

Министерство рыбного хозяйства РСФСР
Государственный
научно-исследовательский институт
озерного и речного рыбного хозяйства
(ГосНИОРХ)

Академия наук СССР
Зоологический институт

МЕТОДИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ
ПО СБОРУ И ОБРАБОТКЕ МАТЕРИАЛОВ
ПРИ ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ
НА ПРЕСНОВОДНЫХ ВОДОЕМАХ.
ФИТОПЛАНКТОН И ЕГО ПРОДУКЦИЯ

ЛЕНИНГРАД, 1984

ПРЕДИСЛОВИЕ

Гидробиологические исследования необходимы для решения многих важных вопросов рыбного хозяйства в условиях комплексного использования внутренних вод нашей страны. Для повышения качества и эффективности гидробиологических исследований представляется целесообразным создание единого пособия по методам сбора и обработки материалов на всех этапах производственного процесса в экосистемах внутренних вод.

В литературе приводятся гидробиологические данные по многим водоемам, однако в связи с разной методикой сбора и обработки материалов их трудно использовать для составления обобщающих сводок, что тормозит развитие гидробиологии в целом.

В методических пособиях основное внимание уделяется способам формализации полученных в полевых условиях данных. Появляется много индексов, формул, которые могут быть применены в узких диапазонах абиотических и биотических факторов. Методике сбора материала, определяющей его репрезентативность, многие авторы статей и пособий не уделяют достаточного внимания. Один из распространенных недостатков - несогласованность целей исследования с методами сбора материала /места и частота взятия проб/ и его обработки. Нередко конкретные материалы по гидробионтам того или иного водоема приводятся в чрезвычайно усредненном виде, и в результате полученные с большим трудом ценнейшие сведения по экологии отдельных видов и их популяций оказываются почти неиспользуемыми.

Необходимость опубликования методики сбора и обработки гидробиологического материала определяется также и тем, что за последние 10-15 лет резко возросло число научных работников, специализирующихся в области гидробиологии. В то же время многие из них / в частности, выпускники университетов, где нет кафедр гидробиологии, пединституты/ не имеют специальной вузовской подготовки по предмету.

Следует отметить и то, что некоторые методы сбора и обработки материалов механически перенесены в пресноводную гидробиологию из морской. Однако пресноводные системы во многом принципиально отличаются от морских и требуют особого подхода при проведении исследований.

Настоящие методические рекомендации обращены в первую очередь к гидробиологам, ведущим научно-исследовательскую работу в институтах и лабораториях рыбохозяйственного профиля. В связи с этим в них рассматриваются общегидробиологические и продукционно-гидробиологические методы. Ограниченный объем издания позволяет дать только общие основы методов, руководствуясь которыми при конкретных гидробиологических исследованиях, следует составлять программу работ и избирать методы исследований применительно к их задачам и местным условиям.

Решение любых поставленных перед исследователем вопросов, в том числе и выдвигаемых практикой рыбного хозяйства, будет тем успешнее, чем полнее при их изучении будут использованы представления и методы современной гидробиологии как экологии водных экосистем. Чтобы способствовать этому, в методические рекомендации включены не только апробированные практикой методы исследования, которые должны рассматриваться как стандартные, но и общие основы некоторых более новых методических приемов, требующих творческого подхода в процессе применения и понимания границ и возможностей их разумного использования.

ФИТОПЛАНКТОН

Одним из принципов современной гидробиологии является определение трофического статуса водоема на основе оценки величины первичной продукции. В подавляющем большинстве водоемов основным продуцентом автохтонного органического вещества является фитопланктон.

Продукция фитопланктона в отличие от гидробионтов, относящихся к более высоким ступеням трофии, может быть оценена без анализа фитопланктона как такового. Изучение фитопланктона, помимо определения его продукционных характеристик /вычисление P/B - коэффициентов и др./ включает несколько аспектов, которые необходимы при проведении комплексных гидробиологических работ любого профиля.

1. Наиболее точное определение трофического статуса водоема дается на основе анализа доминантных и массовых видов фитопланктона, а также особенностей сезонной динамики его биомассы, поскольку интервалы величин первичной продукции, характеризующие смежные уровни трофии /олиго- и мезо-, мезо- и евтрофные водоемы/, естественно, не имеют жестких границ и взаимно перекрываются в сравнительно широком диапазоне, так как одна и та же величина продукции может быть получена либо за счет большой фитомассы, либо за счет большей ее оборачиваемости.

2. Фитопланктон влияет на скорость круговорота веществ в водоеме. Вегетация тех или иных доминантных и массовых форм фитопланктона, определяемая изначально особенностями гидролого-гидрохимического режима водоема, с течением времени начинает в свою очередь влиять на гидрохимию водоема. В зависимости от своих физиологических особенностей водоросли накапливают те или иные химические элементы /особенно микроэлементы/ с большей или меньшей интенсивностью. Изъятие химических элементов клетками водорослей из водной среды может происходить на разный срок. Последний в значительной степени определяется морфологией водорослей:

виды, обладающие мягкой слизистой оболочкой /например, синезеленые/, после отмирания минерализуются бактериями непосредственно в толще воды, что обеспечивает быстрый кругооборот веществ; панцирные формы /диатомовые, перидиниевые/ оседают на дно и там медленно и не полностью минерализуются, т.е. возврат химических элементов в воде замедляется, а часть из них выпадает из круговорота веществ.

3. Соотношение крупных и мелких /"пылевых"/ форм фитопланктона в значительной мере определяет структуру зоопланктона.

Методика сбора проб фитопланктона относительно проста, однако их обработка весьма трудоемка и требует высокой квалификации исследователя. Количество видов фитопланктона в одной пробе сильно варьирует по водоемам и сезонам /от 1-2 до 30-50/, так же, как и его численность. В соответствии с этим меняется время, затрачиваемое на обработку одной пробы. Предельной нагрузкой на одного сотрудника нужно считать 150 проб фитопланктона в год. Количеством проб не следует увлекаться, так как это ведет к снижению качества обработки и дальнейшего анализа материала. В соответствии со сказанным необходима строгая продуманность в выборе точек взятия фитопланктона. Их может быть несколько меньше, чем при сборе зоопланктона, так как распределение фитопланктона по акватории носит обычно более "монотонный" характер /Киселев, 1969/.

Выбор точек взятия проб по акватории. Количество точек для взятия проб и их расположение по акватории, а также частота сборов во времени должны определяться каждый раз в соответствии с целью и задачами комплексного гидробиологического исследования.

1. При первом, общем знакомстве с водоемом необходимо брать максимально возможное число точек, приуроченных к биотопам, имеющим наибольший удельный вес в водоеме /что определяется по батиметрической карте/. При определении числа точек взятия проб следует учитывать, что фитопланктон

пелагиали гораздо более однороден, чем в литорали. В условиях водохранилищ биотопы выделяются с учетом скоростей течения /влияние подпора/ и удельного веса зон /речной, переходной, озеровидной/, а также изменчивости границ последних во времени /зоны выклинивания подпора смещаются вверх или вниз по течению в зависимости от степени наполнения водохранилища/. В соответствии с этим постоянные точки берутся в тех районах, которые при любых условиях входят в одну из трех указанных зон. Точки взятия проб, приуроченные к биотопу с переходным режимом от одной зоны к другой /эктон/, не должны фиксироваться пространственно, а выбираются в соответствии с перемещением границ характеризуемого ими биотопа.

