водохр., 2. [5] Приймаченко А. Д. 190. Там же, 3.
-

МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ КАК ФАКТОР ПОВЫШЕНИЯ ИНТЕНСИВНОСТИ И ПРОДУКТИВНОСТИ ФОТОСИНТЕЗА ВОДОРОСЛЕЙ

С. С. БАСЛАВСКАЯ

(Московский государственный университет)

Изучение фотосинтеза и образования органического вещества водорослями в настоящее время очень актуально. Новообразование фитопланктоном органического вещества в процессе ассимиляции углекислоты—один из факторов, определяющих продуктивность водных бассейнов. Перспективным дополнительным сырьем для получения белков, витаминов и других продуктов являются массовые культуры одноклеточных протококковых водорослей [10, 11, 17].

В течение ряда лет на кафедре физиологии растений Московского государственного университета ведутся работы по изучению действия основных элементов минерального питания—азота и фосфора—на фотосинтез водорослей.

Исследованиями 1949—1950 гг., проведенными в природных условиях в водоемах Камышинского района, было установлено положительное действие азотных и фосфорных удобрений, особенно при их совместном внесении, на размножение водорослей и на интенсивность их ассимиляции. Опыты показали, что для поддержания на высоком уровне ассимиляционной деятельности планктонных водорослей удобрения целесообразно вносить в водоем периодически небольшими порциями [1, 2, 4].

Для физиологического анализа и выяснения природы действия элементов минерального питания на фотосинтез растений были проведены и в настоящее время продолжают исследования с протококковыми водорослями в лабораторных условиях. Основным объектом этих исследований служит *Scenedesmus quadricauda*; в последние годы часть опытов проведена со *Scenedesmus obliquus*. В 1959 г. в условиях массовой культуры изучалась *Chlorella vulgaris*.

Опыты со *Scenedesmus quadricauda* и *Scenedesmus obliquus* проводились с альгологически чистыми культурами. Растения выращивались на разбавленной в 10 раз смеси Кнопа, содержащей 20 мг/л нитратного азота и 5,7 мг/л фосфора. Питательные смеси периодически меняли.

В опытах по изучению действия азота учитывали рост культуры (увеличение количества клеток), фотосинтез, содержание азота, белков и хлорофилла в растениях. Различная обеспеченность растений азотом создавалась в одной серии опытов выращиванием растений на питательных смесях с разными дозами азота (0,4; 20; 40 мг/л), в другой—добавлением азотных подкормок в различные сроки в суспензии водорослей, лишенных азота. В нескольких опытах сопоставлялось действие нитратной и аммиачной форм азота.

При культивировании растений на смесях с разными дозами азота содержание его в растениях сильно менялось—от 1,5—1,8% на сухой вес при низких дозах азота до 7—8 при высоких [6]. При одной и той же дозе азота в 20 мг/л большим содержанием его отличались растения на аммиачном источнике азота— $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ [7]. Содержание белков у хорошо обеспеченных азотом растений составляло 40—50% от сухого веса, при недостатке азота оно снижалось до 9—12%.

В опытах выявилась тесная связь между содержанием азота и хлорофилла в растениях. Хлорофилл («а» и «b») определялся на спектрофотометре СФ-4 в ацетоновом экстракте из свежих водорослей и рассчитывался в микрограммах на миллион клеток. При недостатке азота содержание хлорофилла в растениях резко снижалось. Это ясно выра-

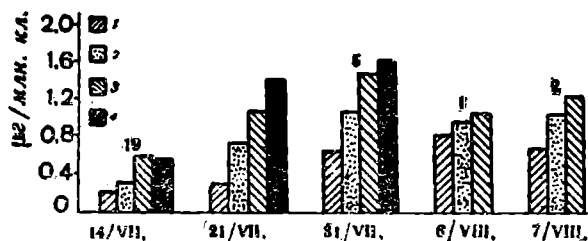


Рис. 1. Действие азота на содержание хлорофилла (µг/млн. кл.) в клетках *Scenedesmus quadricauda*: 1—без азота; 2—4 мг азота; 3—20 мг азота; 4—40 мг азота. Для каждого опыта указана длительность (в днях) пребывания растений на растворах

рольные растения (рис. 2). Водоросли не теряли способности синтезировать хлорофилл и после выдерживания на смесях без азота 2—3 и больше месяцев.

Более богатые азотом растения на аммиачном фоне отличались большим содержанием хлорофилла, чем растения на нитратном фоне азота. Однако, несмотря на большее содержание азота и хлорофилла в клетках водорослей, выращенных на среде с $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$, рост культуры и размножение клеток были несколько подавлены по сравнению с водорослями на нитратном азоте. Это связано, очевидно, с подкислением среды, обусловленным физиологической кислотностью сернокислого аммония. В наших опытах pH растворов не поддерживался постоянным и в течение дня значительно ме-

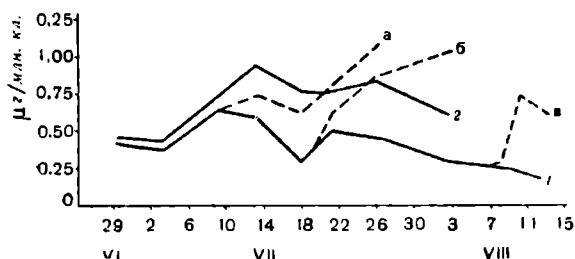


Рис. 2. Действие азотных подкормок на содержание хлорофилла (µг/млн. кл.) в водорослях: 1—без азота; 2—с азотом; а, б, в—соответствующие добавки азота к голодающей культуре

¹ В работах с подкормками азота принимала участие Е. Б. Куркова.

нялся. В некоторых работах отмечается отставание в росте *Scenedesmus quadricauda* на смесях с $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ и при pH 6,8—9,5 [19]. На смесях с азотнокислым аммонием развитие водорослей было таким же, как и на нитратном азоте, а в ряде случаев и лучшим. В опытах, проведенных летом 1959 г. с *Chlorella vulgaris*, в условиях массовой культуры также наблюдалось хорошее развитие водорослей при замене в среде Myers азотнокислого калия на азотнокислый аммоний.¹

Различная обеспеченность растений азотом сказалась и на интенсивности фотосинтеза (рис. 3), которая определялась по изменениям в содержании растворенного в воде кислорода, учитывая вавшегося методом Винклера, и рассчитывалась в микрограммах кислорода на миллион клеток или в миллиграммах кислорода на литр взвеси в час. Недостаток азота снижал интенсивность фотосинтеза. Сильное угнетение этого процесса наблюдалось при длительном выращивании растений на средах без азота. После внесения азотной подкормки интенсивность фотосинтеза этих растений повышалась (характер кривых примерно такой же, как на рис. 2).

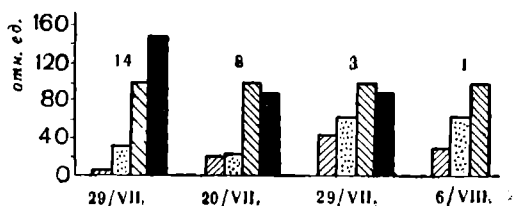


Рис. 3. Интенсивность фотосинтеза *Scenedesmus quadricauda* в относительных единицах при разных дозах азота. Обозначения те же, что и на рис. 1.

Интересно сопоставление данных по интенсивности фотосинтеза и содержанию хлорофилла. Недостаток азота снижает содержание хлорофилла и ослабляет процесс фотосинтеза, добавка азота до определенных пределов действует в обратном направлении. Однако прямой связи между этими показателями

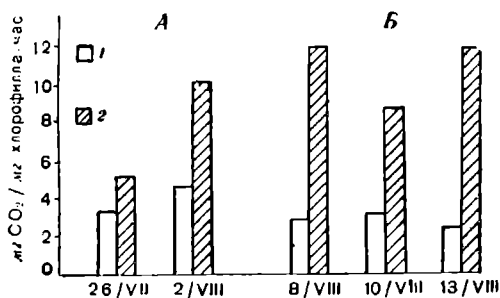


Рис. 4. Действие азота на ассимиляционное число ($\text{мг. CO}_2/\text{мг хлорофилла в час}$): 1—без азота; 2—с азотом.

Азотная подкормка дана 19/VII (А) и 7/VIII (Б)

(рис. 4). Повышение ассимиляционного числа после добавки азота свидетельствует о более эффективном использовании единицы хлоро-

¹ Эти работы проводились совместно с сотрудниками Научно-исследовательского института кормов.

филла и, следовательно, о воздействии азота на протекание реакций фотосинтеза, не связанных с поглощением световой энергии. Этот вывод обоснован и результатами краткосрочных опытов, проведенных нами и другими исследователями [20], в которых положительное действие азота на фотосинтез наблюдалось уже через 1—2 часа при отсутствии за это время изменений в содержании хлорофилла. Такое разностороннее действие азота на ассимиляционную деятельность растений обусловлено воздействием его на характер и дальнейшие превращения образующихся при фотосинтезе продуктов, на использование ассимилятов, фиксацию CO_2 и т. д.

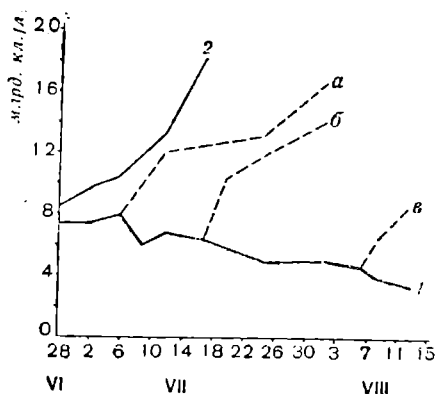


Рис. 5. Действие азота на рост культуры *Scenedesmus quadricauda*. Обозначения те же, что и на рис. 2

конечным урожаем и интенсивностью фотосинтеза [5].

Из изложенного видно, что азотное питание является очень действенным фактором, позволяющим воздействовать на общую продукцию органического вещества водорослями и на направленность обмена веществ в растениях, а также повысить в них содержание белков, пигментов.

Переходя к изложению опытов по действию фосфора, следует прежде всего отметить, что, несмотря на очень большую роль фосфора в обмене веществ растений, вопрос об участии его в процессе фотосинтеза долгое время не находил определенного ответа и был положительно решен лишь в последнее десятилетие. Разнообразие результатов, полученных в длительных опытах с наземными растениями, объясняется в значительной степени различиями в темпе развития и, следовательно, в физиологическом состоянии растений, выращенных на разных дозах фосфора. Более определенные результаты были получены в краткосрочных опытах при инъектировании или опрыскивании фосфатами листьев растений, выращенных на одинаковых питательных смесях и одинаковых, следовательно, по своему физиологическому состоянию.

Четко выявлено положительное действие фосфора на интенсивность фотосинтеза в работах, проведенных в последние годы с водными растениями [18] и с некоторыми водорослями [3, 4, 21]. В наших работах действие фосфора проявлялось как в длительных опытах — при выдерживании растений на испытываемых растворах в течение 3—15 дней, так

Повышение ассимиляционной деятельности растений, обусловленное режимом азотного питания, сопровождалось усиленным размножением клосток и большим накоплением общей биомассы водорослей (рис. 5). Для накопления органической массы большое значение имеет то, что у хорошо обеспеченных азотом водорослей интенсивность фотосинтеза во много раз (10—25) превышает интенсивность дыхания. При недостатке азота это отношение сильно уменьшено. Важным фактором в накоплении органического вещества является и наблюдающаяся у одноклеточных водорослей более тесная связь между

и в краткосрочных—при экспозиции на растворах 1—2 часа. Повышение фотосинтеза при неизменном содержании хлорофилла в растениях в краткосрочных опытах приводило к повышению ассимиляционных чисел при добавке фосфора. То же самое наблюдалось и при выращивании *Scenedesmus quadricauda* в течение 14 дней на смесях с разным содержанием фосфора—0,57; 1,14 и 5,7 мг Р/л. Содержание хлорофилла равнялось соответственно 1,57; 1,62; 1,67 $\mu\text{г/млн. кл.}$ Ассимиляционные же числа в миллиграммах CO_2 , рассчитанные по данным видимой ассимиляции, равнялись 3,96; 5,52; 9,95.

Для более детального анализа действия фосфора на протекание отдельно темновых и световых реакций фотосинтеза были проведены опыты по изучению действия фосфора на фотосинтез *Scenedesmus quadricauda* при разной освещенности [9]. Кривая зависимости интенсивности фотосинтеза от напряженности света имеет логарифмический характер. При низкой освещенности, когда интенсивность фотосинтеза пропорциональна напряженности света, скорость фотосинтеза определяется протеканием световых реакций. При высокой освещенности, изменения которой уже не сказываются на скорости фотосинтеза, последняя определяется протеканием темновых реакций. При изучении действия того или иного фактора на процесс фотосинтеза при разной напряженности света и установлении тех областей освещенности, в которых действие данного фактора проявляется, можно решить, на протекание каких реакций данный фактор влияет.

В предварительных опытах было установлено, что низкой освещенностью для наших водорослей является область примерно до 600—800 люкс, а высокой—выше 2000 люкс. Для опытов бралась культура, которая после 13—15 дней пребывания на полной питательной смеси помещалась на несколько дней на свежий питательный раствор без фосфора. Длительность экспозиции при определении фотосинтеза после добавки фосфора (NaH_2PO_4 из расчета 2 мг Р на литр) была 1—2 часа.

Из приведенных на рис. 6, 7 результатов двух опытов, достаточно четко характеризующих выявленные закономерности, видно, что добавление фосфора повышало интенсивность фотосинтеза на 20—60% как при высокой освещенности (2200—7500 люкс), так и при низкой (50—600 люкс). Это свидетельствует о влиянии фосфора на протекание как темновых, так и световых реакций фотосинтеза.

Положительное действие фосфора на протекание темновых реакций фотосинтеза вполне согласуется с современными представлениями об участии фосфорных соединений в ряде ферментативных реакций фотосинтеза. Кальвин [12] и другие ученые показали, что фосфор входит в состав многих промежуточных продуктов фотосинтеза, в том числе в первый улавливаемый продукт—фосфоглицериновую кислоту. Фосфорилированным является и акцептор углекислоты—рибулезодифосфат. Большую роль в процессе фотосинтеза играют богатые энергией соединения типа АТФ. Фосфорилированные соединения принимают участие не только в превращениях углерода, но и в переносе водорода при восстановлении фосфоглицериновой кислоты за счет образующихся в фотохимической реакции фотосинтеза активных восстановителей. Этот процесс протекает при участии восстановленных пиридиннуклеотидов. Собственно световой реакцией в настоящее время считается реакция фотовосстановления хлорофилла, а фотовосстановленный хлорофилл, согласно работам А. А. Красновского [13, 14], способен передавать во-

дород пиридиннуклеотидам. Реакция переноса водорода от восстановленной формы хлорофилла на пиридиннуклеотиды сопряжена и тесно примыкает к реакции фотовосстановления хлорофилла. Этим может быть объяснено действие фосфора на протекание и световой реакции фотосинтеза.

Следует отметить, что богатые энергией фосфорилированные соединения не только участвуют, но и образуются в процессе фотосинтеза

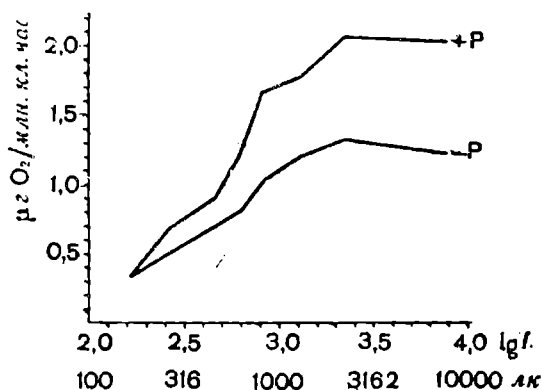


Рис. 6. Действие фосфора на интенсивность фотосинтеза *Scenedesmus quadricauda* ($\mu\text{г O}_2/\text{млн. кл. час}$) при разной освещенности

Так как в процессе фотосинтеза образуются различные фосфорсодержащие соединения, то можно ожидать определенной связи между фотосинтезом и фосфорным обменом растений, содержанием в них разных форм фосфора. Для выяснения вопроса об изменениях в фосфорном обмене растений за короткие промежутки времени в условиях, при которых проявляется положительное действие фосфора на фотосинтез, были проведены опыты по изучению действия света на превращения фосфатов в клетках *Scenedesmus quadricauda* [8].

Культуры были альгологически чистые, не стерильные, но исходная культура водорослей очищалась многократным пересевом на твердый агар, а колбы, в которых находились водоросли, стерилизовались сухим жаром. Суспензии водорослей в этих опытах ежедневно продувались углекислотой в течение 10 минут во избежание сильного подщелачивания среды и выпадения фосфатов в осадок. Водоросли, предназначенные для проведения опытов, через 10—15 дней после смены раство-

[15, 16]. Это так называемое фотосинтетическое фосфорилирование происходит в хлоропластах на свету и в отличие от окислительного фосфорилирования не нуждается в присутствии кислорода и митохондрий. Сущностью реакции, протекающей в гранулах на свету, является превращение световой энергии в энергию фосфорных соединений типа АТФ и восстановленных пиридиннуклеотидов, при участии которых в дальнейшем осуществляются темновые реакции фотосинтеза.

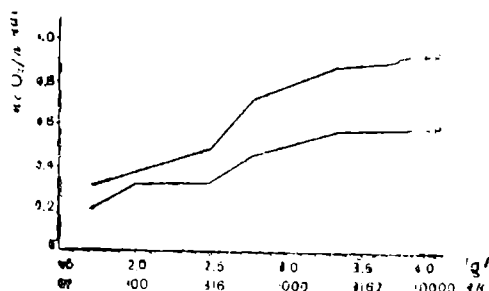


Рис. 7. Действие фосфора на интенсивность фотосинтеза *Scenedesmus quadricauda* ($\mu\text{г O}_2/\text{л взвеси за час}$) при разной освещенности

ров переносились на свежую питательную смесь без фосфора, на которой они выдерживались два дня: один день—в естественных условиях освещения, другой—непосредственно перед опытом—в темноте.

В день опыта к взвеси водорослей добавлялся фосфор в виде NaH_2PO_4 из расчета 2—5 мг Р на литр (перед добавлением фосфора в суспензию также продувалась углекислота). После добавления фосфора часть растений помещалась на свет (лампа накаливания в 300 вт на расстоянии 30 см от склянок с растениями), другая оставалась в темноте. Методом экстрагирования 10%-ной трихлоруксусной кислотой (ТХУ) с последующим разделением на фракции в растениях определялись следующие формы фосфора: общий, неорганический, органический растворимый и органический нерастворимый в ТХУ. Опыты были проведены с обычным фосфором и радиоактивным изотопом (P^{32}). В табл. 1 приведены результаты части опытов с радиоактивным фосфором. Благодаря чувствительности методов его определения можно было сильно сократить длительность выдерживания растений на растворах. Активность определялась на счетчике Гейгера-Мюллера и выражена в импульсах в минуту на 10^8 клеток.

Таблица 1

Действие света на поглощение P^{32} и включение его в органические соединения—сумму растворимых и нерастворимых в ТХУ

Номер опыта	Экспозиция в минутах (раствор с P^{32})	Р общий			Р органический		
		имп./мин на 10^8 клеток			имп./мин на 10^8 клеток		
		темнота	свет	свет·100 темнота	темнота	свет	свет·100 темнота
9	1	625	718	115	569	643	113
11	3	643	669	104	450	548	122
6	10	412	1264	307	306	1117	362
5	15	750	1413	189	537	1284	239
4	30	1190	3780	318	757	3114	410
3	60	284	987	348	196	912	465

Полученные результаты свидетельствуют о наличии определенных изменений в фосфорном обмене водорослей за короткие промежутки времени. Поглощение фосфора и включение его в органические соединения на свету происходили интенсивнее, чем в темноте (табл. 1). В ряде случаев радиоактивность этих фракций у растений на свету была в 3—4 раза выше, чем у растений в темноте. При этом относительное повышение P^{32} в органических соединениях в большинстве опытов было выше, чем в общем фосфоре, что свидетельствует о более активном использовании фосфора и синтезе органических фосфорсодержащих соединений на свету. Радиоактивность фракции органических соединений в процентах от общей активности у этих растений была заметно повышена (рис. 8).

Что касается отдельных фракций органических соединений, то при коротких экспозициях (1—5 минут) распределение активности между растворимыми формами, куда входят эфиры сахаров, адениловая система, и нерастворимыми, включающими фосфолипиды, фосфопро-теиды, нуклеопро-теиды, нуклеиновые кислоты, было более или менее одинаково. По мере удлинения экспозиции снижалась доля раствори-

мых фосфатов и соответственно повышалась доля нерастворимых (рис. 9). Это отмечалось и у контрольных растений в темноте, но было резко выражено у растений на свету.

Образование сложных органических фосфорных соединений за короткие промежутки времени свидетельствует об интенсивном обмене веществ и высокой синтетической способности протококковых водорослей.

В опытах со *Scenedesmus quadricauda* и *Scenedesmus obliquus*, проведенных с обычным фосфором (P^{31}), на свету также заметно повышалось содержание в клетках общего и органического фосфора. Так, например, в опыте со *Scenedesmus obliquus*, длившемся полтора часа, содержание общего фосфора в растениях на свету повысилось на 40%, а в темноте—на 23% по сравнению с исходным содержанием. Фракция органических фосфорных соединений повысилась соответственно на 31 и 18% главным образом за счет не-

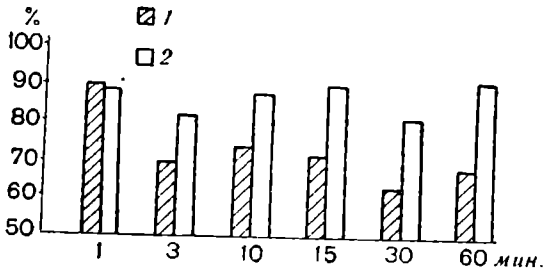


Рис. 8. Содержание P^{32} в органических соединениях в процентах от общего P^{32} : 1—растения в темноте; 2—растения на свету

растворимых в ТХУ фосфатов. В ряде опытов различия в содержании фосфатов у растений на свету и в темноте были более резкими.

Следует отметить, что вышеуказанные водоросли в условиях наших опытов отличаются высоким содержанием органического фосфора (до 80—90% от общего), представленного главным образом нерастворимыми в ТХУ соединениями. Соотношение между растворимыми и нерастворимыми в ТХУ фосфатами зависит, очевидно, в значительной степени от возраста культуры, условий ее выращивания. Эти вопросы в настоящее время детальнее разрабатываются в нашей лаборатории.

На основании проведенных исследований можно сделать вывод о том, что элементы минерального питания оказывают сложное и многообразное действие на процесс фотосинтеза, участвуя в формировании пигментного аппарата, в ферментативных реакциях фотосинтеза, в превращении энергии, в образовании и использовании образующихся продуктов.

Создавая растениям определенные условия минерального питания, можно повысить общую продукцию органической массы водорослями как в естественных, так и в искусственных условиях и воздействовать на направленность обмена веществ в них. В работах по получению высокопродуктивных форм водорослей большое значение будет иметь на-

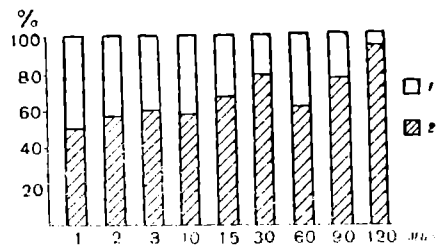


Рис. 9. Содержание P^{32} в разных фракциях органических соединений в процентах от общего органического P^{32} :

1—растворимые фосфаты; 2—нерастворимые фосфаты

ряду с другими факторами установление для растений соответственного режима минерального питания.

В заключение следует отметить некоторые физиологические особенности одноклеточных водорослей, которые, возможно, обуславливают результаты, получающиеся при изучении действия элементов минерального питания на фотосинтез. Элементы минерального питания через очень короткие промежутки времени попадают непосредственно в ассимилирующие ткани, что позволяет максимально приблизить определение фотосинтеза к началу воздействия изучаемого элемента. Ввиду отсутствия притока веществ из других органов у одноклеточных водорослей легче создать заметные различия в содержании того или иного элемента. Важно и то, что во время опытной экспозиции растения находятся в естественных для них условиях. Выявившееся в наших опытах определенное положительное действие фосфора на фотосинтез может быть также обусловлено некоторыми особенностями изучавшегося объекта. В процессе фотосинтеза, как указывалось выше, большую роль играют богатые энергией фосфорные соединения. Эти соединения в растениях образуются и в окислительных процессах и при фотосинтезе. Возможно, что у растений с низкой интенсивностью дыхания, которая часто наблюдается у водорослей, и ослабленным поэтому процессом окислительного фосфорилирования большое значение в обмене веществ и для ассимиляции углекислоты приобретают макроэргические соединения фосфора, которые образуются при фотосинтезе.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Баславская С. С., Кобленц-Мишке О. И., Удалова Л. А., Чистякова Е. А. 1952. Докл. АН СССР, 82. [2] Баславская С. С., Кобленц-Мишке О. И., Удалова Л. А., Чистякова Е. А. 1953. Сб. Водоемы гос. лесн. ползащ. полосы. Камышин—Сталинград. [3] Баславская С. С., Кислякова Т. Е. 1954. Докл. АН СССР, 98. [4] Баславская С. С., Кобленц-Мишке О. И., Удалова Л. А. 1955. Тр. Ин-та физиол. растений, 10. [5] Баславская С. С. 1957. Вестн. Моск. ун-та, серия биол., 1. [6] Баславская С. С., Буркина З. С. и Феофарова Н. Б. 1959. Докл. на 2-й Всес. конф. по фотосинтезу, М. [7] Баславская С. С., Феофарова Н. Б. 1959. Научн. докл. высшей школы, биол. науки, 1. [8] Баславская С. С., Вебер Г. 1959. Докл. АН СССР, 124. [9] Баславская С. С., Маркарова Е. Н. 1959. Физиол. растений, 6. [10] Винберг Г. Г. 1957. Усп. соврем. биол., 43. [11] Гаевская Н. С. 1956. Природа, 4. [12] Кальвин М. 1957. Сб. Современные проблемы биохимии, М. [13] Красновский А. А. 1955. Изв. АН СССР, серия биол., 2. [14] Красновский А. А. 1959. Докл. на 2-й Всес. конф. по фотосинтезу, М. [15] Arnon D. 1959. Nature, 184, 4679. [16] Arnon D. 1959. Agrochimica, 3. [17] Burlew J. (Edit.). 1953. Algal culture. Carnegie Inst. of Washington, Publ., 600. [18] Lindeman W. 1951. Proc. Koninkl. nederl. acad. wet., C, 54. [19] Österlind S. 1949. Synb. botaniceae upsaliensas, 10. [20] Pirson A., Wilhelmi G. 1950. Z. Naturforsch., 5 B. [21] Pirson A., Tichy C., Wilhelmi G. 1952. Planta, 40.

ТЕМП И УСЛОВИЯ ДЕЛЕНИЯ МОРСКИХ ПЛАНКТОННЫХ ВОДОРОСЛЕЙ В КУЛЬТУРАХ

Л. В. ЛАНСКАЯ

(Севастопольская биологическая станция Академии наук СССР)

С 1952 г. и по настоящее время на Севастопольской биологической станции ведутся систематические наблюдения над развитием морских планктонных и бентосных водорослей в культурах. Излагаемый материал представляет часть этих исследований. Под наблюдением находятся две основные группы планктонных водорослей Черного моря — диатомовые и динофлагеллаты, всего более 30 видов.

Большое внимание уделяется изучению массовых, а также широко распространенных видов фитопланктона: *Chaetoceros socialis* f. *vernalis* Pr.-Lavr, *Ch. socialis* f. *autumnalis* Pr.-Lavr, *Skeletonema costatum* (Grev.) Cl., *Leptocylindrus danicus* Cl., *Ch. curvisetus* Cl., *Cerataulina bergonii* Perag., *Thalassionema nitzschioides* Grun., *Prorocentrum micans* Ehr., *Rhizosolenia calcar-avis* M. Schultze, *Coscinodiscus janischi*, *Exuviaella cordata* Ostf., *Peridinium triquetrum* Ehrbg. и др.

Культуры водорослей выращивались на фильтрованной морской воде при естественном освещении на северном окне и при комнатной температуре. Для подкормки использовалась среда Erdschreiber и несколько модифицированный питательный раствор Аллена-Нельсона. Все водоросли хорошо развивались в культурах, сохраняя свой биологический цикл. Многие виды способны существовать в этих условиях несколько лет. К последним в основном относятся представители динофлагеллат. Параллельно с экспериментальными исследованиями велись непрерывные наблюдения за развитием водорослей в море.

Так как водоросли выращивались не в бактериально чистых, а в альгологически чистых культурах, необходимо было выяснить влияние бактерий на водоросли. Одновременные наблюдения за развитием водорослей и сапрофитных бактерий показали, что в большинстве случаев при увеличении количества водорослей развитие бактерий подавляется, и наоборот, с отмиранием водорослей количество бактерий увеличивается.

Между водорослями разных видов также существуют различные взаимоотношения. Определение темпа деления в смешанных культурах показало, что одни виды водорослей (*Skeletonema costatum*, *Chaetoceros socialis* f. *vernalis*) в период интенсивного размножения подавляют развитие других (*Cerataulina bergonii*, *Thalassionema nitzschioides*, *Coscinodiscus granii*, *Rhizosolenia calcar-avis* и др.), когда последние в монокультурах делятся в это время с большой скоростью. Аналогичная картина наблюдается в море при цветении какого-либо вида водорослей.

