

11-58
98

В. В. БУЛЬОН

ПЕРВИЧНАЯ
ПРОДУКЦИЯ
ПЛАНКТОНА

ВНУТРЕННИХ ВОДОЕМОВ



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

Том 98

В. В. БУЛЬОН

ПЕРВИЧНАЯ
ПРОДУКЦИЯ
ПЛАНКТОНА
ВНУТРЕННИХ
ВОДОЕМОВ



ЛЕНИНГРАД
«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1983

В. В. Бульон. Первичная продукция планктона внутренних водоемов. — Л.: Наука, 1983. — 150 с. — (Труды Зоол. ин-та, т. 98).

В книге обобщены результаты исследований первичной продукции водоемов разных географических зон. Рассмотрены основные методы измерения скорости фотосинтеза планктона, освещен вопрос о внеклеточной продукции водорослей. Для водоемов разной продуктивности собраны и проанализированы данные по содержанию в sestone фотосинтетических пигментов и органических веществ. В результате выявлены некоторые общие закономерности первичного продуцирования в водоемах, имеющие теоретическое и практическое значение. Лит. — 447 назв., табл. — 33, ил. — 41.

Ответственный редактор

член-корреспондент АН СССР
профессор Г. Г. Винберг

Рецензенты

А. Н. Голиков и Б. А. Шикин

Виктор Валентинович Бульон

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ПЛАНКТОНА ВНУТРЕННИХ ВОДОЕМОВ
(ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА АН СССР. Том 98)

Утверждено к печати Зоологическим институтом Академии наук СССР

Редактор издательства В. Б. Зинчук. Художник И. П. Кремлев
Технический редактор А. П. Чистякова
Корректоры С. В. Добрянская и Е. В. Шестакова

ИБ № 20449

Сдано в набор 05.07.82. Подписано к печати 20.09.83. М-19219. Формат 60 × 90¹/₁₆. Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 9.50. Усл. кр.-отт. 9.68. Уч.-изд. л. 11.05. Тираж 1350. Тип. зак. № 1568. Цена 1 р. 70 к.

Издательство «Наука». Ленинградское отделение.
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская лин., 1

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука».
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12.

2001050100-718

Б 042(02)-83

258-83 — III



© Издательство «Наука», 1983 г.

О. Э.

ПРЕДИСЛОВИЕ

25 мая 1932 г. на подмосковном оз. Белом в Косино впервые были сделаны измерения интенсивности фотосинтеза планктона с помощью «метода склянок» с целью получить количественное представление о скорости новообразования органических веществ в озере или, по более поздней терминологии, о его первичной продукции, которая по результатам первого года наблюдений была определена равной 2840 ккал/м²·год (11 700 кДж/м²·год).

Необходимость измерения первичной продукции как первого этапа продукционного процесса, или начального уровня биотического потока энергии, уже в 30-е годы стала получать все более и более широкое признание. Однако приоритет в этой области советской гидробиологии в зарубежных странах оставался малоизвестным по меньшей мере до моего выступления с лекцией имени Бальди на XVIII конгрессе Международной ассоциации теоретической и прикладной лимнологии в 1971 г. в Ленинграде.

Общей известностью пользовались исследования первичной продукции оз. Линсли Понд с применением «метода склянок», начатые Райли в 1935 г. по предложению его учителя Хатчинсона, внимательно следившего за советской лимнологической литературой того времени. В статье 1973 г. (Amer. Scientist, v. 61, p. 269—279) Хатчинсон вполне определенно указал, что первичная продукция впервые была определена в СССР (Винберг Г. Г. Тр. Лимнол. ст. в Косино, 1934, т. 18, с. 5—24).

В 1960 г. в Минске была опубликована книга «Первичная продукция водоемов», в которой я собрал и в меру сил обобщил данные по первичной продукции озер, прудов и моря. Теперь такая широкая задача книги одного автора была бы совершенно нереальной. Исследования первичной продукции разрослись настолько, что без преувеличения можно сказать, что к настоящему времени они составляют особую дисциплину большого общетеоретического и прикладного значения.

Книга В. В. Бульона написана главным образом по результатам его исследований. Вместе с тем благодаря широкому и умелому использованию литературных материалов она хорошо передает современное состояние и методы изучения затронутых в ней вопросов. Сообразно с опытом своих исследований В. В. Бульон рассматривает в основном первичную продукцию озер и водохра-

нилищ СССР, и его книга представляет собой первую за два последних десятилетия обобщающую сводку выполненных исследований.

Особенно ценно, что в книге содержится внимательный анализ методов исследования первичной продукции и разных сторон ее изучения, включая фотосинтетическую активность растительных пигментов и впервые освещенный в советской литературе вопрос о внеклеточной продукции фитопланктона.

В книге изложены и аргументированы оригинальные построения автора, касающиеся закономерного соотношения интегральных величин первичной продукции, максимального фотосинтеза и прозрачности воды; концентрации хлорофилла и сестона и прозрачности воды; широтного распределения величин первичной продукции озер и водохранилищ и др., которые имеют большой общелимнологический интерес и существенно пополняют и развивают представления об основных закономерностях биологической продуктивности внутренних вод.

Для автора книги характерна лаконичная ясность и немногословность обсуждения, определенность и обоснованность выводов. Монография В. В. Бульона может служить примером фундаментального исследования, в равной мере отвечающего целям общей и прикладной лимнологии. Остается выразить уверенность, что книга В. В. Бульона послужит основой его последующих исследований, стимулирует и поднимет научный уровень работ гидробиологов, гидрохимиков и специалистов смежных профилей, занятых изучением общетеоретических и практических аспектов первичной продукции многих водоемов Советского Союза.

Г. Г. Винберг

ВВЕДЕНИЕ

Изучение первичной продукции планктона получило самое широкое распространение. К настоящему времени исследования по этой тематике фактически образовали особую гидробиологическую дисциплину. Значение исследований продукции фитопланктона трудно переоценить, так как они необходимы для решения многих вопросов теории и практики как лимнологии, так и океанологии. Измерения скорости фотосинтеза нужны для оценки биологической продуктивности водоемов, для выяснения общих закономерностей биотической трансформации вещества и энергии в водных экосистемах и для решения важнейших вопросов эксплуатации водоемов в рыбохозяйственных и санитарно-технических целях.

На следующих за образованием первичной продукции ступенях биотического процесса новообразованные органические вещества водорослей трансформируются и в известной доле аккумулируются в телах бактерий и животных организмов. Тем самым первичная продукция создает пищевую базу для всех населяющих водоем гетеротрофных организмов. Другая не менее важная сторона образования первичной продукции проявляется в том, что выделяемый при фотосинтезе молекулярный кислород служит источником пополнения его запаса в воде, сравнимым по значению с атмосферной аэрацией (Драчев, Сосунова, 1953; Кнёрр, 1960, 1966; Драчев, 1964; Винберг, 1973).

К конечному этапу биологической трансформации веществ и энергии в водоеме относится продукция рыб. Хотя рыбопродуктивность водоемов связана с первичной продукцией рядом промежуточных звеньев, ее величина находится в достаточно четкой прямой зависимости от скорости новообразования органического вещества фитопланктоном (Винберг, Кобленц-Мишке, 1966; Винберг, 1970, 1975). Поэтому изучение первичной продукции планктона создает предпосылки прогнозирования продукционных процессов в водоемах, управления ими и в конечном счете регуляции рыбопродуктивности.

К настоящему времени накоплен обширный материал по первичной продукции планктона озер и водохранилищ СССР. Обобщение и сопоставление имеющихся данных имеет важное значение для выяснения основных закономерностей первичной продуктив-

ности пресных водоемов и уточнения границ колебаний ее количественных характеристик. Только на фоне обобщенных данных возможно правильное понимание результатов конкретных наблюдений, поэтому систематизация сведений по первичной продукции водоемов СССР является актуальной задачей. В настоящей книге собран материал, появившийся в отечественной литературе после 1959 г., т. е. вслед за выходом в свет монографии Г. Г. Винберга (1960), содержащей результаты исследований предыдущего периода. Однако наша работа не претендует на исчерпывающую оценку первичной продукции водоемов. Освещаются лишь отдельные вопросы, наиболее близкие к собственным исследованиям автора, а именно:

1) соотношение величин скорости фотосинтеза, полученных одновременно кислородным и радиоуглеродным методами; соотношение годовых величин первичной продукции и деструкции органического вещества планктоном; годовые значения первичной продукции водоемов разных географических зон;

2) содержание фотосинтетических пигментов и взвешенного органического вещества в водоемах разной продуктивности;

3) связь первичной продукции, содержания хлорофилла *a* и взвешенного органического вещества с прозрачностью воды.

При использовании и обобщении материалов разных авторов мы встречаемся с тем, что приведенные в литературе величины первичной продукции планктона получены разными методами, что не всегда дает возможность сопоставить их между собой. Оказывается необходимым критический подход к методам измерения продукции фитопланктона, который должен стать основой правильной интерпретации получаемых с их помощью данных. В значительной мере это касается радиоуглеродного метода. Известно, что клетки фитопланктона способны не только тратить часть свеже синтезированного органического вещества на дыхание, но и либо прижизненно, либо в момент отмирания выделять во внешнюю среду некоторую его долю в растворенной форме. Поэтому для полной оценки скорости фотосинтеза радиоуглеродным методом, который учитывает продукцию только взвешенного органического вещества, необходимо знать потери меченой по углероду растворенной фракции. Ниже приведены литературные и собственные данные по внеклеточной продукции фитопланктона, рассматриваются и рекомендуются оптимальные модификации радиоуглеродного метода, которые позволяют определять продукцию как взвешенного, так и растворенного органического вещества.

Наряду с первичной продукцией планктона энергетическую основу всех последующих звеньев в трофической цепи создают органические вещества, поступающие в водоем извне (аллохтонные органические вещества). Поэтому следует знать скорость не только фотосинтетических процессов (*A*), но и минерализации (деструкции) органического вещества планктоном (*R*). Как отмечают В. И. Романенко (1965), Н. И. Богданов (1975) и многие другие

авторы, величины деструкции в отличие от первичной продукции отражают суммарное участие в биологических процессах в водоемах автохтонных и аллохтонных органических веществ.

В гидросфере процессы фотосинтеза и деструкции органических веществ в целом уравновешены (Одум, 1968, 1975), т. е. $A - R \approx 0$. Заметное исключение из этого общего правила помимо ряда водохранилищ составляют еще малоизученные в этом отношении олиготрофные и дистрофные (болотные) озерные водоемы, в которых нередко господствует отрицательный баланс органических веществ ($A - R < 0$). Очевидно, в водных системах олиготрофного типа при малых величинах первичной продукции большое относительное значение приобретают аллохтонные органические вещества. В данной работе приводятся материалы, полученные нами на озерах олиготрофного типа; рассматриваются характерные особенности первичной продуктивности олиготрофных озер, выявленные на основе собственных и литературных данных.

В учении о первичной продукции наряду с измерениями скорости фотосинтеза планктона большим успехом пользуются определения содержания фотосинтетических пигментов в сестоне. По концентрации хлорофилла *a* можно судить о биомассе фитопланктона и ее продукции, так как этот пигмент — неотъемлемый элемент всех растительных организмов и ответствен за новообразование органического вещества при фотосинтезе. Определение содержания хлорофилла *a* в планктоне в настоящее время служит одним из необходимых методов исследования биологической продуктивности водоемов. Этот метод получил признание при оценке степени эвтрофикации и интенсивности самоочищения загрязняемых природных вод (Edmondson, 1961; Сивко, 1973; Dillon, Rigler, 1975; Michalski et al., 1975; Zsolnay, 1975). Данные по содержанию хлорофилла *a* дают достаточно много информации о состоянии фитопланктона при сопоставлении их с концентрацией органического вещества сестона и с величинами первичной продукции. По соотношению хлорофилл *a*/сестон можно судить о степени развития фитопланктона и, следовательно, о доле его участия в круговороте веществ в водоеме. По соотношению фотосинтез/хлорофилл *a* оценивают фотосинтетическую активность планктона, т. е. удельный фотосинтез, или ассимиляционное число (АЧ). Менее всего изучены в этом направлении олиготрофные озера. В книге рассматривается содержание хлорофилла *a*, его доля в органическом веществе сестона и величины АЧ в исследованных автором олиготрофных озерах.

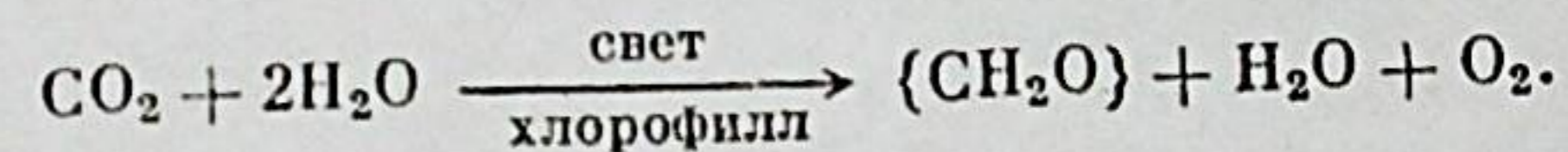
При санитарно-гидробиологических наблюдениях более обширную информацию о качестве воды можно получить, привлекая методы определения общих каротиноидов и продуктов распада хлорофилла *a*, поскольку относительное содержание данных пигментов в сестоне отражает в известной мере физиологическое состояние клеток фитопланктона. Привлечение этих двух показателей к индикации степени загрязнения вод находится на стадии разработки. Для успешного решения вопроса необходимы более

подробные сведения о их величинах в водоемах с разным уровнем первичной продуктивности, в частности в олиготрофных озерах.

Первичная продукция планктона изучалась нами в озерах Кривом и Круглом, расположенных на севере Карелии, в субарктических озерах Кольского п-ва — Зеленецком и Акулькино. Исследования выполнялись по теме «Особенности биологической продуктивности северных озер», принятой Зоологическим институтом АН СССР в связи с его участием в Международной биологической программе. На озерах Байкал, Иссык-Куль и на р. Москве исследования проводились по теме «Биологические методы анализа качества вод». Экспериментальная работа по определению внеклеточной продукции фитопланктона была сделана в морских водах (Японское море и восточный район Тихого океана) во время 52-го рейса НИС «Витязь». Благодаря сходству методов наблюдений на морских и на пресных олиготрофных водоемах результаты этих экспериментов оказались весьма полезными для целей настоящей работы. Наблюдения на перечисленных водоемах были проведены в 1968—1976 гг.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ПЛАНКТОНА

Фотосинтезирующие организмы являются практически единственными агентами новообразования органического вещества в водоемах. Процесс фотосинтеза заключается в переводе части энергии солнечной радиации в потенциальную энергию органического вещества с участием ферментных систем, связанных с хлорофиллом. Этот процесс, который до конца не расшифрован, сочетает в себе ряд окислительно-восстановительных реакций и может быть отражен следующим обобщенным уравнением (Малер, Кордес, 1970):



Газообразный кислород образуется при расщеплении воды. Из восстановленного из воды водорода и CO_2 синтезируются углеводы $\{\text{CH}_2\text{O}\}$ и вновь образуется вода.

По выделенному в процессе фотосинтеза кислороду или ассимилированному минеральному углероду можно рассчитать количество образовавшихся углеводов, в частности глюкозы ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$). Согласно приведенному уравнению, одна молекула CO_2 эквивалентна одной молекуле кислорода, т. е. ассимиляционный и дыхательный коэффициенты (АК и ДК) равны 1. В действительности углеводы являются лишь первичным органическим веществом, из которого создается затем органическое вещество смешанного состава. Для последнего наиболее вероятны АК=1.25 и ДК=0.80. Исходя из этих коэффициентов и следует рассчитывать количество синтезированного органического вещества по объему выделенного кислорода или ассимилированного углерода.

Для определения количества органического вещества, синтезируемого водорослями за единицу времени (иными словами — скорости фотосинтеза планктона), широкое распространение получили кислородно-скляночный и радиоуглеродный методы. Сущность этих методов и техника их исполнения изложены в ряде статей и методических руководств (Steemann Nielsen, 1952; Gessner, 1959; Винберг, 1960; Методическое пособие. . ., 1960; Strickland, 1960; McAllister, 1961; Nauwerk, 1963; Vollenweider, 1969b; Wood, 1971; Сорокин, 1973; Романенко, Кузнецов, 1974; Hall, Moll, 1975). Существует также ряд косвенных способов оценки

первичной продукции, например, по суточному изменению в открытой воде pH, содержания CO_2 и растворенного кислорода (Odum, 1956; Винберг, 1960, 1967; Кондратюк, 1973; Hall, Moll, 1975; Wetzel, 1975), которые представляют интерес лишь при сопоставлении с основными методами.