2. При продолжающихся многолетних исследованиях с целью оценки состояния кормовой базы водоема /обычно на крупных озерах и водохранилищах/ устанавливаются стационарные станции или разрезы в наиболее характерных и значимых биотопах. Пробы берутся в фиксированные даты не реже трех раз в летний период и одного раза в остальные сезоны.

3. При исследовании влияния того или иного динамического фактора на водоем в целом или какую-то его часть устанавливается минимальное количество стационарных станций, пробы берутся предельно часто:

а/ в случае изучения влияния сброса теплых вод на фитопланктон достаточно установить три-четыре станции по их течению /для определения зоны распространения сбросных вод/ и одну контрольную станцию в зоне, не подверженной влиянию теплых вод. Последняя должна быть расположена в биотопе, характеризующемся условиями, подобными исходному состоянию зоны сброса теплых вод. Частота взятия проб определяется изменением естественного и искусственного температурного режима; б/ в случае внесения ядохимикатов или биогенов устанавливаются две-три станции /одна - в пелагиали и одна-две - в литорали/. Берется исходная проба до начала воздействия и через 1, 3, 6, 12 и 24 суток после него. Парал-

тельно желательно брать пробы в те же сроки в контрольном водоеме.

Во всех случаях взятие проб фитопланктона и определение его продукции осуществляются синхронно, в одних и тех же точках. Следует подчеркнуть, что метод определения точек взятия проб путем механического наложения на карту-схему водоема геометрической сетки, как правило, не оправдывает себя. При достаточно мелкой сетке получается слишком большой объем материала, а при редкой сетке оказывается, что в однородных участках взято несколько точек, в то время как в нужных для определения специфики отдельных биотопов — ни одной. Особенно это относится к исследованию влияния пространственно ограниченных факторов /например, влияния теплых вод/.

Выбор точек взятия проб по вертикали. При любых исследованиях должна облаиваться вся толща воды. Точки взятия проб фитопланктона по вертикали выбирают в соответствии с характеристиками физических факторов, оказывающих влияние на жизнедеятельность водорослей /свет, температура/. Количество точек взятия проб по глубинам / h /, необходимое для учета фитопланктона в алоях, которые могут считаться для него биологическими нишами, в большинстве водоемов /за исключением очень глубоких/ может быть ограничено шестью / $h_0 \dots h_5$ /: 1/ поверхность — зона максимальной освещенности и прогрева воды и в то же время наиболее подверженная ветровому воздействию; 2/ горизонт, располагающийся на половине глубины прозрачности, — близок по характеристикам к первому, но с более "мягкими" по всем факторам условиями; 3/ горизонт на глубине прозрачности — практически совпадает с серединой трофогенного слоя; 4/ горизонт, соответствующий удвоенной глубине прозрачности, — обычно совпадает с границей трофогенной зоны /здесь располагается компенсационная точка, а при установлении летней стратификации — термоклин/; 5/ горизонт, соответствующий середине трофолитической зоны, — определяется как середина расстояния от дна до удвоенной глубины прозрачности; 6/ придонный

горизонт - 0,3-0,5 м ото дна /проба берется осторожно, чтобы не взмутить ил/.

Пример 1. Общая глубина станции - 20 м, прозрачность - 4 м. Пробы берутся: у поверхности, на горизонтах 2, 4, 8, 14 и 19,7 м.

Если целью исследования не является определение закономерностей вертикального распределения отдельных видов фитопланктона или его продукционных характеристик, то пробы берутся через каждый метр и сливаются вместе в чистую емкость. Затем содержимое осторожно перемешивается /чтобы не разрушить формы с тонкими структурами/ и из него берется одна средняя /или интегральная/ проба.

При изучении особенностей вертикального распределения фитопланктона пробы с каждого горизонта помещают в отдельную емкость.

Для того, чтобы в этом случае рассчитать биомассу фитопланктона под квадратным метром и ее удельную /средне-взвешенную/ величину, следует воспользоваться формулой

$$B \text{ /г/м}^2\text{ /} = k_0 V_0 + k_1 V_1 + \dots + k_5 V_5 ,$$

где V_{0-5} - биомасса /г/м³/, характеризующая соответствующий слой; k_{0-5} - толщина слоя /м/ с соответствующей биомассой.

Величина k_0 принимается как 25% от мощности /глубины/ слоя прозрачности. Остальные значения "k" рассчитываются как сумма половин расстояний до верхней и нижней точек взятия проб.

Пример 2 /условия в водоеме те же, что в примере 1/. Тогда $k_0 = 0,5$; $k_1 = 1,5 /0,5 \text{ вверх} + 1 \text{ вниз}/$; $k_2 = 3 /1 \text{ вверх} + 2 \text{ вниз}/$; $k_3 = 5 /2 \text{ вверх} + 3 \text{ вниз}/$; $k_4 = 6 /3 \text{ вверх} + 3 \text{ вниз}/$; $k_5 = 3,3 /3 \text{ вверх} + 0,3 \text{ вниз}/$.

Для получения удельной /средне-взвешенной/ биомассы по столбу воды в целом / \bar{B} / следует биомассу / B , г/м²/ разделить на общую глубину столба. В соответствии с примерами 1 и 2 $\bar{B} \text{ /г/м}^3\text{ /} = B \text{ /г/м}^2\text{ /}$. Так же рассчитывается при не-

При расчете средних биомасс по всему озеру для каждого из слоев необходимо учитывать его объем /площадь слоя умножается на его толщину/.

При отборе проб по вертикали следует помнить о том, что даже в относительно мелких водоемах имеют место вертикальные миграции фитопланктона, связанные с изменением суточных и метеорологических условий.

Отбор количественных проб фитопланктона должен осуществляться только батометром /любой из их вертикальных систем/ объемом от 0,5 до 1 л /обычно 0,5 л/. Практика показывает, что сбор качественных проб целесообразно также проводить батометром, увеличив число точек забора как по горизонтали, так и по вертикали. Сеть даже из очень мелкого газа не улавливает наннопланктонных форм фитопланктона, очень быстро забивается крупными формами, в результате чего сборы оказываются беднее, чем тщательно обработанные сборы батометром.

Для фиксации проб чаще всего используется формалин /10 мл 40%-ного формалина достаточно для 0,5 л пробы/. Большие концентрации указанного фиксатора вызывают деформацию водорослей и изменение цвета их пигмента. Из более "мягких" легкоготавливаемых фиксаторов можно рекомендовать раствор Люголя с добавлением формалина /Гусова, 1959/.

Осадочный метод концентрации проб /пробы отстаиваются 10 суток, а затем фильтрат очень медленно отсасывается сифоном через двойной слой газа № 76 - Киселев, 1969/ в целом предпочтительнее метода ультрафильтрации, так как в большей степени способствует сохранению тонких структур водорослей. Уплотнение пробы проводится в два этапа: от 0,5 до 0,1 л, затем после вторичного отстаивания /можно не более 5 суток/ раствор отсасывается вновь. Бедные пробы /например, зимние/ доводятся до объема 10 мл, а чаще до 20 мл, очень богатые /например, в период "цветения" синезелеными/ - до 50 и даже 100 мл /в этом случае вторичное отстаивание не производится/.