Многолетними исследованиями установлено, что темп деления клеток одного и того же вида планктонных водорослей в условиях культур на протяжении года изменяется. У *Skeletonema costatum*, например, темп деления колеблется в пределах 3—56 часов, у *Chaetoceros socialis* f. *vernalis*—8—65 часов, у *Leptocylindrus danicus*—11—50 часов; у *Rhizosolenia calcar-avis*—28—85 часов, у *Prorocentrum micans*—12—127 часов, у *Ceratium tripos*—51—252 часа.

В развитии всех водорослей, как правило, отмечены периоды, когда темп деления их бывает максимальным. У различных водорослей этот период приходится на различные месяцы. Например, *Skeletonema costatum* делится с наибольшей скоростью в апреле—мае, *Leptocylindrus danicus*—в августе—сентябре, *Coscinodiscus janischii*—в октябре, *Gymnodinium wulfii*—в июле, *Peridinium triquetrum*—в апреле—мае, *Prorocentrum micans*—в июле—августе и т. д. (рис. 1).

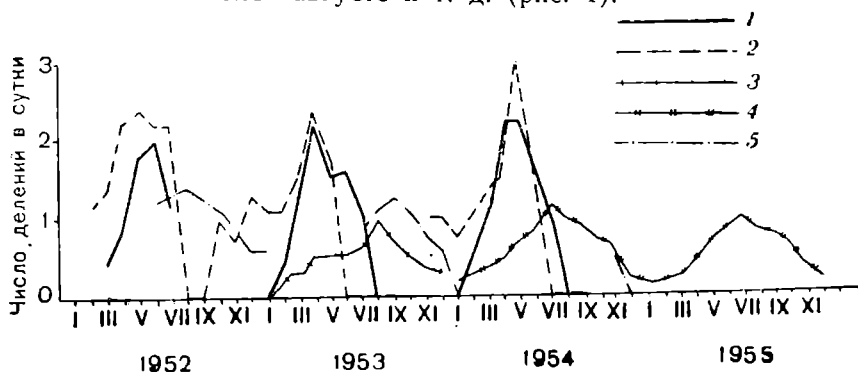


Рис. 1. Скорость деления водорослей в культурах в зависимости от сезона: 1—*Chaetoceros socialis* f. *vernalis*; 2—*Skeletonema costatum*; 3—*Coscinodiscus cranii*; 4—*Prorocentrum micans*; 5—*Leptocylindrus danicus*

Самый высокий темп деления исследуемых видов водорослей в культурах наблюдается в большинстве случаев в период наибольшей численности данного вида в море. Но в условиях культур период высокого темпа деления клеток всегда несколько более продолжителен, чем в море.

У неритических диатомовых водорослей наиболее высокий темп деления клеток отмечен весной и осенью. В эти сезоны года они являются доминирующими в планктоне и численность их достигает иногда 1—20 млн. клеток в 1 л морской воды. К таким видам в первую очередь относятся диатомовые: *Chaetoceros socialis*, *Ch. curvisetus*, *Skeletonema costatum*, *Cerataulina bergonii*, *Thalassionema nitzschioides*, *Ch. laciniosus*, *Ch. lauderi*. Динофлагеллаты—*Prorocentrum micans*, *Exuviaella cordata*, *Gymnodinium wulfii*, *Peridinium trochoideum*, *Gyrodinium pingue*, *Glenodinium pilula*—хотя и являются доминирующими формами летнего планктона, но встречаются в природных условиях в значительно меньшем количестве (от 100 до 300 тыс. кл./л), и темп деления их клеток в культурах несколько ниже темпа деления массовых видов диатомовых водорослей.

При максимальном развитии темп деления у различных водорослей не одинаков. Наибольший темп деления среди диатомовых водорослей установлен у *Skeletonema costatum* (клетки делятся через 3 часа),

а наименьший—у *Coscinodiscus janischii* (через 30 часов). Среди динофлагеллат наибольшей скоростью размножения отличается *Peridinium triquetrum* (через 10 часов), а наименьшей—*Ceratium furca* (через 48 часов).

Скорость вегетативного размножения форм фитопланктона определяется различными факторами. Для крупных форм диатомовых (*Coscinodiscus*, *Rhizosolenia*, *Ditylum*, *Cerataulina*, *Thalassionema*) необходим высокий уровень биогенных элементов. Об этом свидетельствует большая скорость деления этих водорослей в питательной среде (табл. 1).

Таблица 1

Средний темп деления клеток *Coscinodiscus janischii* в питательном растворе и фильтрованной морской воде, 1952 г. (время между делениями в часах)

Среды	Месяцы											
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
Питательный раствор	130	87	65	50	47	120	н/д	н/д	48	37	46	
Фильтрованная морская вода	290	350	180	120	184	н/д	н/д	н/д	82	53	69	

Примечание: н/д—не делится.

Развитие мелких форм (*Skeletonema costatum*, *Chaetoceros socialis* f. *vernalis*, *Ch. curvisetus*), по-видимому, может происходить успешно при более низких концентрациях биогенных элементов, так как скорость деления их клеток в питательном растворе и в фильтрованной морской воде близка (табл. 2).

Таблица 2

Средний темп деления *Skeletonema costatum* в питательном растворе и фильтрованной морской воде (время между делениями в часах)

Месяцы	1952 г.		1953 г.		1954 г.	
	пит. раст.	морск. вода	пит. раст.	морск. вода	пит. раст.	морск. вода
Февраль	22	25	21	28	23	35
Март	17	21	16	19	18	19
Апрель	11	11	10	11	15	16
Май	10	6	13	30	7	8
Июнь	11	14	—	—	16	30

Температурный фактор имеет, по-видимому, немаловажное значение в развитии различных форм фитопланктона, но развитие многих видов водорослей происходит успешно в большем диапазоне температур, чем это предполагалось ранее. Многие весенне-осенние формы, интенсивно вегетирующие в море при температуре 7—12°, хорошо развиваются в культуре при 18—22°. Однако понижение температуры до 2—5° ведет к прекращению вегетативного размножения и даже к полному отмиранию клеток.

От весенне-осенних форм отличаются теплолюбивые формы диатомовых и динофлагеллат—*Leptocylindrus danicus*, *Coscinodiscus granii*,

Chaetoceros laudarii, *Prorocentrum micans*, *Exuviaella cordata* и др., для интенсивного размножения которых оптимальными являются более высокие температуры—порядка 24—26° (рис. 2).

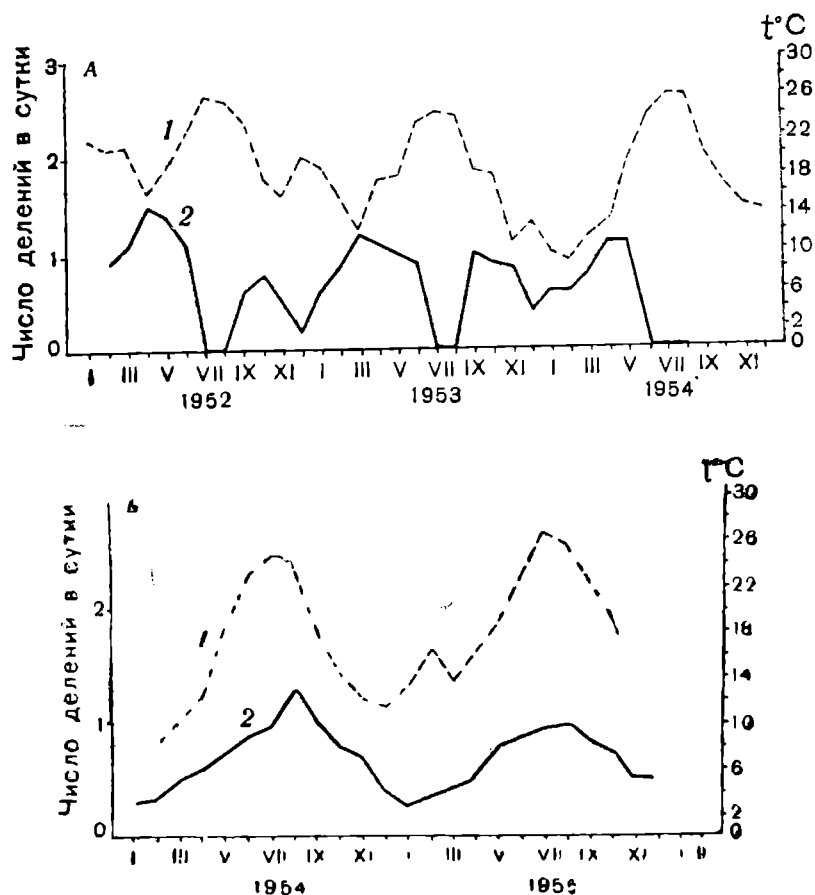


Рис. 2. Скорость деления *Chaetoceros curvisetus* (А) и *Exuviaella cordata* (Б) в зависимости от температуры воды в культурах: 1—температура воды; 2—число делений в сутки

Опыты со светом позволили определить ясно выраженные светлюбивые формы, такие как *Chaetoceros socialis*, *Skeletonema costatum*, *Chaetoceros curvisetus*, *Leptocylindrus danicus*, *Cerataulina bergonii*. Эти формы даже при небольшом затенении резко снижают темп деления и в полной темноте на 3—7-й день отмирают. В то же время у таких форм, как *Coscinodiscus*, *Thalassionema*, *Nitzschia* и др., развитие происходит лучше при некотором затенении, чем при нормальном дневном освещении летом. Более того, они могут делиться с той или иной скоростью некоторое время при полном затенении. Клетки *Thalassionema nitzschioides* сохраняли жизнедеятельность при полном

затенении в течение двух осенних месяцев (X—XI) 1953 г. и делились в первые 18 дней через 72 часа.

У большой группы водорослей развитие в весенний и летний периоды в культурах проходит более интенсивно, чем в позднеосенний и зимний. Опыты, проведенные по выращиванию клеток *Leptocylindrus danicus*, *Cerataulina bergonii*, *Prorocentrum micans*, *Gymnodinium wulfii*, *Chaetoceros curvisetus* и др. поздней осенью и зимой при добавочном искусственном освещении показали, что темп деления водорослей при таком освещении значительно выше, иногда вдвое, чем при обычном дневном (табл. 3).

Таблица 3

Средний темп деления водорослей в различных условиях освещения
(время между делениями в часах)

В и д	Ноябрь		Декабрь		Январь	
	естест.	добав.	естест.	добав.	естест.	добав.
<i>Leptocylindrus danicus</i>	32	20	40	25	54	31
<i>Chaetoceros curvisetus</i>	50	26	65	32	48	22
<i>Cerataulina bergonii</i>	32	24	40	31	84	45
<i>Prorocentrum micans</i>	58	24	59	22	104	51

Свет, по-видимому, является основным моментом в вертикальном распределении различных форм водорослей в море.

По результатам определений темпа деления клеток в течение темного и светлого времени суток можно прийти к заключению, что деление диатомовых и динофлагеллат происходит круглосуточно, но с различной интенсивностью. Скорость деления в светлое время суток обычно превышает скорость деления в темное время. Минимальный темп деления клеток наблюдался в период от полуночи до 4 часов утра. Некоторые виды водорослей в это время суток вообще перестают делиться.

Изучение зависимости скорости деления отдельных видов диатомовых и динофлагеллат от различной солёности показало хорошую приспособленность водорослей к значительным колебаниям солёности (6—36‰). Но, как правило, диатомовые переносят понижение солёности гораздо хуже, чем динофлагеллаты. При 6—9‰ многие диатомовые прекращают вегетативное размножение, тогда как динофлагеллаты продолжают делиться.

НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ РАБОТ ПО МАССОВОЙ КУЛЬТУРЕ ОДНОКЛЕТОЧНЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

В. А. ЧЕСНОВ, В. В. ПИНЕВИЧ, Н. Н. ВЕРЗИЛИН, А. М. СТЕПАНОВА

(Биологический институт Ленинградского государственного университета)

Массовая культура протококковых водорослей—один из новых путей эффективного использования лучистой энергии. Возможность промышленного выращивания одноклеточных водорослей привлекает внимание исследователей как в нашей стране, так и за границей. В настоящее время культивирование водорослей выходит за рамки чисто лабораторных исследований и осуществляется в разных странах в полупроизводственных масштабах в весьма разнообразных по своей конструкции установках.

В Советском Союзе выращивание водорослей в большом масштабе производилось Н. С. Гаевской [2]. Водоросли культивировались под открытым небом в деревянных и бетонных бассейнах. Были получены высокие урожаи.

В 1957 г. в Лаборатории фотосинтеза Биологического института Ленинградского государственного университета начались исследования по массовой культуре одноклеточных водорослей. Осенью 1957 г. была построена первая установка каскадного типа. В 1959 г. начала работать также установка горизонтального типа. Последняя состоит из двух параллельно расположенных, соединенных на концах цементных бассейнов.

Способы культивирования, состав питательных сред и полученные результаты уже освещались в печати [1, 3]. Советскими исследователями были получены высокие выходы биомассы водорослей—такого же порядка, как и в зарубежных установках. Так, на установке каскадного типа в 1959 г. средний выход сухого вещества водорослей на 1 м^2 в сутки за все время опыта составил 6,8 г, достигая в отдельные сроки 11,6 г. На горизонтальной установке средний прирост водорослей на 1 м^2 в сутки за все время опыта был 7,6 г сухого вещества, достигая в некоторые периоды 12,4—13,5 г.

Обобщая результаты опытов по массовой культуре водорослей под открытым небом, следует признать, что достигнутые урожаи еще далеки от теоретически возможных. При среднегодовой энергии солнечной радиации 170 кал/см^2 в день урожаи могут достигнуть 70 г/м^2 в сутки.

Для получения высоких и устойчивых урожаев водорослей при массовом культивировании необходимо детальное изучение факторов, влияющих на их размножение и накопление биомассы. Эти вопросы могут быть решены только в условиях точного лабораторного эксперимента.

В проведенных нами исследованиях особое внимание уделялось вопросам минерального питания, светового режима водорослей и влияния на них различных активаторов роста.

В настоящее время существует большое количество питательных сред, пригодных для культивирования водорослей. В большинстве случаев состав сред устанавливался эмпирически. Они различаются как по количеству вносимых питательных элементов, так и по их форме. Среди исследователей нет единого мнения даже о том, какая из форм азотных удобрений наиболее эффективна при выращивании водорослей. Однако еще Д. Н. Прянишников и его ученики показали, что азотные удобрения в зависимости от их формы оказывают различное влияние на весь обмен растительного организма и соответственно на его продуктивность.

В наших опытах *Chlorella pyrenoidosa* выращивалась в литровых конических колбах, содержащих 500 мл суспензии. Колбы освещались снизу люминесцентными лампами ДС-30. Интенсивность света у дна колбы составляла 5000 люкс. Перемешивание суспензии достигалось продуванием воздуха с 5%-ным содержанием углекислоты.

В первой серии опытов изучалось действие трех источников азота: азотнокислого кальция, сульфата аммония и мочевины. Сульфат аммония и для водорослей оказался физиологически кислой солью. На нитрате кальция происходило незначительное смещение рН в щелочную сторону. При выращивании водоросли на мочеvine рН практически не менялся. В первых двух вариантах рН суспензии периодически доводился до исходного значения—6,2.

Таблица 1

Влияние форм азотного питания на рост *Chlorella pyrenoidosa*

Источники азота	1/VII		5/VII		9/VII		13/VII	
	млн. кл./мл	г/л	млн. кл./мл	г/л	млн. кл./мл	г/л	млн. кл./мл	г/л
$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	5,1	0,111	17,2	0,273	85,5	0,635	169,2	0,993
$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	5,1	0,111	6,0	0,209	8,7	0,371	23,3	0,583
$(\text{NH}_2)_2\text{CO}_3$	5,1	0,111	16,6	0,342	126,6	0,787	239,6	1,185

Как видно из табл. 1, содержание сухого вещества и число клеток водорослей было наибольшим при использовании в качестве источника азота мочевины. Сульфат аммония оказывал угнетающее действие. На этом источнике азота деление клеток задерживалось: 9 июля средний размер клетки на сульфате аммония был в 8,5 раз больше, чем на мочеvine.

Вместе с тем такая постановка опытов, не исключающая кратковременного изменения рН и обычно используемая исследователями для выяснения специфической роли различных форм азота, не дает оснований сделать вывод о непригодности сульфата аммония при выращивании водорослей.

Как показали дальнейшие опыты, сульфат аммония в определенных условиях может не уступать по своей эффективности другим формам азотных удобрений. Для этого достаточно выращивать водоросли на питательной среде с применением фосфатного буфера определенной емкости, обеспечивающей строгое постоянство рН.

Таблица 2

**Влияние форм азотного питания при константном значении pH
на рост *Chlorella pyrenoidosa***

Источники азота	6/III		14/III		21/III		28/III	
	млн. кл./мл	г/л	млн. кл./мл	г/л	млн. кл./мл	г/л	млн. кл./мл	г/л
$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	3,8	0,047	23,6	0,264	75,2	0,595	126,2	0,862
$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	3,8	0,047	22,5	0,255	80,7	0,826	144,1	1,083
$(\text{NH}_2)_2\text{CO}_3$	3,8	0,047	36,7	0,348	90,1	0,843	140,7	1,125

Из данных табл. 2 можно видеть, что сульфат аммония на забуференной среде фактически не уступает мочеvine по влиянию на размножение и накопление массы водорослей и несколько превосходит нитрат кальция. Последнее свидетельствует о том, что водоросли, как и высшие растения, более эффективно усваивают азот в восстановленной форме. В соответствующих условиях, когда на растительные организмы не влияет физиологическая кислотность или щелочность азотных удобрений, нитратная форма менее эффективна, так как при усвоении нитратов происходит дополнительная трата пластических веществ на их восстановление.

Таким образом, закономерности в усвоении различных форм азота, установленные для высших растений, полностью приложимы к одноклеточным водорослям. Однако, поскольку при массовом культивировании водорослей предварительное забуферение среды не производится, выбор источников азотного питания имеет решающее значение. Опыты как под открытым небом, так и в лабораторных условиях показали, что при использовании мочевины в качестве источника азота в среде может накапливаться значительное количество аммиака и соответственно наблюдаться угнетение водорослей. При составлении питательной среды желательно комбинировать все три формы азотных солей, т. е. нитраты, аммонийные соли и мочеvinу. В этих условиях можно добиться более стабильных результатов.

Одноклеточные водоросли могут выращиваться в промышленном масштабе не только при естественном освещении, но и в специальных установках при различных искусственных источниках лучистой энергии. В связи с этим особое значение приобретают исследования зависимости скорости роста от интенсивности и качества света и длины дня.

Для выяснения роли отдельных частей спектра в накоплении водорослями биомассы были поставлены специальные опыты с *Chlorella pyrenoidosa*. Источником освещения служили лампы ДС-30. Для получения светового потока определенной длины волны использовались специальные светофильтры высокого качества. Водоросли выращивались при красном, синем и зеленом свете. Контролем служили водоросли, выращиваемые без светофильтров. Во всех вариантах опыта мощность светового потока была одинаковой.

Красный свет оказывает наиболее благоприятное действие на интенсивность деления клеток и накопление ими сухого вещества (табл. 3). Синий свет при длительном выращивании водорослей менее эффективен. Крайне неблагоприятно сказывается на накоплении биомассы и особенно на делении клеток зеленый свет (в этом варианте клетки очень крупные). Известное угнетение водорослей на белом свете по анало-

гии с данными, полученными для высших растений, можно приписать также отрицательному влиянию содержащихся в белом свете зеленых лучей. Очевидно, при выращивании водорослей на искусственном свете следует отдавать предпочтение источникам света с повышенным содержанием красных лучей.

Таблица 3

Влияние качества света на рост *Chlorella pyrenoidosa*

Участки спектра	Количество клеток, млн. в 1 мл					Сухой вес, г/л
	12·XII	18·XII	23·XII	28·XII	8·I	8·I
Красный	3,3	14,7	35,1	92,0	143,0	0,760
Синий	3,3	14,7	31,2	41,5	91,0	0,587
Зеленый	3,3	5,4	13,1	15,4	23,9	0,250
Контроль (белый свет)	3,3	6,7	14,8	25,1	37,2	0,337

Продолжительность освещения также оказывает большое влияние на урожай водорослей (табл. 4).

Таблица 4

Влияние продолжительности освещения на урожай водорослей

Продолжительность освещения в часах за сутки	Количество клеток, млн. в 1 мл					Сухой вес, г/л	
	16/VIII	20/VIII	23/VIII	28/VIII	3·IX	23/VIII	3·IX
24	5	40	154	325	400	0,656	1,960
16	5	22	81	256	380	0,747	1,700
12	5	17	60	177	317	0,412	1,510
8	5	16	61	136	220	0,382	1,003

Наивысший урожай получается при круглосуточном освещении. При уменьшении длины дня количество клеток и сухой вес водорослей в единице объема снижаются. Однако коэффициент использования солнечной энергии тем выше, чем короче период освещения. Таким образом, если световая энергия при массовой культуре водорослей не лимитируется, для получения максимальных урожаев следует выращивать водоросли при непрерывном освещении. При необходимости экономить световую энергию следует подбирать оптимальное соотношение между продолжительностью освещения и коэффициентом использования листовой энергии.

Увеличение продуктивности водорослей можно получить не только с помощью создания оптимальных условий внешней среды, но и воздействием на обмен веществ некоторыми физиологически активными соединениями. Многочисленными опытами установлено, что для повышения продуктивности водорослей могут быть успешно использованы гиббереллиновая кислота и гидразид малеиновой кислоты.

Влияние гиббереллиновой кислоты исследовалось на *Chlorella pyrenoidosa*. Варианты опытов различались по количеству вносимой гиббереллиновой кислоты (от 0,01 до 1,0 мг на литр среды). Установ-

лено, что концентрации 0,01 и 0,10 мг/л дают достоверное увеличение как количества клеток в единице объема, так и сухого вещества водорослей (табл. 5).

Таблица 5
Влияние гиббереллиновой кислоты на рост *Chlorella pyrenoidosa*

Концентрация кислоты, мг/л	Количество клеток, млн. в 1 мл ($M \pm m$)					Сухой вес в грам- мах на колбу (500 мл суспензии) ($M \pm m$)	
	9/I	12/I	15/I	18/I	22/I	15/I	22/I
0,00	7,8	53 \pm 0,9	119 \pm 5,2	160 \pm 3,0	323 \pm 4,8	352 \pm 13,5	752 \pm 4,8
0,01	7,8	65 \pm 1,4	136 \pm 1,8	189 \pm 2,1	378 \pm 9,4	409 \pm 10,4	824 \pm 18,9
0,10	7,8	61 \pm 2,2	144 \pm 1,6	203 \pm 1,5	365 \pm 2,1	419 \pm 2,0	832 \pm 12,0
1,00	7,8	54 \pm 0,5	124 \pm 1,3	161 \pm 0,9	271 \pm 3,7	406 \pm 6,8	774 \pm 25,8

Положительное влияние на продуктивность водорослей определенных концентраций гидразида малеиновой кислоты было получено для некоторых видов родов *Chlorella*, *Scenedesmus* и *Ankistrodesmus*. В табл. 6 приведены данные одного из опытов с *Chlorella pyrenoidosa*. Из полученных результатов видно, что гидразид малеиновой кислоты при концентрации в среде 0,01 и 0,10 мг/л вызывает достоверное увеличение числа клеток и усиливает накопление биомассы.

Таблица 6
Влияние гидразида малеиновой кислоты на рост *Chlorella pyrenoidosa*

Концентрация гид- разида, мг/л	Количество клеток, млн. в 1 мл ($M \pm m$)			Сухой вес в миллиграм- мах на колбу (500 мл суспензии) ($M \pm m$)	
	22/X	29/X	5/XI	29/X	5/XI
0,000	7,8	63 \pm 2,9	106 \pm 3,5	267 \pm 7,4	610 \pm 21,1
0,001	7,8	70 \pm 1,8	111 \pm 3,4	289 \pm 9,8	637 \pm 26,3
0,010	7,8	105 \pm 8,8	140 \pm 1,9	361 \pm 4,2	709 \pm 14,0
0,100	7,8	99 \pm 3,0	139 \pm 4,2	344 \pm 10,8	684 \pm 16,4
1,000	7,8	73 \pm 7,5	105 \pm 1,1	329 \pm 10,7	656 \pm 18,7
10,000	7,8	62 \pm 2,1	114 \pm 1,3	298 \pm 3,9	615 \pm 16,3

Наряду с выяснением факторов, ограничивающих скорость размножения и урожай водорослей, особое внимание необходимо уделить селекции высокопродуктивных и термостойких штаммов водорослей. Большое значение имеет также разработка мероприятий по борьбе с бактериальным и протозойным заражением культуры водорослей и изыскание средств, предупреждающих образование вспененной суспензии.

Создание экономичных и совершенных установок для массовой культуры на основании глубокого изучения физиологических особенностей одноклеточных водорослей позволит получать большие объемы ценных веществ с единицы площади.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Винберг Г. Г. 1957. Усп. совр. биол., 43. [2] Гаевская Н. С. 1956. Природа, 4. [3] Чесноков В. А., Пиневич В. В., Верзилин Н. Н., Степанова А. М. 1960. Вестн. Ленингр. ун-та, 9.
-

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ МАССОВОГО КУЛЬТИВИРОВАНИЯ ПРОТОКОККОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

О. Н. РУСИНА

(Всесоюзный научно-исследовательский институт кормов)

При отыскании дополнительных источников питательных веществ и технического сырья внимание исследователей привлекли протококковые водоросли. Обмен веществ протококковых очень пластичен, и поэтому при определенных режимах выращивания они способны накапливать ценные питательные вещества.

Во Всесоюзном научно-исследовательском институте кормов им. В. Р. Вильямса культивирование протококковых водорослей началось с 1957 г. В первую очередь работа была направлена на получение водорослей, содержащих 50% протенна (в сухом весе). Следующим этапом работы является овладение методикой выращивания больших объемов культур, достижение устойчивых урожаев водорослей. Третьим этапом, осуществление которого возможно в будущем, является использование этих водорослей в качестве белково-витаминной части кормовых смесей для сельскохозяйственных животных.

Вначале водоросли выращивались как при искусственном, так и при естественном освещении. Культивировали хлореллу в бассейне емкостью 1000 л, освещая погруженными неоновыми лампами, согласно методике Н. С. Гаевской. Весной и летом культура росла хорошо, а с октября до февраля клетки делились очень медленно. В наших опытах стабильные условия не гарантировали одинаковый рост культуры в течение всего года.

В настоящее время разработаны и испытаны многие типы установок для культивирования водорослей под открытым небом. Опыты проводились с двумя культурами: *Chlorella vulgaris* Beyer. и *Ankistrodesmus falcatus* Ralfs. Обе культуры местные, выделенные из почвы и водоемов. Хлорелла выращивалась на среде Майерса, а анкистродемус на среде Бенеке. В обе среды были внесены некоторые изменения. Из среды Бенеке был исключен хлористый кальций, так как местная вода отличалась жесткостью. В качестве источника азота в обеих средах применялся технический азотнокислый аммоний. Лабораторные опыты показали, что лучшим источником азота является мочеви́на. Однако, по данным Моиза, водоросли, получившие мочеви́нный азот, хуже переносят повышение pH и резкие колебания температуры, чем водоросли, получавшие азот в форме нитрата. Поэтому был избран нитрат аммония. Применение технического NH_4NO_3 удешевляло выращивание. Заменить остальные чистые соли техническими пока не удалось.

Сначала выращивались небольшие количества культур (100—200 л). Полученный урожай составил 7 г сухих водорослей с 1 м² в

сутки, что было ниже максимальных урожаев, полученных зарубежными исследователями (12—24 г/м² сутки). Можно было продолжать выращивание небольших объемов культур и добиваться повышения урожая. Однако массовое культивирование предполагает выращивание больших объемов культур. Мы решили получить этот же урожай, но в полупроизводственных масштабах. Увеличение объемов культур потребовало освоения новых приемов выращивания, новой техники.

Весной 1959 г. были построены три деревянных бассейна общей площадью 50 м², каждый длиной 17 м, шириной 1 м. Дно и стенки бассейнов выстилались одним полотнищем пластмассовой пленки—полиамидной или полиэтиленовой. Сверху бассейны покрывались этими же пленками для уменьшения испарения и для предохранения от пыли. Обе пленки пропускают почти без изменений все лучи «физиологической» радиации. Сбор водорослей в виде густой пасты производился с помощью центрифуги ОТВ-600Н. Высушенные водоросли лучше хранить не в виде порошка, а спрессованными, что уменьшает окисление жира, содержание которого достигает 9% от абсолютно сухого веса.

Толщина жидкости в бассейнах колебалась от 10 до 13 см, а общее количество одновременно выращиваемой культуры от 5000 до 6000 л. Техника выращивания была следующей. В бассейны наливалась водопроводная вода и вносились соли. Так как молодая культура хлореллы в течение первых 10 дней растет быстрее на разбавленной среде Майерса, чем на полной, вначале вносили $\frac{1}{3}$ или $\frac{1}{5}$ часть всех солей, а через 10 дней остальное. После доведения рН до 5,8—6,2 вносились исходная культура.

Величина начальной концентрации клеток водорослей должна удовлетворять двум требованиям: обеспечивать быстрый рост культуры и не требовать для своего создания большого количества исходной культуры. Р. Пратт исследовал различные начальные концентрации хлореллы (от 1 тыс. кл./мл до 1 млн. кл./мл) и пришел к выводу, что величина начальной концентрации не влияет на конечный прирост культуры. Мы повторили этот опыт и испытали большие концентрации. Оказалось, что вывод Пратта справедлив лишь для концентраций, не превышающих 1 млн. кл./мл. Для больших начальных концентраций существует прямая зависимость между начальной концентрацией и конечным приростом. Лучшей начальной концентрацией для хлореллы оказалась концентрация, равная 1500—1800 тыс. кл./мл. В соответствии с этим для заражения 1000 л среды мы вносили 30 л исходной культуры, содержащей 50 млн. кл./мл. В дальнейшем ежедневно брались пробы для определения рН, роста и состояния культуры. Концентрация клеток определялась фотометрически. Трижды в день измерялась освещенность и температура. В жаркие дни, когда температура в бассейне под пленкой поднималась до 40°C, пленку снимали и перемешивали культуру (в современных установках для охлаждения или подогрева культуры предусмотрены теплообменники). Для снабжения углекислым газом по дну бассейнов были проложены перфорированные резиновые трубки. Газ из баллона сначала очищался от примесей, а затем поступал в трубку и выходил через отверстия в виде мелких пузырьков. Одновременно с продуванием СО₂ производилось перемешивание вручную или с помощью небольшого электрического насоса.