На озерных водоемах наиболее широко используется кислородно-скляночный метод. Этот метод, предложенный Г. Г. Винбергом в 1934 г., дает возможность судить о валовой первичной продукции ($A_{\text{вал}}$), т. е. об интенсивности истинного фотосинтеза планктона, по разности содержания кислорода в светлой и затемненной склянках после известной экспозиции в природных условиях. По убыли содержания кислорода в затемненной склянке по сравнению с исходной устанавливается скорость потребления кислорода планктоном (R), которая соответствует скорости окислительной минерализации или деструкции органического вещества в процессе дыхания бактерио-, фито- и зоопланктона. Разность между валовым фотосинтезом и деструкцией ($A_{\text{вал}} - R$) дает чистую первичную продукцию планктона. Определение растворенного в воде кислорода в исходных, светлых и затемненных склянках производят общепринятым методом Винклера (Алекин, 1954; Строганов, Бузинова, 1969).

Как известно, применение кислородного метода из-за его малой чувствительности часто ограничено в условиях олиготрофных вод. С помощью этого метода можно с уверенностью исследовать только те водоемы, которые отличаются высоким уровнем первичной продукции в единице объема воды. Рекомендуется в качестве показателя применимости кислородного метода использовать хлорофилл a , концентрация которого должна быть не менее $1 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ (Vollenweider, 1969a; Пырина, 1975). Однако рекомендовать этот показатель безоговорочно нельзя, так как не исключено существование таких водоемов, как например оз. Байкал, в котором при очень низком уровне первичной продукции отмечается довольно высокое содержание хлорофилла a — 0.5 — 6.5 , в среднем $2.0 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ (Бульон, 1976в).

Сущность радиоуглеродного метода, впервые примененного Стеман-Нильсеном в 1950 г. (Stemann Nielsen, 1952), сводится к следующему. В пробу воды вносят углерод ^{14}C в виде карбоната или гидрокарбоната с известной радиоактивностью. После некоторой экспозиции пробу отфильтровывают через мембранный фильтр и определяют на фильтре радиоактивность клеток планктона. Исходя из величин внесенной в пробу и накопленной водорослями радиоактивности, зная содержание растворенного неорганического углерода в воде, рассчитывают скорость фотосинтеза (в $\text{мг С} \cdot \text{л}^{-1}$ за время опыта) по следующей формуле: $A = (r/R) \cdot C$, где C — содержание CO_2 в воде, $\text{мг С} \cdot \text{л}^{-1}$, r — радиоактивность, накопленная фитопланктоном за экспозицию, R — радиоактивность, внесенная в склянку.

Технику исполнения радиоуглеродного метода следует рассмотреть подробнее, так как в гидробиологических исследованиях

пресных вод он менее распространен, чем кислородно-скляночный метод.

Препарат $\text{Na}_2^{14}\text{CO}_3$ или $\text{NaN}^{14}\text{CO}_3$ промышленного изготовления, содержащийся в ампулах в виде жидкости или сухого осадка, растворяют в дистиллированной воде, предварительно подщелоченной до pH 8.5—9.0 крепким раствором КОН. Объем дистиллированной воды для разведения препарата следует выбирать исходя из степени обилия фитопланктона, экспозиции склянок и содержания общей CO_2 в воде исследуемого водоема. Мы, имея дело с олиготрофными озерами, вносили в склянки обычно 0.2 мл раствора $\text{Na}_2^{14}\text{CO}_3$ с радиоактивностью $16 \mu \text{ Ci}$, что соответствовало приблизительно $6 \cdot 10^6 \text{ имп} \cdot \text{мин}^{-1}$, учитываемых под торцовым счетчиком. После приготовления рабочего раствора меченой соды его рекомендуется освободить от взвешенных частиц, главным образом от бактерий, с помощью фильтрации через мембранный фильтр № 2. Профильтрованный раствор разливают по ампулам емкостью 2 мл , запаивают на спиртовой или газовой горелке и стерилизуют в кипящей водяной бане 1 ч трижды с суточными интервалами.

Для определения радиоактивности рабочего раствора обычно применяют бариевый метод. Для этой цели мы разбавляли изотоп подщелоченной водой в 500 — 1000 раз в мерных колбах. В пробирки с изотопом вносили по 5 мл 0.1 н. раствора КОН, приготовленного на безуглекислой воде, около 5 мг сухой соды и 0.5 мл 10% -ного раствора BaCl_2 . Пробирки, закрытые резиновыми пробками, нагревали на водяной бане 10 мин при температуре 80° . Образовавшиеся осадки BaCO_3 отфильтровывали на мембранные фильтры с размером пор 0.23 — 0.60 мкм . Диаметр фильтровальных воронок составлял 18 мм . Во избежание скручивания фильтров и деформации осадков углекислого бария фильтры высушивали под свинцовыми грузиками, изготовленными в виде колец с внутренним диаметром несколько более 18 мм . Радиоактивность осадков BaCO_3 подсчитывали под торцовым счетчиком БФЛ-25. Поправки на самопоглощение β -частиц осадками вводили с учетом их массы, пользуясь таблицей Ю. И. Сорокина (1962).

Радиоактивность фитопланктона после экспозиции светлых и затемненных склянок определяли следующим образом. Фитопланктон в склянках емкостью около 100 мл фиксировали одним миллилитром 40% -ного формалина. Содержимое каждой склянки отфильтровывали сквозь мембранные фильтры № 3 или № 5 (с размером пор 0.6 и 1.2 мкм), в отдельных случаях применяли фильтры sinrog 6 и 3 с размером пор 0.4 и 1.0 мкм . Фильтры подписывали с указанием даты опыта, глубины отбора проб и условий экспозиции (на свету или в темноте) и высушивали. Для удаления с фильтров абсорбированных на их поверхности меченых карбонатов наиболее удобен способ, предложенный В. И. Романенко и С. И. Кузнецовым (1974). Фильтры располагают в плавучем состоянии в кювете, наполненной 0.5% -ным раствором HCl . После 5 мин обработки фильтры раскладывают на фильтровальной бу-

маге, смоченной дистиллированной водой, для удаления избытка HCl и высушивают. Радиоактивность фильтров с планктоном и осадками BaCO_3 подсчитывают при равных условиях: под одним счетчиком, характеристика которого регулярно проверяется, и на равном расстоянии от слюдяного окошка счетчика. В случае вынужденного нарушения одного из этих условий в полученные результаты вводится соответствующий коэффициент пересчета, определяемый с помощью стандартного радиоактивного препарата.

Процедура определения радиоактивности фитопланктона и рабочего раствора изотопа упрощается с использованием сцинтилляционной техники (Schindler, Holmgren, 1971; Ward, Nakaniishi, 1971; Pugh, 1973), которая была применена нами для измерения скорости фотосинтеза планктона оз. Иссык-Куль.

Радиоуглеродный метод почти на 2 порядка чувствительнее кислородного, что позволяет с его помощью проводить наблюдения на олиготрофных водоемах и на таких глубинах в более продуктивных водах, где фотосинтез по приросту кислорода уже не ощутим. С другой стороны, радиоуглеродный метод менее точен, чем кислородный. Погрешность радиоуглеродного метода может быть связана с наличием так называемой внеклеточной продукции, которая не учитывается стандартным радиоуглеродным методом, и с разрушением клеток фитопланктона при фильтрации проб воды сквозь мембранные фильтры. По многим данным ошибка метода закономерно выше для олиготрофных вод, чем для более продуктивных (Watt, 1966; Anderson, Zeuschel, 1970; Thomas, 1971). Таким образом, имеет место парадокс: продуктивность олиготрофных водоемов может быть оценена только с помощью высокочувствительного изотопного метода, но именно в условиях олиготрофных вод радиоуглеродный метод оказывается наименее точным. В настоящее время разработан ряд модификаций стандартного радиоуглеродного метода, применение которых в значительной мере снижает ошибку измерения скорости фотосинтеза.

Как известно, часть ассимилированного радиоуглерода выделяется водорослями при дыхании (Gessner, 1959; Винберг, 1961; Романенко, 1967а, 1971). В силу этого с помощью радиоуглеродного метода нередко получают вместо валовой первичной продукции эффективную или промежуточную между эффективной и валовой.* В частности, для мезотрофных водоемов суточные потери органического углерода за счет дыхания водорослей могут составлять 7—20% (Романенко, Кудрявцев, 1970).

Кислородный и радиоуглеродный методы одновременно применялись неоднократно для изучения первичной продукции водоемов разного типа (Жадин и др., 1961; Винберг, 1962; Гамбарян, 1964; Романенко, 1967а; Ковалевская, 1968; Бондарева, Шишкин,

* Под эффективной продукцией понимается валовой фотосинтез за вычетом затрат на дыхание фитопланктона. Эффективную продукцию следует отличать от чистой, которая равна валовой продукции минус дыхание всего планктона.

1972; Кожова, 1973а; Богданов, 1975; Пырина, Гецен, Вайнштейн, 1976).

По 18 наблюдениям на мезотрофном оз. Нарочь и эвтрофных озерах Мястро и Баторин (Белоруссия) оба метода в среднем дали близкие результаты, хотя в отдельных наблюдениях различие между показаниями методов было довольно значительным (Винберг, 1962). В оз. Нарочь с более прозрачной водой, чем в озерах Мястро и Баторин, фотосинтез по радиоуглеродному методу даже по средним данным угнетался у поверхности, чего не наблюдалось по кислородному методу. Такое различие в показаниях двух ме-

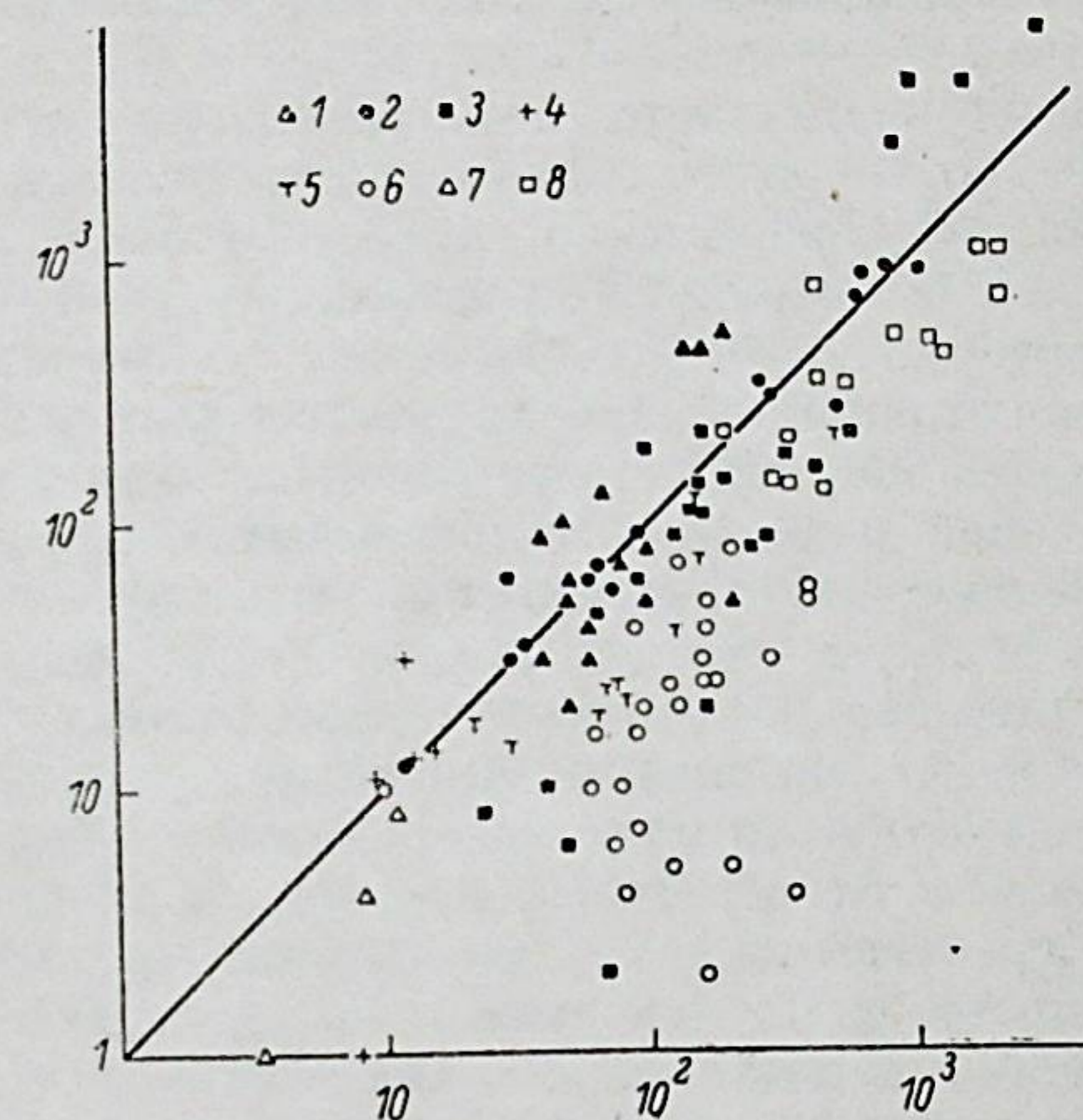


Рис. 1. Сравнение величин первичной продукции, измеренных радиоуглеродным и кислородным методами.

1 — Харбейские озера (Власова и др., 1973); 2 — озера Баторин, Мястро, Нарочь (Винберг, 1962; Ковалевская, 1968); 3 — приладожские озера и пруды (Озерецковская и др., 1976); 4 — субарктические озера (Бульон, 1975б); 5 — оз. Байкал (Романенко, 1967а; Вотинцев и др., 1971); 6 — оз. Красавица (Жадин и др., 1961); 7 — оз. Севан (Гамбарян, 1964); 8 — водохранилища Волги и Дона (Романенко, 1967а). По оси абсцисс — кислородный метод; по оси ординат — радиоуглеродный, $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$.

тодов можно объяснить недоучетом радиоуглеродным методом растворенной фракции первичной продукции.

Для Харбейских озер Большеземельской тундры более высокие величины получены в одних случаях радиоуглеродным методом, в других — кислородным (Власова и др., 1973; Пырина, Гецен, Вайнштейн, 1976). Аналогичные результаты были получены для ряда водоемов Приладожья (Озерецковская и др., 1976). Существенное превышение показаний кислородного метода отмечено для олиготрофных озер Красавица и Севан (рис. 1).

Специальное сравнение обоих методов провел В. И. Романенко (1967а) на водохранилищах Волги и Дона. Для перехода от милли-

граммов кислорода, выделенного при фотосинтезе, к миллиграммам ассимилированного углерода дыхательный коэффициент был принят равным 1. Отношение величин фотосинтеза, полученных кислородным и радиоуглеродным методами, сильно варьировало. Средние данные показали, что продукция фитопланктона, определенная радиоуглеродным методом, почти в 1.5 раза ниже валовой первичной продукции ($A_k/A_p=1.54$). Правильнее было бы принять, что $DK=0.8$. Тогда отношение A_k/A_p уменьшится до 1.23. В более поздней работе В. И. Романенко (1973а) высказывает мнение, что в условиях мезотрофных водоемов величины, полученные радиоуглеродным методом, на 25% ниже валовой первичной продукции.

Трудно объяснимым остается пока факт нередкого превышения результатов радиоуглеродного метода над показаниями кислородно-скляночного (Ковалевская, 1968; Wrobel, 1972; Озерецковская и др., 1976; Пырина, Гецен, Вайнштейн, 1976).

Следует подчеркнуть, что вопрос как о методических, так и о биологических причинах расхождения показаний кислородного и радиоуглеродного методов не решен окончательно. Не существует поэтому достаточно надежных поправочных коэффициентов для перехода от данных одного метода к данным другого. Тем не менее оба метода следует считать равноценными по их важности для изучения интенсивности процессов фотосинтеза.