Обычно пробы просчитываются в камере Нажотта /объемом 0,01, реже 0,05 мл/. Учитывая, что времени на обработку мало, а проб много, можно рекомендовать дифференцированный подход к объему просчета; бедные пробы считаются во всей сетке. Для того чтобы получить репрезентативные данные, необходимо не менее трех раз менять капли пробы на камере /т.е. вся сетка просчитывается не из одной капли, а из 3-4, следовательно, при том же объеме работы охватывается больший материал/. При просчете обильных проб /обычно они очень однородны по составу/ допускается просчет только 10 из 40 полос камеры, причем капли пробы также меняются. Если в пробе встречается много макроколоний /например, *Gloeothrichia*, *Anabaena* /, она просчитывается в два приема: сначала мелкие формы /как указано выше/, затем вся проба выливается в камеру Богорова и просчитывается число крупных колоний. Макроколонии бывают разной величины. Из них необходимо выбрать в качестве эталона колонию с наиболее часто встречающимся объемом и сосчитать количество клеток в ней. Остальные колонии следует приравнивать к эталонной /как ее долю для меньших или как несколько колоний - для больших/. Число клеток в эталонной колонии /а следовательно, и ее биомасса/ подсчитывается в камере Нажотта /колония для подсчета раздавливается покровным стеклом/.

Все встреченные виды записываются в карточку учета, против каждого вида проставляется его численность в камере. Для того чтобы получить численность в 1-л /обычная единица измерения фитопланктона - тыс.мл/л/, следует воспользоваться формулой

$$n_i = n_{oi} D_k D_n V_p D_p = n_{oi} d \quad \text{при} \quad d = D_k D_n V_p D_p,$$

где n_i - численность i -го вида в 1-л; n_{oi} - численность i -го вида, просчитанная в камере; D_k - множитель, переводящий просчитанный объем камеры в ее целый объем; D_n - множитель, переводящий объем камеры до 1 мл;

V_p - объем уплотненной пробы /мл/; D_p - множитель, дополняющий объем взятой из водоема пробы до 1 л.

Пример: 1/ объем камеры $V_k = 0,01$ мл, $D_n = 100$;
2/ просчитано 20 полос, т.е. 0,5 камеры; следовательно, множитель $D_k = 2$; 3/ объем уплотненной пробы $V_p = 10$ мл;
4/ проба из водоема взята в объеме 0,5 л, т.е. $D_p = 2$.
Тогда $n_i = N_{oi} \cdot 100 \cdot 2 \cdot 10 \cdot 2 = 4000 \cdot N_{oi}$;

$\alpha = 4000$ - постоянный множитель для любого вида в данной пробе.

В карточке планктонной пробы, помимо точных параметров станции и даты, необходимо записать и указанный множитель или его расшифровку.

Одновременно с просчетом клеток фитопланктона ведется измерение объема массовых форм /для дальнейшего расчета биомассы/. В настоящее время существует много работ, в которых приводятся объемы массовых форм водорослей. Однако, к сожалению, ими нельзя пользоваться. Объемы клеток водорослей широко варьируют даже в одном водоеме в разные сезоны. Поэтому приходится каждый раз измерять массовые формы. С учетом целей исследований можно полагать, что замер 30 экз. достаточен для получения объема данного вида. Объемы клеток водорослей приравниваются к подобным им геометрическим фигурам /шар, эллипсоид, цилиндр и т.п./. Удельный вес водорослей принимается за 1. Тогда биомасса i -го вида может быть рассчитана по формуле: $v_i / \text{мкм}^3 / = n_i \cdot V_i$, где v_i - биомасса i -го вида; n_i - его численность; V_i - средний объем клетки /1 г сырой биомассы водорослей приравнивается к 10^{12} мкм^3 , а ее калорийность чаще всего к 4,18 кДж/. Существует мнение, что численность больших колоний должна приводиться в единицах колоний, поскольку в шаровидных макроколониях интенсивно продуцирует только верхний слой клеток, а нижний затемненный слой не "работает". Однако это достаточно спорный вопрос, так как внутренние клетки, возможно, выполняют какие-то функции, например депонирования, и тем позволяют верхнему слою работать более интенсивно.

Если все же подсчитывается колонии, а не клетки, то необходимо вводить дополнительную графу сведений о численности и общем объеме эталонной колонии, в противном случае результаты, рассчитанные по колониям, невозможно сопоставить с данными, рассчитанными по клеткам.

Общая численность N и биомасса B в пробе вычисляются путем суммирования соответствующих показателей по каждому виду. Дальнейший анализ необходимо проводить на видовом уровне. То есть в основных итоговых данных должны содержаться табличные сведения о динамике доминантных, кодоминантных, субдоминантных и сопровождающих видов /биомасса не менее $0,01 \text{ г/м}^3$ фитопланктона/. Только таким образом могут быть получены сведения, объясняющие особенности функционирования водоема как системы в целом, а также будут пополняться данные об экологии видов фитопланктона. Без накопления этих данных практически невозможно давать достоверные прогнозы изменения водных систем под воздействием тех или иных факторов.

В настоящее время анализ данных часто проводится исследователями либо по суммарным показателям численности и биомассы, либо на уровне отделов водорослей /синезеленые, диатомовые и т.д./. В результате полученные с большим трудом данные по каждому виду в отдельности в значительной мере нивелируются. Так появляются заключения типа: "на протяжении всего года доминировали диатомовые". Безусловно, и в них содержится информация об особенностях жизни в водоеме, но одновременно в значительной мере упрощается представление о динамизме системы в целом.

Недопустимо в отчетах и статьях, имеющих целью описать конкретный водоем, давать усредненные данные по всем его биотопам, тем более среднегодовалые величины. Использование подобных показателей правомочно и необходимо в работах обобщающего характера, но они базируются именно на детальных описаниях фитопланктона конкретных водоемов.

При анализе данных по фитопланктону обычно выделяются виды-доминанты, Практически под этим термином подразумевается просто количественное преобладание. В соответствии с теорией доминантности доминант - это вид, определяющий функционирование сообщества в целом (=эдификатор). В том случае, когда один вид водорослей преобладает над другими видами и по численности, и по биомассе, он является бесспорным доминантом в истинном значении этого термина. Однако во многих случаях по численности преобладает один вид, по биомассе - другой. Определяется это тем, что объемы клеток фитопланктона варьируют в очень широких пределах, изменяясь по отдельным видам на пять порядков величин /от $5 \cdot 10^{-1}$ - одноклеточные синезеленые, до $5 \cdot 10^4$ мкм³-некоторые перидиниевые/.

Известно, что скорость продуцирования фитопланктона находится в обратно пропорциональной зависимости от объема его клеток /*Andenegg*, 1966; Гутельмахер, 1975/. Поэтому определять доминант в указанном случае /один вид преобладает по численности, другой - по биомассе/ следует осторожно, анализируя конкретную ситуацию. Так, если вид, преобладающий по численности, характеризуется биомассой, не слишком отличающейся от таковой вида, преобладающего по биомассе /в пределах одного-двух порядков величин/, то эти виды должны выступать как кодоминанты. В этом случае при вычислении P/B - коэффициентов их величина также не покажется.

Пример 3. В пробе по численности преобладает мелкая / $V = 33$ мкм/*Cyclotella*: 134 тыс. кл./л, или 50% общей численности, биомасса - $0,010$ г/м³, или 13% от общей. По биомассе преобладает *Dinobryon* / $V = 500$ мкм/: 70 тыс. кл./л, или 26% от общей, биомасса - $0,035$ г/м³, или 43% от общей.