По нашим литературным данным, наибольшие затраты при

выращивании приходится на снабжение углекислым газом. Поэтому исследовались разные способы снижения затрат. Обычно через культуру продувается смесь воздуха и CO_2 (5%). Мы ежедневно в течение 15—30 минут продували чистый газ. В обоих случаях растворяется лишь очень небольшая часть газа. Для снижения потерь был проведен опыт выращивания 800 л культуры хлореллы в «мешке» из полиэтиленовой пленки. В один угол мешка был вмонтирован шланг, через который наливалась вода, растворы, исходная культура, накачивался воздух и углекислый газ. В мешке в замкнутом пространстве над культурой создавалась смесь воздуха и CO_2 . Постепенно газ растворялся и потреблялся водорослями. Ежедневно в течение 2—3 минут продувалась новая порция газа. Опыт показал, что расход газа сократился в 10 раз, а концентрация клеток была в 2 раза больше, чем в открытом бассейне.

В литературе есть указания на то, что можно выращивать водоросли, продувая один воздух, так как он содержит 0,03—0,06% CO_2 . Если учесть сравнительно высокую стоимость углекислого газа, то эта возможность очень перспективна.

Мы произвели выращивание 150 л культуры анкистродесмус, через которую в течение суток продувался воздух. Контролем служила культура, ежедневно получавшая CO_2 . Конечная концентрация клеток оказалась одинаковой. Состояние культуры было значительно лучше при продувании воздуха: культура была темно-зеленой; клетки крупными и совершенно правильной формы, тогда как при длительном культивировании появлялись измельчавшие и уродливые клетки. Важно отметить, что в этой культуре совершенно не было заражения, хотя в бассейне попадало много пыли.

Проведенные нами лабораторные опыты показали, что бикарбонаты калия и натрия в дозе 0,75 г/л могут отчасти заменить CO_2 для анкистродесмуса, а бикарбонат аммония в дозе 0,60 г/л—для хлореллы. Но рост культур в этом случае был на 30% ниже, чем при продувании CO_2 . По нашему мнению, применение бикарбонатов должно сопровождаться продуванием воздуха или небольшого количества CO_2 .

Борьба с сорными организмами является одним из наименее разработанных вопросов массового культивирования. Обычно применяют различные яды: инсектициды и гербициды.

Трудность заключается в том, чтобы яд, убивающий вселенцев, не погубил хлореллу и не сделал ее ядовитой. Например, ДДТ и гексахлоран всасываются клетками и не разрушаются в них полностью. Мы применяли инсектицид—технический тиофос. Это сильный яд, но он полностью разрушается в клетке через две недели. В бассейне создавалась концентрация тиофоса, равная 0,013%.

Культура хлореллы гораздо чаще поражается сорными организмами и быстрее подавляется ими, чем культура анкистродесмуса. Скорость роста этой культуры не уступала скорости роста хлореллы, а максимальное содержание протеина было 64%, тогда как в хлорелле 58% (в сухом весе).

РАЗДЕЛ 8

**ЗНАЧЕНИЕ ФОТОСИНТЕЗА
ПРИ САМООЧИЩЕНИИ
ЗАГРЯЗНЕННЫХ ВОД**

БИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫЕ ВЕЩЕСТВА, ВЫДЕЛЯЕМЫЕ ВОДНЫМИ РАСТЕНИЯМИ, КАК ФАКТОР БАКТЕРИАЛЬНОГО САМООЧИЩЕНИЯ ВОДОЕМОВ

М. М. ГАСИЛИНА

(Институт общей и коммунальной гигиены АМН СССР)

В последние годы в связи с ростом водопотребления все шире используется вода из крупных водохранилищ, созданных путем зарегулирования рек. В этих искусственных водоемах, занимающих огромные площади, создаются все условия для массового развития водной растительности и организмов цветения воды. В периоды цветения водоемов, когда вода обогащается продуктами жизнедеятельности и распада водорослей, можно было бы ожидать обильного развития микрофлоры воды. Однако нередко в период цветения вода все же удовлетворяет по бактериальным показателям требованиям стандарта на качество питьевой воды.

Регулярные исследования фитопланктона и бактерий в воде водохранилищ позволили установить обратную зависимость между ними, т. е. малое количество сапрофитных бактерий при большом содержании планктона, водорослей, и наоборот. Примером может служить соотношение фитопланктона и бактерий в воде Учинского водохранилища в течение 1958 г. (рис. 1). Такую зависимость констатируют различные авторы, но не дают ей объяснения.

Существуют три теории, объясняющие обратную взаимосвязь бактериального состава и фитопланктона в водоеме.

В работах К. А. Гусевой эта взаимосвязь объясняется чисто пищевым антагонизмом. Автор считает, что причиной замедленного развития кишечной палочки в колбах с водой, где присутствуют водоросли, служит недостаток питательных веществ, которые поглощаются водорослями. Однако К. А. Гусева отмечает, что в лабораторных и природных условиях содержание органических веществ, учтенных, например, по окисляемости, в присутствии водорослей бывает больше, чем без них.

Другая группа авторов, например Курокава, пытается объяснить угнетающее влияние водорослей на бактерии подщелачиванием воды (до pH 9—11), которое происходит в результате интенсивных фотосинтетических процессов.

В последнее время все больше работ подтверждают теорию, что бактерицидный эффект водорослей зависит от веществ антибиотической природы, выделяемых водорослями в окружающую среду. Такое объяснение антагонизму бактерий дают А. С. Разумов, Н. Б. Заварзина, П. Т. Гуревич, Лефевр, Освальд, Готаас, Райс и др. Н. Б. Заварзина выделила из воды озер при помощи активированного угля вещества, тормозящие развитие водоросли сценедесмус, А. С. Разумов и Корш

выделили тем же методом из воды пруда вещество, обладающее некоторым бактерицидным действием. П. Т. Гуревич исследовал вещества— фитонциды из прибрежных и водных растений. Пратт выделил из водоросли хлорелла антибиотик хлореллин. Менцл экстрагировал из культуральной жидкости различных видов водорослей антибиотические вещества, воздействующие на грамм-положительные и грамм-отрицательные бактерии.

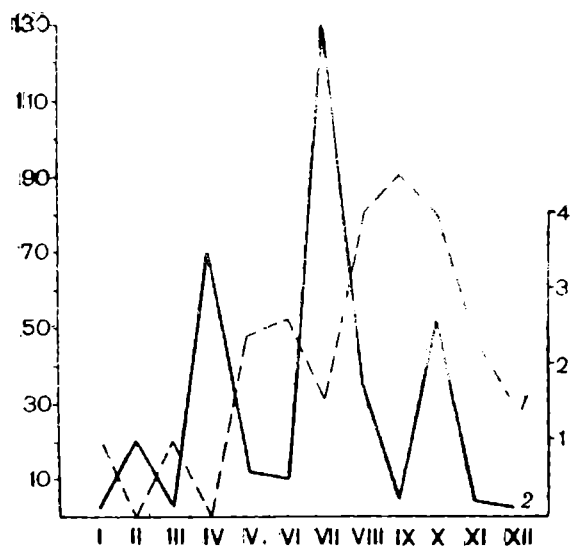


Рис. 1. Соотношение числа водорослей (I) сапрофитных бактерий (2) в Учинском водохранилище в 1958 г.

Угнетающее влияние водорослей на развитие бактерий в последние годы все шире используется в практике очистки сточных вод в биологических (или окислительных) прудах. Особенно массовое развитие они получили в США, где только в штате Техас насчитывается около 200 таких прудов.

В СССР биологические пруды с успехом эксплуатируются в южных и юго-западных областях (Украина, Белоруссия).

Однако, учитывая огромное санитарно-гигиеническое значение явления антагонизма водорослей и бактерий как фактора самоочищения водоемов, невозможно не

обратить внимания на другую сторону вопроса, а именно на то, при каких условиях продукты жизнедеятельности и отмирания водорослей могут быть резко токсичны для рыб, птиц, животных и человека.

Первое описание массового отравления скота водорослями относится к 1878 г. Случаи гибели скота, птиц, связанные с употреблением цветущей воды, приводят различные авторы. Олсон в 1918 г. экспериментально на теплокровных животных доказал токсичность водорослей. Его данные подтвердил Стейн. У некоторых авторов есть указания на различные желудочно-кишечные заболевания у людей, употребляющих для питья цветущую воду.

В мировой литературе зарегистрировано 5 случаев заболеваний людей с характерной клиникой, объединенных общей этиологией: употреблением в пищу токсической рыбы. Существует предположение, что токсичность рыбы во всех случаях вызывалась водорослями. Однако это положение до сих пор остается экспериментально недоказанным.

Целью нашего исследования являлось выяснение вопроса о влиянии водорослей на процессы бактериального самоочищения водоемов и механизма этого явления. В первую очередь был решен вопрос о зараженности планктонных организмов и нитчатых водорослей сапрофитными бактериями, что позволило подойти к оценке наличия планктона в питьевой воде.

Материал для исследования брался из различных природных водоемов и непосредственно на месте заливался в чашках Петри смесью голодного и мясопептонного агара. В результате опыта выяснилось, что зараженность живых клеток водорослей сапрофитными бактериями отсутствует или же очень невелика. Так, *Spirogyra neglecta* через 2 суток была заражена на 10%, диатомовые водоросли—на 8%.

К такому же выводу приходят в своих наблюдениях А. С. Разумов и Е. Л. Рубан. Очевидно, поверхность клеток водорослей выделяет вещества, не дающие бактериям прикрепляться к клеткам. Этот вывод важен при рассмотрении вопроса о возможности переноса бактерий клетками фитопланктона из водоема в водопроводную сеть.

Следующая серия опытов проводилась для выяснения влияния присутствия живых водорослей и планктона на микрофлору воды. Исследования проводились в лабораторных условиях и в водоеме. В лаборатории постановка опыта была следующая. В ряд колб, наполненных водой из р. Москвы или специальной жидкой средой, вносились водоросли (осциллятория, хлорелла и нителла), другой ряд колб с той же водой без внесения водорослей служил контролем. Ежедневно делался посев на РА и МПА для учета *V. coli* и сапрофитных бактерий. Каждый опыт длился 6—7 дней. Результаты опытов показывают, что размножение *V. coli* сапрофитов идет более медленно, а отмирание быстрее в колбе, где присутствовали водоросли (рис. 2).

В табл. 1 приведены результаты одного из опытов этой же серии, где в качестве объекта наблюдения была взята вода из р. Москвы с преобладающим диатомовым фитопланктоном. Данные опыта выражены при помощи показателей времени генерации и коэффициента скорости отмирания бактерий. Удлинение времени генерации в пробах нефильрованной воды и с добавкой планктона наблюдалось с 1-го дня опыта, отмирание бактерий длилось дольше в пробе с планктоном. Результаты остальных опытов этой серии аналогичны. Водородный показатель воды во всех опытах не превышал 8,3.

Таким образом, было установлено наличие угнетающего влияния живых водорослей на микрофлору воды. Для того чтобы оценить значение пищевого антагонизма, были проделаны опыты с перенесением водорослей. Через несколько дней от начала опыта, когда четко определилась разница в количестве бактерий в контроле и опыте, водоросли из опытной колбы полностью переносились в контрольную. После этого мы наблюдали бурное развитие бактерий в колбе, откуда были удалены водоросли, и замедление развития в колбе, ранее служившей кон-

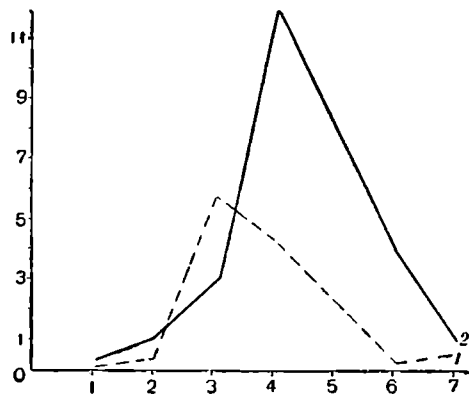


Рис. 2. Динамика развития сапрофитных бактерий в колбе с водорослями (1) и в контроле (2).

На оси абсцисс—дни опыта; на оси ординат—количество бактерий, тыс. кл./мл

Таблица 1

Время генерации (G) в часах и коэффициент скорости отмирания бактерий (K)

День опыта	Фильтрованная вода		Нефильтрованная вода		Нефильтрованная вода с добавкой планктона			
	G	K	G	K	G	K	G	K

Сапрофитные бактерии

1	3,25		29,3		10,1		15,6	
3	2,35		22,3		16,8		14,2	
4		0,62		0,04		0,057		0,045
5	5,5		4,9		5,2			0,02
6	5,2		4,07			0,063	31,6	

Кишечная палочка

1	3,1		7,1		10,8		3,64	
3	2,8		19,2		13,7			0,054
4		0,09		0,086		0,03	25,6	
5	2,4		3,95			0,053		0,019
6	50,9		4,05		3,33		5,22	

тролем. Это было обусловлено недостаточным количеством питательных веществ в колбе. На рис. 3 приведены результаты одного из опытов, показывающие, что угнетающее воздействие водорослей на микрофлору воды не может быть объяснено только пищевым антагонизмом.

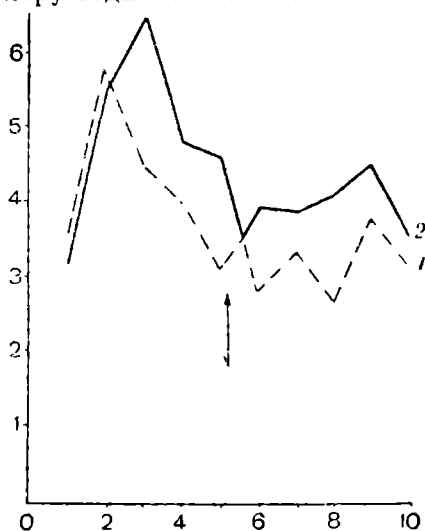


Рис. 3. Динамика развития сапрофитных бактерий в опыте с перемещением водорослей:

1—колба с водорослями; 2—контроль. Стрелкой показано перемещение водорослей. На оси абсцисс—дни опыта; на оси ординат—lg числа бактерий

сева производились ежедневно. На 4 и 5-й день опыта получалась разница в количестве бактерий в контроле и опыте в 1000—10 000 раз (табл. 2).

Дальнейшая задача заключалась в выяснении влияния на микрофлору воды самих водорослей или жидкости, в которой живут водоросли, со всеми растворенными в ней веществами, т. е. необходимо было установить, приобретает ли среда обитания водорослей антибиотические свойства. Для этого мы поставили 2 серии опытов со стеклянными стерильными сосудами, нижние концы которых были затянуты мембранными фильтрами № 2. Эти сосудики опускались в первой серии опытов в колбы, где выращивались водоросли (осциллятория и хлорелла), во второй серии опытов они укреплялись в различных местах водохранилища. Когда в сосуды набиралась через мембранный фильтр вода со всеми растворенными в ней веществами, туда вносилась односуточная культура *V. coli*, которая и заражала воду. В лабораторных условиях опыт длился 6—7 дней, посе

Таблица 2

Время генерации (G) и коэффициент скорости отмирания (K)

День опыта	1		2		Контроль		3		Контроль	
	G	K	G	K	G	K	G	K	G	K
1	77		5,2		4,3		2		1	
3	51		93		9			0,008	17	
4	20,5		36		3,2		4,4		3,5	
5		0,019		0,004	7,3		4,2		8,4	
11								0,005	31	

Следует отметить удлинение времени генерации в опытных колбах до 93 часов. Уменьшение количества бактерий наступает в колбах с осцилляторией через 6 суток, в колбах с хлореллой через 2 суток. Из опытных колб, начиная со 2-го дня, высеваются нетипичные по внешнему виду колонии *B. coli*. В остальных опытах этой серии получены аналогичные результаты. По той же схеме были проведены наблюдения в природных условиях на Учинском водохранилище в июле—сентябре 1959 г. Длительность опыта 6 дней.

Таблица 3

Время генерации (G) и коэффициент скорости отмирания (K)

День опыта	Нитчатые водоросли		Заросли риса		Контроль		Сине-зеленые водоросли		Заросли элоден		Контроль	
	G	K	G	K	G	K	G	K	G	K	G	K
1		0,0007		0,017	8		6		65		10	
2	4,6		7,2		7,7			0,022		0,013		0,019
3		0,044	17		9,6			0,034		0,048		8,1
4		0,051		0,066		0,066	40			0,003		7,4

Табл. 3 содержит данные нескольких опытов этой серии. В качестве контроля выбиралось место, лишенное зарослей. В сосудах, расположенных в зарослях, размножение бактерий было замедлено, а отмирание выражено более ярко.

Проведенная работа позволяет сделать следующие выводы.

1. Процесс бактериального самоочищения в поверхностных водоемах, используемых в качестве источника питьевого водоснабжения, в значительной мере определяется антагонистическими взаимоотношениями между бактериями и водной растительностью.

2. Основным механизмом этого процесса являются прижизненные выделения водорослями в окружающую среду веществ, обладающих бактериостатическими и бактерицидными свойствами в отношении сапрофитов и *B. coli*.

3. Процесс бактериального самоочищения нельзя полностью объяснить ни пищевой конкуренцией, ни подщелачиванием среды в процессе фотосинтеза.

4. Указания на то, что в периоды цветения водоемов вода в ряде случаев приобретает токсические свойства, выдвигают как актуальную задачу изучение природы и свойств токсических веществ, выделяемых водорослями.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ФОТОСИНТЕЗА И БИОМАСС ПРИ САНИТАРНЫХ ИССЛЕДОВАНИЯХ ВОДОЕМОВ

Н. М. КАБАНОВ

(Институт общей и коммунальной гигиены АМН СССР)

Определения интенсивности фотосинтеза при санитарно-гигиеническом изучении водоемов имеют несомненные основания для их проведения. Измерения интенсивности фотосинтеза в водоемах методом незатемненных (светлых) и затемненных склянок были начаты в СССР Г. Г. Винбергом [3] в 1932 г. Впоследствии для определения первичной продукции водоемов различных типов стали применяться также другие методы, но назначение исследований остается, как и прежде, продукционно-биологическим. Еще в начале 40-х гг. появились статьи, в которых фотосинтез в водоемах связывался уже с санитарными вопросами [4, 9, 15]. Позднее применялись методы измерения фотосинтеза планктона при санитарно-гигиенических исследованиях на водоемах [1, 6, 7, 8, 11, 12, 13].

Можно наметить следующие направления применения исследований по фотосинтезу при решении санитарных задач.

1. Измерения интенсивности фотосинтеза планктона могут служить способом учета обогащения водоемов органическими веществами автотонного происхождения, которые в более или менее чистых водоемах играют большую роль в санитарном отношении.

2. Методы определений интенсивности фотосинтеза, в том числе наблюдений за суточными колебаниями растворенного в воде кислорода, позволяют оценить размеры фотосинтетической аэрации и выяснить соотношение ее с атмосферной реаэрацией, которую она может превосходить в несколько раз.

3. Процесс фотосинтеза с продуцированием свободного кислорода является одним из факторов, участвующих в самоочищении водоемов.

4. Размеры интенсивности фотосинтеза могут являться одним из средств характеристики хода процесса самоочищения.

5. Сравнение интенсивности фотосинтеза в различных местах водоема может помочь в нахождении токсических и других ограничивающих влияний.

6. Величины интенсивности фотосинтеза могут представлять собою средство для определения жизнеспособности соответствующих организмов в условиях разного рода загрязнений и при цветении воды, а также служить одним из способов оценки размеров цветения воды.

Частично таковы же основания для определений биомасс организмов при санитарных исследованиях водоемов. Например, непосредственное определение максимальной биомассы некоторых макрофитов дает представление об их годовой продукции [17].

Несмотря на то, что роль фотосинтеза в аэрации водоемов широко известна, при нормировании содержания растворенного в воде кислорода в водоемах не выделяются критические по кислороду периоды—зимний сезон и ночное время [9, 10].

Не исключена возможность, что в схему санитарных анализов будут введены пробы на выделение кислорода в воде на свету. Такое определение, произведенное в стандартных условиях, дополнит характеристику воды открытых водоемов.

В санитарных целях могут иметь значение как данные по интенсивности фотосинтеза и «дыхания», так и соотношения между ними. Вычисляется обычно отношение интенсивности фотосинтеза к интенсивности потребления кислорода.

В международных стандарты качества питьевой воды Всемирной организацией здравоохранения [18] введен биологический показатель загрязнения (BIP), который находится по формуле

$$BIP = \frac{B}{A+B} \cdot 100,$$

где А—хлорофиллоносные организмы; В—организмы, не имеющие хлорофилла. Значения BIP указывают на качество воды в соответствии со следующей шкалой: 0—8 чистая, 8—20 слабо загрязненная, 20—60 загрязненная, 60—100 сильно загрязненная вода.

Биологическому показателю загрязнения могло бы в известной мере соответствовать отношение интенсивности «дыхания» организмов, не содержащих хлорофилла, к общей интенсивности потребления кислорода. Непосредственное отдельное определение дыхания автотрофных и гетеротрофных организмов неосуществимо. Возможны только косвенные подсчеты. По Г. Г. Винбергу [5], из 37 исследованных озер большинство (16) имеют максимальные интенсивности фотосинтеза в пределах 1,0—3,3 и даже чаще 1,0—2,0 мг О/л·сутки; только 7 водоемов имели колебания интенсивности фотосинтеза от 3,3 до 10,0 и лишь одно озеро—свыше 10,0 мг О/л·сутки. Водоемы, содержащие загрязненные воды, с включением фекально-хозяйственных сточных вод, показывают более высокие интенсивности фотосинтеза; так, биологические пруды в работе В. И. Олифан [13] до 29,3—40,6 мг О/л·сутки. Если нет сдерживающих фактов, интенсивность фотосинтеза в загрязненных водоемах может доходить до более высоких величин, чем в чистых. Отношение интенсивности фотосинтеза к интенсивности «дыхания» достигает в этих прудах 6,5 [5].

При измерениях интенсивности фотосинтеза, не преследующих цели определения первичной продукции, допустимы некоторые отклонения от установившейся методики, которая в обычном виде предусматривает суточную экспозицию склянок непосредственно в водоеме на различных глубинах. В настоящей работе изменения метода сводились к следующему: 1) применялась экспозиция склянок вне водоема при естественном и искусственном освещении в люминостате-этажерке с люминесцентными лампами; 2) эпизодически сокращалась длительность экспозиции (до двух часов).

Рекогносцировочные определения интенсивности фотосинтеза обычно производились при проездах вдоль водоема на рейсовых паротеплоходах с суточной экспозицией светлых и темных склянок на палубе судна.

Таблица 1

Интенсивности фотосинтеза и «дыхания» планктона в зарегулированной и загрязненной части р. Москвы по 2-часовой экспозиции в водоеме поверхностных проб воды (мгО/л)

Пункты по течению	Дата (1956 г.)	Интенсивность фотосинтеза	Интенсивность «дыхания»	Погода
Беседа	2/VIII	0,1	0,4	Пасмурно
Андреевка	3/VIII	0,5	0,3	Солнечно
Заозерье	7/VIII	0,4	0,07	Переменно

Рост интенсивности фотосинтеза по мере самоочищения можно видеть на примере р. Москвы в ее зарегулированной и загрязненной части (табл. 1 и 2).

Таблица 2

Интенсивности фотосинтеза и «дыхания» планктона в зарегулированной и загрязненной части р. Москвы по 2-часовой экспозиции в люминостате поверхностных проб воды (мгО/л)

Пункты по течению	Дата (1956 г.)	Интенсивность фотосинтеза	Интенсивность «дыхания»
Беседа	24/VII	0,1	0,6
Андреевка	7/VIII	0,4	0,1
Заозерье	7/VIII	0,4	0,0
Софьино	2/VIII	0,5	0,0

Данные табл. 1 и 2 показывают, что рост интенсивности фотосинтеза замстен даже при краткосрочной экспозиции. Пробы, находившиеся в водоеме и вне его, показали сходные результаты. В первом пункте интенсивность «дыхания» превосходила интенсивность фотосинтеза. Экспозиция в люминостате дает более сравнимые величины.

Следует отметить, что экспозиция в продолжение 2 часов является пределом сокращения длительности опыта. Величины находятся уже в пределах точности обычных аналитических приемов.

Аналогичный характер роста интенсивности фотосинтеза в ходе самоочищения наблюдался при суточной экспозиции вне водоема в два срока (табл. 3). Интенсивность фотосинтеза доходила до 9,8 мг О/л. Возрастает вниз по течению также величина отношения интенсивности фотосинтеза к интенсивности потребления кислорода.

Примером возможного влияния на фотосинтез значительно разбавленных промышленных загрязнений могут служить результаты наблюдений на Горьковском водохранилище в 1957 и 1958 гг. (табл. 4).

Видимо, снижение интенсивности фотосинтеза (0,2—0,4 мгО/л · сутки) и отношения Ф/Д в крупных промышленных узлах и ниже их зависят от действия промышленных загрязнений в водоеме. Необходимы дальнейшие наблюдения для подтверждения высказанных предположений. В других местах интенсивность фотосинтеза доходила до 2,2 мг О/л. Указанные понижения интенсивности фотосинтеза наблюдались в периоды до распространения в этих местах цветения воды сине-зелеными водорослями. В последнем случае в тех же пунктах интенсивность фотосинтеза достигала более высоких величин, особенно летом

Таблица 1

Интенсивности фотосинтеза и «дыхания» планктона в зарегулированной и загрязненной части р. Москвы по 2-часовой экспозиции в водоеме поверхностных проб воды (мгО/л)

Пункты по течению	Дата (1956 г.)	Интенсивность фотосинтеза	Интенсивность „дыхания“	Погода
Беседа	2/VIII	0,1	0,4	Пасмурно
Андреевка	3/VIII	0,5	0,3	Солнечно
Заозерье	7/VIII	0,4	0,07	Переменно

Рост интенсивности фотосинтеза по мере самоочищения можно видеть на примере р. Москвы в ее зарегулированной и загрязненной части (табл. 1 и 2).

Таблица 2

Интенсивности фотосинтеза и «дыхания» планктона в зарегулированной и загрязненной части р. Москвы по 2-часовой экспозиции в люминостате поверхностных проб воды (мгО/л)

Пункты по течению	Дата (1956 г.)	Интенсивность фотосинтеза	Интенсивность „дыхания“
Беседа	24/VII	0,1	0,6
Андреевка	7/VIII	0,4	0,1
Заозерье	7/VIII	0,4	0,0
Софьино	2/VIII	0,5	0,0

Данные табл. 1 и 2 показывают, что рост интенсивности фотосинтеза замечен даже при краткосрочной экспозиции. Пробы, находившиеся в водоеме и вне его, показали сходные результаты. В первом пункте интенсивность «дыхания» превосходила интенсивность фотосинтеза. Экспозиция в люминостате дает более сравнимые величины.

Следует отметить, что экспозиция в продолжение 2 часов является пределом сокращения длительности опыта. Величины находятся уже в пределах точности обычных аналитических приемов.

Аналогичный характер роста интенсивности фотосинтеза в ходе самоочищения наблюдался при суточной экспозиции вне водоема в два срока (табл. 3). Интенсивность фотосинтеза доходила до 9,8 мг О/л. Возрастает вниз по течению также величина отношения интенсивности фотосинтеза к интенсивности потребления кислорода.

Примером возможного влияния на фотосинтез значительно разбавленных промышленных загрязнений могут служить результаты наблюдений на Горьковском водохранилище в 1957 и 1958 гг. (табл. 4).

Видимо, снижение интенсивности фотосинтеза (0,2—0,4 мгО/л·сутки) и отношения Ф/Д в крупных промышленных узлах и ниже их зависят от действия промышленных загрязнений в водоеме. Необходимы дальнейшие наблюдения для подтверждения высказанных предположений. В других местах интенсивность фотосинтеза доходила до 2,2 мг О/л. Указанные понижения интенсивности фотосинтеза наблюдались в периоды до распространения в этих местах цветения воды сине-зелеными водорослями. В последнем случае в тех же пунктах интенсивность фотосинтеза достигала более высоких величин, особенно летом

1959 г., когда цветение было весьма большим вследствие повышенной температуры воды,—3,7 и даже 5,5 мг О/л. (табл. 5).