К важнейшим показателям первичной продукции, измеряемой с помощью кислородного и радиоуглеродного методов, относятся: 1) суточная скорость фотосинтеза в 1 м³ воды у поверхности водоема — $A_{пов}$; 2) суточная скорость фотосинтеза в 1 м³ на глубине с оптимальными световыми условиями — A_{max} ; нередко эти два показателя совпадают, так как оптимальные световые условия могут наблюдаться у поверхности водоема; 3) суточный фотосинтез под 1 м² поверхности водоема — ΣA ; 4) при продукционно-биологических исследованиях важно знать и сезонную или годовую продукцию фитопланктона — $\Sigma \Sigma A$, которую принято выражать в гС·м⁻² или в кДж·м⁻².

Для расчета первичной продукции под 1 м² поверхности водоема измеряют скорость фотосинтеза планктона на нескольких горизонтах фотической зоны. При выборе горизонтов следует ориентироваться на прозрачность воды по диску Секки. Например, отбирают пробы с поверхности водоема и с глубин, равных 0.25S, 0.5S, S, 1.5S, 2S, 2.5S, 3.0S, где S — прозрачность воды по диску Секки. Однако утроенная прозрачность воды является лишь ориентировочным показателем толщины эвфотного слоя, который может быть использован для водоемов умеренных широт, таких как Рыбинское водохранилище (Романенко, 1973а, 1973б) и оз. Дривяты (Ковалевская, 1976), где фотосинтез прослеживается до 3—3.5S. Напротив, в Мингечаурском водохранилище, расположенном в Закавказье (Салманов, 1961), и в Дубоссарском на р. Днестре (Кривенцова, Борш, 1974) нижняя граница фотической зоны располагается на глубине 4—8S; в Братском

водохранилище (Кожова, 1973а, 1973б) и в северных озерах (Бульон, 1975а, 1975б) — обычно на глубине 2S.

Толлинг (Talling, 1960) считает, что за нижнюю границу фотической зоны можно принимать глубину проникновения 1% солнечной радиации, падающей на поверхность водоема. Однако и этот показатель нельзя считать универсальным. Так, Гольдман и Амезага (Goldman, Amezaga, 1975) показали, что в ультраолиготрофном оз. Тахо значительная первичная продукция регистрируется на глубине, где света меньше 1%. Например, в мае 1969 г. 1% света достигал глубины 60 м, хотя эвфотная зона была глубже — 105 м. Максимальная первичная продукция обнаруживалась на глубине 50 м, до которой достигало 2.4% поверхностного света.

Пробы воды, отобранные с разных горизонтов, экспонируют в светлых и темных склянках на тех же глубинах, с которых произведен отбор проб. Инкубируют склянки в водоеме в течение 1 сут. Иногда, когда фотосинтез чрезвычайно высок, пробы экспонируют 12 ч или меньше. Расчет суточной первичной продукции путем умножения данных краткосрочных экспозиций на отношение длины светового дня к времени экспозиции не всегда правомочен, так как суточная кривая фотосинтеза не симметрична. Как правило, в первой половине дня (до 13 часов) фотосинтез выше, чем во второй (Ковалевская, 1968; Романенко, Кудрявцев, 1970). Первичную продукцию за 1 сут по данным 3—4-часовых опытов рассчитывают с учетом изменения в течение дня условий освещенности (Schindler, Holmgren, 1971), с использованием эмпирических или расчетных коэффициентов (Talling, 1965; Романенко, 1970; Herodek, Tamas, 1973; Richardson, Jin, 1975), суммированием результатов краткосрочных экспозиций (Vollenweider, Nauwerck, 1961).

Сравнение показаний метода склянок при разных экспозициях дает довольно различные результаты. По наблюдениям Р. З. Ковалевской (1968), для высокоэвтрофного оз. Баторин в августе 1958 г. валовая первичная продукция, измеренная за 1 сут, была ниже суммы величин, полученных из краткосрочных опытов (по 3.5 ч), в среднем на 24%. Радиоуглеродный метод дал еще более высокое расхождение — до 60%. Для менее продуктивного оз. Мястро по кислородному методу расхождения практически не было (всего на 2%), однако радиоуглеродный метод показал отклонение на 63%. Сильное превышение суммы результатов кратких экспозиций над данными 24-часовых опытов (на 50—300%) обнаружено кислородным методом для эвтрофного оз. Миколайского (Гилльорихт-Ильковска, Сподниевска, 1973). По-видимому, угнетение фотосинтеза при длительных экспозициях тем больше, чем выше его интенсивность. В противоречии с этим стоят данные для олиготрофного оз. Красавица (Карельский перешеек), показывающие значительное превышение суммы результатов радиоуглеродного метода за 4-часовые экспозиции над величинами суточной первичной продукции (Жадин и др., 1961).

Помимо инкубации проб фитопланктона *in situ* существуют способы экспонирования вне водоема, которые чаще всего практикуются для измерения фотосинтеза радиоуглеродным методом. Один из них, получивший признание, предложен Ю. И. Сорокиным (Сорокин, 1956, 1958; Салманов, Сорокин, 1961, 1962; Калашникова, Сорокин, 1966; Романенко, Кузнецов, 1974). Согласно этой модификации, определяют скорость фотосинтеза в зависимости от вертикального распределения фитопланктона (коэффициенты

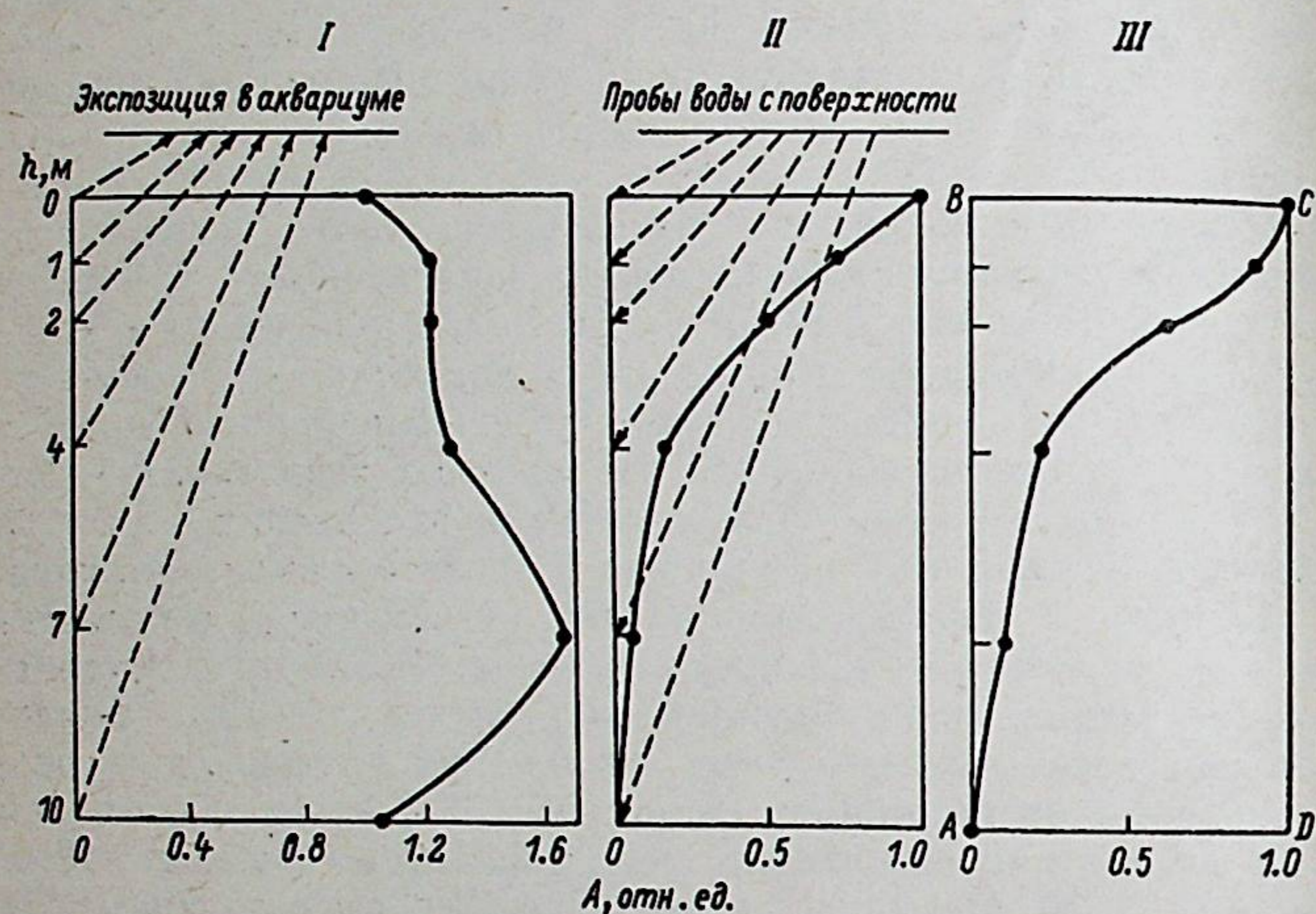


Рис. 2. Зависимость скорости фотосинтеза (A) от вертикального распределения фитопланктона (I), подводной освещенности (II) и характер ослабления фотосинтеза с глубиной (III) в субарктическом оз. Зеленецком, 1971 г. (Бульон, 1975б). Объяснение в тексте.

K_p). Для этого пробы воды с разных горизонтов экспонируют при одинаковых световых и температурных условиях (рис. 2, I). Кроме того, определяют зависимость фотосинтеза от подводной освещенности (коэффициенты K_T). С этой целью однородные пробы воды экспонируют на разных горизонтах фотической зоны (рис. 2, II). Перемножением коэффициентов K_p и K_T для каждого горизонта получают суммарные коэффициенты K_c . Кривая K_c (рис. 2, III) указывает на характер распределения величин фотосинтеза по глубинам. Очевидно, она соответствует кривой распределения продукции фитопланктона, построенной по данным наблюдения над фотосинтезом *in situ*. Значения всех коэффициентов даются в относительных единицах. За единицу принимается продукция фитопланктона у поверхности. Интеграл кривой K_c пропорционален величине первичной продукции под 1 м^2 поверхности. Она может быть рассчитана следующим образом. Из отношения площади, ограниченной кривой K_c , к площади всего графика опре-

деляют коэффициент K_ϕ (на рис. 2, III соотношение площадей $ABC/ABCD$). Тогда

$$\sum A = A_{\text{пов}} \cdot K_\phi \cdot H_z \text{ (мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}\text{)}, \quad (1)$$

где $\sum A$ — скорость фотосинтеза под 1 м^2 , $A_{\text{пов}}$ — у поверхности в 1 м^3 , H_z — глубина эвфотной зоны, м.

На рис. 2, III скорость фотосинтеза максимальна у поверхности, т. е. $A_{\text{пов}} = A_{\text{max}}$. Если A_{max} наблюдается на некоторой глубине, правую часть уравнения (1) следует умножить на величину отношения $A_{\text{max}}/A_{\text{пов}}$.

Рассмотренный способ расчета первичной продукции под 1 м^2 справедлив только для морских и для таких глубоководных озер, как Байкал. При расчете продукции фитопланктона в малых озерах и на мелководьях, где нередко фотосинтез прослеживается до дна, необходимо учитывать объем слоев воды. В этом случае для каждого горизонта коэффициент K_c умножают на дополнительный коэффициент K_n , который представляет собой площадь конкретного горизонта в относительных единицах. За единицу принимается площадь зеркала водоема. Разница между величинами $\sum A$, рассчитанными без учета и с учетом объемов слоев воды, может быть очень существенной (табл. 1). От исправленной величины

Таблица 1

Расчет суммарных коэффициентов (K_c), отражающих вертикальный ход фотосинтеза. На примере тундрового оз. Акулькино (по: Бульон, 1975 б)

| Глубина, м | K_p | K_T | K_n | $K_c = K_p \cdot K_T$ | $K_c = K_p \cdot K_c \cdot K_n$ |
|------------|-------|-------|-------|-----------------------|---------------------------------|
| 0 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 |
| 0.5 | 1.66 | 0.85 | 0.71 | 1.41 | 1.00 |
| 1 | 1.62 | 0.66 | 0.42 | 1.07 | 0.45 |
| 2 | 1.53 | 0.11 | 0.14 | 0.17 | 0.025 |
| 3 | 1.75 | 0.025 | 0.09 | 0.045 | 0.005 |
| 4 | — | 0 | 0.06 | 0 | 0 |

Первичная продукция под 1 м^2 $A_{\text{пов}} \cdot 0.74 S$ $A_{\text{пов}} \cdot 0.41 S$.

$\sum A$ легко перейти к первичной продукции всего водоема. Для этого $\sum A$ следует умножить на площадь зеркала водоема. Если величину $\sum A$ разделим на среднюю глубину водоема, то получим средневзвешенную продукцию фитопланктона в 1 м^3 .

Формуле (1) можно придать другой вид:

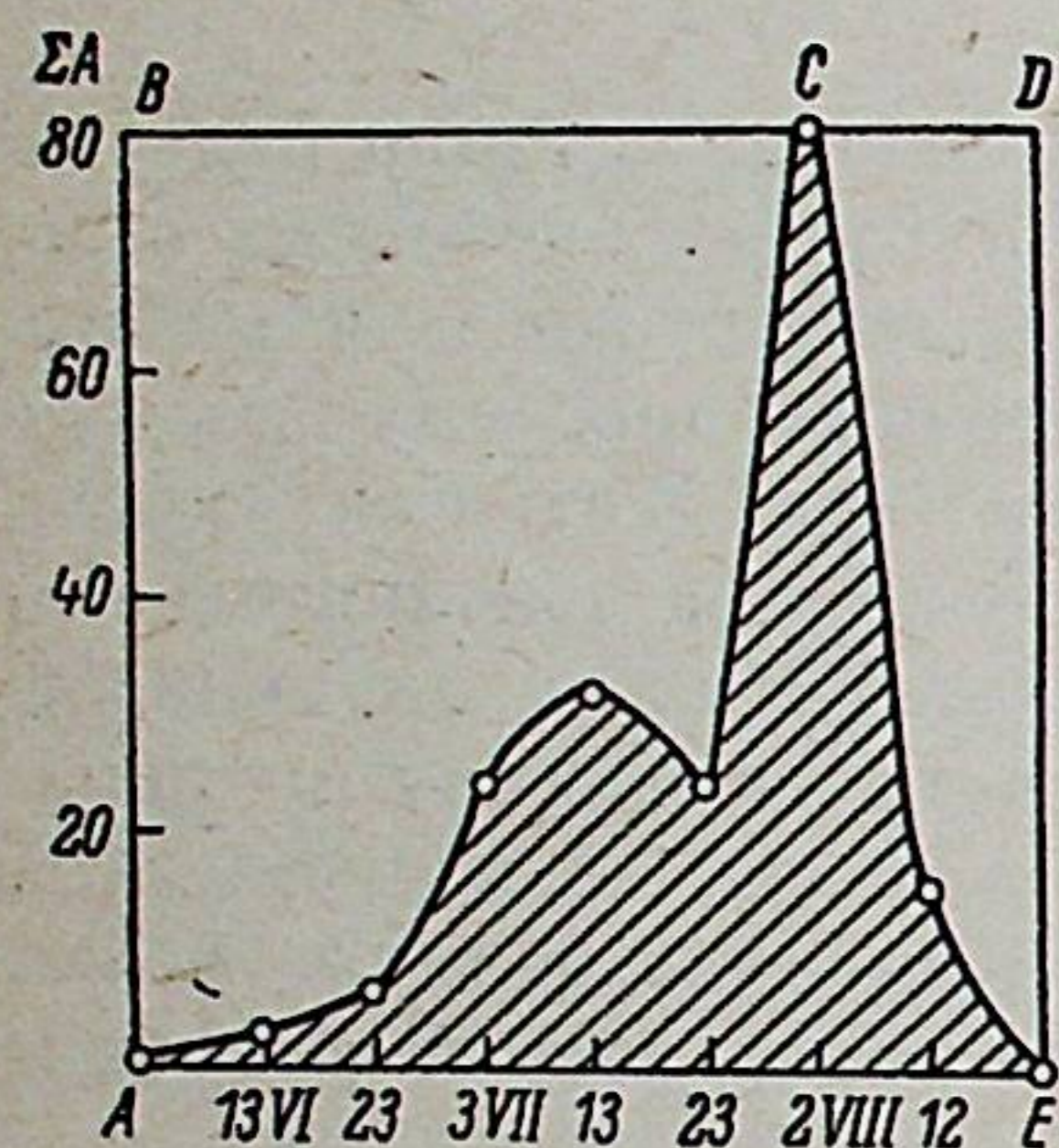
$$\sum A = A_{\text{пов}} \cdot K_\phi \cdot \frac{H_z}{S} \cdot S, \quad (2)$$

где S — прозрачность воды по диску Секки, м. Если принять, что $K_\phi \cdot \frac{H_z}{S} = K_S$, то формула (2) принимает более простое выражение:

$$\sum A = A_{\text{пов}} \cdot K_S \cdot S \cdot t \quad (3)$$

Таким образом, эмпирически определив K_S для конкретного водоема, по уравнению (3) можно рассчитывать $\sum A$, зная $A_{\text{пов}}$ и прозрачность воды.