Реже, но все-таки достаточно часто, встречаются случаи, когда один вид резко преобладает по численности /выше 70% от общей/, другой, встречающийся единично, - в такой же

мере по биомассе, Ситуация определяется одновременной вегетацией массовой популяции очень мелкого вида и отдельных экземпляров очень крупного. В таких случаях правильнее доминантом считать многочисленный вид. При расчете суточных Р/В-коэффициентов иногда /когда крупная форма встречена единично только на одном горизонте/ следует пренебрегать биомассой вида, встречающегося единично.

Пример 4. В пробе на одном из горизонтов по численности преобладает мелкая $V = 83$ мкм/*Cyclotella*: 6232 тыс. кл./л, или 70% общей численности, биомасса - 4% от общей. По биомассе преобладает *Peridinium* $V = 3375$ мкм / : 0,77 г/м³, или 87% общей биомассы; численность - 0,01% от общей. На остальных горизонтах *Peridinium* не отмечен. В этом случае при расчете продукционных показателей правильнее исключить биомассу *Peridinium*.

Следует отметить, что указанные трудности встречаются только при анализе материалов за определенную дату по отдельным станциям. При вычислении сезонных и тем более годовых показателей такого рода ситуации нивелируются и не влияют на общий результат.

При флористическом анализе, помимо массовых форм, необходимо обращать внимание на редкие виды, так как они являются индикаторными для условий данного водоема. Соответственно их описание должно приводиться с кратким анализом ситуации, в которой они были встречены.

Для проведения экологического анализа с привлечением различного рода показателей /видового сходства по Серенсену, разнообразия по Шенону и т.д./ необходимо иметь однородно собранный и обработанный материал. Нельзя анализировать материал, в котором фитопланктон определен только до рода или данные приведены по усредненным пробам /могут анализироваться либо отдельные пробы, либо средневзвешенные для столба воды/.

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ПЛАНКТОНА

Первичной продукцией называют количество органического вещества, синтезированного автотрофными организмами за определенный промежуток времени. Первичная продукция может пониматься и как скорость процесса продуцирования органического вещества, так как она может быть выражена в единицах, пропорциональных его массе, синтезированной за единицу времени /час, сутки и т.д./. Преобладающая часть органического вещества создается в гидросфере при фотосинтезе планктона, так как фитобентос, фитообрастания и макрофиты в морях и в крупных и глубоких озерах обычно вносят значительно меньший вклад в общую первичную продукцию. В малых озерах, едоемах в дельтах рек и в некоторых других это соотношение может быть и обратным.

Первичную продукцию, понимаемую как результат "истинного фотосинтеза", т.е. как совокупность новообразованных при фотосинтезе органических веществ, называют валовой первичной продукцией. Часть новообразованных продуктов фотосинтеза тут же подвергается окислению в процессе дыхания фотосинтезирующих организмов, а оставшаяся часть - разность между валовой первичной продукцией и тратами на дыхание, идущая на прирост биомассы и образующая "урожай" фотосинтезирующих организмов, в ботанике рассматриваемая как продукт "видимого фотосинтеза", в гидробиологии обозначается как чистая первичная продукция планктона, макрофитов или других группировок автотрофных организмов.

Наряду с первичной продукцией, т.е. автохтонным образованием органических веществ, материальную и энергетическую основу продукционных процессов в водных экосистемах составляют поступающие в водоем извне, или аллохтонные, растворенные и взвешенные в воде органические вещества. Органические вещества, потребленные гетеротрофными микроорганизмами и беспозвоночными животными, подвергаются в процессе их метаболизма окислительной минерализации. Поэтому, чтобы

оценить относительное значение автохтонных и аллохтонных органических веществ для продуктивности водоема, важно знать скорость не только фотосинтеза, но и минерализации /деструкции/ органического вещества планктонным сообществом.

В процессе фотосинтеза поглощенная энергия солнечной радиации трансформируется в потенциальную энергию синтезируемых органических веществ. Конечный итог этого процесса, сочетающего в себе ряд окислительно-восстановительных реакций, может быть выражен хорошо известным балансовым уравнением:



По количеству выделенного при фотосинтезе кислорода или ассимилированного минерального углерода легко рассчитать количество образовавшихся углеводов, в частности глюкозы / $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ /. Согласно балансовому равенству, одна молекула CO_2 эквивалентна одной молекуле O_2 , т.е. ассимиляционный коэффициент ($\text{АК} = \text{O}_2/\text{CO}_2$) и дыхательный коэффициент ($\text{ДК} = \text{CO}_2/\text{O}_2$) равны единице, так как для расчета АК и ДК количество CO_2 и O_2 берут в объемных единицах этих газов.

Однако углеводы - лишь первичный продукт фотосинтеза, из которого создается затем органическое вещество растительного тела и для которого в среднем $\text{АК}=1,18$ и $\text{ДК}=1/\text{АК}=0,85$. Эти величины и следует принимать во внимание при сопоставлении первичной продукции и деструкции. При $\text{АК}=1,18$ поглощению 1 мл CO_2 соответствует выделение 1,18 мл O_2 , т.е., в весовых единицах, 1 мг CO_2 эквивалентен $1,18/32/44=0,86$ мг O_2 .

Продукция фитопланктона может быть выражена в разных взаимозаменяемых единицах. При переходе от одних единиц к другим принято, что, во-первых, энергетический коэффициент кислорода при окислении органических веществ смешанного состава равен 14,2 Дж/мг O_2 (3,4 кал/мг O_2) и, во-вторых, что в органическом веществе /ОВ/ содержится 46% углерода, или 2,15 мг ОВ/мгС. Поскольку отношение $\text{мгO}_2/\text{мгС} =$

$AK \cdot (32/12) = AK \cdot 2,667$, получаем, что при средних значениях $DK=0,85$ и $AK=1,18$ переходные коэффициенты равны: $3,16$ mgO_2/mgC ; $0,32$ mgC/mgO_2 $\cdot 44,6$ Дж/ mgC ($10,7$ кал/ mgC) и $0,69$ мг OB/mgO_2 .

I. Методика определения первичной продукции планктона

Для определения первичной продукции планктона широкое признание получил метод измерения скорости фотосинтеза в воде, заключенной в склянки, в его кислородной и радиоуглеродной модификациях /Винберг, 1960; Методическое пособие..., 1960; Романенко, Кузнецов, 1974/.

На озерах и водохранилищах обычно применяют кислородную форму метода, предложенную Г.Г.Винбергом в 1934 г. Валовую первичную продукцию / A / за время экспозиции склянок получают по разности содержания кислорода в светлой и затемненной склянках к концу их экспозиции в озере. По убыли содержания растворенного кислорода в затемненной склянке по сравнению с исходной его концентрацией судят о скорости деструкции органического вещества, эквивалентно связанной с потреблением кислорода планктонным сообществом / R /: бактери-, фито- и зоопланктоном. Разность между валовым фотосинтезом и деструкцией / $A-R$ / дает чистую первичную продукцию планктона в целом. Эту величину следует отличать от чистой, или эффективной, продукции фитопланктона. Под эффективной продукцией фитопланктона понимают валовой фотосинтез за вычетом трат кислорода на дыхание не планктона в целом, а только фитопланктона. Последняя величина не поддается прямому измерению и чаще всего остается неизвестной или оценивается косвенными способами.