Таблица 3

Интенсивности фотосинтеза и «дыхания» в зарегулированной и загрязненной части р. Москвы по суточной экспозиции вне водоема поверхностных проб воды (мгО/л)

	Пункты по течению	Дата (1957 г.)	Интенсивность фотосинтеза Ф	Интенсивность «дыхания» Д	Ф/Д
I	Перерва	4/VI	2,8	1,2	2,3
	Беседа	5/VI	4,1	2,7	1,5
	Андреевка	.	8,4	0,9	9,3
	Софьино	.	9,8	—	—
II	Южный порт	30/VIII	0,7	0,6	1,2
	Дзержинск	2/IX	1,3	1,1	1,2
	Заозерье	4/IX	5,6	0,9	6,2
	Бронницы	6/IX	5,7	0,9	6,3

Таблица 4

Интенсивности фотосинтеза и «дыхания» в Горьковском водохранилище по суточной экспозиции вне водоема поверхностных проб воды (мгО/л)

Пункты по течению	Дата	Интенсивность фотосинтеза Ф	Интенсивность «дыхания» Д	Ф/Д
1957 г.				
У Рыбинска	29/VII	2,0	0,8	2,5
Выше Тутаева	28/VII	0,6	0,2	3,0
Выше Ярославля	.	1,2	—	—
Ниже Ярославля	26/VII	0,4	—	—
Выше Костромы	.	0,4	0,6	0,7
Выше Плёса	24/VII	2,2	1,0	2,2
У Кинешмы	18/VII	1,9	1,0	1,9
Выше Юрьевца	15/VII	0,9	0,4	2,2
Выше Сокольского	.	1,3	—	—
У плотин	.	0,6	0,2	3,0
1958 г.				
У Рыбинска	12/VII	0,2	0,7	0,3
У Тутаева	13/VII	0,8	0,7	1,1
Ниже Ярославля	.	0,3	1,2	0,25
У Костромы	.	0,3	1,3	0,23
У Плёса	.	0,3	1,0	0,3
У Кинешмы	.	0,5	0,7	0,7
У Юрьевца	.	0,5	1,0	0,5
Ниже Чкаловска	14/VII	1,3	1,5	0,9
У плотин	16/VII	1,5	1,2	1,2

Токсическое действие ничтожных концентраций тяжелых металлов на фотосинтез известно из работ Гринфельда, цитированных Е. Рабиновичем [14, 15]. Особенно велико влияние медного купороса. Фотосинтез начинает тормозиться уже при концентрации его в $10-7-7^{-7}$ моль/л.

Таблица 5

Интенсивности фотосинтеза и «дыхания» в Горьковском водохранилище (ниже Ярославля) при цветении по суточной экспозиции вне водоема поверхностных проб воды (мг О/л)

Пункты по течению	Дата	Интенсивность фотосинтеза Ф	Интенсивность «дыхания» Д	Ф/Д
Выше с. Сопёлки: правый середина левый	1958 г. 29/VII	0,9 1,3 1,3	— — —	— — —
	Выше с. Диево-Городище: правый середина левый	0,2 0,7 1,7	0,3 0,3 —	0,7 2,3 —
	Выше Кр. Профинтерна: правый середина левый	2,3 1,8 1,1	0,8 0,8 0,7	2,9 2,2 1,6
Ниже Ярославской нефтебазы: правый	5/VIII	2,7	0,7	3,9
Разлив по низине Выше Костромы Ниже Костромы: правый левый Ниже Костромы Ниже Плёса У Наволок (выше): правый Выше Кинешмы Выше Заволжска Ниже Кинешмы У Юрьевца: левый	1959 г. 15/VII 13/VII 17/VII 20/VII 23/VII 27/VII 25/VII 31/VII 29/VII 3/VIII	3,0 2,8 1,9 1,7 2,4 1,6 2,4 1,1 5,5 3,7 2,0	1,2 — 1,0 1,0 1,2 0,9 — 1,0 4,6 1,9 —	2,5 — 1,9 1,7 2,0 1,8 — 1,1 1,2 1,9 —

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Вертебная П. И. 1959. Тр. VI Совещ. по проблемам биол. внутренних вод.
 [2] Верещагин Г. Ю. 1930. Гидрохим. материалы, 6. [3] Винберг Г. Г. 1934. Тр. Лимнол. ст. в Косине, 18. [4] Винберг Г. Г. 1940. Докл. АН СССР, 7. [5] Винберг Г. Г. 1946. Биотический баланс вещества и энергии озер. Диссертация. [6] Винберг Г. Г. 1955. Тр. Всесоюзн. гидробиол. об-ва, 6. [7] Винберг Г. Г., Сивко Т. Н. 1956. Тр. Всесоюзн. гидробиол. об-ва, 7. [8] Винберг Г. Г., Остапеня П. В., Сивко Т. Н. 1957. Совещание по использ. и обезвр. сточных вод. М-во с/х. СССР, М. [9] Демьяненко В. Н. 1941. Гигиена и здоровье, 3. [10] Дра-

чев С. М. 1950. Санитарный режим водоемов в зимний период (О критическом периоде в состоянии водоемов.) Диссертация. [11] Драчев С. М. и Сосунова И. Н. 1953. Тр. Всесоюзн. гидробиол. об-ва, 5. [12] Кабанов Н. М. 1958. Тезисы докл. научн. конф. по вопросам гигиены водохранилищ. [13] Олифан В. И. Цитируется по диссертации Г. Г. Винберга. 1946. [14] Рабинович Е. 1951. Фотосинтез, 1, М. [15] Рабинович Е. 1959. Фотосинтез, 3, М. [16] Сибиряков М. А. 1943. Гигиена и санитария, 8—9. [17] Щербakov А. П. 1950. Тр. Всесоюзн. гидробиол. об-ва, 2. [18] International Standards for Drinking-Water, 1958. World Health Organization. Geneva.

НЕКОТОРЫЕ ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ИНТЕНСИВНОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ

П. И. ВЕРТЕБНАЯ

(Институт общей и коммунальной гигиены АМН СССР)

Изучение интенсивности фотосинтеза планктона Клязьминского водохранилища проводилось нами для выяснения роли фитопланктона в обогащении воды растворенным кислородом и его участия в самоочищении водоема. Исследовалось влияние качественного и количественного состава водорослей планктона на интенсивность фотосинтеза. Было отмечено, что процесс фотосинтеза не всегда находится в прямой зависимости от количества фитопланктона в водоеме. В ряде случаев меньшее число водорослей, присутствующих в воде, сопровождается большим содержанием кислорода [4]. На такое явление указывают и другие исследователи [1, 5, 9, 10].

Кроме того, изучалось участие в самоочищении как отдельных представителей микрофлоры, так и представителей растений бентоса. В литературе [1, 2, 7] имеются только отдельные указания на то, что водоросли ассимилируют интенсивнее высших водных растений. Поэтому основная задача заключалась в том, чтобы установить зависимость интенсивности фотосинтеза от качественного состава водных растений и от величины их биомассы.

Наблюдения за интенсивностью фотосинтеза и дыхания производились у отдельных видов растений по методу склянок в лабораторных условиях.

Растения для эксперимента брались по весу живого вещества. Планктические водоросли учитывались количественно и полученные переводились путем измерения клеток на биомассу живого вещества. Опыты ставились с соблюдением одинаковых условий температуры, освещенности, водной среды и биомассы растений. В течение экспозиции склянки с растениями время от времени встряхивались. Приводимые ниже количества выделенного и поглощенного кислорода, выраженные в миллиграммах на 1 грамм сырого веса за один час, представляют собою средние величины нескольких опытов. Растения для опытов брались в местах их массового развития в прудах Новодевичьего монастыря, Сельскохозяйственной Академии им. Тимирязева, Всесоюзной сельскохозяйственной выставки.

При постановке опытов по изучению интенсивности фотосинтетических процессов протококковых водорослей *Scenedesmus acuminatus* Chodat. и *Ankistrodesmus falcatus* Ralfs. определенное количество суспензии альгологически чистой культуры водоросли помещали в литровые колбы и доливали дехлорированной водопроводной водой до

500 мл. Через несколько дней для определения фотосинтеза из одной и той же колбы наполнялись склянки (объем 130—150 мл), две светлого стекла и две затемненные. Их выставляли на окно с рассеянным светом. Экспозиция длилась 1—2 часа. По окончании экспозиции определяли кислород по Винклеру.

Таблица 1

**Интенсивность фотосинтеза *Scenedesmus acuminatus* Chodat.
и *Ankistrodesmus falcatus* Ralfs.**

Scenedesmus			Ankistrodesmus			
Число клеток	499 200	83 200	1 028 800	304 000	49 600	31 680
Биомасса, мг	54,91	8,32	113,20	32,44	5,46	3,48
Продукция O_2 , мг O_2 /час	9,65	383,30	6,18	13,15	169,34	68,96

Как видно из табл. 1, амплитуда колебания количеств выделенного в миллиграммах кислорода на 1 г сырого веса за 1 час очень большая. При большей биомассе водорослей в склянке выделяется значительно меньше кислорода, чем при биомассе, в несколько раз меньшей.

Сопоставляя данные табл. 1, можно отметить, что сценедесмус ассимилирует более интенсивно, чем анкистродесмус. Аналогичное явление отмечает И. Л. Пырина [8]. По ее данным, 1 г сырого веса сценедесмус за 1 час выделяет от 50 до 106,2 мг O_2 , в среднем 80,45. При вычислениях мы приняли, что в сутках 16 светлых часов.

Были также изучены интенсивность фотосинтеза и дыхание *Hydrodictyon reticulatum* Lag. (порядок *Ulvaceae*). Эта водоросль очень распространена в водах, богатых азотистыми веществами. Материал был собран в пруду Новодевичьего монастыря, где водоросль развивалась в большом количестве. Проведено три серии опытов с двукратной повторностью (табл. 2). Количество выделенного кислорода за 1 час на 1 г живого вещества гидродикциона колебалось от 2,06 до 5,3 мг O_2 . Закономерность, свойственная сценедесмусу и анкистродесмусу и заключающаяся в том, что меньшая биомасса выделяет большее количество кислорода, у гидродикциона отсутствует. Интенсивность потребления кислорода колебалась в пределах 0,41—1,18 мг O_2 /г · час.

Таблица 2

Интенсивность фотосинтеза и дыхания *Hydrodictyon reticulatum* Lag.

Биомас а, мг	20	40	50	80	100	130	250
Продукция O_2 , мг/час	5,30	2,90	4,65	3,95	2,06	4,88	2,77
Потребление	0,15	0,20	1,18	0,69	0,50	0,41	0,44

Для изучения интенсивности фотосинтетических процессов *Cladophora fracta* Kutz. и *Spirogyra bellis* (Hass.) Cleve проведено две серии опытов с двукратной повторностью. Экспозиция продолжалась 1 час.

Как видно из табл. 3, амплитуда колебания количеств выделенного за 1 час кислорода в процессе фотосинтеза на 1 г сырого веса кладофоры весьма велика: от 0,45 до 15,7 мг. У кладофоры, как и у спироги-

Таблица 3

Интенсивность фотосинтеза (Ф) и дыхания (Д) *Cladophora fracta* и *Spirogyra bellis*

Биомасса, мг	Cladophora		Spirogyra	
	Ф	Д	Ф	Д
10	15,7	3,6	10,61	1,14
20	7,15	0,45	6,79	2,82
40	5,44	1,96	4,25	2,62
50	2,35	1,70	2,80	—
60	1,41	2,50	—	—
100	0,46	1,10	—	—

ры и анкистродесмуса, чем меньшая биомасса водоросли находится в подопытных сосудах, тем интенсивнее протекает фотосинтез. По данным С. С. Баславской [1], 1 г сырого веса *Cladophora fracta* за 1 час ассимилирует в дневные часы 49 мг O_2 в условиях степных водоемов Камышин—Сталинград, в Москве—не больше 4,25 мг O_2 .

У *Spirogyra bellis* процессы фотосинтеза протекают почти так же, как и у кладофоры. Количество выделенного кислорода в процессе фотосинтеза этой водоросли колеблется от 2,8 до 15,36 мг. При этом величина фотосинтеза больше в сосудах с меньшей биомассой. По литературным данным [1, 7], интенсивность ассимиляции у спирогиры более высокая, чем у кладофоры.

Enteromorpha intestinalis (L.) Link. относится к зеленым водорослям семейства Ulvaceae. Эта водоросль чаще всего встречается в морях и солоноватых водоемах. Летом 1947 г. она была обнаружена в прудах Новодевичьего монастыря. Энтероморфа образовывала густые заросли и более интенсивно развивалась совместно с гидродикционом; последнее наблюдалось и в лабораторных условиях.

Таблица 4

Интенсивность фотосинтеза (мг O_2 /час) *Enteromorpha intestinalis* (L.), Link.

Биомасса, мг	50	100	200	250	400	500	1000
Продукция	3,58	2,69	1,87	1,70	1,23	0,57	0,53
Потребление	0,84	0,69	0,55	0,96	0,085	0,085	0,08

Для изучения фотосинтеза энтероморфы было поставлено 10 серий опытов с разными навесками сырого вещества водоросли (табл. 4). Количество кислорода, выделенного за 1 час на 1 г сырого веса, колебалось от 0,32 до 3,58 мг. При этом, как и в опытах с кладофорой и спирогирой, наблюдалась следующая зависимость: чем меньше биомасса энтероморфы, находящаяся в сосуде, тем интенсивнее протекает процесс фотосинтеза.

При постановке опытов было обнаружено, что собранный материал энтероморфы был не одинаков по своему габитусу. Одни таломы были очень толстые, до 10—12 мм, а другие значительно тоньше, 0,5—0,8 мм. Результаты опытов показали, что интенсивность фотосинтеза у молодых энтероморф выше, чем у старых (табл. 5).

Для изучения фотосинтетических процессов с *Elodea canadensis* Richt проведено 2 серии опытов, а с *Ceratophyllum demersum* L.—4 серии с двукратной повторностью и разными навесками. Веточки для

Таблица 5

Количество выделенного (Ф) и поглощенного (Д) кислорода на 1 г сырого веса *Enteromorpha intestinalis* за 1 час

Ширина таллома, мм	мг O ₂ /г		%	
	Ф	Д	Ф	Д
0,5—0,8	10,80	4,24	100,0	100,0
1,0—4,0	7,47	3,84	60,2	99,5
6,0—8,0	5,36	2,68	49,6	63,2
10,0—12,0	4,64	0,56	43,0	13,2

опытов брались по возможности одинаковые. Экспозиция продолжалась 60—90 мин. (табл. 6). Количество выделенного в процессе фотосинтеза кислорода у *Elodea* почти такое же, как и у *Ceratophyllum*. Закономерность, отмеченная нами при изучении фотосинтеза у водорослей, наблюдается и у элодей и цератофиллюма. Меньшее количество биомассы растений, помещенное в склянку, выделяет больше кислорода, чем эти же растения, находящиеся в таких же условиях, только в большем количестве.

Таблица 6

Интенсивность фотосинтеза у *Elodea canadensis* Rich и *Ceratophyllum demersum* L.

Биомасса, мг	Elodea		Ceratophyllum	
	Ф	Д	Ф	Д
100	3,87	1,33	—	—
200	2,24	0,04	—	—
250	1,17	0,28	1,22	0,26
400	—	—	1,37	0,20
500	0,88	0,23	0,53	0,08
1000	0,34	0,14	0,25	—

В. А. Бриллиант для элодей приводит количества выделенного в процессе фотосинтеза кислорода 1,8—3,95 мг за 1 час на 1 г сухого веса растения, при этом для опытов бралось 800 мг сырого веса элодей.

Потребление кислорода у обоих растений было значительно ниже, чем продукция кислорода. У элодей она составляла 14—41% от фотосинтеза, у цератофиллюма 15—21% от фотосинтеза.

Полученные экспериментальные данные говорят о наличии определенных различий в интенсивности фотосинтеза у обследованных растений. Количество выделенного кислорода в процессе фотосинтеза у планктических водорослей значительно выше (от 6,22 до 310 мг O₂), чем у нитчатых—кладофоры, спирогиры, а также у энтероморфы. Последняя водоросль по интенсивности ассимиляции очень близко стоит к высшим водным растениям: элодее и цератофиллюму. Количество выделенного кислорода на 1 г сырого веса высших растений за 1 час значительно меньше, чем водорослей, особенно планктических.

В опытах с анкистродесмусом, сценедесмусом, энтероморфой, кладофорой, спирогирой, элодеей и цератофиллумом увеличение биомассы растения в одном и том же объеме воды приводит к снижению интенсивности фотосинтеза. Подобная закономерность наблюдается и при изучении первичной продукции водоемов. Так, интенсивность фотосинтеза планктона Клязьминского водохранилища, рассчитанная на единицу биомассы водорослей, уменьшается с увеличением плотности фито-планктона в толще воды (табл. 7).

Таблица 7

Взаимоотношение между биомассой фитопланктона и количеством выделенного (Ф) и поглощенного (Д) кислорода на 1 г биомассы за 1 час

Дата наблюдений	Фитопланктон		Ф	Д
	количество клеток	биомасса (мг/л) сырого веса		
24/VI	64 900	13,07	7,73	5,48
15/VII	32 900	4,75	33,29	11,58
24/VII	15 600	1,30	74,04	12,50
6/VIII	26 960	14,12	11,55	4,25
13/VIII	36 360	5,64	26,48	14,96

Это можно объяснить тем, что в среде с большим количеством растений создается щелочная реакция, а в такой среде, согласно наблюдениям В. А. Бриллиант [3], интенсивность фотосинтеза ослабевает. Обусловлено это также и тем, что водные растения выделяют в окружающую их среду вещества, тормозящие рост клеток [12].

Не исключена возможность, что и другие водные растения, как и хлорелла, выделяют вещества, тормозящие их жизненные процессы. Кроме того, большое количество растений в водной среде обедняет ее питательными веществами. Сами растения находятся в угнетенном состоянии, что отрицательно действует на их фотосинтетические процессы.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Баславская С. С., Русина О. Н. 1953. Сб. Водоемы гос. лес. полещ. полосы Камышино—Сталинград. [2] Бриллиант В. А. 1949. Докл. АН СССР, 64. [3] Бриллиант В. А. 1949. Фотосинтез как процесс жизнедеятельности растений, М. [4] Вертебная П. И. 1959. Тр. VI Совещ. по пробл. биол. внутр. вод. [5] Винберг Г. Г. 1934. Тр. Лимнол. ст. в Косине, 18. [6] Винберг Г. Г. 1947. Биотический баланс озера. Дисс. [7] Костычев С. П., Солдатенков С. В. 1926. Planta, 2, Н., 1. [8] Пырина И. Л. 1959. Тр. Ин-та биол. водохранилищ, 1. [9] Пырина И. Л. 1959. Бюлл. Ин-та водохранилищ, 3. [10] Сибиряков М. А. 1951. Тр. АМН СССР, 10. [11] Pratt R. 1943. Amer. J. Bot., 30. [12] Pratt R. 1944. Там же, 31.

РАЗДЕЛ 9

ЗАКОНОМЕРНОСТИ УТИЛИЗАЦИИ
ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ
В ВОДОЕМАХ

РОЛЬ ХЕМОСИНТЕЗА В ТРОФИКЕ ВОДОЕМОВ

Ю. И. СОРОКИН

(Институт биологии водохранилищ Академии наук СССР)

Как известно, хемоавтотрофные бактерии получают энергию и восстанавливают в процессе окисления некоторых восстановленных минеральных соединений, таких, как метан, молекулярный водород, сероводород, аммоний, закисное железо. Следовательно, эти бактерии осуществляют полное окисление широко распространенных в природе соединений важнейших биогенных элементов: углерода, азота, серы и железа. Отсюда понятен интерес исследователей к изучению физиологии этой группы и ее роли в природных процессах [16, 22, 23].

Многочисленные исследования показали, что деятельность хемосинтетиков протекает в природе в больших масштабах и оказывает существенное влияние на жизнь водоемов и почв и на формирование осадочных пород [7, 10, 20]. В отношении биосинтетической роли хемосинтеза дело в большинстве случаев ограничивается формальной констатацией того, что наряду с фотосинтетиками некоторые бактерии могут создавать органическое вещество, не пользуясь энергией света [20]. Более правильную точку зрения высказал еще в 1934 г. Г. Г. Винберг [1], рассматривая роль хемосинтетиков в водоеме. Он указал, что хемосинтез—это один из процессов использования энергии, связанной при фотосинтезе. Действительно, все восстановленные соединения углерода, азота, серы и железа образуются в процессе анаэробного распада органических веществ. Это принципиальное положение поддерживает С. И. Кузнецов [8].

Вопрос о роли хемосинтетиков как продуцентов органического вещества в водоемах оживленно дискутировался, особенно в связи с проблемой продуктивности Черного моря [2, 6, 12, 15]. При этом часто высказывались диаметрально противоположные мнения. Наиболее правильным для решения вопроса было бы измерение фактических величин продукции органического вещества за счет хемосинтеза в водоемах. Такая возможность открылась с появлением радиоуглеродного метода определения продукции хемосинтеза [9]. Принципиальная основа метода та же, что и при определении продукции фотосинтеза с помощью C^{14} по Стеману-Нильсену [21], с той разницей, что при определении продукции хемосинтеза с помощью карбоната, меченого C^{14} , анализируется величина темновой фиксации C^{14} микрофлорой в пробах воды, очищенных от фитопланктона предварительным фильтрованием.

Строго говоря, радиоуглеродный метод в таком виде, как он нами применялся, дает величину общей фиксации CO_2 в составе органиче-

ского углерода. Следовательно, полученные данные могут быть с одной стороны, несколько завышенными ввиду того, что вместе с хемосинтезом учитывается и гетеротрофная фиксация CO_2 ; с другой стороны, эти данные могут быть заниженными, поскольку при хемосинтезе у метаноокисляющих бактерий может частично использоваться углерод метана. Далее, само заключение воды в склянки заметно интенсифицирует развитие микрофлоры [24]. За счет этого также следует ожидать некоторого завышения величин хемосинтеза, определяемых скляночным методом. Дальнейшие исследования должны выяснить размеры допускаемых ошибок, которые, по нашему мнению, не столь уж значительны.

Мы провели с помощью радиоуглеродного метода определение величин суточной продукции органического вещества в волжских водохранилищах, где бактерии играют особо важную роль в трофике. Результаты многочисленных анализов показали, что развитие хемосинтетиков в водной толще связано с процессами, происходящими в иловых отложениях. В Рыбинском водохранилище в летний период при хорошем кислородном режиме максимум интенсивности хемосинтеза наблюдается в придонном слое воды (табл. 1). К этому же слою приурочена наибольшая активность водород- и метаноокисляющих бактерий, а также наибольшее содержание метана и водорода в воде.

При наличии термической стратификации и кислородного дефицита максимум хемосинтеза лежит на границе аэробной и анаэробной зон

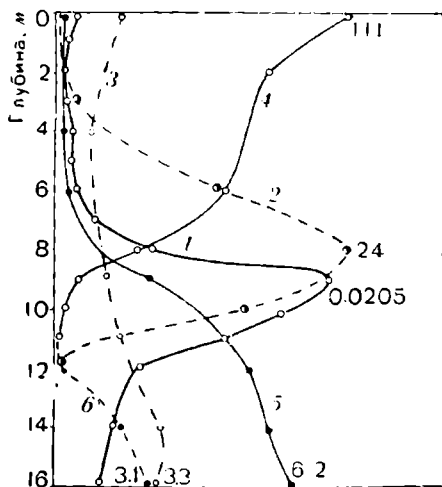


Рис. 1. Вертикальное распределение скорости хемосинтеза, мг С/л (1); зоопланктона, экз./л (2); бактерий, млн. кл./мл (3); O_2 , мг/л (4); CH_4 , см³/л (5); H_2S , мг/л (6). Русло р. Черемшан, Куйбышевское водохранилище, август 1958 г.

(рис. 1). В поверхностном слое воды и в придонном слое над незаиленным дном суточный прирост бактериальной биомассы за счет хемосинтеза не превышает 3—5%, тогда как в придонном слое над заиленным дном и в металимнии этот прирост составляет 20—50%. Характерно, что зимой интенсивность хемосинтеза в придонном слое заметно не снижается; в анаэробной же зоне мы постоянно наблюдали резкое снижение скорости хемосинтеза. В связи с этим нельзя считать обоснованными представления А. Е. Крисса [6] о большой активности хемосинтетиков в анаэробной зоне Черного моря. Более правильной является точка зрения В. Г. Давидко [2], что хемосинтез в Черном море идет в зоне смешения глубинных сероводородных и поверхностных вод и играет там значительную роль в питании зоопланктона.

Исследования показали, что большую часть продукции хемосинтеза в водохранилищах дают метан- и водородокисляющие бактерии. Их вертикальное и горизонтальное распределение в водохранилищах хо-

Таблица 1

Скорость хемосинтеза, содержание и скорость окисления метана и водорода
в воде Рыбинского и Куйбышевского водохранилищ

Местоположение станций; глубина, м	Горизонт отбора проб	Содержание растворенных газов, см ³ /л		Скорость окисления CH ₄ и H ₂ (по величине БПК), мгО/л		Хемосинтез			
						июль		март, апрель	
		CH ₄	H ₂	CH ₄	H ₂	мг С/л·сутки	прирост бактерий, тыс. кл./мл	мг С/л·сутки	прирост бактерий, тыс. кл./мл
Рыбинское водохранилище									
Русло р. Волги ус. Каменники; 14—18	поверхн.	0,0	0	0,4	0,52	0,0057	102	0,0017	30
	11 м	0,06	0	0,82	0,76	0,0098	153	0,0043	23
	придон.	1,1	0,13	2,42	2,13	0,061	1080	0,027	480
Русло р. Мологи против г. Молога; 15—19	поверхн.	—	—	2,7	3,5	0,0039	69	0,0035	62
	придон.	0,38	0	4,3	3,9	0,0199	351	0,0164	290
Русло р. Шексны против с. Бабино 14—18	поверхн.	—	—	—	—	0,0015	16,5	0,0042	74
	придон.	1,83	0,46	3,4	2,85	0,013	230	0,018	320
Открытый плес у наволока; 5—9	поверхн.	0	0	—	—	0,0011	19,2	0,0041	72
	придон.	0,09	0	0,7	0,5	0,0036	63	0,0072	124
Куйбышевское водохранилище									
Русло притеррасной реки, Черемшанский залив; 13	поверхн.	0	0,2	2,0	0,78	0,0024	42		
	11 м	7,3	0,52	4,5	2,52	0,034	600		
	придон.	6,85	0,47	3,65	1,91	0,003	53		
Пойма р. Черемшан	поверхн.	—	—	—	—	0,0012	21,2		
	придон.	1,44	0,43	4,18	3,6	0,024	420		

Таблица 2

Влияние удаления растворенных газов на хемосинтез.
Рыбинское водохранилище, русло р. Волги, март 1956 г.

Глубина, м	Суточный хемосинтез, мг С/л		Хемосинтез в дегазиро- ванной воде в процентах от хемосинтеза в нату- ральной
	натуральная вода	дегазированная вода	
1	0,0033	0,0032	97,0
6	0,0094	0,0071	75,5
8	0,0102	0,0057	55,1
10	0,0144	0,0067	46,5
11	0,016	0,0069	55,5
12	0,0235	0,008	34,1

Таблица 1

Скорость хемосинтеза, содержание и скорость окисления метана и водорода
в воде Рыбинского и Куйбышевского водохранилищ

Местоположение станций; глубина, м	Горизонт отбора проб	Содержание растворенных газов, см ³ /л		Скорость окисления CH ₄ и H ₂ (по величине БПК), мгО/л		Хемосинтез			
						июль		март, апрель	
		CH ₄	H ₂	CH ₄	H ₂	мг С/л·сутки	прирост бактерий, тыс. кл./мл	мг С/л·сутки	прирост бактерий, тыс. кл./мл
Рыбинское водохранилище									
Русло р. Волги ус. Каменники; 14—18	поверхн.	0,0	0	0,4	0,52	0,0057	102	0,0017	30
	11 м	0,06	0	0,82	0,76	0,0098	153	0,0043	23
	придон.	1,1	0,13	2,42	2,13	0,061	1080	0,027	480
Русло р. Мологи против г. Молога; 15—19	поверхн.	—	—	2,7	3,5	0,0039	69	0,0035	62
	придон.	0,38	0	4,3	3,9	0,0199	351	0,0164	290
Русло р. Шексны против с. Бабино 14—18	поверхн.	—	—	—	—	0,0015	16,5	0,0042	74
	придон.	1,83	0,46	3,4	2,85	0,013	230	0,018	320
Открытый плес у наволока; 5—9	поверхн.	0	0	—	—	0,0011	19,2	0,0041	72
	придон.	0,09	0	0,7	0,5	0,0036	63	0,0072	124
Куйбышевское водохранилище									
Русло притеррасной речки, Черемшанский залив; 13	поверхн.	0	0,2	2,0	0,78	0,0024	42		
	11 м	7,3	0,52	4,5	2,52	0,034	600		
	придон.	6,85	0,47	3,65	1,91	0,003	53		
Пойма р. Черемшан	поверхн.	—	—	—	—	0,0012	21,2		
	придон.	1,44	0,43	4,18	3,6	0,024	420		

Таблица 2

Влияние удаления растворенных газов на хемосинтез.
Рыбинское водохранилище, русло р. Волги, март 1956 г.

Глубина, м	Суточный хемосинтез, мг С/л		Хемосинтез в дегазиро- ванной воде в процентах от хемосинтеза в нату- ральной
	натуральная вода	дегазированная вода	
1	0,0033	0,0032	97,0
6	0,0094	0,0071	75,5
8	0,0102	0,0057	55,1
10	0,0144	0,0067	46,5
11	0,016	0,0069	55,5
12	0,0235	0,008	34,1

рошо согласуется с распределением интенсивности хемосинтеза [5, 17]. Удаление растворенных в воде газов метана и водорода путем продувания ее разреженным воздухом резко снижает хемосинтез, особенно сильно в придонных слоях, где его интенсивность наибольшая (табл. 2). Внесение метана и водорода в пробы воды, взятые из водоема, увеличивает скорость хемосинтеза во много раз (рис. 2). Внесение гипосульфита

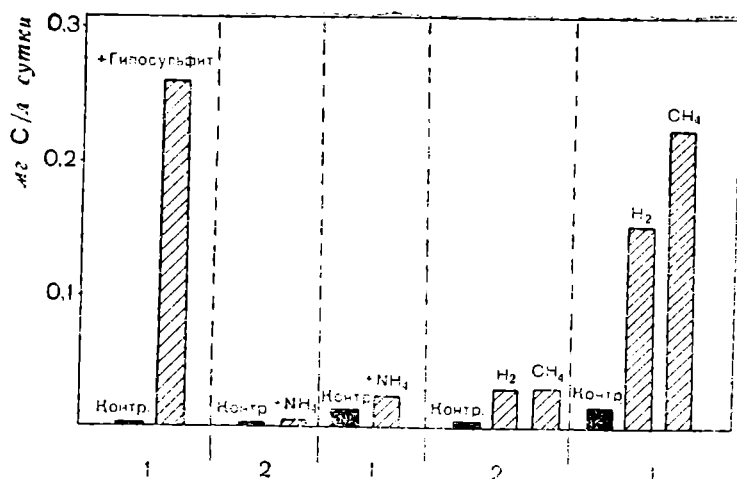


Рис. 2. Влияние внесения различных субстратов на скорость хемосинтеза в пробах воды из Черемшанского залива Куйбышевского водохранилища: 1—придонный слой; 2—поверхность

фита в пробы воды из придонного слоя также в десятки раз увеличивает скорость хемосинтеза. Этот опыт показывает, что серобактерии играют важную роль в синтезе органического вещества. Эти бактерии были обнаружены во всех пробах грунтов и придонной воды из волжских водохранилищ. В грунтах интенсивно идет образование сероводорода за счет восстановления сульфатов бактериями, сероводород мигрирует в придонные слои воды и служит субстратом для развития серобактерий [4].