Модификация, предложенная Ю. И. Сорокиным для радиоуглеродного метода, которая применима и к кислородно-скляночному методу (Пырина, 1959, 1966), удобна своей экспрессивностью. Коэффициенты K_p и K_t пригодны для обширных участков водоема



и на протяжении значительного времени. Особенно удобна данная модификация в условиях рейса, так как в связи с инкубацией склянок на палубе задержка судна на точках наблюдений сильно сокращается. Экспозицию склянок необходимо произ-

Рис. 3. Сезонный ход первичной продукции планктона в субарктическом оз. Зеленецком, 1971 г.

По оси ординат — A , $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$.

водить в аквариуме с проточной водой. Склянки следует оберегать от прямого солнечного света.

Данная модификация была дополнена В. И. Романенко (1970). Автор заменяет суточную экспозицию поверхностных проб в аквариуме часовой экспозицией в люминостате. Предварительно устанавливается соотношение между суточными и часовыми величинами A , которое оказывается довольно постоянным для всего водоема, но в узкий промежуток времени. Например, для Рыбинского водохранилища в августе $A_{\text{сут}}/A_{\text{ч}} = 14.7 \pm 1.77$, в сентябре 3.00 ± 0.86 .

Величины суточной первичной продукции, рассчитанные на 1 м^2 , наносят на график относительно дат наблюдений, т. е. строят кривую сезонного хода $\sum A$ (рис. 3). По этому графику рассчитывают первичную продукцию за сезон по уравнению

$$\sum \sum A = \sum A_{\text{max}} \cdot K \cdot T, \quad (4)$$

где $\sum A_{\text{max}}$ — максимальная за сезон величина суточной продукции фитопланктона под 1 м^2 , коэффициент K рассчитывается как соотношение площадей $ACE/ABCDE$, T — длительность вегетационного сезона, сут.

В большинстве водоемов первичная продукция за год мало отличается от первичной продукции за вегетационный сезон, так как подо льдом и под покрывающим его слоем снега фотосинтез планктона практически прекращается. Исключение составляют

* Если $A_{\text{пов}} \neq A_{\text{max}}$, коэффициент K_S следует умножить на величину $A_{\text{max}}/A_{\text{пов}}$.

лишь некоторые водоемы, например оз. Байкал (Вотинцев, Поповская, 1965, 1966, 1974; Поповская, Вотинцев, 1967; Вотинцев, Мещерякова, 1969) и Ивано-Арахлейские озера в Забайкалье (Бондарева, Шишкин, 1972; Шишкин и др., 1972; Бондарева и др., 1973; Shishkin, 1973; Шишкин и др., 1976), в которых из-за особенностей климата (малое количество снега и прозрачный лед) подледный фотосинтез приобретает довольно большое значение для годовой продукции.

При изучении биологической продуктивности водоемов, как и механизма формирования качества вод, необходимо прежде всего знать интенсивность и соотношение процессов окисления и восстановления органического вещества в водоеме. Об интенсивности первого процесса можно судить по скорости потребления кислорода в затемненных склянках, т. е. с помощью кислородно-скляночного метода. Радиоуглеродный метод такой возможности не дает. Однако с помощью изотопного метода можно оценивать дыхание бактерий по скорости ассимиляции меченой углекислоты в темных склянках. Установлено, что большинство гетеротрофных бактерий на 1 мг потребленного кислорода ассимилируют около 0.007 мг углерода из углекислоты (Романенко, 1965; Кузнецов и др., 1971; Сорокин, 1971). Отсюда дыхание бактерий может быть рассчитано по уравнению

$$R_6 = 150 \cdot C_T \quad (\text{мгO}_2 \cdot \text{л}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}), \quad (5)$$

где C_T — скорость ассимиляции CO_2 в темных склянках, $\text{мгС} \times \text{л}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$.

НЕКОТОРЫЕ ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ОБРАЗОВАНИЯ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ВОДОЕМОВ

Соотношение между ΣA и A_{\max}

Максимальная скорость фотосинтеза в единице объема воды (A_{\max}) в озерах высоких широт или в более южных при пасмурной погоде наблюдается обычно вблизи поверхности. В водоемах умеренных и южных широт фотосинтез у поверхности нередко угнетается избыточной инсоляцией и A_{\max} регистрируется на некоторой глубине, где еще достигается световое насыщение фотосинтеза. Например, для белорусских озер показано, что A_{\max} приходится на глубину, где интенсивность солнечной радиации составляет 10—35% от проникающей в воду (Мокиевский и др., 1964). По данным В. И. Романенко и А. С. Даукште (1969), в Рыбинском водохранилище и в некоторых озерах Латвии первичная продукция на глубине 0.10—0.25 м в 3—6 раз выше, чем в самом верхнем слое воды.

Близкие к полученным для белорусских озер величины относительной интенсивности света, необходимые для насыщения фотосинтеза, приводятся зарубежными авторами: для оз. Шезее около 10% (Ohle, 1964), для оз. Балатон — 7—30% (Herodek, Tamas, 1975), для рыбоводных прудов — 18% (Nepher, 1962). Работы по изучению зависимости скорости фотосинтеза от подводной освещенности чрезвычайно важны, так как создают предпосылки для расчетных способов определения первичной продукции планктона (Yentsch, Ryther, 1957; Nepher, 1962; Steele, 1962; Steele, Baird, 1962; Пырина, 1967в; Becacos-Kontos, Svansson, 1969; Volenweider, 1969с; Small et al., 1972; Пырина, Елизарова, Николаев, 1973; Ross, Kalff, 1975; Moll, 1977; Финенко, 1977).

Возможны случаи, когда при определении продукции фитопланктона расположение склянок не соответствует глубине, где достигается A_{\max} . Тогда наблюдаемые значения максимального фотосинтеза будут ниже действительных. Поэтому по данным вертикального распределения фотосинтеза, если нет достаточно подробных наблюдений по глубине, не всегда можно судить об истинном A_{\max} .

Как говорилось выше, первичную продукцию под 1 м² определяют интегрированием кривой вертикального распределения фотосинтеза. Глубина проникновения фотосинтеза определяется прозрачностью воды, хотя прозрачность воды сама нередко зависит от обилия клеток фитопланктона и, следовательно, косвенно

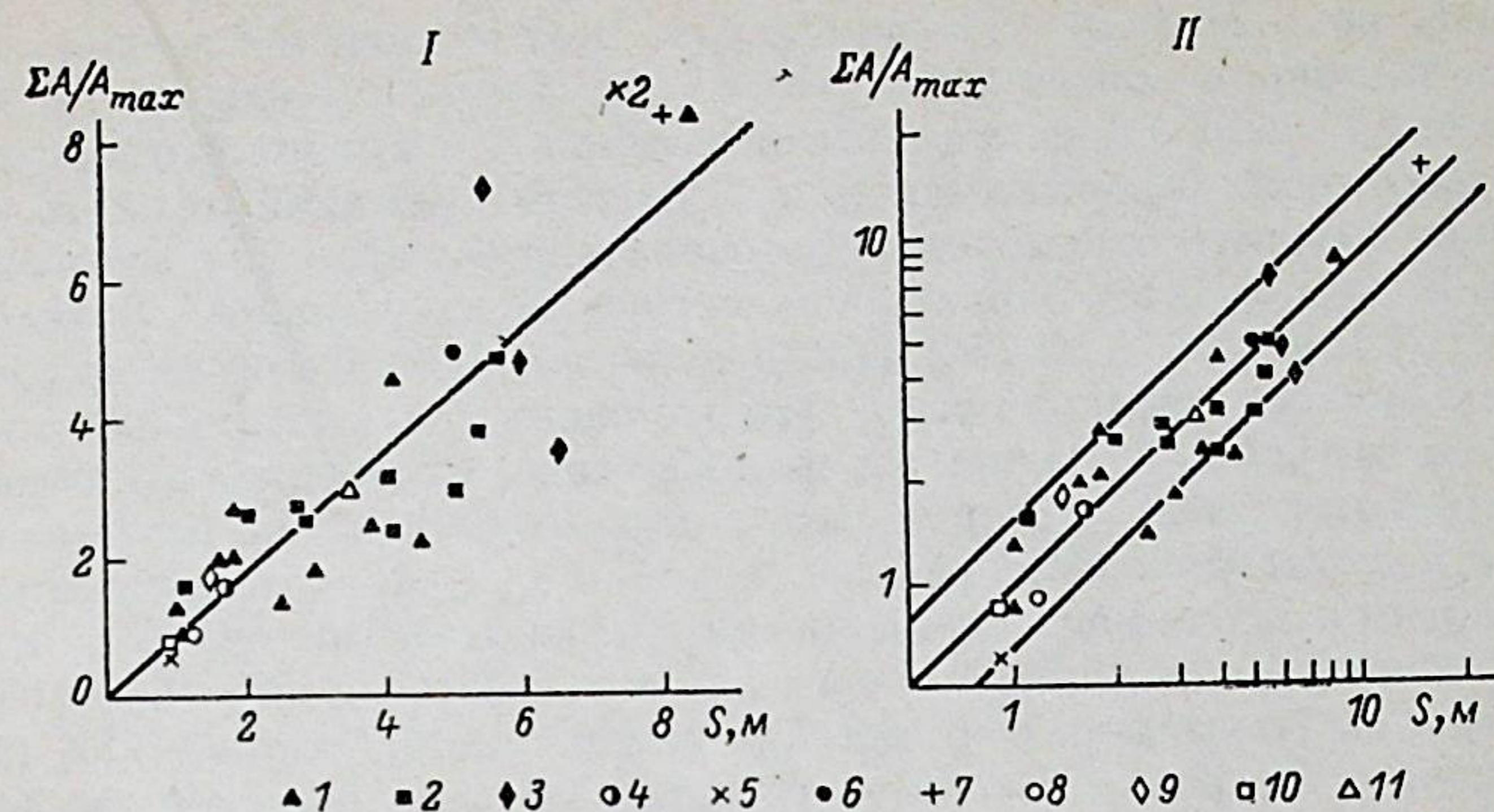


Рис. 4. Связь между отношением $\Sigma A/A_{\max}$ и прозрачностью воды по диску Секки в водоемах разного типа (I — в линейном, II — в логарифмическом масштабе).

Озера: 1 — Карелии и Карельского перешейка (Волкова и др. 1969; Кузнецов и др., 1971; Бульон, 1975а; Трифонова, 1976); 2 — Кольского п-ва (Покровская, 1962; Драбкова, Летанская, 1970; Бульон, 1975б); 3 — Полярного Урала (Покровская, 1964); 4 — Дривяты (Ковалевская, 1970); 5 — Кара-Куль (Хусанова и др., 1973); 6 — Байкал (Бульон, 1976в); 7 — Исык-Куль (Бульон, 1977б). Водохранилища: 8 — Череповецкое (Марголина, 1967); 9 — Рыбинское (Романенко, 1973а); 10 — Волгоградское (Климова, 1969); 11 — Братское (Кожова, 1973а).

от величин фотосинтеза (Лебедев, Широкова, 1972). Такая взаимосвязь дает основания выражать глубину распространения фотосинтеза как H_e/S и h/S , где H_e — глубина эвфотной зоны, h — глубина исследуемого горизонта, S — прозрачность воды, м. Впервые такую форму выражения толщины эвфотного слоя применил В. И. Романенко (1973а, 1973б).

Для оз. Байкал (Бульон, 1976в), где A_{\max} находится на глубине $0.25S$ (т. е. $h/S=0.25$ или $h=0.25S$), было получено:

$$\Sigma A = A_{\max} \cdot 1.10S. \quad (6)$$

Здесь величина 1.10 есть коэффициент K_S , который, согласно уравнениям (2) и (3), равен $H_e \cdot K_f/S$. Уравнение, близкое к (6), рассчитано нами для оз. Исык-Куль (см. с. 64), где A_{\max} наблюдали у поверхности ($h/S=0$). Коэффициент K_S был равен 1.05.

Обобщая литературные данные для озерных водоемов СССР, включая результаты собственных наблюдений, прослеживаем увеличение отношения $\Sigma A/A_{\max}$ с возрастанием прозрачности воды по диску Секки. Связь между $\Sigma A/A_{\max}$ и S близка к прямолинейной (рис. 4) и передается уравнением

$$\Sigma A/A_{\max} = (0.90 \pm 0.30) \cdot S, \text{ т. е. } K_S = 0.90 \pm 0.30. \quad (7)$$

Значительное отклонение отдельных величин K_S от средней 0.90 вполне объяснимо. Коэффициент K_S заметно меньше среднего значения в тех случаях, когда эвфотный слой охватывает всю

толщу воды водоема, т. е. фотосинтез прослеживается до дна. Таким примером может служить оз. Акулькино (Бульон, 1975б), где при $S=2.5$ м и максимальной глубине 4 м кривая фотосинтеза по вертикали прерывается дном. Другой причиной низкого K_s может служить ограничение фотосинтезирующего слоя воды эпилимнионом, как это наблюдалось нами в озерах Кривом и Зеленецком (Бульон, 1975а, 1975б). Когда величина K_s много выше средней 0.90, можно предположить, что горизонт с максимальным фотосинтезом пропущен, и, как говорилось выше, измеренная в 1 м³ скорость фотосинтеза, которую мы принимаем ошибочно за максимальную, в действительности меньше истинной A_{max} . При этом неточность измерения максимальной скорости фотосинтеза не очень сильно искажает рассчитываемую через нее интегральным способом величину ΣA . Например, если ошибка измерения A_{max} равна 30% (занижена в 1.4 раза), а соответствующая ей ΣA будет меньше действительной приблизительно на 10% (занижена только в 1.1 раза), то, согласно этому примеру, K_s оказывается завышенной в 1.3 раза.

Данные, представленные на рис. 4, хорошо дополняются результатами многочисленных наблюдений на Рыбинском водохранилище (Пырина, Башкатова, Сигарева, 1976) и на водоемах-охладителях (Розова, 1976). В этих водоемах прозрачность воды по диску Секки была в пределах 0.30—1.85 м, ΣA —0.12—8.83 гО₂·м⁻²·сут⁻¹, A_{max} —0.12—18.37 гО₂·м⁻³·сут⁻¹. По 70 наблюдениям величина K_s составила в среднем 1.05. С таким значением коэффициента согласуются данные и зарубежных авторов. Например, для р. Эльбы (Peukert, 1976) в среднем $\Sigma A/A_{max}=0.56$, $S=0.55$, отсюда $K_s=1.02$. Фолленвайдер (Vollenweider, 1960) приводит для 4 итальянских, 4 шведских и 7 египетских водоемов отношение $\Sigma A/A_{max} \cdot S$, равное 0.66—2.1, в среднем 1.33.

На основании данных Т. Л. Розовой, И. Л. Пыриной с соавторами и результатов, приведенных на рис. 4 для 31 водоема СССР, получаем:

$$K_s = 1.01 \pm 0.30 (\pm \sigma), \quad n = 102. \quad (8)$$

Анализируя имеющийся в литературе материал для озер и водохранилищ СССР, приходим к заключению, что уравнение

$$\Sigma A = A_{max} \cdot S \quad (9)$$

справедливо, по-видимому, для большинства озерных водоемов. Такая закономерность, выявленная для широкого спектра величин ΣA (11—3900 мгС·м⁻²·сут⁻¹), A_{max} (8—4500 мгС·м⁻³·сут⁻¹) и S (0.3—16 м), упрощает расчет первичной продукции под 1 м², так как представляет эту величину как функцию только двух переменных — A_{max} и S (рис. 5).