Для наблюдений используют склянки из белого стекла с притертыми пробками и с точно известным объемом каждой склянки. Обычно применяют склянки объемом 100-200 мл.

Склянки должны быть пронумерованы. Одна треть общего числа склянок должны быть затемненными, т.е. заранее тщательно обернутыми плотной светонепроницаемой материей, дерматином

и снабженными колпачками для ватемнения горлышка. Три склянки - контрольную /исходную/, светлую и темную - заполняют водой из одного батометра. В контрольной склянке немедленно "фиксируют" растворенный кислород раствором хлористого марганца и едкой щелочи для определения исходного содержания O_2 в воде общепринятым методом Винклера. В конце экспозиции склянок кислород "фиксируют" тотчас же после снятия склянок с установки.

Пример расчета. Исходное содержание кислорода - $10,1$ мг/л $/O_{исх}/$. За время суточной экспозиции в овере содержание кислорода в светлой склянке $/O_{свет}/$ увеличилось до $12,4$ мг/л, в затемненной склянке $/O_{темн}/$ снизилось до $8,2$ мг/л. Отсюда скорость валового фотосинтеза составит: $A = O_{свет} - O_{темн} = 12,4 - 8,2 = 4,2$ мг O_2 /л за сутки, или $14,28$ кал/л·сутки, $59,5$ Дж/л·сутки; $2,90$ мгОВ/л·сутки, $13,4$ мгС/л·сутки. Скорость дыхания планктонного сообщества будет: $R = O_{исх} - O_{темн} = 10,1 - 8,2 = 1,9$ мг O_2 /л·сутки. Следовательно, чистая первичная продукция $/A - R/$, рассчитываемая как разность между $O_{свет}$ и $O_{исх}$, выразится величиной $12,4 - 10,1 = 2,3$ мг O_2 /л·сутки.

Кислородный метод применяют в водах с достаточно высоким уровнем первичной продукции на единицу объема воды: при содержании хлорофилла "а" не менее 1 мг/м³ и скорости фотосинтеза более $0,1$ мг O_2 /л·сутки (Пырина, 1976).

На олиготрофных водоемах из-за малой чувствительности кислородного метода наблюдения за продукцией фитопланктона ведут с помощью радиоуглеродной модификации скляночного метода, впервые примененной Стеман-Нильсоном в 1950 г. на море. В пробу воды вносят радиоуглерод $/^{14}C/$ в виде карбоната или гидрокарбоната натрия с известной радиоактивностью. После экспозиции склянок воду отфильтровывают через мембранный фильтр с размером пор 1 мкм и измеряют радиоактивность фильтра с осажженным на нем планктоном $/R/$. Зная величину внесенной в пробу радиоактивности $/R/$ и накопленной водорослями

за экспозицию / R / и содержание в воде растворенного неорганического углерода / C , мг/л/, скорость фотосинтеза / A , мг C /л/ за время опыта можно рассчитать по формуле:

$$A = \frac{r}{R} C. \quad /1/$$

Пример. В светлую и затемненную склянки внесли раствор $Na_2^{14}CO_3$ с радиоактивностью 1 млн. имп/мин / R /. После 24-часовой экспозиции радиоактивность планктона в светлой склянке / r_1 / составила 20 тыс. имп/мин, в темной склянке / r_2 / - 2 тыс. имп/мин / r_2 - поправка на темновую ассимиляцию микрофлорой, абсорбцию $^{14}CO_2$ фильтрами/. Концентрация в воде общей углекислоты равна 20 мг C /л. Следовательно, $r = r_1 - r_2 = 20000 - 2000 = 18000$ имп/мин, скорость фотосинтеза по формуле /1/: $A = 18000 / 10^6 \cdot 20 = 0,36$ мг C /л*сутки, что эквивалентно 3,85 кал/л, или 16,0 Дж/л, 0,78 мг OB /л, 1,12 мг O_2 /л*сутки.

Одна из слабых сторон радиоуглеродного метода состоит в том, что часть ассимилированного радиуглерода, которая выделяется водорослями при дыхании, не учитывается. В силу этого с помощью радиоуглеродного метода нередко получают неопределенные величины, близкие либо к эффективной, либо к валовой первичной продукции. В мезотрофных водоемах суточные потери органического углерода за счет дыхания фитопланктона составляют от 7 до 20% валовой первичной продукции.

К важнейшим показателям первичной продукции планктона, измеряемой с помощью кислородной или радиоуглеродной модификаций скляночного метода, относятся: 1/ суточная скорость фотосинтеза в 1 м³ воды у поверхности - $A_{пов}$, где фотосинтез может угнетаться избыточным светом; 2/ суточная скорость фотосинтеза в 1 м³ на глубине с оптимальными световыми условиями - A_{opt} ; нередко $A_{пов} = A_{opt}$, так как оптимальные для фотосинтеза световые условия при малой прозрачности воды или при низкой солнечной радиации практически могут быть у поверхности водоема; 3/ суточный фотосинтез под 1 м² поверхности водоема - ΣA ; 4/ сезонная или годовая продукция

фитопланктона - $\Sigma \Sigma A$, которую выражают в $гС/м^2$ или в $кДж/м^2$ за сезон или за год.

Для определения величины A измеряют скорость фотосинтеза планктона на нескольких горизонтах фотической зоны, за нижнюю границу которой рекомендуется принимать глубину проникновения 1% входящей в воду солнечной радиации, что соответствует приблизительно $2,5S/S$ - прозрачность воды по белому диску в метрах/. Поэтому при выборе горизонтов для наблюдений за скоростью фотосинтеза планктона следует ориентироваться на прозрачность воды по белому диску, например, отбирать пробы воды с поверхности и с глубин, равных $0,25S$; $0,5S$, $1S$, $2S$ и $3S$. Пробы воды для определения скорости дыхания планктона в достаточно глубоких водоемах отбирают также на глубинах больше $3S$ и в придонном слое. Инкубируют склянки в озере обычно в течение суток. Такая экспозиция наиболее желательна, так как она охватывает дневные колебания фотосинтетически активной радиации и суточную ритмику дыхания планктона. Кроме того, весьма существенно, что при суточной экспозиции не возникает необходимости переходить от величин, полученных за краткий срок экспозиции, к суточным величинам, что можно сделать только с помощью условных предположений расчета, вносящих значительную погрешность. Только в высокоэвтрофных водах при массовом развитии водорослей и очень высоком фотосинтезе ($A_{opt} > 10 \text{ мг}O_2/л \cdot \text{сутки}$) экспозицию приходится сокращать до половины светового дня или даже до нескольких часов. Тогда первичную продукцию за сутки рассчитывают суммированием результатов краткосрочных экспозиций. При слабом фотосинтезе, наблюдаемом в озерах с низкой температурой и высокой прозрачностью воды, вполне допустимы и двухсуточные экспозиции.

Склянки с пробами прикрепляют с помощью разнообразных систем штативов, зажимов или крючков к тросу, устанавливаемому в водоеме в вертикальном положении. Обычно верхний конец троса прикрепляют к закоренному бую или небольшому плету. При постановке и снятии склянок с водой, в особенности с ниж-

них горизонтов, следует предохранять их от попадания света, Системы крепления склянок могут быть разными, но любой избранный способ должен обеспечивать возможность быстрого и удобного прикрепления и снятия склянок. Следует предусмотреть удобную для записи нумерацию склянок, ящики с гнездами для склянок и пр.