Роль нитрифицирующих бактерий в продукции органического вещества, по-видимому, незначительна, вследствие низкой эффективности хемосинтеза у этих организмов. Внесение соли аммония в пробу естественной воды не вызывает существенного ускорения хемосинтеза (рис. 2). Более значительна в этом отношении роль железобактерий, которые периодически дают вспышки развития и встречаются в большом количестве (до 4—10 тыс. колоний в 1 мл) в планктоне волжских водохранилищ [3, 11, 13]. Обильно развиваются железобактерии также в поверхностном слое илов. Определения интенсивности хемосинтеза в поверхностном слое иловых отложений водохранилищ показали, что максимальные величины (до 5 мг С/л·сутки) характерны для свежих наносных илов, которые отлагаются на руслах рек водохранилищ, пребывающих в начальной стадии формирования [18]. По данным В. И. Романенко [14], хемосинтез активно идет лишь в самом поверхностном слое ила и резко снижается в его толще.

Сезонные съемки с определением суточной величины хемосинтеза в Рыбинском водохранилище позволили подсчитать его годовую продукцию [17]. Она составила около 9% продукции фотосинтеза. Однако фактически это соотношение не дает представления о степени использования хемосинтетиками энергии, связанной в процессе фотосинтеза фитопланктона, поскольку последний не является единственным источником органического вещества. Органическое вещество поступает в водохранилище также со стоком и при размывании ложа, состоящего на большой площади из торфяников и дерновины. Годовая продукция хемосинтеза соответствует суточному воспроизведению около 57 тыс. бактерий в 1 мл или регенерации около 6,3% бактерий от общей их биомассы в расчете на весь объем водной толщи. Казалось бы, что это величина не столь уж значительна. Однако было бы неправильно оценивать продукцию хемосинтеза в расчете на весь объем, поскольку этот процесс локализован на границе аэробной и анаэробной зон. Именно здесь хемосинтез играет существенную роль в воспроизводстве биомассы бактерий, обеспечивая до 50% ее суточного прироста. Потребители бактерий—беспозвоночные способны активно передвигаться и скапливаться в зоне максимальной концентрации частиц живого белка—бактериальных тел. Хорошо известны, например, кишечные миграции зоопланктона. Известно также, что многие бентосные формы питаются в основном в поверхностной пленке ила, в которой наиболее активно размножаются хемосинтезирующие бактерии. Мы неоднократно наблюдали скопление зоопланктона и в особенности *Cladocera* на границе аэробной и анаэробной зон, где процесс хемосинтеза шел наиболее интенсивно (см. рис. 1). Далее, продукцию хемосинтеза нельзя оценивать просто как приrost органического вещества на фоне, скажем, общего содержания органического углерода в воде. По сравнению с последним этот приrost действительно невелик. Но ведь и содержание фитопланктона также большей частью во много раз меньше, чем содержание водного гумуса в том же объеме воды. Все дело в том, что при хемосинтезе продуцируются оформленные частички белковой пищи, которые активно поедаются беспозвоночными [19].

Таким образом, трофическая роль хемосинтеза состоит в том, что при его участии в процесс биологического продуцирования включается энергия органических веществ, недоиспользованная в процессе их анаэробного распада в иловых отложениях. Эта энергия в составе восстановленных конечных продуктов анаэробного распада мигрирует в аэробную зону, и здесь с ее помощью автотрофные бактерии строят белок своих тел из углерода CO_2 . Следовательно, процесс хемосинтеза способствует более полной реализации в пищевых цепях энергии, связанной в виде первичной продукции в процессе фотосинтеза.

Значительной разницы между трофической ролью гетеротрофных бактерий и хемосинтетиков и не обнаруживается. Действительно, и те и другие в конечном итоге используют энергию органического вещества, созданного в процессе фотосинтеза. Но при более конкретном подходе к вопросу нетрудно заметить существенное различие в роли этих двух групп бактерий. Гетеротрофы используют энергию органического вещества путем непосредственного его окисления. Поэтому их развитие в водоеме тесно связано с появлением легкоусвояемых органических веществ при отмирании фитопланктона в водной толще. У хемосинтетиков же использование энергии, связанной в составе органических ве-

ществ при фотосинтезе, ни во времени, ни в пространстве не совпадает непосредственно с распадом первичного органического вещества, как такового, а является вторичным процессом. Поэтому при участии хемосинтетиков использование энергии органического вещества растягивается на более длительный срок. Энергия, захороненная в органическом веществе иловых отложений, постепенно в составе восстановленных продуктов перемещается в водную толщу и здесь включается в процесс биологического продуцирования. Следовательно, за счет хемосинтеза оформленная пища для беспозвоночных может создаваться в те периоды и в тех слоях воды, где и когда отсутствует ее новообразование за счет фотосинтеза. Таким путем при участии хемосинтеза осуществляется энергетическая взаимосвязь между процессами, происходящими в иловых отложениях и в водной толще.

Изучение трофической роли хемосинтеза, по нашему мнению, поможет понять многие труднообъяснимые явления в водоемах, такие, например, как вспышки развития зоопланктона зимой или ранней весной до развития фитопланктона, концентрирование зоопланктона в том или ином горизонте водной толщи и т. д.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Винберг Г. Г. 1934. Тр. Лимнол. ст. в Косине, 18. [2] Дацко В. Г. 1954. Тр. Всес. н.-и. ин-та морск. рыбн. х-ва и океаногр., 28. [3] Гусева К. А. 1955. Тр. Биол. ст. Борок, 2. [4] Кравцов П. В., Сорокин Ю. И. 1959. Тр. Ин-та биол. водохранилищ, 2. [5] Крашенникова С. А. 1959. Бюлл. Ин-та биол. водохранилищ, 3. [6] Крисс А. Е. 1954. Усп. совр. биол., 38. [7] Кузнецов С. И. 1948. Микробиология, 17. [8] Кузнецов С. И. 1952. Роль микроорганизмов в круговороте веществ в озерах, М. [9] Кузнецов С. И. 1955. Сб. Изотопы в микробиологии, М. [10] Лис Г. 1958. Биохимия автотрофных бактерий, М. [11] Разумов А. С. 1949. Микробиология, 18. [12] Родина А. Г. 1951. Тр. пробл. и темат. совещ. Зоол. ин-та, 1. [13] Розанова Е. П. 1957. Дипл. работа (каф. микробиол. Моск. ун-та). [14] Романенко В. И. 1959. Бюлл. Ин-та биол. водохранилищ, 5. [15] Скопинцев Н. Н. 1954. Природа, 1. [16] Сорокин Ю. И. 1956. Микробиология, 25. [17] Сорокин Ю. И. 1958. Там же, 27. [18] Сорокин Ю. И. 1958. Там же. [19] Сорокин Ю. И. 1959. Там же, 28. [20] Butlin K. R., Postgate I. R. 1954. 4-st Symp. Soc. Gen Microbiol., Cambridge. [21] Steemann-Nielsen E. 1952. J. Conseil. perman. internat. explorat. mer, 18. [22] Umbreit W. W. 1947. Bacteriol. Rev. 11. [23] Van Niel C. B. 1943. Physiol. Revs., 23. [24] Zo Bell C. E., Anderson D. A. 1936. Biol. Bull., 71.

СЕЗОННЫЕ ФАЗЫ РАЗВИТИЯ МИКРОБНОЙ ЖИЗНИ ВОДОЕМОВ НИЗОВЬЕВ ДЕЛЬТЫ ВОЛГИ

К. В. ГОРБУНОВ

(Астраханский государственный заповедник)

Продуктивность водоемов определяется сложным сочетанием ряда экологических факторов, совокупность которых свойственна данному природному ландшафту. Микробные процессы в водоеме непосредственно участвуют в продукционном процессе. Бактерии перерабатывают поступающее в водоем или образующееся в нем органическое вещество в доступный для животного планктона и бентоса питательный детрит. При разложении органического вещества они также освобождают биогенные элементы и тем самым способствуют вспышкам размножения водорослей, приводящим к новому накоплению органического вещества в водоеме. Кроме того, микробные процессы участвуют в формировании данного состояния водной среды со свойственными ему биоценозами организмов, развитие которых протекает во взаимозависимых изменениях газового режима и окислительно-восстановительного потенциала среды.

Все продукционные процессы в естественных и даже искусственных водоемах подчинены строгим законам сезонной смены условий, ведущим к изменениям физико-химических факторов среды, непосредственно влияющих на направление продукционного процесса.

Управление жизнью водоема невозможно без глубокого познания тех сил и законов, по которым она протекает. Первым шагом к познанию ее является сезонная характеристика и выявление закономерностей смены форм микробной жизни, а также изменения ее напряженности. Объектом изучения явилось несколько типичных водоемов низовьев дельты Волги. По своим гидрологическим характеристикам они представляют собою ряд, начинающийся хорошо проточным водоемом—протоком Быстрой и заканчивающийся временным водоемом—полоем Гранушного ильменя, имеющим слабую проточность. Остальные водоемы—ерики Лотосный и Паразитный занимают как бы промежуточное положение.

Изученные водоемы характеризуются следующими данными.

1. Проток Быстрая в течение всех гидрологических фаз отличается значительными глубинами, в среднем от 2 до 4 м, с ямами до 12 м, быстрым течением до 1,12 м/сек, благоприятным газовым режимом. Берега низкие, заросшие тростником и ивой.

¹ В данном докладе не приводятся результаты, полученные в водоемах авандельты, имеющих свою специфику.

2. Ерик Лотосный менее глубок, чем проток Быстрая—до 2 м. В связи с этим в периоды особенно низких уровней он может почти отсоединяться от общей гидрологической системы протоков Дамчикского участка. Растительность—тростник, ива, встречается сусак, ежеголовник.

3. Ерик Паразитный очень мелководный, до 1,5 м глубины, 300 м длины, выходит в Сазаний кулдук. В периоды падения уровня течение в этом ерике останавливается, и он почти отсоединяется от общей гидрологической сети. В конечной части ерика, перед его впадением в Сазаний кулдук, общие гидрологические условия их сближаются.

4. Полой Гранушного ильменя—временный водоем, образующийся в период половодья. Кроме тростника, здесь встречаются рогоз, ежеголовник и некоторые другие виды растительности. Продолжительность существования этого полая по данным за пять лет (1949—1953 гг.) от 76 до 97 дней [1].

Для того чтобы можно было судить об изменениях экологических условий в водной среде и грунте, имеющих значение для развития микроорганизмов, кроме общего счета в камере Бюркера и на стеклах с окраской эритрозином и по Ю. И. Сорокину [6], применялись посевы на МПА в аэробных условиях и на среде Вильсона-Блэра и среде Таусона в анаэробных (в модификации Л. Д. Штурм). Количественное сравнение полученных результатов позволяет определить соотношение числа микроорганизмов с аэробной и анаэробной физиологией в микробном биоценозе в каждый данный момент. Этот показатель как бы характеризует состояние среды—говорит о степени благоприятствования ее существованию организмов с аэробной или анаэробной физиологией.

В грунте полойного водоема определялся окислительно-восстановительный потенциал [4]; в воде всех водоемов—кислород, свободная углекислота, рН и температура.

Водоросли и их биомасса учитывались осадочным методом из 1 л воды и процеживанием 100 л воды через сеть Апштейна с газом № 25/77. В первом случае брались на учет самые мелкие представители фитопланктона, во втором—более крупные (свыше 50 μ).

Динамика числа бактерий по прямому счету в воде полая, как показали соответствующие определения, давала ежегодный пик вскоре после затопления до 12—18 млн./мл микробных тел [2]. Весенняя вспышка развития бактерий сменялась в дальнейшем спадом. Соотношение аэробных и анаэробных процессов на полое в течение периода его существования не остается постоянным, а меняется в направлении усиления роли анаэробных процессов после затопления полойной площади. При этом резко падает окислительно-восстановительный потенциал грунта полая и начинают преобладать анаэробные формы микроорганизмов [1]. В водном слое полая одновременно с уменьшением количества молекулярного кислорода, в некоторых случаях даже до нуля, также меняется количественное отношение аэробной и анаэробной групп бактерий в сторону увеличения численности последней. Например, 16 мая 1952 г. это отношение выражалось числом 6,43, 4 июня—0,57, 20 июня—0,08, 22 июля—0,27. За сравнительно короткий срок существования полая этот показатель резко изменяется, свидетельствуя о большой динамичности условий среды на полое.

Вредное влияние продуктов анаэробного брожения в грунте сказывается в первую очередь на самых нижних слоях воды, непосредственно

прилегающих к грунту, что отражается отчасти и на обрастаниях, которые на стеблях растений у самого дна отсутствуют. Грунт раньше переходит в анаэробную фазу. Со временем в эту фазу вовлекается вся толща водного слоя.

В хорошо проточном водоеме—протоке Быстрой каждый год после начала половодья происходит резкое увеличение общего числа микроорганизмов от нескольких сотен тысяч до 10—80 млн. в 1 мл воды с последующим летним спадом до 1—2 млн. и, как правило, новым кратковременным осенним пиком в августе—сентябре до 10 млн. бактерий на 1 мл воды. Повышение числа микроорганизмов связано с поступлением в водный поток органических остатков, смываемых половодьем с затопляемой площади поймы. Развитию аэробной микрофлоры при этом благоприятствует насыщение воды кислородом. Как и в пойменном водоеме, в протоке вначале наблюдается высокое отношение числа аэробов к анаэробам. Так, 19 марта 1958 г. этот показатель имел величину 921, 18 апреля он снизился до 503, 23 мая упал до 20, а к 23 июня снизился до 4. Осенью отношение числа аэробов к анаэробам постепенно стало возрастать: 14 октября оно равнялось 59, 24 ноября—358, 24 декабря—868. Аналогичная картина наблюдалась и в другие годы. Причиной колебаний этого показателя является значительное увеличение числа анаэробных бактерий через некоторое время после наступления половодья. Только после определенного «созревания» водной среды, происходящего на протяжении первого периода аэробных процессов, создаются необходимые условия для развития анаэробов. Как и в пойменном водоеме, только в меньшей степени, в протоке со временем происходит снижение кислорода, повышается концентрация углекислоты, увеличивается количество агрегатов органического вещества и организмов, т. е. повышается степень гетерогенности водной среды, что способствует развитию анаэробных бактерий как бы под прикрытием аэробов, причем общие условия в этот момент остаются аэробными [5].

В водоемах промежуточного типа, выделенных по степени проточности и богатству остатками высших растений,—ериках Лотосном и Парazitном показатель отношения числа аэробов к числу анаэробов занимает промежуточное положение между соответствующими показателями для протока Быстрой и полоя Гранушного ильменя. Пойменный водоем в дальнейшем высыхает, а в протоке и ериках к осени количество анаэробов относительно уменьшается.

Развитие водорослей в проточных водоемах низовьев дельты Волги в общем приурочено к вспышкам развития бактерий. По всей вероятности это связано с их минерализующей деятельностью, с доведением органического вещества растений до какой-то степени распада, а также с установлением определенного окислительно-восстановительного потенциала среды. Последнее предположение нуждается в особой экспериментальной проверке, так как из сообщения К. А. Гусевой следует, что этот вопрос пока остается открытым [3].

В конце зимы и весной в проточных водоемах наблюдается умеренное развитие диатомовых (*Asterionella gracillima*, *A. formosa*, *Melosira varians*, *M. italica*). Массовое же развитие водорослей начинается лишь с июля и достигает максимума в августе и сентябре. В июле развиваются протококковые, жгутиковые, вольвоксовые, а в августе и сентябре особенно пышно—сине-зеленые (*M. cracystis flos-aqua*, *Aphanizomenon flos-aqua*, *Anabaena* и диатомовые (*Melosira*). Эта вспышка

развития водорослей приурочена ко второй половине фазы, благоприятствующей развитию анаэробных бактерий. В биотопах водоема, где вторая фаза наступает быстрее, например, на поверхности грунта, создаются раньше благоприятные условия для развития некоторых групп водорослей. Здесь встречаются, например, пленки сине-зеленых водорослей. После сильного развития водорослей в водоеме последующее их отмирание обуславливает поступление в воду органического вещества и новую кратковременную осеннюю вспышку развития бактерий за счет этого источника энергии.

Развитие зоопланктона, по данным А. А. Косовой, имеет весенне-летний пик развития, совпадающий с обилием пищи в водоеме—весенне-летним пиком развития бактерий. Массовое развитие зоопланктона приводит к обеднению бактериальной пищей, что в свою очередь ведет к последующему спаду в развитии зоопланктона. Этот период совпадает с развитием в водоемах анаэробных процессов и уменьшением количества кислорода в воде. Со временем водоем постепенно выходит из такого состояния. В результате жизнедеятельности водорослей во второй половине лета и осенью происходит поступление в воду новой порции органического вещества, что обеспечивает при посредстве бактерий новую вспышку развития зоопланктона.

Таким образом, в водоемах разного типа на протяжении периода активной жизни после весеннего пробуждения и связанного с ним поступления свежего запаса органических веществ наблюдается ежегодная ритмическая смена условий в соответствии с фазами микробной жизни. При этом выявляются комплексы организмов, переходящих в данный момент к активной жизнедеятельности, так как условия именно данного момента благоприятствуют этому. Последнее, в частности, отражается и на количественном соотношении аэробных и анаэробных бактерий.

Все изложенное позволяет заключить, что водная среда на протяжении года может находиться в двух фазах развития: I фаза—аэробная переработка свежего органического вещества, характеризующаяся вспышкой развития аэробной микрофлоры; II фаза—благоприятствующая развитию анаэробных микроорганизмов.

Между этими крайними состояниями могут быть промежуточные, переходные состояния. Разные водоемы в зависимости от климатических и гидрологических факторов, от обилия органического вещества и других условий, а также разные биотопы водоема могут находиться в различных фазах развития. Именно этим объясняются сезонные вспышки развития тех или иных видов зоопланктона или водорослей. Так, например, в условиях пойменного водоема, отличающихся своей динамичностью, А. А. Косова наблюдала 56 смен форм коловраток за 80 дней существования полоя, тогда как в проточном водоеме—в протоке Быстрой, где смена фаз растянута во времени, насчитывалось 57 смен форм коловраток за целый год.

Поскольку в водоемах переработка органического вещества протекает как в аэробных, так и в анаэробных условиях, то в эффективности продукционного процесса может иметь известное значение так называемый экономический коэффициент. В зависимости от условий окружающей среды отношение накопленной биомассы микроорганизмов к использованной массе органического вещества будет различным, что должно отражаться и на конечной полезной продукции. Важнейшим

фактором, определяющим величину экономического коэффициента, являются окислительно-восстановительные условия. Еще Л. Пастер указывал на крайнюю расточительность анаэробного процесса, однако прямых сравнительных данных для процессов, происходящих в водоемах, нет. Поэтому было сделано сравнение экономического коэффициента при превращении клетчатки в аэробных и анаэробных условиях среды. Клетчатка была взята как основное исходное и наиболее распространенное органическое вещество в водоеме. По полученным данным, в среднем из каждого разложившегося миллиграмма клетчатки развивается около 1 млрд. микробных тел, или в перерасчете на весовые показатели за счет каждого грамма разложившейся клетчатки образуется 28 мг биомассы тел микроорганизмов. В анаэробных условиях эти показатели соответственно выражаются лишь 138 млн. микробных тел на 1 мг израсходованной клетчатки, или 9,6 мг сухой бактериальной биомассы микроорганизмов на 1 г клетчатки. Следовательно, в природе наиболее высокие экономические коэффициенты переработки клетчатки в биомассу микробных тел должны совпадать во времени с развитием аэробных процессов (что и наблюдается в протоках низовьев дельты Волги): весной, в мае—за счет использования органического вещества отмерших остатков вышедших растений (в полонных водоемах соответственно в начале периода затопления), и осенью, в августе, сентябре или октябре после спада развития анаэробных процессов—за счет органического вещества отмирающих планктонных водорослей. Именно с этими сроками совпадают периоды весенней и осенней вспышек развития зоопланктона.

Для теории удобрения водоемов понятие об экономическом коэффициенте может иметь большое значение и должно содействовать распространению в рыболовной практике аэробного метода удобрения, позволяющего предупредить раннее наступление неблагоприятной фазы развития анаэробных процессов. Так, в рыбхозе «Батрачэк» системы Севкаспрыбвода в 1955 г. было изготовлено аэробное удобрение в специально построенном приспособлении в виде цементного кювета с площадкой. Аэробная переработка при увлажнении раствором суперфосфата и селитры и тщательном перемешивании проводилась с 6 по 19 апреля. Полученное удобрение было испытано в выращенном пруду, где выращивалась молодь белорыбицы совместно с молодь леща. Контролем служили пруды, удобряемые растительной массой обычным зональным методом. В результате была установлена повышенная эффективность удобрения, что выразилось в увеличении концентрации зоопланктона в опытном пруду по сравнению с контрольными прудами в среднем в 7,2 раза. Повысилась также и выживаемость молоди белорыбицы и леща.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Горбунов К. В. 1957. Микробиология, 26. [2] Горбунов К. В. 1958. Тр. Астрах. запovedника, 4. [3] Гусева К. А. 1961. В настоящем сборнике. [4] Кузнецов С. И. 1952. Роль микроорганизмов в круговороте веществ в озерах. М. [5] Работникова И. Л. 1957. Роль физико-химических условий в жизнедеятельности микроорганизмов. М. [6] Сорокин Ю. И. 1955. Тр. Биол. ст. Борок, 2.

ОПЫТ ОЦЕНКИ УТИЛИЗАЦИИ ЭНЕРГИИ В ОДНОМ ЗВЕНЕ ПИЩЕВОЙ ЦЕПИ

В. С. ИВЛЕВ

(Севастопольская биологическая станция Академии наук СССР)

Современное состояние проблемы биологической продуктивности водоемов характеризуется двумя отчетливо выраженными направлениями: 1) изучением процесса образования первичного органического вещества; 2) анализом дальнейших превращений этого вещества, или, точнее, заключенной в нем свободной энергии в последовательном ряде гетеротрофных организмов.

Настоящее сообщение включает попытку количественной оценки энергетических превращений в одном звене с учетом обеих сторон энергетического баланса: поступления энергии в виде пищи и ее расхода в ходе обменных процессов. Первая задача («приходная») решается в основном экологическими методами, вторая («расходная») — физиологическими. Изучаемым звеном в нашем случае являлась система рыба — планктон. Можно предполагать, что с известными модификациями, обусловленными специфическими особенностями материала, предлагаемую форму анализа окажется возможным использовать для других звеньев продукционного процесса, включая утилизацию первичной продукции.

Объектом нашей работы являлись мальки уклей из рыбоводного пруда, где не было другой рыбы. С 1 по 18 июля при температуре 18,8—21,6°C средний вес одного малька увеличился с 0,19 до 0,31 г. Следовательно, за данный период средний вес малька равнялся 0,25 г, общий прирост 0,12 г и среднесуточный прирост (Q') 0,0067 г, или 5,025 кал. Пищей малькам служили почти исключительно циклопы, причем за указанный период концентрация последних оставалась примерно на одном уровне, изменяясь в пределах 70 040—77 130 экз./м³. Средний вес одного рачка равнялся 0,015 мг, или 0,011 кал (q), откуда концентрация пищи (p) была равна 808 кал/м³. В более детальной форме все расчеты даны в другом месте [5].

Поскольку связь между интенсивностью питания рыбы и концентрацией пищи выражается уравнением [4]

$$r = R(1 - 10^{-\beta p}), \quad (1)$$

где r — разовый рацион при концентрации пищи, равной p ; R — максимально возможный рацион за тот же срок и β — коэффициент; были экспериментально определены входящие в уравнение константы: $R = 15,5$ кал и $\beta = 0,00016$. Весь расчет выполнен для питания в продолжение часа.

В процессе питания рыбы-планктофаги двигаются с той или иной скоростью. Показано [3], что в широких пределах концентрации пищи скорость этого движения остается практически постоянной. Было определено, что для системы, состоящей из мальков уклей данного размера и циклопов в качестве пищевого материала, скорость движений рыбы равнялась 2,98 см/сек, или 107,28 м/час при температуре 20°.

Приведенные параметры относятся к положительной части энергетического баланса. Расход энергии складывается из обменных процессов в состоянии относительного покоя («стандартный» обмен— Q_s) и обмена в процессе движения («общий» обмен— Q). Эмпирически у мальков уклей были определены обе формы обмена. Оказалось, что обмен при спокойном состоянии рыбы (Q_s) был равен 0,12 мл O_2 /час, или 0,57 кал/час, а общий обмен (Q) составил при скорости движения $V=2,98$ см/сек. 0,38 мл O_2 /час, или 1,81 кал/час.

В продолжение суток рыба часть времени не питается и находится в состоянии относительного покоя, часть времени (a часов) охотится, двигаясь с указанной скоростью. Следовательно, суточный расход энергии (Q_-) будет равен:

$$Q_- = a(Q - Q_s) + 24 Q_s, \quad (2)$$

или, после подстановки полученных величин обмена,

$$Q_- = 1,24 a + 13,68 \text{ (кал/сутки)}.$$

С другой стороны, величина суточного рациона (Q_+), очевидно, равна сумме часовых рационов, т. е. $Q_+ = ar$, откуда

$$Q_+ = aR(1 - 10^{-\beta p}). \quad (3)$$

Поскольку, согласно Г. Г. Винбергу [1],

$$0,8 Q_+ = Q' + Q_-, \quad (4)$$

можно найти величину a , решая совместно уравнения (2) и (3), приравняв их по Q_+ :

$$\frac{Q' + a(Q - Q_s) + 24 Q_s}{0,8} = aR(1 - 10^{-\beta p}),$$

или

$$a = \frac{Q' - 24 Q_s}{0,8 R(1 - 10^{-\beta p}) - (Q - Q_s)}. \quad (5)$$

Подставляя в последнее уравнение численные значения всех элементов, получаем:

$$a = \frac{18,705}{1,952} = 9,6.$$

Таким образом, определено, что при данной ситуации малек уклей в течение суток питается 9,6 часов, получая с пищей 38,3 кал, расходуя на обмен 25,58 кал и повышая прирост на 5,025 кал, причем 7,7 кал выводится из организма в виде неассимилированных продуктов.

Попытаемся теперь, пользуясь некоторыми допущениями, перейти от данного частного случая к общей модели, которая, по нашему мнению, должна представлять систему функциональных зависимостей основных

трофических показателей от концентрации пищи во внешней среде. Поскольку в уравнение (1) время в качестве переменной не входит, можно принять, что тот же тип зависимости будет иметь место и при переходе от часовых рационов к суточным. Следовательно, можно написать:

$$Q_+ = R_c(1 - 10^{-\beta p}), \quad (6)$$

где R_c — максимальный суточный рацион и β — коэффициент, отличный от β .

Выше показано, что $Q_+ = ar$, или $a = Q_+/r$, следовательно:

$$a = \frac{R_c(1 - 10^{-\beta p})}{R(1 - 10^{-\beta p})}. \quad (7)$$

Фактические данные мы имеем для одного случая: $p = 808$ кал/м³. Для определения величин R_c и B_1 этого мало, вследствие чего оказывается необходимым сделать следующее допущение. Мы принимаем, так же как и Г. Г. Винберг [2], что в самых благоприятных условиях питания (при избытке пищи) энергетический коэффициент роста первого порядка ($k_1 = Q'/R_c$) будет равен 0,4. Следовательно, $0,4 R_c = Q'$. При избытке пищи, когда $r = R$ и $Q_+ = R_c$,

$$Q' = 0,8 R_c - 24 Q_s - (Q + Q_s) \frac{R_c}{R}.$$

Подставляя численные значения величин Q , Q_s и R , получаем $R_c = 42,8$ кал и согласно формуле (6) $\beta_1 = 0,00121$.

Принимая далее, что при предельно высокой концентрации пищи длительность питания будет минимальной и наоборот, можно вычислить максимальные и минимальные значения a и Q_- . Не излагая здесь технику этих расчетов, укажем, что $a_{\min} = 2,75$ и $a_{\max} = 20,6$ часов, $\min Q_- = 17,09$ и $\max Q_- = 39,21$ кал. Как видно, предельные величины данных показателей достаточно реальны.

Получив величины всех параметров в численной форме, оказывается возможным вычислить изменения каждой искомой величины, как функции от концентрации пищи. Эти функции даны в графической форме, причем каждая кривая построена точно в соответствии с определяющими ее коэффициентами.