Многие авторы (Vollenweider, 1960; Talling, 1965; Ahlgren,

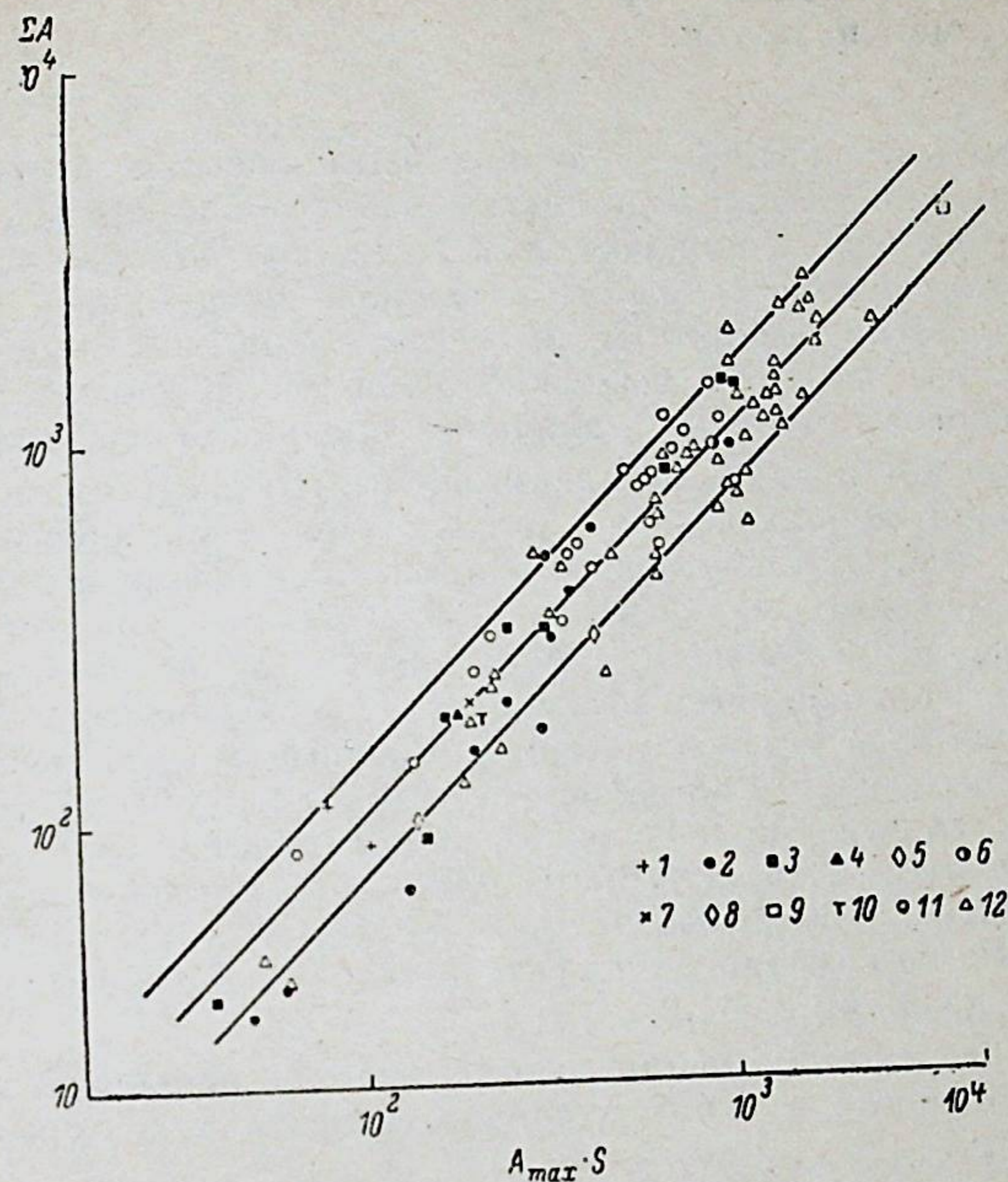


Рис. 5. Связь между ΣA и $A_{max} \cdot S$ (мгС·м⁻²·сут⁻¹) в водоемах разной продуктивности.

Озера: 1 — Полярного Урала (Покровская, 1964); 2 — Кольского п-ва (Покровская, 1962; Дрбкова, Летанская, 1970; Бульон, 1975б); 3 — Карелии и Карельского перешейка (Волкова и др., 1969; Кузнецов и др., 1971; Бульон, 1975а; Трифонова, 1976); 4 — Байкал (Бульон, 1976а); 5 — Кара-Куль (Хусаинова и др., 1973); 6 — Дривяты (Ковалевская, 1970); 7 — Иссык-Куль (Бульон, 1977б). Водоохранилища: 8 — Череповецкое (Марская, 1970); 9 — Волгоградское (Климова, 1969); 10 — Братское (Кожова, 1973а); 11 — Рыбинское (Пырина, Башкатова, Сигарева, 1976); 12 — водоемы-охладители (Розова, 1976).

1973; Bindloss, 1974; Gelin, 1975; Golterman, 1975) показали следующую связь между ΣA и A_{max} :

$$\Sigma A = A_{max} \cdot \frac{k}{\epsilon}, \quad (9.1)$$

где ϵ — коэффициент погашения света водой, константа k равна 1.9—2.6 при средней 2.3 и близка по значению к коэффициенту Аткинса (K_A), который представляет собой произведение $\epsilon \cdot S$. Поскольку $k = K_A = \epsilon \cdot S$, уравнения (9) и (9.1) можно считать тождественными.

Годовые величины первичной продукции планктона

Среди исследований продукции фитопланктона в озерных водоемах можно выделить детальные наблюдения, проведенные на протяжении одного или нескольких сезонов, которые позволяют рассчитать годовые величины первичной продукции. В литературе имеются результаты и менее подробных наблюдений, которые все же дают возможность получить ориентировочное представление о годовых величинах продукции фитопланктона.

Первичная продукция планктона за год или вегетационный сезон может быть выражена в разной форме, например в $гС \cdot м^{-2}$ или $кДж \cdot м^{-2}$. При переходе от одних единиц измерения к другим принято исходить из следующих предпосылок: энергетический коэффициент кислорода при окислении органического вещества смешанного состава равен $14.2 \text{ Дж/мг } O_2$; в органическом веществе содержится 46% углерода; ассимиляционный коэффициент равен 1.25 или дыхательный коэффициент равен 0.8. При этих условиях получаем следующие переходные коэффициенты: 47.1 Дж/мгС ; $3.33 \text{ мг}O_2/\text{мгС}$; 2.15 мгОВ/мгС (ОВ — органическое вещество); $14.2 \text{ Дж/мг}O_2$; $0.30 \text{ мгС/мг}O_2$; $0.65 \text{ мгОВ/мг}O_2$. Если $AK=1.12$ ($DK=0.89$), то коэффициент перехода от $мгО$ к $мгС$ составит 0.32, от $мгС$ к джоулям — 44.2.

При общем рассмотрении годовых величин первичной продукции, выраженных в одних единицах, отмечаются следующие особенности.

1. Продукция фитопланктона в одном и том же водоеме в разные годы может сильно различаться. Например, в Рыбинском водохранилище ее значения 29—185 (Романенко, 1973а), в оз. Красном — 62—120 (Михайлова, 1971; Андроникова и др., 1973), в Байкале — 70—165 $гС \cdot м^{-2} \cdot год^{-1}$ (Вотинцев, 1971, 1975; Москаленко, 1971, 1975; Вотинцев и др., 1975).

2. Продукция фитопланктона закономерно возрастает от северных водоемов (1.8 $гС$, или 85 $кДж$ под 1 м^2 за год в субарктическом оз. Зеленецком) к южным (570 $гС$, или $27 \cdot 10^3 \text{ кДж}$ под 1 м^2 за год в оз. Инкити, Закавказье), т. е. более чем в 300 раз (табл. 2). Здесь

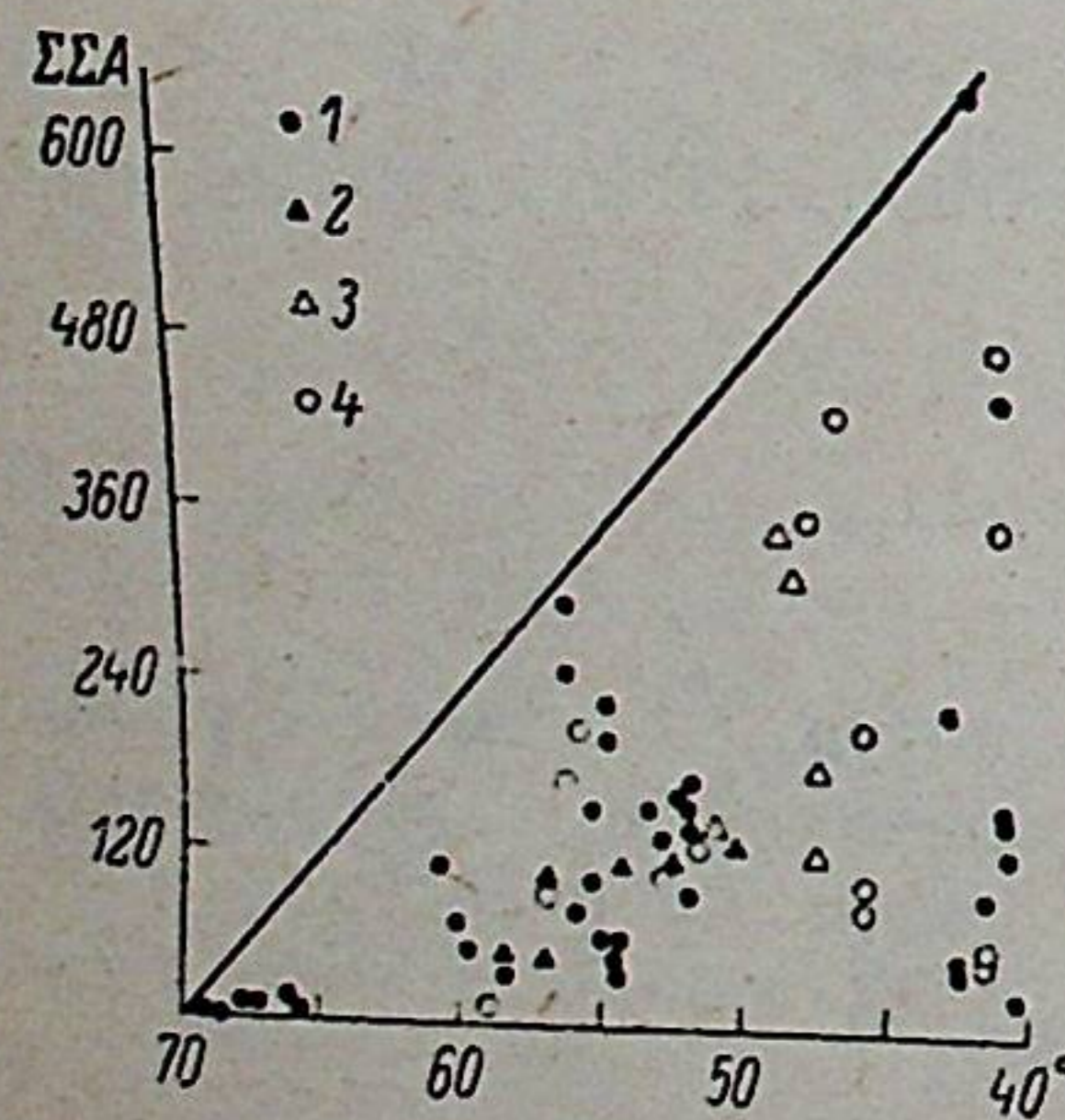


Рис. 6. Годовые величины первичной продукции планктона ($\Sigma \Sigma A$, $гС \cdot м^{-2} \cdot год^{-1}$) в озерах и водохранилищах СССР разных географических широт.

1 — озера; водохранилища: 2 — волжские; 3 — днепровские; 4 — прочие. По оси абсцисс — градусы северной широты.

Таблица 2
Годовые величины первичной продукции ($\Sigma \Sigma A$, $кДж \cdot м^{-2} \cdot год^{-1}$) озер и водохранилищ СССР

| Водоем | Местоположение | Годы наблюдений | $\Sigma \Sigma A$ | Литературный источник |
|------------|---------------------------|-----------------------------|-------------------|--|
| Акулькино | Кольский п-ов, Запо-лярье | 1971 | 35 | Винберг и др., 1973а; Бульон, 1975а |
| Зеленецкое | То же | 1971 | 85 | Тот же |
| Б. Хадаты | Полярный Урал | 1961 | 540 | Покровская, 1964* |
| Б. Харбей | Большеземельская тундра | 1968—1969 | 620 | Власова и др., 1973 |
| Круглое | Карельская АССР | 1968—1969 | 250 | Бульон, 1975а |
| Кривое | То же | 1968—1969, 1971 | 600 | Тот же |
| Чеденьярви | » » | 1964—1967 | 4400 | Горбунова и др., 1973 |
| Красное | Карельский перешеек | 1964—1967 | 3700 | Михайлова, 1968; 1971; Мокневский, Трифонова, 1973 |
| Красавица | То же | 1958 | 2100 | Жадин и др., 1961* |
| Бытк-Кель | Якутская АССР | 1964 | 2200 | Васильева, 1966* |
| Ильмень | Новгородская обл. | 1969—1970 | 1500 | По данным Л. А. Степановой |
| Святое | Московская обл. | 1969 | 10000 | Петрова и др., 1972 |
| Великое | То же | 1969 | 12100 | Тот же |
| Бисерово | » » | 1972 | 12800 | Щастный Денисова, 1973 |
| Глубокое | » » | 1949—1951 | 3200 | Щербakov, 1967 |
| Дривяты | Белорусская ССР | 1964 | 6200 | Ковалевская, 1970 |
| Нарочь | То же | 1958, 1960, 1962, 1968—1970 | 2500 | Винберг и др., 1971 |
| Мястро | » » | 1962, 1968—1970 | 8200 | Тот же |
| Баторин | » » | 1962, 1968—1970 | 9200 | » » |

* Ориентировочный расчет по летним суточным величинам скорости фотосинтеза планктона, основанный на предположении, что они близки к 1% годовой первичной продукции (по: Винберг, 1960).

Т а б л и ц а 2 (продолжение)

| Водоем | Местоположение | Годы наблюдений | ΣЛА | Литературный источник |
|---------------------------|-----------------------------|-----------------|-------|--|
| Дисна | Литовская ССР | 1959 | 4200 | Янкевичюте, 1961 |
| Дуся | То же | 1968—1972 | 2100 | Манюкас, 1973* |
| Обьяля | » | 1968—1972 | 2500 | Тот же |
| Галстас | » | 1968—1972 | 1500 | » |
| Шлавантас | » | 1968—1972 | 1700 | » |
| Кусган | Кулундинская степь | 1962—1963 | 6200 | Ермолаев, 1965 |
| Байкал | » | 1964—1968 | 5400 | Вотинцев, 1971 |
| Кенон | Забайкалье | 1970—1971 | 6700 | Шишкин и др., 1972 |
| Иван | То же | 1966—1969 | 5700 | Бондарева и др., 1973 |
| Тасей | » | 1966—1969 | 3800 | Тот же |
| Шакша | » | 1966—1969 | 6200 | » |
| Иргень | » | 1966—1969 | 7100 | » |
| Дальнее | Камчатка | 1960, 1964 | 5000 | Куренков, 1966* |
| Кара-Куль | Казахская ССР | 1967—1968 | 9200 | Хусаинова и др., 1973 |
| Рица | Грузинская ССР | 1969—1970 | 1900 | Цискаришвили, 1976 |
| Табатцури | То же | 1969—1970 | 1900 | Тот же |
| Джандари | » | 1969—1970 | 3700 | » |
| Сагамо | » | 1969—1970 | 5100 | » |
| Паравани | » | 1969—1970 | 6000 | » |
| Инкит | » | 1969—1970 | 26700 | » |
| Севан | Армянская ССР | 1949—1951 | 1000 | Гамбарян, 1961, 1964 |
| | | 1975—1976 | 29200 | Парпаров, 1977а, 1979 |
| В о д о х р а н и л и щ а | | | | |
| Череповецкое | Волжское водохрани- лище | 1963—1964 | 460 | Марголина, 1967 |
| Рыбинское | То же | 1955—1973 | 2700 | Романенко, 1973а; Аничкова, 1974; Пырина, 1974 |
| Горьковское | » | 1955—1973 | 1900 | Пырина, 1974 |
| Иваньковское | » | 1955—1973 | 4000 | Тот же |