Помимо инкубации проб фитопланктона в водоеме разработаны способы экспонирования их вне водоема, которые чаще всего практикуются для измерения фотосинтеза радиоуглеродным методом /Романенко, Кузнецов, 1974/ или применяются для получения величин "потенциального фотосинтеза", дающих возможность оценить относительную продуктивность изучаемых вод /Сивко, 1973/.

При расчете ΣA в малых и средних озерах и водохранилищах необходимо учитывать площадь горизонтов, на которых определяется скорость фотосинтеза. Для этого скорость фотосинтеза на каждой глубине умножают на соответствующий ей коэффициент K_{Π} , который представляет собой площадь горизонта в относительных единицах. За единицу принимается площадь зеркала озера /таб. I/.

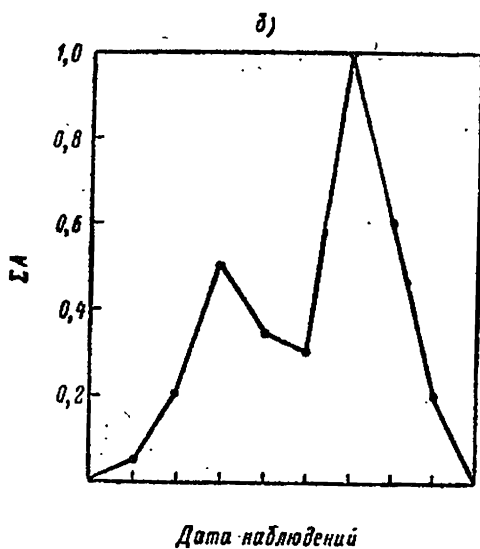
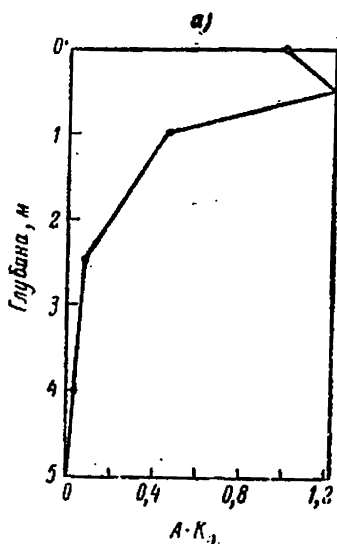
Т а б л и ц а I

Пример расчета первичной продукции планктона под 1 м^2

| Глубина, м | A | K_{Π} | $A \cdot K_{\Pi}$ |
|---------------|------|-----------|-------------------|
| 0,0 | 1,00 | 1,00 | 1,00 |
| 0,5 | 1,54 | 0,80 | 1,23 |
| 1,0 | 1,07 | 0,42 | 0,45 |
| 2,5 | 0,50 | 0,14 | 0,07 |
| 4,0 | 0,20 | 0,09 | 0,02 |
| 5,0 | 0 | 0,06 | 0 |

П р и м е ч а н и е. A - скорость фотосинтеза в относительных единицах, K_{Π} - площадь горизонта в относительных единицах.

Пример расчета ΣA дан на рисунке /а/.



На оси ординат - глубина в метрах, на оси абсцисс - значения $A \cdot K_n$ из табл. I. Площадь, ограниченная осями координат и кривой зависимости величины $A \cdot K_n$ от глубины, пропорциональна интегральному фотосинтезу под 1 м^2 , выраженному в отно-

сительных единицах. Эта площадь может быть рассчитана с помощью разных приемов численного или графического интегрирования. Один из простейших - суммирование площадей трапеций, сторонами которых служат скорости фотосинтеза на последовательных горизонтах, а основанием - расстояние в метрах между соответствующими глубинами наблюдений. В приведенном в таблице примере: $1/2(1,00+1,23)0,5 + 1/2(1,23+0,45)0,5 + 1/2(0,45+0,07)1,5 + 1/2(0,07+0,02)1,5 + 1/2 \cdot 0,02 = 1,445$. Чтобы получить интегральную величину фотосинтеза под 1 м^2 , остается умножить 1,445 на взятую за единицу скорость фотосинтеза, отнесенную к 1 м^3 . К тому же результату можно прийти, используя абсолютные величины фотосинтеза на каждом из горизонтов наблюдений, отнесенные к 1 м^3 , и площади этих горизонтов в квадратных метрах или объемы соответствующих слоев озера.

Продукцию под 1 м^2 можно рассчитать и следующим способом. Отношение площади, ограниченной кривой фотосинтеза, к площади всего графика назовем коэффициентом K_g . Тогда интегральную первичную продукцию под 1 м^2 можно определить по формуле:

$$\Sigma A = A_{\text{opt}} \cdot K_g \cdot H_g, \quad /2/$$

где A_{opt} - скорость фотосинтеза, отнесенная к 1 м^3 , H_g - глубина эвфотной зоны в метрах. Величина ΣA выражена в тех же единицах, что и A_{opt} , но отнесенных не к 1 м^3 , а к 1 м^2 . Формуле /2/ можно придать вид:

$$\Sigma A = A_{\text{opt}} \cdot K_g \cdot S, \quad /3/$$

где S - прозрачность воды по белому диску в метрах; коэффициент $K_g = \Sigma A / (A_{\text{opt}} \cdot H_g)$. Таким образом, эмпирически определив K_g для исследуемого водоема, по уравнению /3/ легко рассчитать ΣA , зная A_{opt} и прозрачность воды. По многим данным, коэффициент K_g близок к 1, т.е. $\Sigma A = A_{\text{opt}} \cdot S$. Чтобы определить сезонную или годовую продукцию фитопланктона, величины суточной первичной продукции, приведенные к 1 м^2 поверхности водоема, наносят на график относительно дат наблюдений, т.е. строят кривую сезонного хода $A/\text{см}$. рисунок, б/.

По этому графику рассчитывают $\Sigma \Sigma A$ по уравнению:

$$\Sigma \Sigma A = (\Sigma A_{\max} \cdot K \cdot T) / 1000, \quad /4/$$

где ΣA_{\max} - максимальная за сезон величина суточной первичной продукции под 1 м^2 ; K - отношение площади, ограниченной кривой сезонного хода, к площади прямоугольника, равной $\Sigma A \cdot T$ /где T - длительность вегетационного сезона в сутках/.

II. Определение содержания хлорофилла "а" в планктоне

Определение содержания в планктоне хлорофилла "а" в настоящее время служит признанным методом оценки биомассы водорослей и находит широкое применение при исследованиях первичной продукции планктона. Концентрацию хлорофилла "а" обычно определяют на спектрофотометре /*Strickland, Parsons, 1968*/ либо на флуорометре / *Holm-Hansen et al., 1965*/. Для этого фитопланктон из определенного объема озерной воды концентрируют на мембранном фильтре, высушивают и экстрагируют из него пигменты в известном объеме 90%-ного ацетона. Существующая техника спектрофотометрического измерения концентрации зеленых пигментов в экстрактах, а после соответствующих расчетов - и в пробах воды разработана на основе трихроматического метода Ричардса. Уравнение для расчета количества хлорофилла "а" дано рабочей группой ЮНЕСКО /*Report of SCOR-UNESCO, 1966*/:

$$C_{\text{хл}} = /11,64 E_{663} - 2,16 E_{645} + 0,1 E_{630} / \cdot \frac{V}{v \cdot l},$$

где $C_{\text{хл}}$ - концентрация хлорофилла "а" / $\text{мг}/\text{м}^3$ /; E_{663} , E_{645} и E_{630} - погашение света /экстинкция/ при длине волны 663, 645 и 630 нм соответственно; V - объем экстракта /мл/;

v - объем пробы /л/; l - длина светового пути в экстракте /см/. Отсчеты в красной части спектра при E_{663} , E_{645} и E_{630} необходимо исправлять вычитанием оптической плотности экстракта при 750 нм.