На рис. 1 даны наиболее важные показатели. Очевидно, что главными элементами рассматриваемой модели будут приход и расход энергии за некоторый естественный отрезок времени. Таким отрезком для данного процесса, несомненно, являются сутки. Отсюда баланс энергии, в первую очередь будет характеризоваться двумя показателями, Q_+ и Q_- , а также их соотношением в зависимости от величины p . Как видно с увеличением последней суточные рационы возрастают очень быстро, практически достигая максимума при $p = 2000$ кал/м³. Несколько более пологой кривая Q_- . Точка, в которой пересекаются эти кривые, характеризует ту концентрацию пищи, когда приход и расход энергии уравниваются. Однако более правильно эту точку равновесия определять по пересечению кривых Q_- и $0,8 Q_+$ (прерывистая линия), поскольку около 20% поступающей энергии не ассимилируется организмом рыбы и выводится в виде неусвоенных продуктов. Данная точка может быть определена аналитически и вычислена для момента, когда

$0,8 Q_+ = Q_-$. Достаточно четко она находится и графически, причем оказывается, что концентрация пищи в данном случае равна примерно 600 кал/м^3 . Следовательно, ниже этой критической концентрации мальки рыбы будут голодать и погибать. Заметим, что у особи любого животного, находящейся в процессе роста, рост не может быть остановлен на более или менее длительный срок [4]. Другими словами, гибель молоди от истощения наступит при концентрации пищи не в момент p , а при несколько большей величине, характеризующейся минимально возможной скоростью роста.

Отрезки ординат, заключенные между кривыми $0,8 Q_+$ и Q_- представляют величины суточных приростов Q' . Эти же приросты, в зависимости от p , даны в виде пунктирной линии. Как видно, и эта кривая быстро достигает практического максимума и не возрастает при дальнейшем увеличении концентрации пищи.

Важным показателем является a , т. е. среднее число часов в сутки, когда рыба питается. По-видимому, прямыми наблюдениями данный показатель не может быть найден, во всяком случае для рыб-планктофагов. Выше даны предельные значения a . Оказалось, что при бесконечном увеличении p длительность питания не будет короче 2,75 часов в сутки. Следует полагать, что фактически она будет больше, поскольку мы для данного анализа исходили из постоянной скорости движения рыбы в процессе ее питания, тогда как в действительности при высоких значениях p эта скорость несколько снижается [3]. В силу последнего обстоятельства кривая a , с отлогой правой частью, фактически будет снижаться быстрее, чем показано на рисунке.

Изменения некоторых других показателей, характеризующих рассматриваемую модель, даны на рис. 2. Нетрудно вычислить общую длину пути L , проходимого рыбой в сутки в процессе питания. Очевидно, что этот путь будет равен aV . Поскольку скорость движения принимается как постоянная величина, равная $107,28 \text{ м/час}$, то $L = 107,28 a \text{ м/сутки}$. Следовательно, наименьшая длина пути, при $p \rightarrow \infty$, будет равна $a_{\min} V = 295 \text{ м}$ и наибольшая, при $p \rightarrow 0$, $107,28 a_{\max} = 2210 \text{ м}$. Фактически первая величина должна быть больше, если учесть отмеченное выше возможное снижение скорости движения при высоких концентрациях пищи.

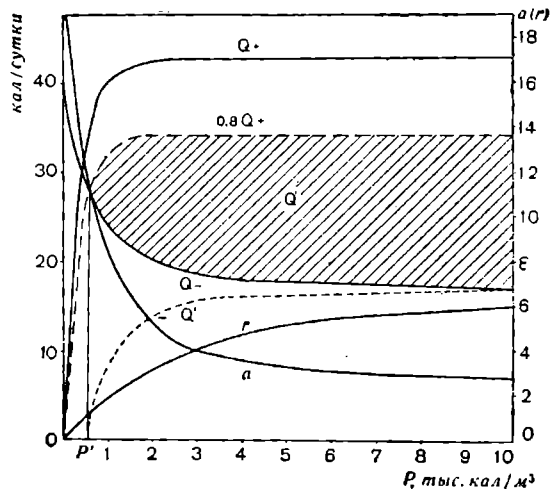


Рис. 1. Зависимость различных трофо-энергетических показателей от концентрации пищи p :

Q_+ — суточный рацион;
 $0,8 Q_+$ — ассимилируемая часть суточного рациона;
 Q_- — энергетические траты в сутки;
 Q' — суточные приросты;
 p — часовые рационы;
 a — продолжительность питания (в часах)

На том же рисунке дана кривая изменений энергетических коэффициентов роста первого порядка k_1 , которые представляют собой отношения Q'/Q_+ . Кривая свидетельствует, что величины этого коэффициента, многократно определявшиеся эмпирически как 0,30—0,35, соответствуют концентрации пищи, равной приблизительно 2000 кал/м³,

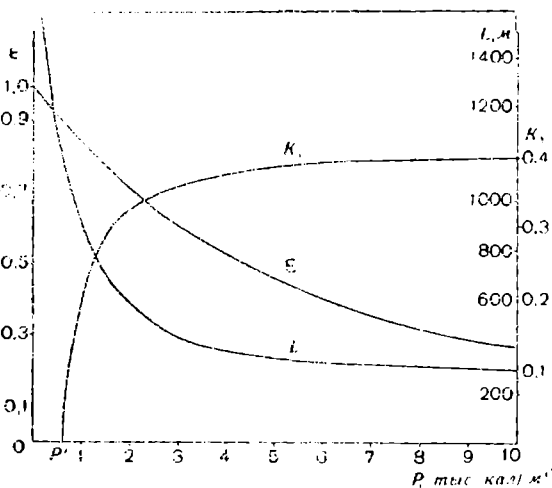


Рис. 2. Зависимость различных трофо-энергетических показателей от концентрации пищи p : L —расстояние в метрах, проходимое в сутки; k_1 —энергетический коэффициент роста первого порядка; E —коэффициент выедания

что характер трофических взаимосвязей исторически сложился таким образом, что реально встречаемые в природе концентрации пищи, как правило, полностью обеспечивают процессы питания и роста животных на высшем уровне. Лишь ненормально низкие величины p приводят к явному снижению интенсивности питания и, в крайних случаях, к истощению и гибели животных. Действительно, в природной обстановке не часты случаи, когда наблюдается отчетливо заторможенная скорость роста животных, обусловленная недостатком пищи. В подавляющем большинстве случаев пищи достаточно, чтобы обеспечить процессы питания и роста, приближающиеся к потенциально возможным.

Заметим также, что рассмотренные теоретические кривые характеризуются наличием асимптот, т. е. достигают предельных значений при $p = \infty$. Практически эти предельные значения достигаются при ко-

¹ Следует указать, что приводимые расчеты справедливы только для данного состава пищевых животных—копепод. Если эти животные будут более крупного размера, то для получения той же тотальной величины рациона рыбе потребуется пройти меньший путь и соответственно затратить меньше энергии, поскольку линейное рас-

пределение пищевых организмов будет равно $1/\sqrt[3]{p}$. Следовательно, при увеличении размеров пищевых животных в два раза расстояние между ними, при одинаковой величине p , сократится в 8 раз. Возможно, что именно этим объясняется стремление животных избирать для питания, в пределах их возможности, наиболее крупные пищевые объекты.

или 2,7 г сырого веса планктона на 1 м³. Как видно, полученная величина действительно представляет концентрацию пищи, часто наблюдаемую в природных условиях.¹

Все рассмотренные кривые в большей или меньшей степени отличаются одной общей особенностью: быстрым изменением величин при относительно низких значениях p и плавным характером при дальнейшем увеличении концентрации пищи. По-видимому, данная особенность вытекает из общебиологической закономерности, заключающейся в том,

нечных концентрациях пищи, причем данные концентрации лежат, по-видимому, в пределах, обычно встречаемых в природе.

Наконец, остановимся еще на одном показателе—коэффициенте выедания. Примем следующие условия. При своем движении рыба может заметить пищевых животных, находящихся от нее на том или ином расстоянии. Если это расстояние достаточно велико, то рыба, стремясь схватить замеченный объект, изменит направление движения, что учитывается регистрируемой величиной пройденного пути. В том случае, когда данное расстояние мало, но вполне реально, рыба может схватить встреченный объект, не увеличивая длину пути. Положим, что это последнее расстояние равно ρ и примем, что в соответствующем объеме при предельно низкой концентрации пищевых организмов будут съедаться все встреченные особи. Поскольку этот объем будет равен $\pi \rho^2 V$ (для часового пути), то число особей, которые потенциально могут быть съеденными (N_1), равняется $\pi \rho^2 V \rho / q$. Фактически же часовой рацион $r = N_2 q$, откуда $N_2 = r/q = R(1 - 10^{-\beta \rho})$. Следовательно, отношение этих величин, т. е. N_1/N_2 , и является коэффициентом выедания ε , причем согласно принятому условию он будет ≤ 1 . Очевидно, что при ρ , приближающейся к 0, $\varepsilon = 1$. Тогда, подставляя численные значения отдельных элементов уравнения, получим:

$$\begin{aligned} \varepsilon_{(\rho=0)} &= \lim_{\rho \rightarrow 0} \frac{15,5(1 - 10^{-0,00016\rho})}{\pi \rho^2 107,28 \rho} = \\ &= \lim_{\rho \rightarrow 0} \frac{15,5 \cdot 0,00016 \cdot 10^{-0,00016\rho} \ln 10}{3,14 \cdot \rho^2 \cdot 107,28 \cdot \rho} = 1, \end{aligned}$$

откуда, при $\rho = 0$, $\rho = 0,00413$ м = 4,13 мм. Следовательно, в цилиндре с диаметром 8,26 мм, по которому движется малек, при концентрации пищи, приближающейся к нулю, он съедает всех встреченных пищевых животных. При более высокой концентрации пищи часть объектов пропускается, и соответственно уменьшается коэффициент выедания. Заметим, что более правильно говорить не о цилиндре, а о некотором канале с поперечным сечением 53,3 мм².

На рис. 2 дана кривая $\varepsilon = f(\rho)$. Ее ординаты вычислены по уравнению

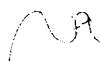
$$\varepsilon = \frac{R(1 - 10^{-\beta \rho})}{\pi \cdot \rho^2 \cdot V \cdot p}.$$

Как видно, она представляет собой равномерно снижающуюся линию, с верхним пределом, равным 1, и асимптотически приближающуюся в правой части к 0.

В заключение укажем, что достаточно достоверные расчеты могут быть выполнены при значительно большем объеме фактического материала, чем тот, которым мы располагали. Поэтому смысл настоящего исследования мы видим в следующем. Во-первых, получены, в пределах реальных значений, различные показатели процесса утилизации пищи рыбами-планктофагами и дана взаимная связь этих показателей. Во-вторых, анализ выявил те исходные задачи, решение которых требует постановки специальных экспериментов. Мы надеемся, что теоретические модели, основанные на анализе конкретных примеров, будут полезны при дальнейших исследованиях в этой важной области биологии.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Винберг Г. Г. 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск. [2] Винберг Г. Г. 1960. Первичная продукция водоемов, Минск. [3] Ивлев В. С. 1944. Зоол. ж., 23. [4] Ивлев В. С. 1955. Экспериментальная экология питания рыб, М. [5] Ivlev V. S. 1960. Bull. mathem. biophys., 22, № 4.
-



СООТНОШЕНИЕ БИОМАССЫ И ПРОДУКЦИИ ЗООПЛАНКТОНА, БАКТЕРИЙ, ФИТОПЛАНКТОНА И МАКРОФИТОВ В ОЗЕРАХ НАРОЧЬ, МЯСТРО И БАТОРИН

П. Г. ПЕТРОВИЧ

(Белорусский государственный университет)

Процесс биологического продуцирования в каждом водоеме является, с одной стороны, выражением гидрологического и гидрохимического режима и других факторов и условий, сложившихся в процессе длительного генезиса; с другой стороны, он определяется взаимосвязями и взаимоотношениями, существующими как внутри, так и между сообществами водных организмов. Зоопланктон, фитопланктон, бактериопланктон и макрофиты органически связаны друг с другом и образуют в водоеме единую продуцирующую систему.

Многие стороны этого процесса в настоящее время детально изучены и освещены в гидробиологической литературе. Особенно много работ и монографических сводок посвящено биологии отдельных видов и характеристике их биомассы и продукции. Вместе с тем закономерности утилизации первичной продукции последующими звеньями пищевых цепей познаны и освещены совершенно недостаточно. Крайне редко в литературе можно встретить данные, характеризующие соотношение биомассы и продукции отдельных групп водного населения в одном и том же водоеме.

Не ставя перед собой цель рассмотрения всех этих весьма сложных явлений, лежащих в основе взаимоотношений между организмами, мы сузим свою задачу общей характеристикой соотношений биомассы и продукции зоо-, фито- и бактериопланктона и макрофитов трех озер, принадлежащих к различным типологическим группам.

Эти данные могут представить известный интерес для познания биологических процессов, протекающих в водоемах. Кроме того, величины первичной продукции становятся более содержательными, когда они берутся не сами по себе, а в соотношении с другими количественными характеристиками планктона как продуцирующей системы [2].

Мы далеки от мысли, что этот сложный вопрос о взаимоотношениях организмов, их популяций и сообществ может быть решен только сопоставлением данных, характеризующих степень количественного развития отдельных групп планктона. Тем более, что в данном случае мы сопоставляем средние величины, а это неизбежно приводит к нивелировке тех особенностей, которые часто весьма характерны для отдельных видов и их популяций. Вместе с тем, сведения, характеризующие ход жизненных явлений в одном и том же водоеме за ряд лет, отражают самые общие закономерности развития отдельных групп водного населения и их значения в круговороте органического вещества.

Г. Г. Винберг [2] пришел к выводу, что в водоемах, относящихся к той или иной типологической группе, наблюдается строго закономерное соотношение первичной и промысловой продукции. Наши многолетние исследования зоопланктона озер Белоруссии дают основание полагать, что в определенных закономерных соотношениях находятся и промежуточные звенья.

В мезотрофном оз. Нарочь (табл. 1) среднегодовые величины биомассы и продукции¹ зоопланктона на протяжении 1955—1958 гг. не имели больших расхождений и находились в пределах 0,13—0,17 г/м³, или 1,2—1,5 г/м².

Таблица 1

Биомасса и продукция зоопланктона, бактерий, фитопланктона и макрофитов в оз. Нарочь в 1955—1958 гг.

Группа организмов	Год	Биомасса			Р/В коэф- фици- ент	Продукция			Автор
		сырой вес, г/м³	сухой вес,			сырой вес, г/м³	сухой вес		
			г/м³	г/м²			г/м³	г/м²	
Зоопланктон	1955	1,30	0,13	1,20	4,1	6,26	0,63	5,80	П. Г. Петро- вич
	1956	1,72	0,17	1,56	3,9	6,68	0,67	6,16	
	1957	1,22	0,12	1,10	4,5	5,4	0,54	4,97	
	1958	1,60	0,16	1,47	3,6	5,8	0,58	5,34	
Бактериопланктон	1955	1,04	0,20	1,84	73,4	73,42	14,68	135,06	Ю. С. Бе- ляцкая [1]
	1956	0,75	0,15	1,38	65,1	48,85	9,77	89,88	
Фитопланктон	1956	0,85	0,17	1,56	—	—	—	—	Н. И. Сре- тенская [8] Г. Г. Вин- берг [3]
	1958	2,91	0,58	5,34	22,0	65,20	13,04	120,0	
Макрофиты	1956	—	8,9	95,0	1	—	8,9	95,0	Г. Ф. Заха- ренкова [4]

К сожалению, мы не располагаем данными, характеризующими за все эти годы уровень биомассы и продукции других групп водного населения, и вынуждены сравнивать величины, полученные за различные промежутки времени. По наблюдениям, проведенным Г. Г. Винбергом и его сотрудниками в 1958 г., в оз. Нарочь валовая первичная продукция, или фотосинтез, за год составила 120 г сухого веса на 1 м². Биомасса фитопланктона за этот год в среднем была равна 2,9 г/м³. В пересчете на сухое вещество это составит 0,58 г/м³, или 5,34 г/м². Отсюда получаем, что годовой Р/В-коэффициент для фитопланктона равен 22.

По определению Ю. С. Беляцкой [1], биомасса бактерии в оз. Нарочь в 1955 г. составляла 0,2 г/м³, а в 1956 г. 0,15 г/м³.

Особое место в озере занимают макрофиты. По данным Г. Ф. Захаренковой [4], их биомасса достигает 8,9 г/м³, или 95 г/м². Это объяс-

¹ При расчете продукции зоопланктона бралась удвоенная максимальная биомасса. Специальные определения продукции зоопланктона оз. Нарочь, выполненные в 1931 г., показали, что этот условный коэффициент намного ниже истинного.

няется тем, что оз. Нарочь обладает обширной литоралью, покрытой мощными зарослями.

В эвтрофном оз. Мястро (табл. 2) наблюдается иная картина. Здесь биомасса зоопланктона в 1955—1958 гг. была 0,21—0,34 г/м³, или 1,22—1,97 г/м². Валовая первичная продукция в этом озере значительно выше, чем в оз. Нарочь,—320 г/м²·год. По данным Н. И. Сретенской [8], биомасса фитопланктона в 1956 г. была 1,85 г/м³, а в 1958 г., по данным Т. А. Банкетик, равнялась 1,96 г/м³, или 11,37 г/м², т. е. более чем в два раза превышает биомассу фитопланктона в оз. Нарочь.

Таблица 2

Биомасса и продукция зоопланктона, бактерий, фитопланктона и макрофитов в оз. Мястро в 1955—1958 гг.

Группа организмов	Год	Биомасса			Р/В	Продукция			Автор
		сырой вес, г/м³	сухой вес			сырой вес, г/м³	сухой вес		
			г/м³	г/м²			г/м³	г/м²	
Зоопланктон	1955	3,45	0,34	1,97	3,0	10,32	1,03	5,97	П. Г. Петрович
	1956	2,71	0,27	1,56	3,5	9,56	0,96	5,57	
	1957	2,07	0,21	1,22	2,9	6,18	0,62	3,60	
	1958	2,54	0,25	1,45	2,9	7,30	0,73	4,23	
Бактериопланктон	1955	1,56	0,31	1,79	85,7	132,32	26,46	153,47	Ю. С. Беляцкая [1]
	1956	0,96	0,19	1,10	94,1	80,65	16,13	93,55	
Фитопланктон	1956	9,28	1,85	10,73	—	—	—	—	Н. И. Сретенская [8] Г. Г. Винберг, Т. А. Банкетик [3]
	1958	9,84	1,96	11,37	28,1	275,60	55,12	320,0	
Макрофиты	1956	—	3,70	21,46	1	—	3,70	21,46	Г. Ф. Захаренкова [4]

Количественное развитие бактерий в оз. Мястро в основном такое же, как и в оз. Нарочь. Зато биомасса макрофитов снижается до 3,7 г/м³, что примерно в четыре раза меньше, чем в оз. Нарочь.

Наконец, в третьем, высокоэвтрофном и мелководном оз. Баторин (табл. 3) среднегодовые показатели биомассы зоопланктона заметно выше, нежели в двух предыдущих озерах—0,28—0,65 г/м³, или 0,81—1,88 г/м². Благодаря небольшим глубинам (средняя глубина 2,9 м) здесь особенно велика интенсивность фотосинтеза. В середине лета она достигает 2,5—3 мг О₂/л·сутки, в то время как в оз. Нарочь она составляет 0,25 мг О₂/л. Благодаря этому средняя биомасса фитопланктона в оз. Баторин в 1958 г. составляла 4,98 г/м³, или 14,44 г/м². Заметно выше здесь роль бактерий. Их биомасса в среднем за два года наблюдений была 1,4 г/м³, в то время как в оз. Нарочь всего 0,17 г/м³, т. е. в 8 раз меньше. Макрофиты в оз. Баторин выражаются величиной порядка 13,9 г/м³, или 40,6 г/м², что примерно в два раза меньше, чем в оз. Нарочь, и в два раза больше, чем в оз. Мястро.

При сравнении величин продукции зоопланктона, фитопланктона, бактериопланктона и макрофитов соотношение заметно меняется

Таблица 3

Биомасса и продукция зоопланктона, бактерий, фитопланктона и макрофитов в оз. Баторин в 1955—1958 гг.

Группа организмов	Год	Биомасса			Р/В	Продукция			Автор
		сырой вес, г/м³	сухой вес			сырой вес, г/м³	сухой вес		
			г/м³	г/м²			г/м³	г/м²	
Зоопланктон	1955	4,90	0,49	1,42	3,1	15,62	1,56	4,52	П. Г. Петрович
	1956	6,47	0,65	1,88	2,5	16,56	1,66	4,81	
	1957	4,26	0,43	1,25	2,6	11,58	1,16	3,36	
	1958	2,79	0,28	0,81	3,8	11,20	1,12	3,25	
Бактериопланктон	1955	8,11	1,62	4,69	111,6	903,10	180,62	523,79	Ю. С. Беляцкая [1]
	1956	6,02	1,20	3,48	111,6	669,84	133,96	388,48	
Фитопланктон	1956	10,18	2,03	5,89	—	—	—	—	Н. И. Сре- тенская [8] Г. Г. Вин- берг, Т. А. Бан- кетик [3]
	1958	24,9	4,98	14,44	15,9	396,55	79,31	230,00	
Макрофиты	1956	—	13,9	40,6	1	—	13,9	40,6	Г. Ф. Заха- ренкова

(табл. 4). Биомасса и продукция макрофитов была также рассчита- на на 1 м³ воды. Как видно из таблицы, несмотря на высокую био- массу, во всех трех озерах по величине продукции макрофиты не на- ходятся на первом месте. На первый план становятся бактерии и фито-

Таблица 4

Соотношение биомассы и продукции зоопланктона, бактерий, фитопланктона и макрофитов в озерах Нарочь, Мястро и Баторин в 1958 г.

Озеро	Группа организмов	Биомасса			Продукция		
		сухой вес,		% от общей биомас- сы, г/м ²	сухой вес,		% от общей продук- ции, г/м ²
		г/м ³	г/м ²		г/м ²	г/м ²	
Нарочь	Зоопланктон	0,16	1,47	1,42	0,58	5,34	1,60
	Бактериопланктон	0,17	1,61	1,62	12,37	112,48	33,80
	Фитопланктон	0,58	5,34	5,16	13,04	120,00	36,29
	Макрофиты	8,9	95,00	91,80	8,9	95,0	28,31
Мястро	Зоопланктон	0,25	1,45	4,06	0,73	4,23	0,90
	Бактериопланктон	0,25	1,45	4,06	21,29	123,51	26,32
	Фитопланктон	1,96	11,37	31,85	55,12	320,00	63,20
	Макрофиты	3,70	21,46	60,03	3,70	21,46	4,56
Баторин	Зоопланктон	0,28	1,81	1,35	1,12	3,25	0,44
	Бактериопланктон	1,41	4,08	6,41	157,29	456,13	62,48
	Фитопланктон	4,98	14,44	24,09	79,31	230,00	31,51
	Макрофиты	3,90	40,60	67,75	13,90	40,60	5,57

планктон. Так, в оз. Нарочь среднегодовая продукция бактерии составляет 12, в оз. Мястро 21 и в оз. Баторин 157 г/м³. В том же порядке в трех озерах располагаются и показатели продукции фитопланктона: 13,04; 55,12; 79,31 г/м³. Таким образом, приведенные цифры весьма убедительно показывают, что величина продукции как фитопланктона, так и бактерий определяется типом озера и нарастает от мезотрофного к эвтрофному водоему.

Как видим, при расчете не только биомассы, но и продукции на единицу поверхности различия между озерами, относящимися к различным типологическим группам, в значительной степени сглаживаются.

В заключение отметим, что абсолютные величины биомассы и продукции зоопланктона, содержащегося в единице объема воды, в оз. Мястро и особенно в оз. Баторин в 2—3 раза выше, чем в оз. Нарочь. Однако удельный вес зоопланктона в общей биомассе сестона заметно выше в мезотрофном оз. Нарочь.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Беляцкая Ю. С. 1959. Тр. V научн. конф. по изуч. внутр. водоемов Прибалтики. [2] Винберг Г. Г. 1956. Ж. общ. биол., т. XVII, № 5. [3] Винберг Г. Г. и др. Тезисы докл. совещ. по первичн. продукции. [4] Захаренкова Г. Ф. 1959. Тр. V научн. конф. по изуч. внутр. водоемов Прибалтики. [5] Петрович П. Г. 1954. Уч. зап. Белорусск. ун-та вып. 17, сер. биол. [6] Петрович П. Г. 1956. Тр. V науч. конф. по изуч. внутр. водоемов Прибалтики. [7] Петрович П. Г. 1959. Тезисы докл. VII научн. конф. по изуч. внутр. водоемов Прибалтики. [8] Сретенская Н. И. 1959. Тр. V научн. конф. по изуч. внутр. водоемов Прибалтики.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ПЛАНКТОНА В ПОСЛЕДУЮЩИХ ЗВЕНЬЯХ ПИЩЕВОЙ ЦЕПИ

Л. М. СУЩЕНЯ

(Белорусский государственный университет)

Первичная продукция планктона редко превращается непосредственно в хозяйственно ценный продукт—рыбу. Как правило, первичное органическое вещество проходит определенный путь трансформации через ряд промежуточных звеньев пищевой цепи (рис. 1). Наиболее коротким является путь фитопланктон—рыба. Однако пока трудно говорить о серьезной роли этого пути использования первичной продукции в водоемах. Значительно более важным и, видимо, основным является второй путь трансформации первичного органического вещества к рыбе—через зоопланктон. Благодаря наличию только одного промежуточного звена—зоопланктона потеря энергии в процессе превращения вещества будет здесь сравнительно небольшой. При этом коэффициент хозяйственно полезной утилизации первичной продукции должен быть высоким. Третий возможный путь: отмерший фитопланктон—детрит—бактерии—зоопланктон—рыба. Этот путь значительно длиннее и включает в себя несколько передаточных звеньев, в связи с чем потеря органического вещества здесь будет большей. Четвертый путь: передача вещества, заключенного в водорослях, к бентосоядным рыбам через донных животных, потребляющих осевший на дно отмерший или живой фитопланктон. При слабом развитии бентоса или преобладании в водоеме планктоноядных рыб этот путь также является малоэффективным. И, наконец, возможен пятый путь, когда определенная часть фитопланктона оседает на дно и включается в состав более или менее инертных донных отложений. В этом случае возврат веществ в воду может быть наименьшим. Таким образом, в зависимости от количества промежуточных звеньев, вклинивающихся между первичной продукцией и рыбой, степень рассеяния, а в связи с этим и эффективность хозяйственно полезной утилизации первичного органического вещества будет различной.

Рассмотрим интересующее нас наиболее важное звено фитопланктон—зоопланктон. Несмотря на неполноту данных, оно является наиболее изученным. Сведений о потреблении фитопланктона рыбами и донными животными накоплено значительно меньше. Вопрос о потреблении фитопланктона зоопланктоном следует рассматривать в двух аспектах: экологическом и физиологическом. К экологической стороне проблемы относятся вопросы пищевых связей зоопланктона с планктонными водорослями, к физиологической—вопросы энергетического превращения потребленных водорослей внутри тела животных.

В гидробиологической литературе содержится значительное количество работ, дающих представление о видовом составе планктонных водорослей, имеющих пищевое значение для зоопланктона. Основной вывод из этих работ сводится к тому, что фитопланктон имеет большое

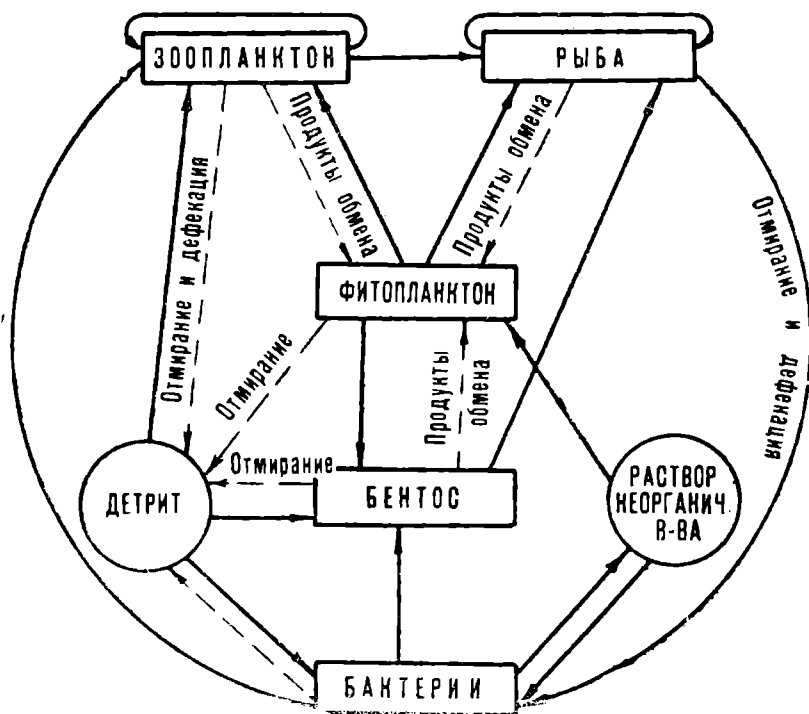


Рис. 1. Фитопланктон в системе пищевых связей водных организмов

значение в питании пресноводных планктонных животных, особенно в питании коловраток и ветвистоусых. В отношении веслоногих вопрос подвергается оживленной дискуссии, но не нашел пока необходимого экспериментального разрешения. Простейшие как потребители фитопланктона в естественных условиях не изучены совершенно, хотя их роль в этом отношении может быть значительной.

Обобщение данных значительного количества работ [16] показывает, что различные виды фитопланктона потребляются зоопланктоном избирательно. При этом интересно проследить два момента: систематическую принадлежность потребляемых и отвергаемых водорослей и их размеры. Нами изучены литературные данные для 25 видов планктонных ракообразных, в пище которых обнаружено 35 видов водорослей. Из этого количества третья часть приходится на долю протококковых водорослей, причем сюда входят формы, потребляемые зоопланктоном в массовом количестве. Вторым по количеству видов в пище планктонных ракообразных является порядок вольвоксовых, третье место занимают диатомовые и четвертое—сине-зеленые водоросли (отмечено по-

требление всего трех видов). Имеются случаи одиночных находок в кишечниках ракообразных представителей перидиниевых, криптонад, хлоромонад и хризомонад.