Т а б л и ц а 2 (продолжение)

| Водоем | Местоположение | Годы наблюдений | ΣЛА | Литературный источник |
|-------------------|--------------------------------|-----------------|-------|--|
| Саратовское | » | 1955—1973 | 5000 | Герасимова, 1973; Пырина, 1974 |
| Волгоградское | » | 1955—1973 | 5400 | Далечина, Сиденко, 1969; Пырина, 1974 |
| Клязьминское | Московская обл. | 1945—1947 | 7100 | Вертебная, 1960* |
| Можайское | То же | 1967—1969 | 11500 | Широкова и др., 1972 |
| Братское | Иркутская обл. | 1964—1970 | 4600 | Глазунов, 1969; Кожова, 1973а; Башарова, Кожова, 1973; Тетерина, 1973 |
| Иркутское | То же | 1964—1970 | 4300 | Кожова, 1973а* |
| Домашкинское | Оренбургская обл. | 1962 | 5400 | Лебедев, Мальцман, 1967 |
| Киевское | Днепровское водохрани- лище | 1965—1968 | 5800 | Приймаченко, Кореякова, 1968; Приймаченко, 1972, 1975; Цеев и др., 1973 |
| Кременчугское | То же | 1963—1964 | 14200 | Приймаченко, 1967* |
| Днепродзержинское | » | 1963—1964 | 12900 | Тот же |
| Днепровское | » | 1963—1964 | 7500 | » |
| Каховское | » | 1963—1964 | 5000 | » |
| Цимлянское | Р. Дон | 1960—1961 | 14600 | Дацко, Васильева, 1963, 1964; Потоцкая, Цыба, 1964, 1965; Потоцкая, 1966 |
| Дубоссарское | Молдавская ССР | 1971—1972 | 17500 | Кривенцова, Борш, 1974 |
| Лазовское | То же | 1960—1962 | 8500 | Ярошенко, Шаларь, 1965* |
| Кишкаренское | » | 1960—1962 | 4100 | Тот же |
| Камратское | » | 1960—1962 | 3600 | » |
| Куйбышевское | Волжское водохрани- лище | 1955—1973 | 4600 | Пырина, 1974 |
| Марадинское | Грузинская ССР | 1969—1970 | 14400 | Цискаришвили, 1976; Цискаришвили и др., 1975 |
| Кумисское | То же | 1969—1970 | 19000 | Цискаришвили, 1976 |
| Тбилиское | » | 1969—1970 | 2300 | Тот же |
| Сионское | » | 1969—1970 | 2700 | » |
| Мишгечаурское | Азербайджанская ССР | 1958 | 6300 | Салманов, 1960, 1963 |
| Кайрак-Кумское | Таджикская ССР | 1965—1966 | 2500 | Богданов, 1973, 1975 |

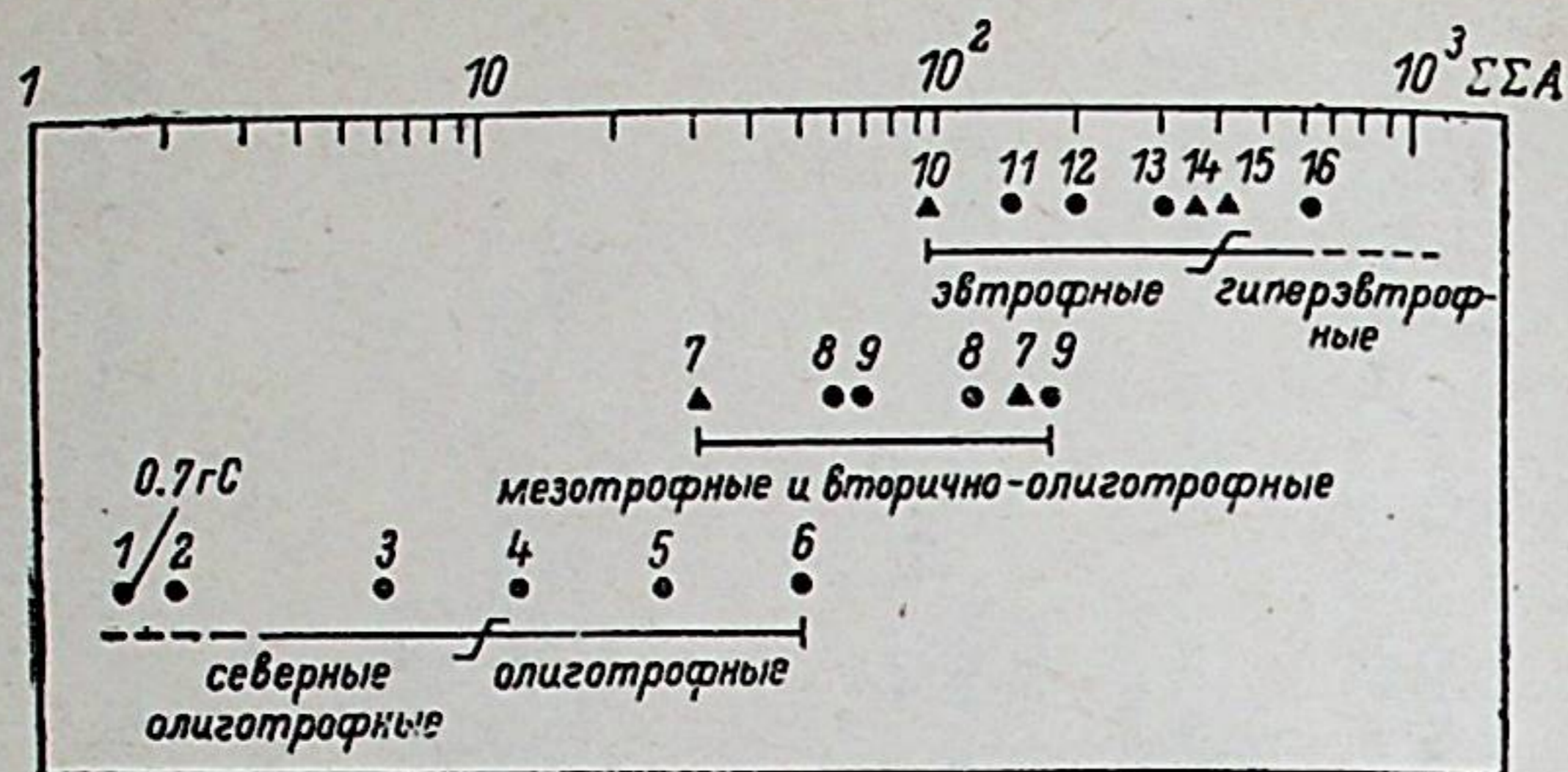


Рис. 7. Годовые величины первичной продукции ($\Sigma \Sigma A$, $гC \cdot м^{-2} \cdot год^{-1}$) олиготрофных, мезотрофных и эвтрофных водоемов СССР.

1 — оз. Акулькино; 2 — оз. Зеленецкое; 3 — оз. Круглое; 4 — оз. Кривое; 5 — оз. Севан; 6 — оз. Красавица; 7 — Рыбинское водохранилище; 8 — оз. Красное; 9 — оз. Байкал; 10 — Ивановское водохранилище; 11 — оз. Дривяты; 12 — оз. Мястро; 13 — оз. Бисерево; 14 — Цимлянское водохранилище; 15 — Дубоссарское водохранилище; 16 — оз. Инкити.

имеется в виду возрастание верхнего предела первичной продуктивности водоемов, поскольку олиготрофные озера встречаются в равной мере как на севере, так и на юге (рис. 6).

При современном состоянии изученности внутренних водоемов, по-видимому, не следует устанавливать строгие границы для олиготрофных и эвтрофных озерных систем без учета их географического расположения. Назрела необходимость выделять среди малопродуктивных водоемов олиготрофные озера Севера (ультраолиготрофные), среди высокопродуктивных — эвтрофные водоемы Юга (гиперэвтрофные). Верхняя и нижняя границы продуктивности, определенные Г. Г. Винбергом (1960, 1961), к настоящему времени благодаря интенсивным исследованиям первичной продукции водоемов самого разного типа существенно расширились (табл. 3). Границы мезотрофных водоемов остаются, естественно, неизменными, поскольку они отражают некоторую среднюю продуктивность озерных водоемов, расположенных в умеренных широтах.

Таблица 3

Валовая первичная продукция планктона за год в водоемах СССР (по: Винберг, 1960)

| Тип водоема | $гC \cdot м^{-2}$ | 10^3 $кДж \cdot м^{-2}$ |
|--|-------------------|---------------------------|
| Гиперэвтрофный * | 300—600 | 15—30 |
| Эвтрофный | 100—300 | 5—15 |
| Мезотрофный ($S < 5$ м) и вторично олиготрофный $S \geq 5$ м) | 30—200 | 1.5—10 |
| Олиготрофный | 10—30 | 0.5—1.5 |
| Ультраолиготрофный * | 2—10 | 0.1—0.5 |

* Дополнено нами по материалам последних лет.

При оценке типа водоема следует иметь в виду и то, что нижняя и верхняя границы мезотрофных водоемов из-за больших различий продуктивности в разные годы перекрываются соответственно с верхней границей олиготрофных и с нижней границей эвтрофных вод (рис. 7).

Анализ величин первичной продукции пресных водоемов мира от Арктики до тропиков по материалам МБП (для 43 озер и 12 водохранилищ) произведен Брылинским и Манном (Brylinsky, Mann, 1973). Годовая продукция фитопланктона в озерах изменяется от 3 до $1100 гC \cdot м^{-2}$, т. е. соотношение между максимальным и минимальным значениями около 400. Наибольшая продуктивность фитопланктона отмечена для водоемов Индии, расположенных между 10 и 12° с. ш. (Sreenivasan, 1972). Однако не все тропические озера достигают высокой продуктивности порядка $10^3 гC \cdot м^{-2} \cdot год^{-1}$. Например, в оз. Чад (14° с. ш.) фитопланктон продуцирует энергии около $0.5 \cdot 10^3 гC \cdot м^{-2} \cdot год^{-1}$. На широкие пределы первичной продуктивности водоемов тропиков указывают и другие авторы. В оз. Сибайя (Южн. Африка) она составила $250 гC \cdot м^{-2} \cdot год^{-1}$ (Allanson, Hart, 1975). В озерах Малайи наибольшие скорости фотосинтеза варьировали в широких пределах, от 0.9 до $10.2 гC \cdot м^{-2} \cdot сут^{-1}$ (Richardson, Jin, 1975). Отсюда годовые величины, оцененные нами как в 100 раз большие суточных, составляли от 10^2 до $10^3 гC \cdot м^{-2}$.

Озера с низкой первичной продукцией планктона относятся либо к высокогорным, либо к расположенным на северных широтах. К олиготрофным высокогорным водоемам принадлежат, в частности, оз. Финстерталлер, расположенное на высоте 2250 м над ур. м. (Tilzer, 1972), озера Тахо (Goldman, Amezaga, 1975) и Севан (Гамбарян, 1964)* на высоте 1900 м, годовая продукция в которых $25—50 гC \cdot м^{-2}$. В высокоширотных озерах Канады (Freu, Stahl, 1958), Аляски (Hobbie, 1964; Kalff, 1967, 1970), Лапландии (Holmgren, 1969), Кольского п-ова (Бульон, 1975б) первичная продукция планктона снижается до $1—2 гC \cdot м^{-2} \cdot год^{-1}$.

Соотношение между первичной продукцией и деструкцией органических веществ планктоном

С помощью кислородно-скляночного метода можно определять наряду с первичной продукцией и скорость потребления кислорода планктоном (деструкцию или скорость минерализации органических веществ). Величины первичной продукции и деструкции выражают в одних единицах. Соотношение этих величин, определенных для столба воды с учетом объемов слоев, т. е. $\Sigma A / \Sigma R$, отражает эффективность продукционных процессов в водоеме.

* Данные для оз. Севан относятся к 1950 г. Вследствие падения уровня воды озеро в настоящее время эвтрофировано (Парпаров, 1977а, 1977б, 1979).

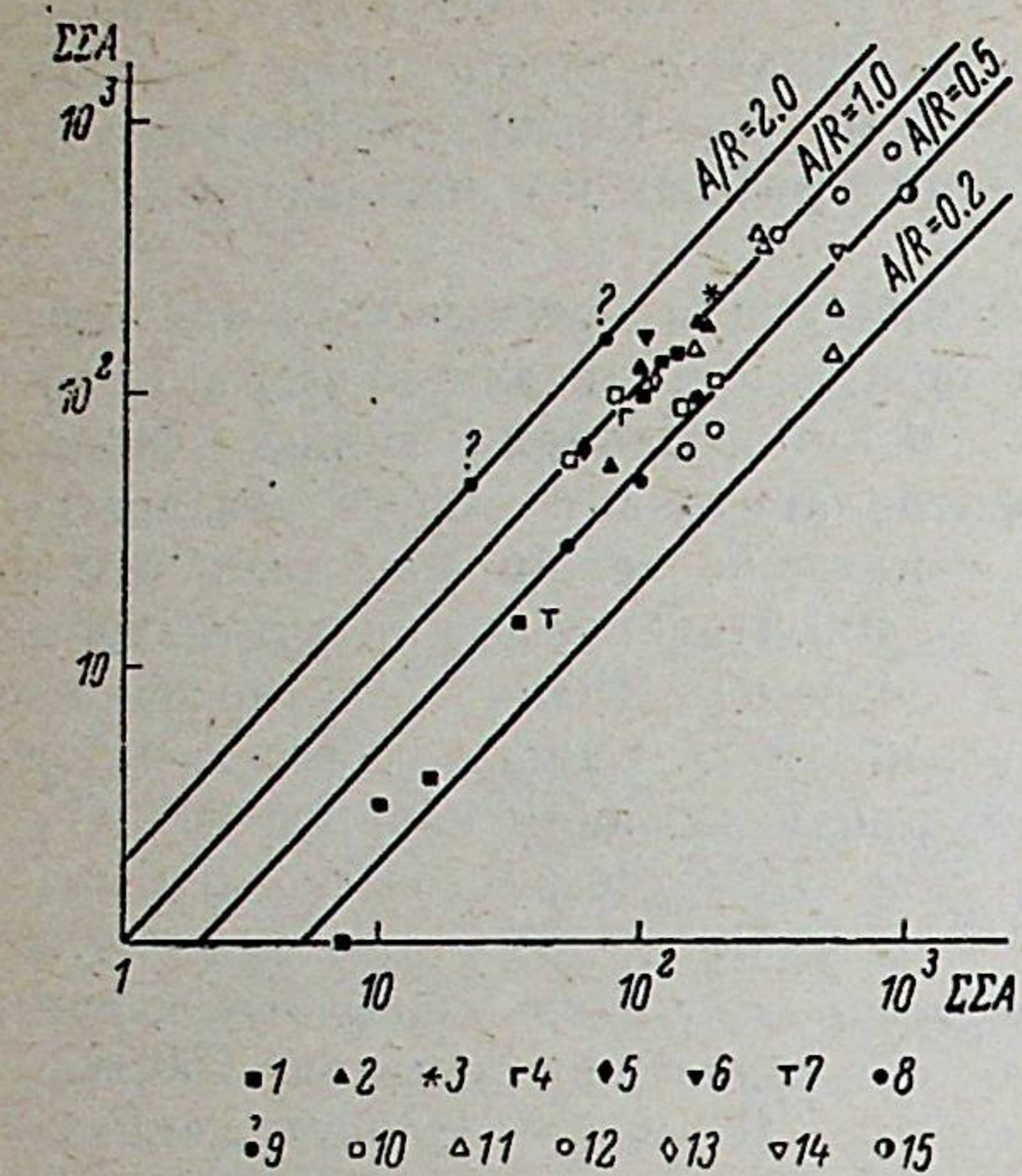


Рис. 8. Соотношение между годовыми величинами первичной продукции ($\Sigma\Sigma A$) и деструкции ($\Sigma\Sigma R$, гС.м⁻².год⁻¹) в озерах и водохранилищах СССР.

Озера: 1 — Карелии, Карельского перешейка и Кольского п-ова (Андроникова и др., 1973; Горбунова и др., 1973; Бульон, 1975а, 1975б); 2 — Белоруссии (Ковалевская, 1970; Винберг и др., 1971); 3 — Белое, Московская обл. (Винберг, 1960); 4 — Глубокое, Московская обл. (Шербаков, 1967); 5 — Кара-Куль (Хусаинова и др., 1973); 6 — Кусган, Кулундинская степь (Ермолаев, 1965); 7 — Б. Харбей, Большеземельская тундра (Пырина, Гецен, Вайнштейн, 1976); 8 — Закавказья (Гамбарян, 1964; Цискаришвили, 1976); 9 — рассчитано Л. П. Цискаришвили по максимальным суточным величинам A и R . Водохранилища: 10 — волжские (Пырина, 1966; Герасимова, 1973); 11 — днепровские (Приймаченко, 1967, 1975); 12 — Закавказья (Цискаришвили, 1976); 13 — Иркутское (Кожова, 1973а); 14 — Можайское (Широкова и др., 1972); 15 — Дубоссарское (Кривенцова, Борш, 1974).