Широко применяют экстракцию пигментов в 90%-ном ацето-

не, хотя в нем хлорофилл хорошо экстрагируется не из всех водорослей. Замена растворителя иногда улучшает эффект, но все же не гарантирует полного извлечения пигментов. Применение других растворителей затруднено тем, что для них не известны или не уточнены удельные коэффициенты абсорбции света хлорофиллом. Для более полной и быстрой экстракции в ацетоне рекомендуется предварительно выдерживать фильтры с планктоном 30-120 мин в небольшом количестве дистиллированной воды /Ковалевская, 1979/. Вода для смачивания фильтров берется в таком объеме, чтобы при добавлении 100%-ного ацетона получался 90%-ный ацетон.

Эффективность извлечения хлорофилла из клеток, сконцентрированных на мембранных фильтрах, возрастает с увеличением времени экстракции от 2 до 18-20 час в темноте. При выдержке ацетоновых растворов свыше этого срока их оптическая плотность начинает снижаться.

Можно рекомендовать следующую технику сбора, экскреции и определения содержания хлорофилла в планктоне.

1. Планктон концентрируют на мембранных фильтрах /с размером пор около 1 мкм/ с помощью вакуумной фильтрации. Осадок планктона на фильтрах покрывают тонким слоем углекислого кальция для нейтрализации внутриклеточных кислот.

2. Фильтры подсушивают в темноте и переносят в пробирки с притертыми пробками.

3. Отмеряют в пробирки по 0,5 мл дистиллированной воды и помещают их в бытовой холодильник /4°C/ на 1,5-2 часа.

4. Добавляют 4,5 мл 100%-ного ацетона, получая в итоге 5 мл 90%-ного ацетона. Растворению фильтров в ацетоне способствует перемешивание стеклянной палочкой в течение 1-2 мин.

5. Экскрецию проводят 18 час в темноте при температуре 4°C.

6. Ацетоновые вытяжки центрифугируют в полиэтиленовых пробирках 20 мин при 4000 об/мин, затем измеряют оптическую плотность на спектрофотометре в кварцевых кюветах.

7. Концентрацию хлорофилла "а" рассчитывают по следующей формуле.

Пример. На мембранный фильтр сконцентрирован планктон из 0,5 л озерной воды / $V=0,5$ л/. Экстракцию пигментов из планктона произвели в 5 мл ацетона / $V=5$ мл/. Измерение оптических плотностей экстракта на спектрофотометре в сантиметровых кюветах / $l=1$ см/ дало $E_{663}=0,050$, $E_{645}=0,030$, $E_{630}=0,010$, $E_{750}=0,002$. После внесения поправки в экстинкции /вычли $E_{750}=0,002$ / получаем:

$$C_{\text{хл}} = \frac{11,64 \cdot 0,048 - 1,16 \cdot 0,028 + 0,1 \cdot 0,008}{0,5 \cdot 1} = 0,497 \cdot \frac{5}{0,5} = 4,97 \text{ мг/м}^3.$$

Спектрофотометрический /трихроматический/ метод чувствителен, он позволяет учитывать количества хлорофилла "а" порядка $0,2 \text{ мг/м}^3$. При низких концентрациях пигмента / $< 1 \text{ мг/м}^3$ / возможность применения метода создается увеличением объема фильтруемой воды до 4-6 л. Если содержание хлорофилла "а" в планктоне мало / $< 0,1 \text{ мг/м}^3$ /, рекомендуется флуорометрическое определение.

III. Определение содержания органического вещества в сестоне

По соотношению концентраций хлорофилла и взвешенного органического вещества / $C_{\text{БОВ}}$ / можно судить о доле фитопланктона в сестоне.

Пробы для определения содержания органического вещества в сестоне собирают путем фильтрации воды сквозь предварительные фильтры /размер пор около 5 мкм/, покрытые слоем стеклянного порошка /50 мл 1%-ной суспензии на фильтр/. Окисление органического вещества производят бихроматом калия /Гигиняк, 1979/. Для перехода от количества истраченного на окисление кислорода к окисленному органическому веществу используют коэффициент $0,69 \text{ мг ОВ/мг О}_2$.

Подготовка стеклянного порошка. Чистое стекло мелко растирают в ступке, переносят в коническую колбу большого объема с дистиллированной водой, интенсивно взбалтывают и ровно через 1 мин отстаивания суспензию осторожно переливают в другой сосуд. Таким способом освобождают взвесь от осевших крупных частиц. После 30-минутного отстаивания во втором сосуде жидкость, которая теперь содержит только очень мелкие, непригодные для работы частицы стекла, сливается. Осадок стекла высушивают при 80°C и хранят. Из него перед сбором проб сестона готовят 1%-ную взвесь в дистиллированной воде.

Ход определения содержания взвешенного органического вещества. По окончании фильтрации пробы, фильтр с осадком стекла и осевшим на нем сестона сушат. Затем с подсушенного фильтра осадок тщательно собирают в коническую колбу на 100 мл, вносят небольшое количество катализатора Ag_2SO_4 и наливают в колбу 10 мл 0,1 н. раствора $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$, приготовленного на концентрированной серной кислоте. Колбы плотно закрывают алюминиевой фольгой и для сжигания сестона помещают на 15 мин в термостат, настроенный на 150°C . После окисления пробу титруют 0,02 н. раствором соли Мора, используя в качестве индикатора фенолантропиловую кислоту. В остальной процедуре определения бихроматной окисляемости соответствует изложенному в любом методическом руководстве по анализу вод.

IV. Относительное содержание хлорофилла "а" в сестоне и в фитопланктоне

По пробам из водоемов с разным уровнем первичной продукции хорошо прослеживается следующая закономерность: с уменьшением содержания в сестоне хлорофилла "а" и органического вещества доля хлорофилла "а" во взвешенном органическом веществе тоже снижается. По многим данным отношение $\frac{C_{\text{хл}}}{C_{\text{ЕОВ}}} \cdot 100$ для олиготрофных озер обычно меньше 0,1-0,2%

для водоемов умеренной продуктивности - 0,2-0,6%, для продуктивных и высокопродуктивных - до 1-2%. Если в органическом веществе сестона относительное содержание хлорофилла "а" составляет 1%, можно говорить, что сестон состоит преимущественно из органического вещества фитопланктона. Таким образом, рассматривая водоемы в направлении от евтрофных к олиготрофным, замечаем, что происходит не только "разбавление" концентрации хлорофилла "а" и сестона, но и снижение доли хлорофилла "а" в сестоне.