Как правило, все проглоченные водоросли являются сравнительно мелкими представителями соответствующих групп. Диатомовые, например, представлены навикулой, циклотеллой, стефанодискусом и другими, большей частью мелкими и округлыми формами. Такие формы, как эвдорина, пандорина, педиаструм, глеококкус, цератиум, были найдены также в виде мелких экземпляров. О потреблении сине-зеленых имеются данные у Г. А. Васильевой [2], которая нашла в кишечнике *Daphnia longispina* одиночные клетки анабены. Т. М. Мешкова [10] обнаружила у севанской *D. longispina* в значительном количестве мелкие формы сине-зеленых: *Gloeocapsa limnetica* и *Aphanothece clatrata*.

Во всех указанных случаях максимальные размеры проглоченных водорослей лишь иногда достигали 150—200 μ . Большинство из водорослей были значительно меньше: от нескольких десятков до сотни микрон. По данным Г. А. Васильевой [2], размеры водорослей, потребляемых ветвистоусыми, составляют 20—150 μ . Большинство форм, найденных в кишечниках, имело размеры 20—100 μ . Согласно В. М. Рылову [13], *Diaptomus coeruleus* потребляет интенсивно частицы не крупнее 10—25 μ , а *Cyclops leuckarti*—не крупнее 80 μ . Самый мелкий из изученных в этом отношении пресноводных веслоногих рачков—*Arctodiaptomus spinosus* (оз. Севан)—потреблял такие формы, как *Gloeococcus schroeteri*, *Cyclotella* sp., *Gloeocapsa limnetica* и *Aphanothece clatrata* [10]. Судя по этому списку водорослей, он способен отфильтровывать частицы размерами 5—50 μ . Размеры водорослей, найденных нами в кишечниках планктонных ракообразных, были равны 5—150 μ [16].

Таким образом, уже на основании чисто визуальных наблюдений можно прийти к выводу, что пресноводными планктонными животными потребляются водоросли без каких-либо значительных выростов, имеющие округлую или близкую к округлой форму, размеры которых не превышают нескольких десятков микронов. В общем «съедобными» можно считать только водоросли наннопланктона. В. Эдмондсон [25] считает даже, что максимальные размеры частиц, которые могут заглатываться дафниями, равны, видимо, 10—15 μ в диаметре.

В том, что планктонные ракообразные не в состоянии потреблять все виды водорослей, доступные им в водоемах, убеждают также специальные опыты и наблюдения. Так, М. Лефевр [26], изучавший потребление дафниями водоросли *Aphanizomenon gracile*, показал, что этот вид не пригоден для них в качестве пищи. Животные могут отфильтровывать эти водоросли и собирать их в значительном количестве перед мандибулами, но проглотить водоросль рачок не в состоянии. Образовавшиеся скопления *Aphanizomenon* затем выбрасываются рачками. Нами на Нарочанских озерах Белоруссии проведен ряд опытов по изучению выедания зоопланктоном наиболее массовых форм фитопланктона: *Dinobryon*, *Fragilaria*, *Asterionella*, *Melosira*, *Anabaena* и *Microcystis* [15, 16, 20]. Во всех опытах результат был отрицательный: ни одна из указанных форм водорослей не потреблялась планктонными ракообразными, в том числе и крупными особями *Daphnia magna*.

Исходя из вышензложенного, необходимо признать, что размеры водорослей являются одним из главных факторов, определяющих из-

бирательное потребление их планктонными животными. Этот вывод был подвергнут нами экспериментальной проверке на 11 видах планктонных ракообразных, которым в качестве пищи предлагались заведомо потребляемые ими водоросли (*Chlorella pyrenoidosa*, *Chlorococcum* sp. и *Scenedesmus quadricauda* в виде ценобиев и одиночных клеток), различающиеся между собой по размерам и форме. С помощью индекса избирательности В. С. Ивлева [8] было показано, что из смеси водорослей рачками предпочиталась только хлорелла—наиболее мелкий представитель. Остальные формы водорослей по мере увеличения их размеров и некоторого усложнения формы (от хлорококка к ценобиям сценедесмуса) избегались в возрастающей степени [19]. При этом характер избирательного потребления водорослей очень сходен у всех изученных рачков, несмотря на то, что они значительно отличаются друг от друга по морфологическим и экологическим особенностям.

В свете указанных фактов особый интерес приобретает вопрос о доступности для зоопланктона наиболее массовых форм фитопланктона, определяющих цветение в водоемах. Как правило, цветение определяется крупными формами фитопланктона из числа сине-зеленых, диатомовых и некоторых других групп. Сюда прежде всего относятся: *Anabaena*, *Microcystis*, *Aphanizomenon*, *Gloeotrichia*, *Asterionella*, *Fragilaria*, *Melosira*, *Dinobryon*, *Volvox*, *Eudorina*, *Sinura*, *Ceratium* и другие, обычно колониальные формы. Не исключено, что недоступность этих водорослей планктонным животным и является в известной степени причиной того, что они способны давать «цветение». С этой точки зрения выедание или невыедание фитопланктона зоопланктоном может быть важным фактором регуляции численности планктонных водорослей в природе.

В свою очередь, большие размеры, наличие различных выростов, нитчатость структуры и образование колониальности у планктонных водорослей естественно рассматривать не только с точки зрения возможности их парения в воде и обмена с окружающей средой, но и как приспособление к защите от пожирателей. Этот вопрос в отношении диатомей явился недавно предметом детального обсуждения с эволюционной точки зрения К. В. Беклемишевым [23], который признает колониальность мелких форм диатомовых приспособительным признаком, препятствующим захвату водорослей планктонными животными.

Мунк и Райли [28], изучавшие способность диатомовых к парению и абсорбции питательных веществ в зависимости от формы и размера клеток, пришли к выводу, что мелкие клетки в этом отношении имеют преимущества перед крупными. Казалось бы, мелкие водоросли должны были бы вытеснить крупные формы. Однако в действительности мы этого не наблюдаем. Поэтому надо предполагать, что крупные формы имеют какое-то другое преимущество перед мелкими. Мунк и Райли считают, что здесь основную роль играет непотребление крупных форм водорослей зоопланктоном. В связи с этим они и получают возможность массового развития в водоемах. Образование колоний у мелких диатомей эти авторы также считают средством защиты от пожирателей.

Поскольку крупные формы фитопланктона не потребляются в пищу зоопланктоном, в дальнейший круговорот вещества (см. рис. 1) они могут вступать лишь после оседания на дно водоемов и потребления

там донными животными или подвергаясь бактериальному распаду в толще воды после отмирания. В известной степени крупные формы водорослей могут идти также на формирование донных осадков [9].

Таким образом, хотя крупные формы фитопланктона и не являются в абсолютном смысле слова «трофическим тупиком», с хозяйственной точки зрения накопленное в них органическое вещество является менее ценным и эффективным, чем вещество, заключенное в клетках мелких водорослей, хорошо поедаемых зоопланктоном.

В области взаимоотношений фито- и зоопланктона можно допустить существование таких же закономерностей в потреблении первичной продукции, какие недавно установлены П. Одумом [29] для наземных растительных ассоциаций. Одум показал, что автотрофные и гетеротрофные компоненты экосистемы в трофическом отношении могут быть некоторое время разделены между собой. Последствием этого разделения может быть значительная задержка в утилизации больших количеств продукции автотрофных организмов гетеротрофами. В результате между первым и вторым уровнями передачи энергии в сообществе устанавливаются два хорошо выраженных пути, определяемых двумя различными типами первичного потребления. Первый из них заключается в прямой и немедленной утилизации живых растительных организмов (в нашем случае—мелких «съедобных» водорослей) растительноядными животными; второй сводится к запаздывающей утилизации накопленной растительной пищи, главным образом отмерших организмов (в нашем случае—использование отмерших крупных форм фитопланктона через бактериальное звено). При этом потребители могут разделяться на несколько групп. Одни из них существуют исключительно на том или другом источнике пищи, другие виды утилизируют разную пищу одновременно или попеременно, переходя от одной к другой в различные сезоны. В зависимости от этого эффективность использования первичного органического вещества с энергетической точки зрения может быть различной.

Несмотря на всю пестроту количественных соотношений фито- и зоопланктона в природе, в ряде случаев удается установить для них вполне определенные закономерности. Пожалуй, бесспорным является факт, что за вспышкой фитопланктона через 2—4 недели следует увеличение численности зоопланктона. В свою очередь, возросшая популяция животных зачастую приводит к снижению численности популяции фитопланктона. Недавно Дж. Райтом [32] была показана очень тесная зависимость между биомассой зоопланктона и величиной выедания фитопланктона ($r=0,969$) (рис. 2).

Райт предположил также, что в период интенсивного роста популяции зоопланктона дыхание в толще воды должно сильно возрастать как за счет самого зоопланктона, так и особенно за счет бактерий, благодаря которым выделенное с фекалиями вещество неассимилированного фитопланктона подвергается окончательно распаду. В связи с этим можно было ожидать, что интенсивность потребления фитопланктона зоопланктоном будет пропорциональна дыханию. Проведя ряд определений дыхания с помощью темных склянок и сопоставив полученные данные с величиной выедания фитопланктона, Райт установил между ними очень тесную зависимость ($r=0,978$) (рис. 3).

Нами сопоставлена биомасса зоопланктона с биомассой фитопланктона и количеством хлорофилла в опытных прудах прудхоза «Шеметово» (исходные данные взяты из работы Г. Г. Винберга и сотр. [5]). Как видно из рис. 4, между этими величинами также оказалось прямое соотношение. Возможно, что такого рода общие зависимости не всегда можно выявить с достаточной четкостью, но приведенные примеры вполне убедительно говорят о существовании тесных трофических взаимоотношений между зоо- и фитопланктоном.

Из-за недостатка необходимых сведений здесь невозможно дать детальную количественную характеристику питания зоопланктона фитопланктоном. Приведем лишь некоторые наиболее общие величины, помогающие оценить трофическое значение водорослей в условиях водоема. Для самых приближенных расчетов необходимо знать три исходных величины: 1) скорость питания планктонных животных фитопланктоном; 2) степень утилизации потребленных водорослей, или процент неассимилированной пищи, выделяемой в окружающую среду, и 3) пищевые потребности животных.

Скорость питания можно приблизительно оценить на основе имеющихся экспериментальных данных по потреблению водорослей планктонными животными и по скорости фильтрации воды этими животными. Скорость фильтрации воды при питании водорослями известна для ряда видов зоопланктона. По данным Дж. Райтера [31], *Daphnia magna* с сухим весом особи 0,04 мг фильтрует в сутки примерно 1 л воды (все данные по фильтрации в расчете на 1 мг сухого веса). Нами установлено, что скорость фильтрации воды рачками *Diaphanosoma brachyurum* и *Bosmina longirostris* равна соответственно 1,77 и 1,65 л/мг·сутки. Ричмэн [30] нашел скорость фильтрации для *Daphnia pulex* при питании *Chlamydomonas*, равной 180 мл/мг·сутки. Дж. Райт [32] определил, что скорость фильтрации воды при питании всей популяции зоопланктона близка к 1 л в сутки. Эта величина вполне сравнима с предыдущими, и ее, очевидно, можно принять за приближенную среднюю для всего озерного зоопланктона. Зная концентрацию «съедобных» водорослей в данном водоеме, по скорости фильтрации можно определить возможную величину потребления фитопланктона зоопланктоном.

На основании специальных исследований ряда авторов [11, 24, 27, 32] средний процент переваривания водорослей планктонными животными можно принять равным 80. Следует однако отметить, что степень

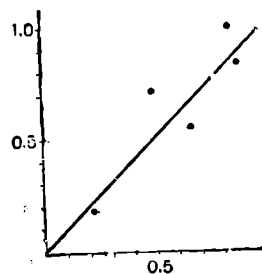


Рис. 2. Зависимость между биомассой зоопланктона (мг/л)—на горизонтальной оси и убылью фитопланктона в толще воды—на вертикальной оси (по Дж. Райту)

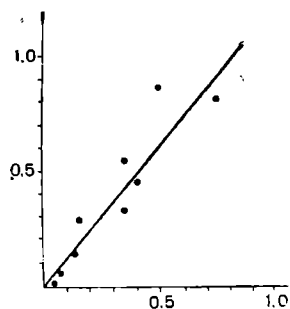


Рис. 3. Зависимость между потреблением фитопланктона (мг/л·сутки)—на горизонтальной оси и дыханием в толще воды (мг глюкоз.) в сутки—на вертикальной оси (по Дж. Райту).

ассимиляции водорослей животными может быть и значительно ниже. Так, в очень тщательно проведенной работе Ричмэна [30] процент ассимиляции *Chlamydomonas reinhardtii* рачками *Daphnia pulex* оказался равным 20.

Пищевые потребности зоопланктона можно определить по величине дыхания животных. Используя формулу Г. Г. Винберга [4] для опреде-

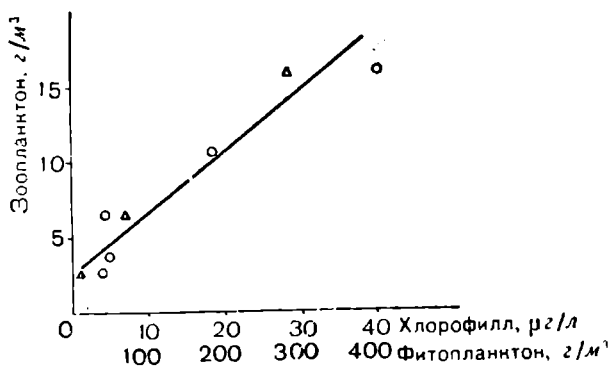


Рис. 4. Зависимость между биомассой зоопланктона и фитопланктона (г/м³) в прудах (по Г. Г. Винбергу)

ления интенсивности обмена у ракообразных, мы рассчитали, что затраты на энергетический обмен при $Q_{10}=2$, выраженные в процентах от веса тела, равны для рачков весом 1 мг—2%, 0,1 мг—3%, 0,01 мг—5% [18]. В среднем для этого диапазона весов можно взять 3,5%, но поскольку эта величина получена исходя только из энергетического об-

мена, она является заниженной. Если же учесть и пластический обмен, то величина теоретически необходимого пищевого рациона возрастет примерно вдвое, т. е. будет составлять 7% веса тела. Пищевой рацион, полученный нами прямым путем в опытах для 8 видов планктонных ракообразных, был в среднем близок к 6%, что хорошо согласуется с рассчитанным его значением.

С помощью приведенных данных можно ориентировочно определить возможную роль фитопланктона в удовлетворении пищевых потребностей зоопланктона в некоторых водоемах, где планктон достаточно хорошо изучен. Для примера нами взяты оз. Севан и Нарочанские озера Белоруссии (табл. 1). В расчетах общая биомасса зоопланктона сопоставлялась с биомассой потребляемой части фитопланктона (для Севана—это весь фитопланктон, исключая *Asterionella*; для Нарочанских озер—исключая все крупные формы диатомовых и сине-зеленых).

В таблице обращают на себя внимание следующие моменты. Это, во-первых, сравнительно большой размах фильтрационной деятельности зоопланктона. Считая среднюю скорость фильтрации за 1 л воды на 1 мг сухого веса в сутки, для сравнительно малопродуктивных озер (Севан и Нарочь) получаем объем фильтрации равным 53—169 л/м³, а для высокопродуктивных (Мястро и Баторин)—453—575 л/м³. Эти величины указывают на большую роль зоопланктона в качестве биофильтра в водоемах. Во-вторых, интересно сопоставить пищевые потребности зоопланктона с наличным количеством потребляемых водорослей. Как видно из таблицы, запас водорослей превышает пищевые потребности зоопланктона в 4—11 раз. Однако степень потребления их

при принятой скорости фильтрации в действительности значительно ниже, и суточные пищевые потребности зоопланктона могут быть удовле-

Таблица 1

Возможная роль фитопланктона в удовлетворении пищевых потребностей зоопланктона

Озеро	Биомасса, г/м ³		Фильтрационная активность зоопланктона в 1 м ³		Пищевые потребности зоопланктона в фитопланктоне, мг м ³ ·сутки	Отношение пищевых потребностей зоопланктона к биомассе фитопланктона	Возможная степень удовлетворения пищевых потребн. зоопланктона за счет фитопланктона, %	Автор
	фитопланктона	зоопланктона	л воды	мг фитопланктона				
Малый Севан	0,30	0,62	62,1	18,9	43,4	1:7	34,8	Т. М. Мешкова [10];
Большой Севан	0,41	0,54	53,7	21,8	37,6	1:11	46,5	В. Г. Стройкина [14]
Нарочь	0,46	1,69	169,0	77,7	118,3	1:4	52,5	П. Г. Петрович [12];
Мястро	1,80	5,75	575,0	1035	402,5	1:4,5	206,0	О. Д. Акимова [1]
Баторин	1,80	4,53	453,0	815	317,1	1:5,7	206,0	" "

творены за счет фитопланктона в малопродуктивных озерах на 35—50%, а в более продуктивных—на 200% и более.

Хотя сопоставление суточных пищевых потребностей зоопланктона с наличным в водоеме количеством фитопланктона и представляет определенный интерес, позволяя оценить потенциальные пищевые возможности зоопланктона в данный момент, тем не менее оно недостаточно для общей оценки степени использования фитопланктона. В этом отношении значительно больший интерес представляет сравнение годовой продукции зоопланктона с продукцией фитопланктона в энергетическом плане, которое позволяет рассчитать, какое количество органического вещества, синтезированного водорослями, воспроизводится за год в виде биомассы зоопланктона. Такого рода расчет можно произвести для оз. Глубокого, в котором А. П. Щербаковым [21, 22] определена годовая продукция фито- и зоопланктона.

Валовая первичная продукция Глубокого озера составляла в 1947 г. 107 тыс. кг органического вещества, в 1948 г.—53 тыс. кг. Продукция рачкового планктона в озере в 1951 г. была 25 тыс. кг. Переведя органическое вещество фитопланктона и рачков в калории и выразив их в процентном отношении, получаем, что в виде биомассы рачкового планктона воспроизводится примерно 11,7—23,6% органического вещества, синтезированного фитопланктоном. Очевидно, что при учете продукции всего зоопланктона этот процент несколько возрастет.

Таким образом, в первом гетеротрофном звене может быть воспроизведена 1/6—1/4 часть общего количества вещества, синтезированного фитопланктоном.

Исходную основу кормовой базы хозяйственно ценного продукта—рыбы образует органическое вещество, создаваемое автотрофными организмами. Следовательно, рыбопродукция должна быть выше там, где процесс первичного продуцирования идет интенсивнее. Но, как было

показано, первичная продукция не превращается непосредственно в хозяйственно ценный продукт. Между ними находятся промежуточные звенья пищевой цепи, в которых неизбежно тратится часть вещества, созданного первичными продуцентами. В результате, в виде рыбы воспроизводится лишь какой-то процент от общего количества энергии, аккумулированной фитопланктоном. Величина показателя воспроизводства, несомненно, определяется общими особенностями биотического круговорота вещества в данном водоеме. Найти показатель воспроизводства можно пока только для прудов, в которых удастся точно учесть конечное звено—рыбу. Практически определение процента воспроизводства органического вещества в теле рыб по отношению к первичной продукции было сделано лишь в двух случаях. Г. Г. Винберг [3] сравнивал рыбопродукцию с чистой первичной продукцией планктона в 4 прудах Обираловского опытного рыбхоза. Оказалось, что общие затраты энергии карпом на энергетический и пластический обмен составляли, в среднем для всех 4 прудов, 20,8% чистой первичной продукции. В. С. Ивлев [7], сравнивая рыбопродукцию с валовой первичной продукцией в 5 опытных прудах Мосрыбвтуза, получил, что величина воспроизводства первичного органического вещества в теле рыб составляет 5—20%.

Нам кажется, что с точки зрения использования первичной продукции планктона всеми последующими звеньями пищевой цепи в водоеме более правильно определять коэффициент воспроизводства энергии исходя из валовой, а не из чистой первичной продукции. Взяв за основу для расчетов чистую первичную продукцию, мы не учитываем использования первичного органического вещества в первом гетеротрофном звене (фитопланктон—зоопланктон) и все расчеты строим на той части первичной продукции, которая может трансформироваться к рыбе только непланктонными животными. А роль последних в этом процессе, очевидно, значительно меньше роли зоопланктона.

В 1958 г. Г. Г. Винбергом и сотрудниками [5] опубликован ряд работ, в которых содержатся данные по первичной продукции планктона и рыбопродукции 5 опытных прудов рыбхоза «Шеметово». На основании этих данных нами рассчитан процент воспроизводства органического вещества в теле рыб по отношению к первичной продукции. Определено также относительное значение трех основных групп водорослей (сине-зеленых, диатомовых и зеленых с протококковыми) в фитопланктоне каждого пруда (табл. 2).

Обращают на себя внимание следующие моменты. В 1954 г., при разной эффективности азотных и фосфорных удобрений в прудах, на 1 кг полученной рыбопродукции приходилось 22,6—34,7 тыс. ккал энергии, накопленной в процессе фотосинтеза фитопланктона. Если принять, что калорийность 1 кг сазана равна 1000 ккал, то рыбопродукция в прудах составит по отношению к валовой первичной продукции 2,9—4,1%. В 1955 г. благодаря совместному внесению в пруды азотно-фосфорных удобрений, первичная продукция в них сильно возросла (в 1,5—14 раз по сравнению с 1954 г.). Рыбопродукция также заметно увеличилась, но совершенно непропорционально возрастанию первичной продукции. Об этом красноречиво говорят величины воспроизводства. Только в контрольном неудобрявшемся пруду процент воспроизводства был высоким по сравнению с 1954 г., в остальных же прудах по мере возрастания первичной продукции он закономерно сни-

зился до 0,55—2%. Таким образом, количество энергии, заключенное в первичной продукции, в расчете на 1 кг рыбы в 1955 г. сильно увеличилось; составив за сезон 50—180 тыс. ккал. Следовательно, хотя

Таблица 2

Эффективность воспроизводства органического вещества в теле рыб по отношению к величине первичной продукции

Год	Номер пруда	Удобрение, кг га	Относительное значение водорослей, %			Валовая первичная продукция за сезон, тыс. ккал	Рыбопродукция, кг/га	Количество первичного органического вещества, приходящееся на 1 кг рыбы за сезон, тыс. ккал	Отношение рыбопродукции к первичной продукции планктона (показатель воспроизводства), %
			зеленые и протозоокаковые	диатомовые	сине-зеленые				
1954	1	Контроль	97,1	0,6	2,3	2485	71,6	34,7	2,9
	2	N 230	94,5	2,5	3,0	2485	110,0	22,6	4,4
	3	N 230 P 433	67,8	6,2	26,0	7840	231,3	33,9	3,0
	4	N 200	—	—	—	2485	92,2	26,9	3,7
	5	N 270 P 450	—	—	—	4160	171,7	24,2	4,1
1955	1	Контроль	68,5	18,8	12,7	2030	126,3	16,1	6,2
	2	NP 50	77,5	12,2	10,1	9020	179,7	50,1	2,0
	3	NP 100	69,0	9,8	21,2	11 310	122,5	91,9	1,1
	4	NP 200	64,5	5,2	31,3	34 460	27,8	123,1	0,8
	5	NP 300	79,3	1,3	19,4	36 640	260,0	180,8	0,5

общая рыбопродуктивность прудов благодаря применению удобрений и возросла в этом году, но с точки зрения использования первичной продукции она была менее эффективной, чем в 1954 г.

Процент воспроизводства первичного органического вещества в биомассе рыб является важным показателем общей направленности продукционного процесса в водоеме, так как он в конечном счете отражает степень утилизации первичной продукции кормовыми для рыб организмами и степень утилизации их рыбами. Это наглядно подтверждается приведенным примером с прудами рыбохоза «Шеметово», где возрастание в 10 и более раз первичной продукции в связи с удобрением не повлекло за собой пропорционального увеличения рыбопродукции. В результате оказалось, что чем лучше пруд удобрен и чем выше его первичная продукция, тем большая часть созданного в нем органического вещества разлагается без аккумуляции в теле рыб.

В свете этих фактов заслуживает внимания высказывание Э. Войнаровича [6] по данному вопросу применительно к озерам. Ссылаясь на рыбохозяйственный опыт Германии и Польши, он отмечает, что рыбопродукция олиготрофных водоемов может обогнать продукцию эвтрофных водоемов. Объясняется это тем, что в олиготрофных водоемах рыбопродуктивность определяется сигом, а в эвтрофных — лещом. Сиг лучше использует небогатые пищевые возможности олиготрофного водоема, он в больших количествах потребляет посредников, питающихся за счет первичной продукции. В эвтрофных же водоемах не хватает посредников между первичной продукцией и лещом, в связи с чем последний не использует в должной степени значительно более богатые

запасы первичного органического вещества. «В таких водоемах,— указывает Э. Войнарович,—вместо рыбного мяса образуются преимущественно иловые отложения». С этим нельзя не согласиться.

В заключение необходимо подчеркнуть крайнюю приближенность всех приведенных здесь расчетов и сопоставлений. Они помогают наметить лишь порядок действительных величин. Для более детальной расшифровки всех путей использования первичной продукции планктона требуются дальнейшие серьезные исследования. Особого внимания по-прежнему заслуживает выяснение количественных закономерностей потребления первичного органического вещества гетеротрофными организмами.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Акимова О. Д. 1954. Уч. зап. Белорусск. ун-та, 17. [2] Васильева А. Г. 1959. Тр. Моск. техн. ин-та рыбн. пром. и хоз-ва, 10. [3] Винберг Г. Г. 1937. Тр. Лимнол. ст. в Косине, 21. [4] Винберг Г. Г. 1950. Ж. общ. биол., 11. [5] Винберг Г. Г., Кищенко Л. В., Соколова Т. А., Дорожкин Ю. Н. 1958. Тр. Биол. ст. на оз. Нарочь, 1. [6] Войнарович Э. 1959. Тр. VI Совещ. по пробл. биол. внутр. вод. [7] Ивлев В. С. 1939. Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. биол., 48. [8] Ивлев В. С. 1955. Экспериментальная экология питания рыб, М. [9] Лепнева С. Г. 1950. Жизнь пресных вод СССР, 3. [10] Мешкова Т. М. 1953. Тр. Севан. гидробиол. ст., 13. [11] Петипа Т. С. 1959. Тр. Севаст. биол. ст., 11. [12] Петрович П. Г. 1954. Уч. зап. Белорусск. ун-та, 17. [13] Рылов В. М. 1930. Тр. Ленингр. об-ва естествоиспыт., 60. [14] Стройкина В. Г. 1953. Тр. Севан. гидробиол. ст., 13. [15] Сущеня Л. М. 1957. Тезисы докл. V научн. конф. по изуч. внутр. водоемов Прибалтики. [16] Сущеня Л. М. 1958. Количественные исследования трофических взаимоотношений пресноводного зоо- и фитопланктона. Дисс., Минск. [17] Сущеня Л. М. 1958. Тезисы докл. VI науч. конф. по изуч. внутр. водоемов Прибалтики. [18] Сущеня Л. М. 1958. Научн. докл. высш. школы, биол. науки, 1. [19] Сущеня Л. М. 1959. Там же, 4. [20] Сущеня Л. М. 1959. Докл. V научн. конф. по изуч. внутр. водоемов Прибалтики. [21] Щербаков А. П. 1953. Тр. Всес. гидробиол. об-ва, 5. [22] Щербакова А. П., 1956. Там же 6. [23] Beclemishev C. W. 1959. Internat. Rev. ges. Hydrobiol., 44. [24] Conover R. J. 1954. Bull. Bingham Oceanogr. Collect., 15. [25] Edmondson W. T. 1957. Trans. Amer. Microscop. Soc., 76. [26] Lefevre M. 1950. Ann. Stat. cent. d'hydrobiol. applique, 3. [27] Marshall M., Orr A. P. 1955. J. Marine Biol. Assoc., U. K. 31. [28] Munk W. H., G. A. Riley. 1952. J. Marine Res., 11. [29] Odum E. P. P., Smalley A. E. 1959. Proc. Nat. Acad. Sci., 45. [30] Richman S. 1958. Ecol. Monographs, 28. [31] Ryther J. H. 1954. Ecology, 35. [32] Wright J. C. 1958. Limnol. a. Oceanogr., 3.

ВЕЛИЧИНА ГОДОВОГО ПОТРЕБЛЕНИЯ БЕСПОЗВОНОЧНЫМИ ТРЕХ ПОЛУПОГРУЖЕННЫХ ТОКСИКОНОСНЫХ РАСТЕНИЙ

Н. Н. СМЕРНОВ

(Институт биологии водохранилищ Академии наук СССР)

Продуцирование растениями органического вещества изучается в настоящее время весьма детально. Однако данных, характеризующих годовое потребление растительной продукции животными, крайне недостаточно. В исследованиях по динамике живой массы макрофитов не уделено внимания той части растительной продукции, которая идет на питание животных. Между тем эта часть очень важна в продуцировании дальнейших звеньев пищевых рядов. Ведь «для суждения о кормовой базе водоема надо знать, как населяющие ее воды реально используют тот растительный материал, массовые виды, который производится в водоеме, и как влияют на его продуцирование, в свою очередь, сами трофические процессы» [3].