Здесь рассматриваются отношения между ΣA и ΣR , рассчитанными за год или вегетационный сезон.

В олиготрофных озерах баланс органического вещества часто отрицательный, т. е. $A - R < 0$ или $A/R < 1$ (рис. 8). В эвтрофных водоемах отношение A/R обычно около 1 или несколько выше. Исключение из этого правила составляют некоторые продуктивные водохранилища с неустоявшимся водным режимом, в которых R преобладает над A .

Если отношение $A/R < 1$, то это означает, что в биотических процессах водоема большое участие принимает аллохтонное органическое вещество, возрастает в планктоне доля бактерий и их продукция становится сравнимой с продукцией фитопланктона. Отрицательный баланс водоема свидетельствует о том, что аллохтонное органическое вещество обеднено относительно углерода биогенным элементом, лимитирующим фотосинтез. Например, соотношение между углеродом и фосфором (C/P) в веществе, поступающем извне, ниже, чем в телах водорослей (Винберг, 1964).

Если отношение $A/R \approx 1$, что наиболее характерно для мезотрофных и эвтрофных озер, то этому можно дать два объяснения: 1) аллохтонное органическое вещество по элементарному составу, т. е. по соотношению $C : N : P$, сходно с фитопланктоном; 2) сток с водосбора не играет существенной роли для биопродуктивности водоема, и количество биогенных элементов, ассимилируемое фитопланктоном, практически эквивалентно их количеству, освобождающемуся в процессе минерализации продуктов фотосинтеза планктона, т. е. элементы минерального питания в основном автохтонные.

Как видно из рис. 8, отношение A/R за год лишь в редких случаях заметно выше 1. Положительный биотический баланс теоретически возможен только в том случае, когда биогенные элементы поступают в водоем извне в минеральной форме.

Отношение A/R может быть использовано в числе других показателей для оценки оборачиваемости органического углерода и лимитирующих биогенных элементов в экосистеме, степени загрязнения водоемов и для получения ориентировочного представления об элементарном составе загрязняющих веществ (Винберг, 1964, 1977; Caspers, 1966; Karbe, 1972; Hulburt, 1976; Лебедев, Широкова, 1976).

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ОЛИГОТРОФНЫХ ОЗЕР

Северные озера

Работа, проводившаяся в 1968—1971 гг. лабораторией пресноводной и экспериментальной гидробиологии Зоологического института АН СССР, входила в тему, принятую институтом в связи с его участием в МБП, и была направлена на выяснение особенностей биологической продуктивности северных озер. Для этой цели были выбраны четыре водоема, два из которых расположены у Полярного круга, два других — в субарктической зоне.

Оз. Кривое находится в северной части Карельской АССР, на 30 км южнее Полярного круга. Оно отделено небольшой перемычкой от Чупинской губы Кандалакшского залива Белого моря (рис. 9). Зеркало озера площадью 0.5 км^2 приблизительно на 6 м выше ур. м. Средняя глубина водоема 11 м, максимальная — 30 м. Водообмен слабый, около 0.1 год^{-1} . Прозрачность воды по диску Секки довольно высокая — 4—5.5 м, цветность около 25° .

Оз. Круглое расположено в 0.5 км от оз. Кривого. Площадь зеркала 0.1 км^2 , наибольшая глубина 3.5—4.0 м, средняя — 1.5 м. Вода коричневого цвета, прозрачность низкая — около 1 м, цветность 125° . Обмен водной массы более быстрый, чем в оз. Кривом, — 0.9 год^{-1} .

Оз. Зеленецкое расположено на Кольском п-ове (69° с. ш.) в небольшом отдалении от Баренцева моря, имеет сток в него через ручей (рис. 10). Зеркало озера площадью 0.24 км^2 приблизительно на 6 м выше ур. м. Средняя глубина 14 м, максимальная — 24 м. Прозрачность воды 4.5—5.0 м, цветность 36° . По морфологическим особенностям оз. Зеленецкое сходно с оз. Кривым.

Оз. Акулькино с заболоченным водосбором расположено рядом с Зеленецким, имеет сток в него через ручей. Цвет воды желтоватый (цветность 77°), прозрачность 2.5—3.0 м. Максимальная глубина 3 м, основная часть озера мелководна — 1—1.5 м. Пло-

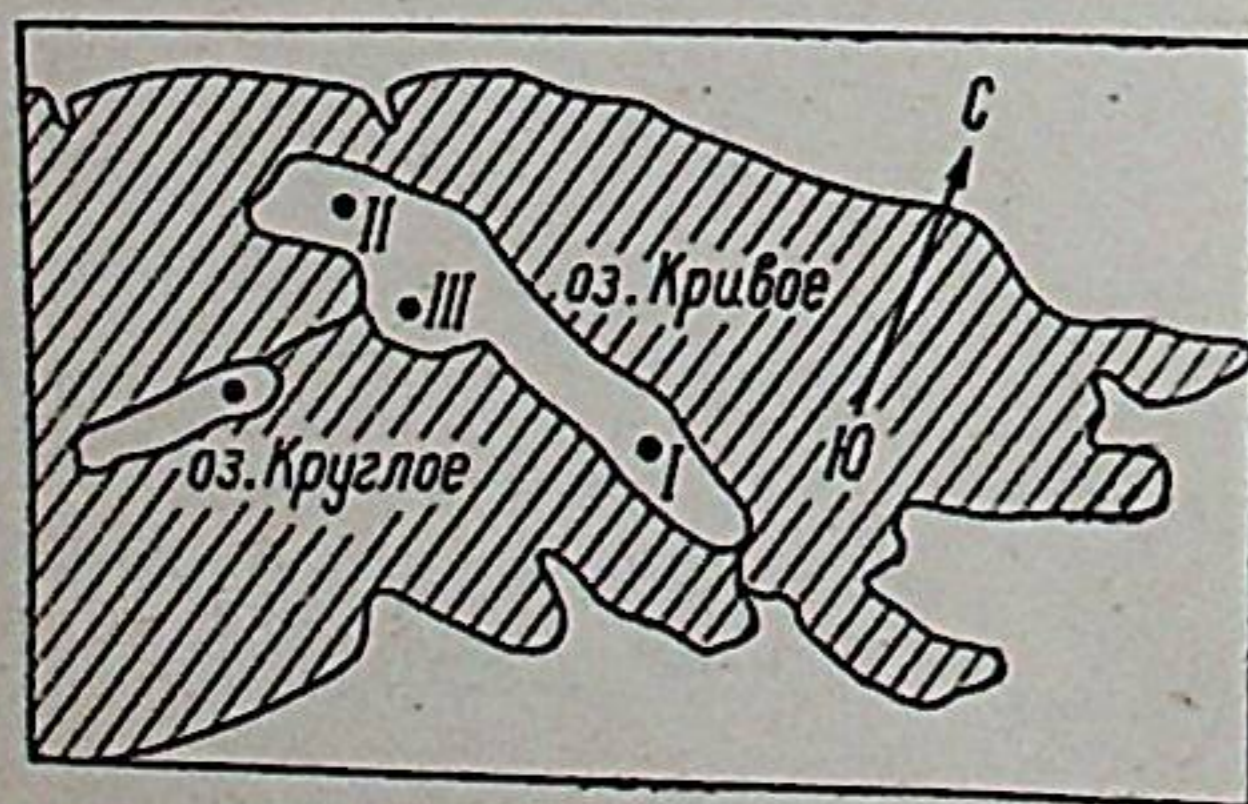


Рис. 9. Схема расположения озер Кривого и Круглого, северная Карелия (I—III — станции наблюдений).



Рис. 10. Схема расположения исследованных озер Кольского п-ова.

1 — Зеленецкое; 2 — Акулькино; 3 — 1-е Ярнышное; 4 — 3-е Ярнышное; 5 — 4-е Ярнышное; 6 — Поздняковское; 7 — Колокольное; 8 — оз. «Жаброногов»; 9 — Выселковское.

щадь зеркала всего 0.04 км^2 . По морфологическим особенностям оз. Акулькино близко к оз. Круглому.

Физико-химическая характеристика вод озер, видовой состав фитопланктона, его численность и биомасса даны в сборниках трудов Зоологического института АН СССР (Озерецковская, 1975; Озерецковская, Умнова, 1975; Никулина, 1975а, 1975б).

Продукция фитопланктона

Наблюдения за первичной продукцией планктона озер Кривого и Круглого велись методом склянок в кислородной модификации. Ввиду очень малой скорости фотосинтеза светлые и затемненные склянки (объем около 100 мл) инкубировали в водоемах 48 ч.

На оз. Кривом с 15 VI по 26 IX 1968 г. сделано 12 серий наблюдений на шести горизонтах. Летом 1969 г. первичная продукция измерялась на тех же горизонтах один раз в месяц. Сопоставление кривых вертикального изменения продукции фитопланктона и температуры воды показало, что при достаточно большой прозрачности воды (4.5—5.0 м) фотосинтез на глубине около 5 м ограничен слоем эпилимниона (рис. 11, А). Наибольшая скорость продуцирования кислорода планктоном была, как правило, у поверхности и составила в среднем за вегетационный сезон 1968 г. $0.12 \text{ г O}_2 \cdot \text{м}^{-3}$ или, при выражении для единообразия в общепринятых единицах массы ассимилированного углерода, $36 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-3}$; по данным за 1969 г. — $0.08 \text{ г O}_2 \cdot \text{м}^{-3}$, или $24 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-3}$ за сутки. Макси-

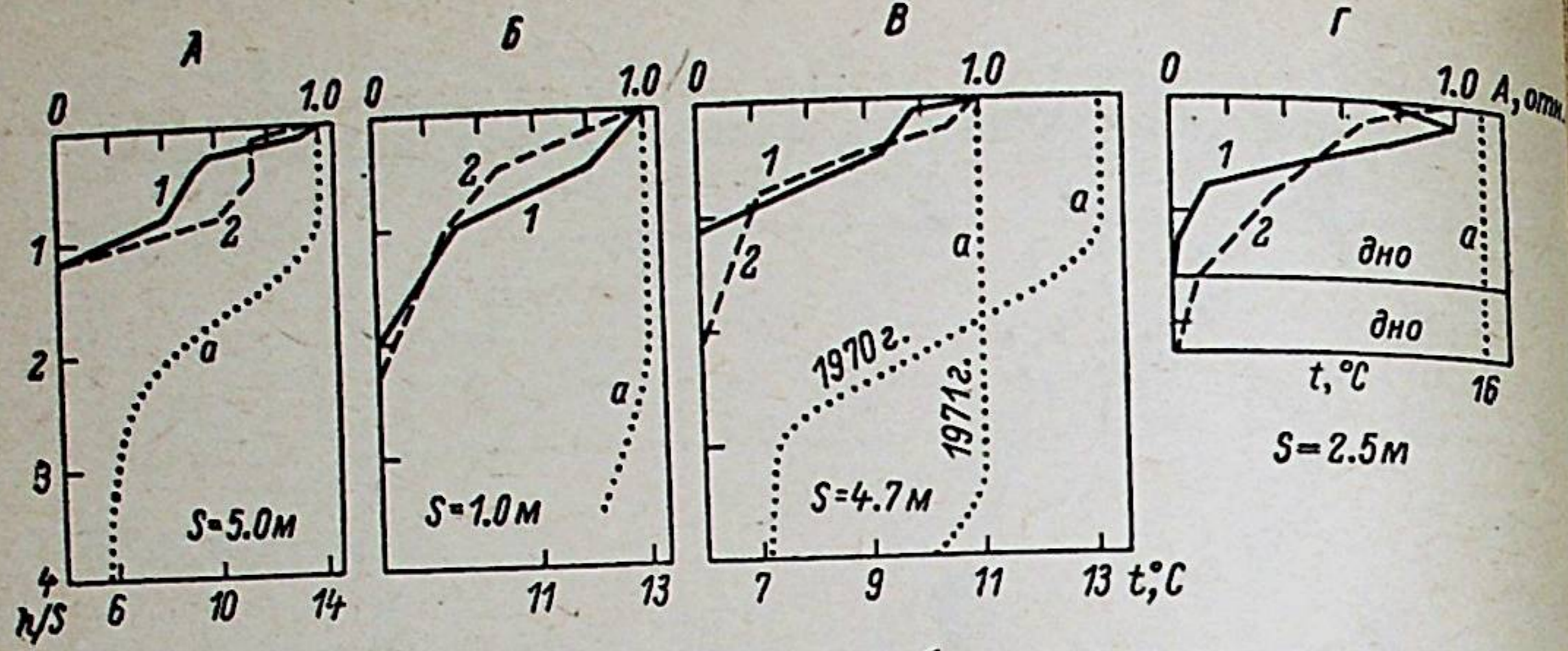


Рис. 11. Характер распределения по глубинам средних за сезон величин фотосинтеза.

Озера: А — Кривое; Б — Круглое (1 — 1968 г., 2 — 1969 г.); В — Зеленецкое; Г — Акулькино (1 — 1970 г., 2 — 1971 г.), а — средняя температура воды. По оси ординат — глубина, отнесенная к прозрачности воды.

максимальная скорость фотосинтеза наблюдалась в конце июня, со временем с наибольшим прогревом воды, — $65 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$. Валовая первичная продукция под 1 м^2 поверхности достигла наивысшего уровня только в конце июля — середине августа в период максимального развития фитопланктона, — 150 мгС за сутки (табл. 4).

На оз. Круглом в 1968 г. с 21 VI по 20 IX было сделано 1 измерений продукции фитопланктона на четырех горизонтах. В 1969 г. наблюдения проводили один раз в месяц. Озеро гомотермное, поэтому в отличие от оз. Кривого глубина проникновения фотосинтеза находилась в прямой зависимости от прозрачности воды. Фотосинтетическое продуцирование кислорода отмечалось до глубины 2 м, равной по значению удвоенной прозрачности воды по диску Секки (рис. 11, Б). Средняя за вегетационный период валовая первичная продукция планктона была равна в 1968 г. $30 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-3}$, в 1969 г. — $54 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-3}$ за сутки у поверхности. Из-за небольшой прозрачности воды и высокой ее цветности обусловленной притоком гуминовых веществ с заболоченного водосбора, скорость фотосинтеза резко снижалась с глубиной. В течение вегетационного сезона 1968 г. A_{max} изменялась от 9 до $87 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$, ΣA — от 9 до $65 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ (табл. 5).

Первичная продукция озер Зеленецкого и Акулькино летом 1970 г. определялась одновременно радиоуглеродным (при 24-часовой экспозиции) и кислородно-скляночным методом (экспозиция 48 ч). Всего было проведено четыре измерения в оз. Зеленецком (10 VII—6 VIII) и два — в оз. Акулькино (25 VII—5 VIII). Результаты наблюдений двумя методами сопоставлены на рис. 1.