Согласно литературным данным, для пресных (как и для морских) вод средние значения относительного содержания хлорофилла "а" в сырой биомассе водорослей варьируют в пределах 0,20-0,35%. По материалам работ по Международной биологической программе (МБП), отношение органического углерода биомассы к хлорофиллу "а" в основном 30-47, что соответствует 0,21-0,33% хлорофилла "а" в сырой биомассе, если в последней 10% органического углерода. Из приведенных значений относительного содержания хлорофилла "а" чаще встречается величина 0,2%. Следовательно, биомасса планктонных водорослей, выраженная в мг/м³ сырого вещества, может быть ориентировочно оценена по уравнению:

$$B = 500 \cdot C_{\text{хл}} \quad /5/$$

Если принять, что в сырой биомассе фитопланктона содержится 10% органического углерода, продукционную способность водорослей (P/B за сутки) можно рассчитать по формуле:

$$P/B = 1n / \frac{50 C_{\text{хл}} + P}{50 C_{\text{хл}}} /, \quad /6/$$

где $C_{\text{хл}}$ в мг/м³; P - эффективная продукция фитопланктона в мг C/м³ за сутки, которая для глубины оптимального фотосинтеза может быть условно принята равной 0,9 A_{opt}, для евфотной зоны - 0,8 ΣA; 50 - отношение органического углерода водорослей к хлорофиллу "а". Заметим, что P/B за месяц или за больший срок нельзя рассчитывать по средней величине суточного P/B. Нужно определить P за рассматриваемый период

и среднюю величину V и по их отношению найти P/V .

У. Соотношение между скоростью фотосинтеза планктона и содержанием хлорофилла "а"

По отношению скорости фотосинтеза к содержанию хлорофилла судят о фотосинтетической активности хлорофилла "а", которая известна в литературе под терминами: удельный фотосинтез, интенсивность фотосинтеза, отнесенная к единице хлорофилла, ассимиляционное число. В связи с разработкой радиоуглеродного метода для измерения первичной продукции планктона ассимиляционное число /АЧ/ принято выражать в мг. С/мг хлорофилла "а" за сутки или за час, хотя некоторые авторы выражают его в единицах массы кислорода, выделяемого при фотосинтезе, или CO_2 , ассимилированной в процессе фотосинтеза, что следует принимать во внимание при сравнении данных.

Согласно материалам МБП, максимальные значения АЧ по данным разных авторов для озер разных широт, от арктических до экваториальных, колеблются от 3,2 до 33 мг O_2 /мг·час (1-10 мг С/мг·час, или 15-150 мг С/мг·сутки). Заметим, однако, что удельный фотосинтез выше 100 мг С/мг·сутки - величина редкая для пресноводных водоемов, которая вряд ли верно отражает действительность.

По многочисленным литературным материалам, обобщенным в ряде работ /Бульон, 1978; Ковалевская, 1979, и др./, ассимиляционное число на глубине оптимального фотосинтеза варьирует главным образом в границах 15-45 при средней 30 мг С/мг·сутки, или около 2 мг С/мг·час и находится в зависимости от трофического статуса водоема и физиологического состояния водорослей.

УІ. Первичная продукция как показатель трофического статуса водоемов

Первичную продукцию планктона и содержание хлорофилла "а" берут в основу классификации водоемов по их продуктив-

ности /Винберг, 1960, и др./ . Продукция фитопланктона, как "первопища" всех населяющих водоем гетеротрофных организмов /от бактерий до рыб/ и как исходный этап продукционных процессов, - объективный критерий общей биологической продуктивности водных экосистем. Границы концентрации хлорофилла "а", скорости фотосинтеза и "урожая" фитопланктона для озер разных типов приведены в табл.2.

Т а б л и ц а 2

Суточная скорость фотосинтеза при оптимальных световых условиях / A_{opt} /, интегральная первичная продукция за сутки / ΣA / и за год / $\Sigma \Sigma A$ / и концентрация хлорофилла "а" / $C_{хл}$ / в озерах и водохранилищах

| Тип водоема | A_{opt} , мгС/м ³ | $C_{хл}$, мг/м ³ | ΣA , мгС/м ² | $\Sigma \Sigma A$, ккал/м ² |
|-----------------|-----------------------------------|---------------------------------|------------------------------------|--|
| Олиготрофный | < 30 | < I | < 200 | < 300 |
| Мезотрофный | 30-300 | I-10 | 200-700 | 300-1000 |
| Евтрофный | 300-3000 | 10-100 | 700-2000 | 1000-3500 |
| Высокоевтрофный | > 3000 | > 100 | > 2000 | > 3500 |

Отношение величин первичной продукции и деструкции, определяемых для столба воды и выраженных в одних единицах / $\Sigma A : \Sigma R$ /, отражает эффективность процесса минерализации автохтонного органического вещества в водоеме. В евтрофных озерах это отношение обычно ≥ 1 , в мезотрофных - около 1. В отличие от этого во многих продуктивных и среднепродуктивных водохранилищах, в условиях значительной проточности и неустойчивости их водного режима, ΣR преобладает над ΣA . В озерах олиготрофного типа автотрофное образование органических веществ настолько мало, что в продукционных процессах заметную роль играют аллохтонные органические вещества. Поэтому в малопродуктивных озерах отношение $\Sigma A : \Sigma R$ обычно меньше 1. Однако в крупных глубоководных олиготрофных озерах, как, например, Байкал, у которых площадь водосбора,

отнесенная к площади зеркала, достаточно мала, следует ожидать почти полной сбалансированности процессов первичной продукции и деструкции органического вещества.

К конечному этапу продукционного процесса в водоеме относится продукция рыб. Рыбопродуктивность связана с первичной продукцией через ряд промежуточных звеньев, тем не менее она находится в закономерной прямой зависимости от "урожая" фитопланктона. При обсуждении этого вопроса в гидробиологической литературе чаще всего сравнивают продукцию фитопланктона $/P_1/$ и вылов рыб $/Y_f/$, так как вылов относительно легко поддается учету.

Согласно итоговым материалам МБП, значения Y_f в озерах и водохранилищах колеблются от 0,05 до 0,4%. По опубликованным данным для 42 водоемов /озер, водохранилищ и внутренних морей/ с продукцией фитопланктона от 170 до 14000 ккал/м²·год и с выловом рыб от 0,4 до 26 ккал/м²·год отношение Y_f/P_1 составляет в среднем $0,18 \pm 0,09$ /Бульон, Винберг, 1931/. Конечно, эта величина передает только среднее отношение. Для отдельных водоемов характерно отклонение от средней, которое и может служить для оценки большей или меньшей эффективности использования рыбами ресурсов водоема, зависящей от состава ихтиофауны и методов ее хозяйственной эксплуатации.

Таким образом, исследования фитопланктона и его продукции входят в число необходимых предпосылок для рационального использования рыбных запасов, их регулирования и прогнозирования вылова.

Научные редакторы

чл.-кор. АН СССР Г.Г. Винберг,
канд. биол. наук Г.М. Лаврентьева

Составители:

Фитопланктон - Г.М. Лаврентьева
Первичная продукция планктона - В.В. Бульон -

Редактор Ю.А. Барулин

Корректоры А.Н. Куценко, С.Я. Торгашина

Подписано к печати 18.07.84 М-30842

Уч.-изд. л. 1,5.

Печ. л. 2,0. Тираж 500. Заказ 1799

Цена 20 коп.

ГосНИОРХ, 199053, наб. Макарова, 26.

Ротапринт типографии № 2 Ленуприадата. 191104, Ленинград,
Литейный пр., 55

© Государственный научно-исследовательский институт озерного
и речного рыбного хозяйства (ГосНИОРХ), 1984