В последние годы определены величины суточного потребления некоторых растений беспозвоночными, в которых учтены биомассы потребителей и продуцентов. Для микрофитов это произведено Н. С. Гаевской [3] и ее сотрудниками и для планктонных водорослей в лаборатории Г. Г. Винберга [10]. Суточный индекс поедания прибрежных зеленых водорослей популяцией морского таракана *Idothea baltica* (Pallas) достигает 10%, а вместе с откусываемыми, но непоедаемыми частями—24% [4]; потребление кувшинки *Nymphaea candida* Presl. листоедом *Galerucella nymphaeae* L. —0,4%; потребление стрелолиста *Sagittaria sagitifolia* L. донацией *Donacia dentata* Hoppe—2,6%; потребление стрелолиста долгоносиком *Hydronomus alismatis* Marsch—3,5%; потребление болотного зонтичного *Calestanis palustris* K. Pol. гусеницами *Papilio machaon* L.—7,5% [9].

Указанные величины суточного потребления высших растений рассчитаны по отношению к потребляемым частям растения, в данном случае к весу листьев. При расчете к весу всего растения они были бы значительно меньше. Потребление пригодного в пищу фитопланктона популяцией ветвистоусых в озерах, признаваемое важнейшим процессом в пресном водоеме, равно 16—25% в сутки, иногда превышает 100%, что указывает на случающийся недостаток водорослевой пищи [10].

Величина суточного поедания изменяется в течение вегетационного сезона, так как меняются численность потребителей, масса растений и условия среды. Эта величина не дает еще представления о том, как используется вся годовая продукция растения. Величина потребляемой части годовой продукции известна только для нескольких видов растений. В. В. Кузнецовым определены величины годового потребления для

прибрежных крупных водорослей Баренцева моря [6]. Он определял относительные суточные рационы потребителей в разное время года и их биомассы и по этим данным—годовое потребление, которое и могло быть выражено в процентах к годовой продукции соответствующей водоросли: *Fucus serratus* L.—15,32—29,35; *F. vesiculosus* L.—15,04—25,79; *F. inflatus* Vahl. и *Ascophyllum nodosum* (L.) LeJolis 4,58—7,71; *Laminaria saccharina* (L.) Lam.—42,24; нитчатки—35,36—45,54.

Интересно оценить потребление пресноводных макрофитов, относительно роли которых нет единого мнения. Нами определены величины годового поедания беспозвоночными трех видов обычных полупогруженных растений: частухи *Alisma plantago* L., поручейника *Sium latifolium* L., омежника *Oenanthe aquatica* Lam. Определение этой величины мы производили иначе, чем В. В. Кузнецов, а именно, сначала через регулярные промежутки времени был определен вес съеденных частей растения, вес живых частей растения и вес отмирающих частей. Вес съеденных частей устанавливался путем взвешивания вырезанных из растения частей, по величине соответствующих выеденным. Вес растений определялся до корней (без них). Взвешивалось вначале по 10 растений, в дальнейшем это число было уменьшено до 6 и 3; растения выбирались средней для заросли величины. Указывали свежий вес растений в граммах. Кроме того, с начала до конца вегетации проводились наблюдения за фауной надводных и подводных частей растений, а также наблюдения внутренних полостей зонтичных, а частично и за повреждением листьев (частухи). Материал собирался в прибрежье Рыбинского водохранилища у ст. Борок. Постоянные наблюдения и взвешивания через 7—10 дней были начаты 20 июля в период начала цветения, когда уровень воды уже сильно понизился. Наблюдения закончили 9 октября, когда наступили морозы. Работа выполнена в лаборатории зоопланктона и зообентоса Института биологии водохранилищ.

Все исследованные растения содержат токсические вещества [5, 12]. При этом омежник и частуха содержат ядовитые вещества во всех частях.

Согласно данным А. П. Щербакова [11], можно считать, что у прибрежных макрофитов, в том числе у полупогруженных, «максимальная биомасса за вегетационный период (биомасса во время цветения) соответствует чистой годовой продукции». Согласно же Е. В. Боруцкому [2], «...*Alisma*, *Oenanthe*, *Sium* и другие амфибии, дают вспышку при переходе от водного к наземному обитанию».

Принимая во внимание эти положения и время, когда начаты наши регулярные определения веса растений, мы принимаем найденный нами начальный вес растений за максимальный. Из рис. 1 видно, что в дальнейших наблюдениях вес растений начал снижаться.

По Е. В. Боруцкому [1], у полупогруженных растений до начала цветения отмирает небольшая часть материала (не более 8%). В начале наших наблюдений отмерший материал составлял у частухи 22%, у поручейника 12%, у омежника 3% (рис. 2). Основываясь на выводе Е. В. Боруцкого, мы принимаем эту часть за материал, отмерший за период до начала цветения. Увеличив начальный вес растений на соответствующую часть, получаем величину максимальной биомассы, принимаемую за годовую продукцию одного экземпляра (табл. 1).

После достижения максимальной биомассы вес изученных видов меняется по-разному. У частухи и поручейника он быстро снижается и в

конец вегетационного сезона немного увеличивается за счет молодых ростков. Вес омежника снижается мало. Омежник оставался зеленым и продолжал цвести до конца вегетационного сезона. До замерзания наряду с созревающими семенами попадались расцветающие соцветия. Отмирающих частей у омежника было мало, и он замерз зеленым. Поручейник появился весной позже двух других видов и начал отмирать рано.

Какова же судьба продукции этих растений в водоеме? Какая часть ее потребляется животными? Рассмотрев ход отмирания и характер величин съеденного материала, определенных через 7—10 дней, мы нашли возможным суммировать эти величины, чтобы получить количество материала, съеденного за весь период наблюдений (табл. 1).

Наблюдения за растительной фауной в течение всего сезона показали, что в период до достижения растениями максимального веса поедается животными примерно столько же, сколько и во вторую половину сезона. Поэтому полученная величина удвоена. Установленная величина годового потребления была отнесена к годовой продукции, и в результате получен годовой индекс поедания продукции исследованных растений беспозвоночными, равный 3—6,3% (табл. 1).

По отношению к продукции наиболее поедаемых частей изучавшихся растений (листовых пластинок) годовой индекс поедания, конечно, в несколько раз больше. Так, для поручейника в целом годовое потребление

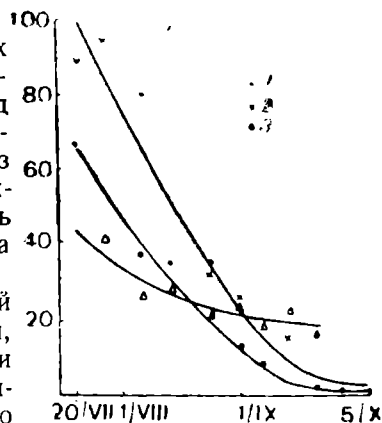


Рис. 1. Изменения живого веса одного растения в граммах (живые и съеденные части):
1—частуха; 2—поручейник;
3—омежник

Таблица 1

Расчет годового потребления одного растения

Вид	Начальный вес живых частей	Процент отмерших частей от всего свежего веса	Годовая продукция	Съедено за период наблюдения	Съедено за год	Годовой индекс поедания
Частуха	67	22	86	1,3	2,6	3,0
Поручейник	100	12	114	3,6	7,2	6,3
Омежник	45	3	46	1,4	2,8	6,1

ние 6,3% — небольшая величина, однако его листья перед отмиранием растения в конце вегетационного сезона были съедены на 9/10. Надо отметить, что такое сильное повреждение не препятствовало созреванию семян. Листья омежника повреждались меньше.

Итак, продукция всех 3 видов растений на 3—6,3% поедается в свежем виде, а остальные 97—93% отмирают, откладываются на грунте, а частично обращаются в детрит.

У рассмотренных видов живые ткани потребляются в надводной части, причем у зонтичных также и ткани внутренних полостей. В подводных же частях эти растения используются животными как субстрат для них самих и для кладок. Здесь развивается водорослевое обрастание и обильная фауна *Oligochaeta*, *Hirudinea*, *Gastropoda*, гидр, личинок *Tendipedidae*, *Trichoptera*. Такое же положение наблюдается и для ряда других полупогруженных растений [7, 8, 9].

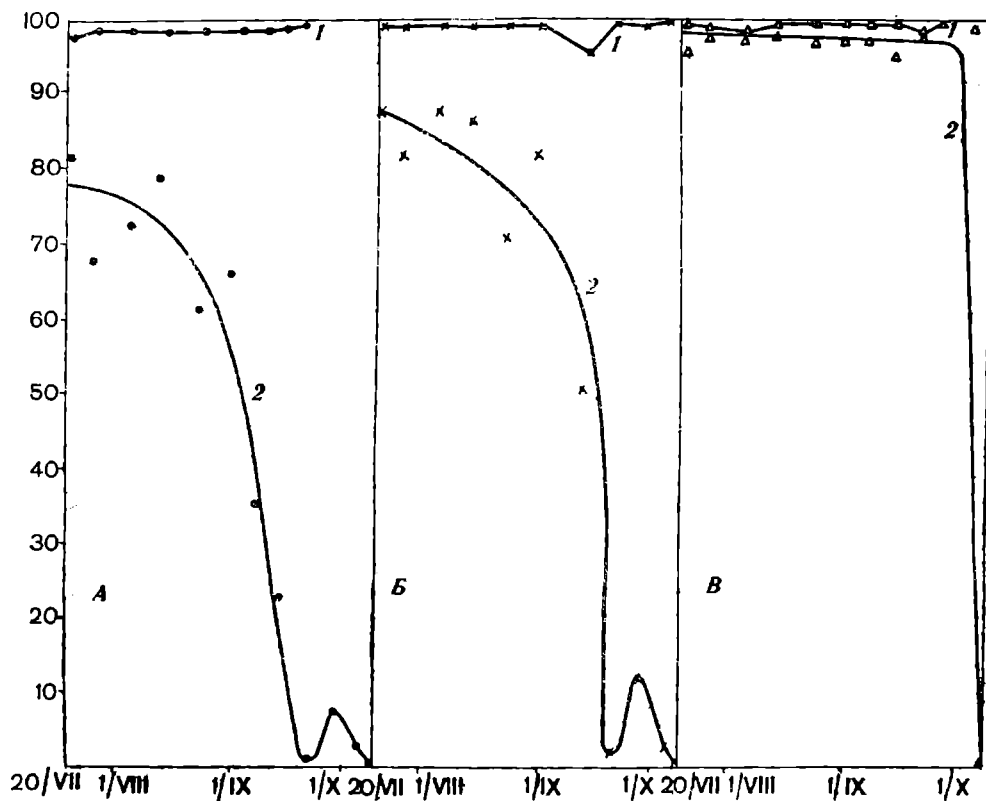


Рис. 2. Соотношение живых, отмерших и съеденных частей растений в процентах к живому весу:

А—частуха; Б—поручейник; В—омежник

Основными потребителями поручейника и омежника были жуки *Lixus paraplecticus* L. и *Prasocuris phellandrii* L., в сентябре появились тли. В июне на этих растениях мы находили имаго *Lixus paraplecticus*, в июне и в июле личинок, а с конца июня до начала августа куколок. Имаго начинали снова попадаться в конце июля и в начале августа. Имаго *Prasocuris phellandrii* встречались в июне и в начале июля, личинки с середины июля до начала августа. Имаго снова стали встречаться с конца июля. Этот жук встречался чаще на омежнике. Основным потребителем частухи был *Donacia dentata* Норре. Личинки ее встречались на прикорневых частях частухи с июня по

август, количество их достигало в среднем 9 штук на одном растении (конец июля).

Токсические вещества изученных растений не защищают их полностью от потребителей, а лишь ограничивают число видов потребителей.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Боруцкий Е. В. 1949. Тр. Всес. гидробиол. об-ва, 1. [2] Боруцкий Е. В. 1959. Тр. VI Совещ. по пробл. биол. внутр. вод. [3] Гаевская Н. С. Тр. Совещ. по методике изуч. кормовой базы и питания рыб. [4] Гаевская Н. С. 1958. Зоол. ж., 37. [5] Гусынин И. А. 1958. Ядовитые растения и вызываемые ими отравления сельскохозяйственных животных, М. [6] Кузнецова В. В. 1946. Изв. АН СССР, 4. [7] Смирнов Н. Н. 1958. Proceed. Internat. Assoc. Theor. and Appl. Limnol., 13. [8] Смирнов Н. Н. 1959. Тр. Моск. техн. ин-та рыб. промышленности и хоз-ва, 10. [9] Смирнов Н. Н. 1960. Proceed. Internat. Assoc. Theor. and Appl. Limnol., 14. [10] Сущеня Л. М. 1958. Количественные исследования трофических взаимоотношений пресноводного зоо- и фитопланктона. Автореф. дисс., Минск. [11] Щербаков А. П. 1950. Тр. Всес. гидробиол. об-ва, 6. [12] Ядовитые растения лугов и пастбищ, М.-Л. 1950.
-

Задачи и пути изучения первичной продукции водоемов

В. И. Жадин. Роль первичной продукции в решении проблемы гидро-биологических процессов и путей управления ими.	7
Г. Г. Винберг. Современное состояние и задачи изучения первичной продукции водоемов.	11

Раздел 1. Первичная продукция моря

О. И. Кобленц-Мишке. Первичная продукция моря в ее географическом аспекте.	27
Ю. И. Сорокин. Влияние стратификации водных масс и подводной освещенности на первичную продукцию в океане	32
М. В. Федосов, И. А. Ермаченко. Интенсивность образования и распада органического вещества в Северных морях.	40
В. Г. Давидов. Значение продукции фитопланктона в балансе органического вещества в морских водоемах на примере Азовского, Черного и Каспийского морей.	47
Н. И. Вилецкая. Первичная продукция Северного Каспия.	52
Б. А. Скопинцев, С. Н. Тимофеева. Новые данные по содержанию общего органического углерода в водах Атлантического океана и Черного моря.	60
М. К. Спичак, И. К. Шеломов. О причинах колебаний первичной продуктивности Азовского моря.	67
Е. В. Белогорская. О распределении фитопланктона в открытых частях Черного моря.	71
В. В. Денисенко. Дополнение к статье Е. В. Белогорской «О распределении фитопланктона в открытых частях Черного моря».	76
Т. М. Кондратьева. Определение суточной продукции фитопланктона в Севастопольской бухте.	77
М. П. Максимова. Значение первичной продукции в балансе органического вещества в Белом море.	83
Л. М. Сущеня. О первичной продукции планктона Рижского залива Балтийского моря.	87
Р. Юревичус, С. Уселите. Исследования первичной продукции залива Куршю Марес.	90

Раздел 2. Первичная продукция озер и водохранилищ

И. В. Баранов. Опыт районирования территории СССР на гидрохимические зоны и провинции по содержанию биогенных веществ и уровню фотосинтеза планктона в водоемах.	97
Н. А. Остроумов. Планирование вылова рыбы и условия первичной продукции в Камском (Пермском) водохранилище.	102
И. П. Лубянов, З. С. Гаухман, Ф. П. Рябов. Вопросы изучения первичной продукции при комплексном исследовании среднего Днепра и Днепровского водохранилища	106

Задачи и пути изучения первичной продукции водоемов

В. И. Жадин. Роль первичной продукции в решении проблемы гидро-биологических процессов и путей управления ими.	7
Г. Г. Винберг. Современное состояние и задачи изучения первичной продукции водоемов.	11

Раздел 1. Первичная продукция моря

О. И. Кобленц-Мишке. Первичная продукция моря в ее географическом аспекте.	27
Ю. И. Сорокин. Влияние стратификации водных масс и подводной освещенности на первичную продукцию в океане	32
М. В. Федосов, И. А. Ермаченко. Интенсивность образования и распада органического вещества в Северных морях.	40
В. Г. Дакко. Значение продукции фитопланктона в балансе органического вещества в морских водоемах на примере Азовского, Черного и Каспийского морей.	47
Н. И. Винецкая. Первичная продукция Северного Каспия.	52
Б. А. Скопинцев, С. Н. Тимофеева. Новые данные по содержанию общего органического углерода в водах Атлантического океана и Черного моря.	60
М. К. Спичак, И. К. Шеломов. О причинах колебаний первичной продуктивности Азовского моря.	67
Е. В. Белогорская. О распределении фитопланктона в открытых частях Черного моря.	71
В. В. Денисенко. Дополнение к статье Е. В. Белогорской «О распределении фитопланктона в открытых частях Черного моря».	76
Т. М. Кондратьева. Определение суточной продукции фитопланктона в Севастопольской бухте.	77
М. П. Максимова. Значение первичной продукции в балансе органического вещества в Белом море.	83
Л. М. Сущеня. О первичной продукции планктона Рижского залива Балтийского моря.	87
Р. Юревичус, С. Уселите. Исследования первичной продукции залива Куршю Марес.	90

Раздел 2. Первичная продукция озер и водохранилищ

И. В. Баранов. Опыт районирования территории СССР на гидрохимические зоны и провинции по содержанию биогенных веществ и уровню фотосинтеза планктона в водоемах.	97
Н. А. Остроумов. Планирование вылова рыбы и условия первичной продукции в Камском (Пермском) водохранилище.	102
И. П. Лубянов, З. С. Гаухман, Ф. П. Рябов. Вопросы изучения первичной продукции при комплексном исследовании среднего Днепра и Днепровского водохранилища	106

Г. Ф. Захаренкова. Характеристика химического состава продукции макрофитов Нарочанских озер.	112
К. К. Вотинцев. Некоторые гидрохимические показатели продуктивности Байкала.	116
А. Кумсаре. Биомасса фитопланктона р. Даугавы в районе с регулируемым стоком.	122
Г. Янкевичюте. Некоторые данные по первичной продукции оз. Дисна.	127

Раздел 3. Первичная продукция планктона и продуктивность рыбохозяйственных прудов

В. П. Ляхнович, Р. М. Суринович, Н. Т. Казанова. Первичная продукция прудов как показатель их рыбопродуктивности.	133 ✓
Л. П. Брагинский. О соотношении между составом прудового фитопланктона и проявлением его «потребности» в биогенных элементах.	139
Н. И. Сретенская. Биомасса фитопланктона рыбоводных прудов Белорусского Полесья.	148
Э. Л. Чернякова. Биомасса фитопланктона в рыбоводных прудах колхозов и совхозов Белоруссии.	155
М. Матисоне. Первичная продукция планктона в прудах Латвийской ССР.	159
М. Б. Фельдман, А. В. Суховий. Влияние минеральных удобрений на гидрохимический режим прудов	165
Л. Н. Мамонова. Об увеличении рыбопродуктивности прудов внесением разных доз минеральных удобрений.	173
Г. И. Шпет. Значение фотосинтеза в кислородном режиме карповых прудов.	179
Ф. М. Суховерхов, А. С. Писаренкова. Использование рыбой первичной продукции в прудах Саввинского рыбхоза.	186 ✓

Раздел 4. Радиоуглеродный метод измерения первичной продукции и результаты его применения

В. И. Жадин, Т. В. Жарова, Н. Г. Озерецковская. О применении радиоуглеродного и кислородного методов при изучении первичной продукции оз. Красавица	195
В. Л. Калер, Р. З. Ковалевская. Определение кривой самопоглощения при применении радиоуглеродного метода.	204
Н. Н. Хмелева. Сравнительное определение первичной продукции планктона в прудах Латвийской ССР кислородным и радиоуглеродным методами	209 ✓
Н. П. Рудаков. Изотопный эффект при определении первичной продукции органического вещества водоемов радиоизотопным методом.	214
М. Е. Гамбарян. О продукции фитопланктона и хемоавтотрофных бактерий в оз. Севан	219
М. А. Салмапов. Определение первичной продукции фотосинтеза фитопланктона Мингечаурского водохранилища с помощью радиоизотопного углерода.	223

Раздел 5. Методы определения содержания хлорофилла в планктоне и результаты их применения

Г. Г. Винберг, Т. Н. Сивко, Р. З. Ковалевская. Методы определения содержания хлорофилла в планктоне и некоторые итоги их применения.	231 •
И. С. Захаренков. Содержание хлорофилла в планктоне озер разных типов	241 •
М. Б. Иванова. Применение хлорофильного метода при изучении первичной продуктивности дистрофического озера	243
В. М. Кутюрин, М. В. Улубекова. Интенсивность фотосинтеза водорослей и метод определения ее по содержанию хлорофилла	249 ✓
С. Л. Горюнова. Методы люминесцентного анализа при изучении вопросов первичной продукции.	256

Б. Чечуга. Сезонные изменения общего числа бактерий и время генерации в озерах разного типа.	262
Б. Чечуга. Содержание хлорофилла и первичная продукция в Райгородских озерах разного типа.	266

Раздел 6. Световые условия в водоеме

К. А. Мокиевский. Методика и некоторые результаты изучения проникающей в водную массу озера солнечной радиации.	273
Б. М. Петров. Основные гидрооптические характеристики, методы их определения и некоторые результаты их измерений в естественных условиях.	281
В. А. Рутковская. Предварительные итоги исследования проникновения солнечной радиации в водную толщу водохранилищ и озер.	289

Раздел 7. Факторы, определяющие развитие фитопланктона и условия роста водорослей в культурах

К. А. Гусева. Факторы, обуславливающие развитие фитопланктона в водоеме.	301
И. Л. Пырина. Зависимость первичной продукции от состава фитопланктона	308
А. Д. Приймаченко. Течение как фактор, определяющий развитие фитопланктона в водоеме.	314
С. С. Баславская. Минеральное питание как фактор повышения интенсивности и продуктивности фотосинтеза водорослей.	319
Л. В. Ланская. Темп и условия деления морских планктонных водорослей в культурах.	328
В. А. Чесноков, В. В. Пиневич, Н. Н. Верзилин, А. М. Степанова. Некоторые итоги работ по массовой культуре одноклеточных водорослей.	333
О. Н. Русина. Некоторые вопросы массового культивирования протокковых водорослей.	339

Раздел 8. Значение фотосинтеза при самоочищении загрязненных вод

М. М. Гасилина. Биологически активные вещества, выделяемые водными растениями, как фактор бактериального самоочищения водоемов.	345
Н. М. Кабанов. Определение фотосинтеза и биомасс при санитарных исследованиях водоемов.	350
П. И. Вертебная. Некоторые факторы, определяющие интенсивность фотосинтеза водных растений	356

Раздел 9. Закономерности утилизации первичной продукции в водоемах

Ю. И. Сорокин. Роль хемосинтеза в трофике водоемов.	363
К. В. Горбунов. Сезонные фазы развития микробной жизни водоемов низовьев дельты Волги.	369
В. С. Ивлев. Опыт оценки утилизации энергии в одном звене пищевой цепи.	374
П. Г. Петрович. Соотношение биомассы и продукции зоопланктона, бактерий, фитопланктона и макрофитов в озерах Нарочь, Мясро и Баторин.	381
Л. М. Сущеня. Использование первичной продукции планктона в последующих звеньях пищевой цепи.	386
Н. Н. Смирнов. Величина годового потребления беспозвоночными трех полупогруженных токсиконосных растений.	397

Minsk 1961

CONTENTS

W. Shadin. The significance of the primary production solving the problem of hydrobiological processes and their control.

G. Winberg. The present state and problems in studying primary production in water bodies.

Part I. Primary production in the sea

O. Koblenz-Mishke. Primary production in the sea, geographical aspect.

J. Sorokin. Effect of the stratification of water masses and submarine illumination upon the primary production in the ocean.

M. Fedosov and I. Ermachenko. Intensity of production and destruction of organic matter in northern seas.

V. Dazko. Importance of phytoplankton primary production in organic matter budget, as exemplified in the Azov, the Black and the Caspian Seas.

N. Vinetskaja. Primary production in the Northern Caspian Sea.

B. Skopintsev and S. Timofeeva. Some new data on the total organic carbon in the Atlantic and Black Sea waters.

M. Spitchak and I. Shelomov. On the causes of primary product; on fluctuations in the Azov Sea.

E. Belogorskaja. On the distribution of phytoplankton in the Black sea offshore waters.

T. Kondratjeva. Estimations of daily production of phytoplankton in the Sevastopol bay.

M. Maximova. Primary production in organic matter budget in the White Sea.

L. Sushchenja. On primary production in the Gulf of Riga.

R. Juravichyus and S. Uselite. Investigations on primary production in the Kurshju—Mares bay.

Part 2. Primary production in lakes and reservoirs

I. Baranov. An attempt to subdivide the USSR territory into hydrochemical zones and provinces according to the content of nutrients and photosynthetic level in water bodies.

N. Ostroumov. Planning of fish catch and the conditions for primary production in the Kama Reservoir.

I. Lubjanov, Z. Gauchmann and F. Rjabov. Primary production problems in the complex investigation of the Middle Dnieper and the Dnieper Reservoir.

G. Zakharenkova. Chemical composition of the larger aquatic plants production in the Naroch group of lakes.

K. Votintsev. Some hydrochemical indices of Bajkal Lake productivity.

A. Kumsare. Standing crop of plankton in the controlled portion of the Daugava River.

G. Jankevichyute. Some notes on the primary production in the Disna River.

Part 3. Primary production of the plankton and productivity of fish ponds

W. Ljakhnovich, R. Surinovich and N. Kasanova. Primary production of fish ponds as an index of their fish productivity.

L. Braginsky. The species composition of fish pond plankton in its relation to its nutrient requirement.

H. Sretenskaja. The standing crop of phytoplankton in the Byelorussian Polesye.

E. Chernjakova. The standing crop of plankton in collective and state farm fish ponds in Byelorussia.

M. Matison. The fish ponds primary production in the Latvian SSR.

M. Feldmann and A. Sukhovy. Effect of inorganic fertilizers upon the hydrochemical features of fish ponds.

L. Mamontova. Enhancement of fish pond productivity by various doses of inorganic fertilizers.

G. Schpet. The participation of photosynthesis in the carp ponds oxygen budget.

F. Sukhoverkhov and A. Pisarenkova. The utilisation of primary production by fish in Savino Fish Farm ponds

Part 4. The radio-active carbon (C^{14}) method for measuring primary production and the results of its application

W. Shadin, T. Zharova and N. Oseretskovskaja. On the application of oxygen-and C^{14} — methods for primary production studies at the Krasavitsa Lake.

W. Kaler and R. Kovalevskaja. The estimation of self-absorption curve for the use of C^{14} — method.

N. Khmeljova. Comparative estimations of plankton primary production in Latvian fish ponds by the oxygen-and carbon C^{14} —methods.

N. Rudakov. The isotopic effect in estimations of primary production of organic matter in water bodies by the radioactive isotop method.

M. Gamarjan. On the phytoplankton and chemoautotrophic bacteria productions in Sevan Lake.

M. Salmanov. Estimations of the phytoplankton primary production and photosynthesis in the Mingechaur Reservoir by C^{14} —method.

Part 5. Methods of estimating chlorophyll content of phytoplankton and the results of their application

G. Winberg, T. Sivko and R. Kovalevskaja. Methods of estimating chlorophyll content of phytoplankton and some results of their application.

I. Zakharenkov. The chlorophyll content of plankton in lakes of various types.

M. Ivanova. Application of the chlorophyll method in the primary production studies on one dystrophic lake.

W. Kutjurin and M. Ulubekova. The photosynthetic rate of algae and its estimation on the basis of chlorophyll content.

S. Gorjunova. Luminescent analyses methods in primary production investigations.

B. Czeczuga. Seasonal changes in the total bacterial number and generation time in lakes of various types.

B. Czeczuga. Chlorophyll content and primary production in the Rajgradsky Lakeš of various types.

Part 6. Light conditions in water bodies

K. Mokievsky. The technique and some results in the studying of solar radiation penetration into water.

B. Petrov. Basic hydrooptical characteristics methods of measurement and some results of their application in natural conditions.

W. Rutkovskaja. Preliminary data of studying of solar radiation penetration into lake and reservoir waters

Part 7. Factors controlling the phytoplankton growth and the conditions in cultures

- K. Guseva. Factors responsible for the phytoplankton growth in a water body.
I. Pyrina. Primary production in relation to phytoplankton composition.
A. Prijmashenko. Water current as a factor of phytoplankton growth in a water body.
S. Baslavskaja. Inorganic nutrition as a factor increasing intensity and productivity of the algal photosynthesis.
L. Lanskaja. Patterns and conditions of division for marine planktonic algal in cultures.
V. Chesnokov, V. Pinevish and N. Verzin. Some results of large-scale-cultivation of algae.
O. Rusina. Some problems of the large-scale-cultivation of algae.

Part 8. Importance of photosynthesis for the purification of polluted waters

- M. Gasilina. Biological active products of aquatic plants effecting the bacteriological self-purification of water bodies.
H. Kabanov. Estimation of photosynthesis and standing crop in the course of sanitary investigations of waters.
P. Verlebnaja. Some factors controlling the photosynthesis rate of aquatic plants.

Part 9. Principles of primary production utilization in water bodies

- J. Sorokin. Relative importance of chemosynthesis in water body trophic.
K. Gorbunov. Seasonal phases of microbe life in waters of the Volga River delta.
V. Ivlev. An attempt to estimate the energy utilization in one link of a food chain.
P. Petrovich. The relation between phytoplankton, bacteria, zooplankton and large aquatic plant standing crops and productions in Narochny, Mjastro and Batorin lakes.
L. Sushchenja. Utilization of primary production in the subsequent links of a food chain.
H. Smirnov. Rate of annual consumption by invertebrates of three emergent hydrophytes.
-

**Первичная продукция
морей и внутренних вод**

И з д а т е л ь с т в о
Министерства высшего, среднего специального
и профессионального образования БССР
М и н с к—1961

Редактор *Н. Д. Гесь*
Худож. редактор *П. П. Лысенко*
Техредакторы *И. Е. Беленькая, А. П. Дубовик*
Корректор *И. П. Стрельченя*

АТ 11244. Сдано в набор 15.XI-1960 г. Подписано к печати 21.IX-1961 г.
Тираж 1500 экз. Бумага $70 \times 108\frac{1}{16}$. Печ. л. 25,5 + 1 вклейка.
Усл. печ. л. 34,94 + 1 вклейка. Уч.-изд. л. 35. Изд. № 43. Заказ 177.
Цена 2 руб. 55 коп.

Типография Издательства Министерства высшего, среднего
специального и профессионального образования БССР
Минск, Кирова, 24