По радиоуглеродному методу наибольшая скорость фотосинтеза отмечена в поверхностном слое воды (рис. 11, В, Г), в среднем

Таблица 4

Валовой фотосинтез (числитель) и деструкция органического вещества (знаменатель) в оз. Кривом на разных глубинах ($\text{мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$) и под 1 м^2 поверхности с учетом объема слоев ($\text{мгС} \cdot \text{сут}^{-1}$)

| Дата | t, °C | S, м | Глубина, м | | | | | | Под 1 м^2 |
|------------|-------|------|------------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|---------------------|
| | | | 0 | 0.5 | 1 | 2 | 3.5 | 5 | |
| 1968 г. | | | | | | | | | |
| 18—20 VI | 10.2 | 3.6 | $\frac{48}{60}$ | — | $\frac{33}{10}$ | $\frac{10}{9}$ | $\frac{3}{3}$ | $\frac{0}{9}$ | $\frac{80}{175}$ |
| 28—30 VI | 18.0 | 4.5 | $\frac{66}{100}$ | $\frac{45}{51}$ | $\frac{24}{69}$ | $\frac{45}{78}$ | $\frac{15}{42}$ | $\frac{54}{57}$ | $\frac{157}{385}$ |
| 8—10 VII | 15.4 | 4.5 | $\frac{18}{6}$ | $\frac{24}{27}$ | $\frac{24}{30}$ | $\frac{3}{33}$ | $\frac{15}{21}$ | $\frac{0}{6}$ | $\frac{65}{190}$ |
| 18—20 VII | 14.9 | 4.5 | $\frac{42}{66}$ | $\frac{18}{33}$ | $\frac{9}{12}$ | $\frac{9}{27}$ | $\frac{15}{18}$ | $\frac{9}{12}$ | $\frac{75}{110}$ |
| 28—30 VII | 14.3 | 4.5 | $\frac{30}{45}$ | $\frac{0}{0}$ | $\frac{12}{6}$ | $\frac{27}{54}$ | $\frac{3}{12}$ | $\frac{24}{39}$ | $\frac{145}{180}$ |
| 7—8 VIII | 14.2 | 5.0 | $\frac{21}{18}$ | $\frac{33}{27}$ | $\frac{27}{18}$ | $\frac{12}{30}$ | $\frac{36}{45}$ | $\frac{6}{36}$ | $\frac{125}{190}$ |
| 17—19 VIII | 12.5 | 5.0 | $\frac{39}{24}$ | $\frac{27}{27}$ | $\frac{18}{21}$ | $\frac{15}{36}$ | $\frac{6}{33}$ | $\frac{12}{27}$ | $\frac{145}{175}$ |
| 27—29 VIII | 14.8 | 4.5 | $\frac{30}{33}$ | $\frac{6}{0}$ | $\frac{21}{12}$ | $\frac{3}{3}$ | $\frac{18}{24}$ | $\frac{6}{9}$ | $\frac{80}{145}$ |
| 6—8 IX | 14.2 | 4.9 | $\frac{6}{339}$ | $\frac{33}{18}$ | $\frac{12}{18}$ | $\frac{18}{12}$ | $\frac{12}{21}$ | $\frac{6}{15}$ | $\frac{95}{110}$ |
| 16—18 IX | 10.3 | 5.4 | $\frac{3}{9}$ | $\frac{12}{9}$ | $\frac{12}{12}$ | $\frac{9}{9}$ | $\frac{0}{3}$ | $\frac{0}{6}$ | $\frac{30}{35}$ |
| 26—28 IX | 7.6 | 5.2 | $\frac{6}{12}$ | $\frac{18}{12}$ | $\frac{12}{21}$ | $\frac{12}{12}$ | $\frac{6}{9}$ | $\frac{0}{3}$ | $\frac{30}{50}$ |
| 1969 г. | | | | | | | | | |
| 5—7 VI | 4.2 | 5.7 | $\frac{21}{33}$ | $\frac{18}{9}$ | $\frac{18}{24}$ | $\frac{0}{15}$ | $\frac{0}{0}$ | $\frac{0}{3}$ | $\frac{25}{55}$ |
| 25—27 VI | 14.3 | 5.0 | $\frac{30}{40}$ | $\frac{9}{21}$ | $\frac{12}{33}$ | $\frac{18}{33}$ | $\frac{30}{24}$ | $\frac{0}{3}$ | $\frac{90}{125}$ |
| 5—7 VII | 15.3 | 4.0 | $\frac{30}{12}$ | $\frac{30}{15}$ | $\frac{24}{12}$ | $\frac{27}{3}$ | $\frac{33}{15}$ | $\frac{36}{12}$ | $\frac{150}{50}$ |
| 4—6 VIII | 16.8 | 4.2 | $\frac{21}{0}$ | $\frac{21}{12}$ | $\frac{15}{12}$ | $\frac{21}{21}$ | $\frac{12}{0}$ | $\frac{9}{0}$ | $\frac{75}{45}$ |
| 3—5 IX | 12.5 | 4.6 | $\frac{6}{114}$ | $\frac{6}{66}$ | $\frac{24}{75}$ | $\frac{3}{75}$ | $\frac{0}{93}$ | $\frac{3}{99}$ | $\frac{30}{425}$ |

Таблица 5

Валовая первичная продукция (числитель) и деструкция органического вещества (знаменатель) в оз. Круглом на разных глубинах ($\text{мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$) и под 1 м² поверхности с учетом объемов слоев ($\text{мгС} \cdot \text{сут}^{-1}$)

| Дата | t, °C | S, м | Глубина, м | | | | Под 1 м ² |
|--------------|-------|------|------------------|------------------|-----------------|-----------------|----------------------|
| | | | 0 | 0.5 | 1 | 2 | |
| 1968 г. | | | | | | | |
| 21—23 VI | 16.9 | 1.0 | $\frac{36}{115}$ | — | $\frac{12}{75}$ | $\frac{9}{78}$ | $\frac{35}{195}$ |
| 1—3 VII | 17.8 | 1.0 | $\frac{42}{12}$ | $\frac{42}{63}$ | $\frac{3}{66}$ | $\frac{0}{24}$ | $\frac{35}{110}$ |
| 11—13 VII | 16.7 | 1.0 | $\frac{63}{18}$ | $\frac{12}{51}$ | $\frac{0}{54}$ | $\frac{0}{39}$ | $\frac{30}{95}$ |
| 22—24 VII | 12.6 | 1.0 | $\frac{48}{78}$ | $\frac{87}{115}$ | $\frac{0}{39}$ | $\frac{27}{39}$ | $\frac{65}{130}$ |
| 1—3 VIII | 15.5 | 1.5 | — | $\frac{9}{27}$ | $\frac{0}{21}$ | $\frac{0}{48}$ | $\frac{15}{80}$ |
| 11—13 VIII | 13.4 | 1.5 | $\frac{24}{42}$ | $\frac{30}{33}$ | $\frac{12}{30}$ | $\frac{3}{51}$ | $\frac{32}{95}$ |
| 21—23 VIII | 14.5 | 1.1 | $\frac{32}{57}$ | $\frac{18}{21}$ | $\frac{15}{54}$ | $\frac{0}{51}$ | $\frac{32}{95}$ |
| 31 VIII—2 IX | 13.8 | 1.4 | $\frac{18}{27}$ | $\frac{15}{27}$ | $\frac{0}{18}$ | $\frac{0}{36}$ | $\frac{15}{55}$ |
| 10—12 IX | 11.9 | 1.4 | $\frac{9}{27}$ | $\frac{12}{24}$ | $\frac{3}{24}$ | $\frac{0}{0}$ | $\frac{5}{20}$ |
| 20—22 IX | 5.1 | 1.9 | $\frac{12}{18}$ | $\frac{6}{0}$ | $\frac{12}{3}$ | $\frac{0}{6}$ | $\frac{5}{5}$ |
| 1969 г. | | | | | | | |
| 6—8 VI | 9.9 | 1.0 | $\frac{102}{63}$ | $\frac{21}{50}$ | $\frac{15}{48}$ | $\frac{9}{36}$ | $\frac{40}{80}$ |
| 26—28 VI | 15.7 | 1.2 | $\frac{40}{70}$ | $\frac{20}{42}$ | $\frac{24}{56}$ | $\frac{0}{18}$ | $\frac{40}{80}$ |
| 6—8 VII | 16.5 | 1.2 | $\frac{54}{70}$ | $\frac{27}{54}$ | $\frac{20}{54}$ | $\frac{15}{18}$ | $\frac{40}{80}$ |
| 5—7 VIII | 18.2 | 1.5 | $\frac{0}{0}$ | $\frac{26}{15}$ | $\frac{3}{3}$ | $\frac{10}{0}$ | $\frac{15}{15}$ |
| 4—6 IX | 10.7 | 2.0 | $\frac{18}{27}$ | $\frac{24}{24}$ | $\frac{15}{24}$ | $\frac{0}{30}$ | $\frac{25}{40}$ |

18 $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-3}$ в оз. Зеленецком и 30 $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-3}$ за сутки в оз. Акулькино. Естественно, при этих условиях кислородный метод мало пригоден и дает лишь представление о порядке величин первичной продукции.

В оз. Зеленецком при довольно высокой прозрачности воды (4.5—5.0 м) скорость фотосинтеза на глубине 5 м была близка к нулю. При резко выраженной летом 1970 г. температурной стратификации с термоклином на глубине около 7 м эвфотная зона ограничивалась практически слоем воды эпилимниона, т. е. наблюдалась картина, аналогичная той, которая была отмечена для оз. Кривого. Фотосинтез планктона в оз. Зеленецком, установленный радиоуглеродным методом и рассчитанный на 1 м², был близок к 50 мгС за сут. В мелководном и несколько гумифицированном оз. Акулькино фотосинтез наблюдался до дна. По двум определениям продукция фитопланктона была равна, как и в оз. Зеленецком, в среднем 50 $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$.

Единичные измерения первичной продукции планктона были проведены на Ярнышних озерах (23 VII 1970). Система Ярнышних озер включает в себя четыре озера, соединяющихся между собой ручьями и имеющих сток в Ярнышнюю губу Баренцева моря (рис. 10). Пробы воды отбирали с поверхности трех озер (1-е, 3-е и 4-е Ярнышные), доставляли на оз. Зеленецкое, где экспонировали с радиоактивной содой. Были получены величины первичной продукции такого же порядка, что и для озер Зеленецкое и Акулькино. Скорость фотосинтеза закономерно увеличивалась по направлению от верхнего озера (4-е Ярнышнее) к нижнему (1-е Ярнышнее): 4-е Ярнышнее — 4, 3-е Ярнышнее — 7, 1-е Ярнышнее — 18 $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$.

Немногочисленные наблюдения 1970 г., проведенные в середине лета, когда фотосинтез приближался, по-видимому, к максимальным за вегетационный сезон величинам, достаточны, чтобы оценить озера Зеленецкое, Акулькино и Ярнышные как низкопродуктивные.

Летом 1971 г. наблюдения над первичной продукцией планктона озер Зеленецкого и Акулькино велись радиоуглеродным методом в модификации Ю. И. Сорокина (см. с. 16). Для определения коэффициентов K_T поставлено три серии опытов в оз. Зеленецком и две серии в оз. Акулькино. Пробы воды, отобранные с поверхности водоемов, инкубировали с меченой содой 1 сут на следующих горизонтах: Зеленецкое — 0, 1, 2, 4, 7, 10 м и Акулькино — 0, 1, 2, 3, 4 м. Отношения радиоактивности планктона в пробах воды с разных глубин к радиоактивности планктона в поверхностных пробах соответствовали коэффициентам K_T (рис. 12).

Существует взаимосвязь между вертикальным ходом величин K_T и распределением интенсивности света по глубинам. В отдельных случаях K_T можно рассматривать как коэффициент «проникновения света», который показывает, какая доля энергии солнечной радиации достигает той или иной глубины (Кузнецов, Гамбарян, 1960). Для оз. Зеленецкого кривая зависимости фотосинтеза

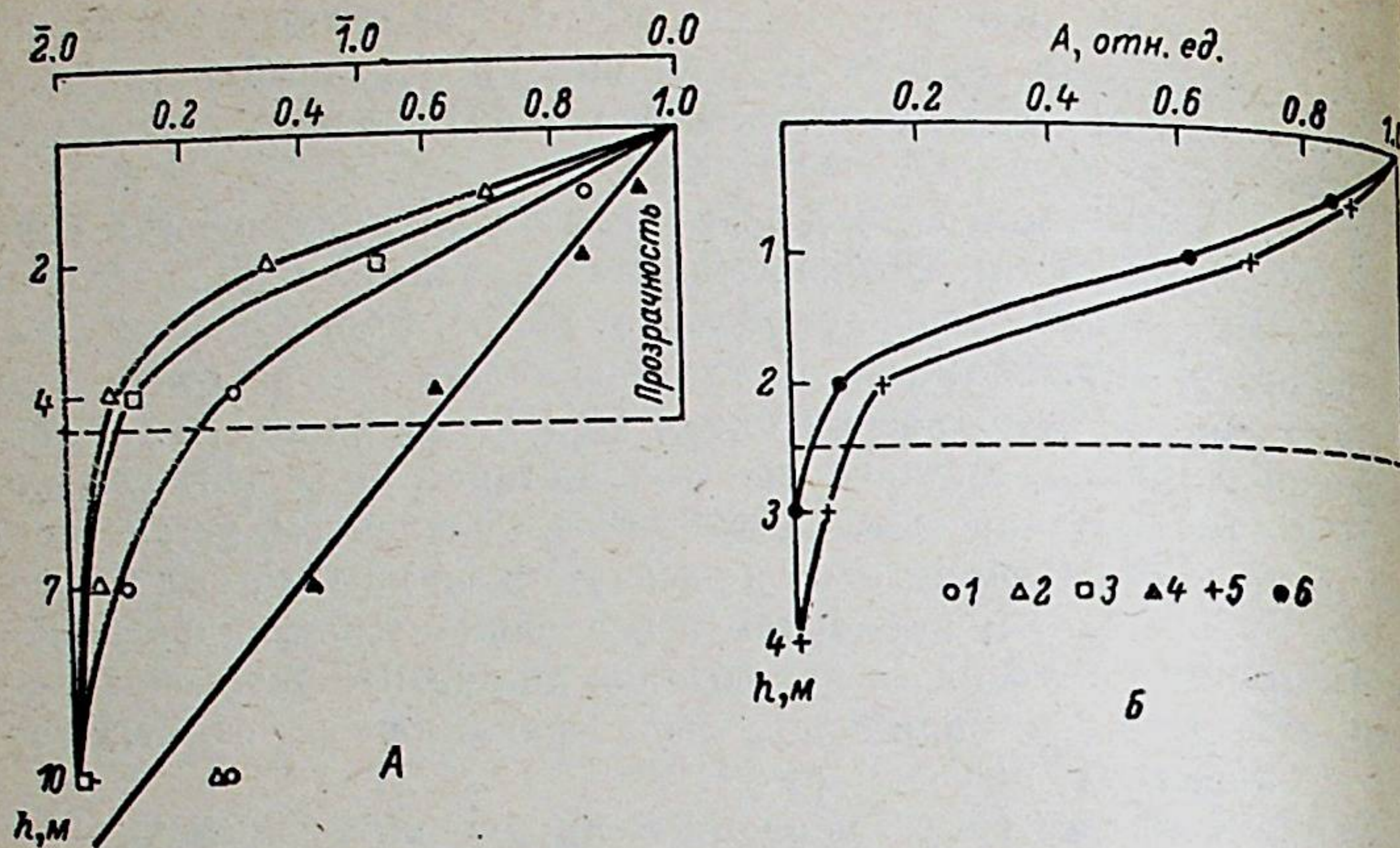


Рис. 12. Зависимость скорости фотосинтеза от подводной освещенности Озера: А — Зеленецкое; Б — Акулькино. 1 — 23 VI, 2 — 3 VII; 3 — 13 VII; 4 — окончание освещенности; 5 — 26 VI; 6 — июль.

от освещенности в логарифмическом масштабе дает прямую линию, т. е. уменьшение величины K_T с глубиной следует показательной функции

$$K_{Tz} = K_{T0} \cdot e^{-\epsilon z}, \quad (10)$$

где K_{T0} и K_{Tz} — коэффициенты K_T у поверхности и на глубине z ; ϵ — константа погашения света, отнесенная к 1 м воды.

Это означает, что скорость фотосинтеза в однородных пробах выдержанных на разных глубинах, в сильной степени зависит от подводной освещенности. Очень важно, что из-за летней гомотермии, имевшей место в 1971 г., исключалось влияние температурного фактора на характер распределения K_T по глубинам. Следовательно, кривая ослабления естественного света в толще воды в данном случае близка к кривой вертикального распределения K_T .

Сравним результаты так называемого биологического метода определения глубины проникновения света с расчетами светопроницаемости воды на основании измерений прозрачности воды диском Секки. По Пулю и Аткинсу (Poole, Atkins, 1929), $\epsilon \cdot S = 1.7$. Согласно этому уравнению, 1% света от поверхности достигает глубины, равной по значению $2.7 S$. По другим авторам (Мокиевский и др., 1964), для водоемов с прозрачностью воды более 2 м произведение $\epsilon \cdot S = 2.5$ и глубина проникновения 1% солнечной радиации превышает прозрачность воды в среднем в 1.5 раза. Согласно графическим данным, приведенным Т. Н. Довгий (1975) для Байкала, $\epsilon \cdot S$ близко к 3.0 при прозрачности воды 4.5—10 м. На основании коэффициентов проникновения света (K_T) для оз. Зеле-

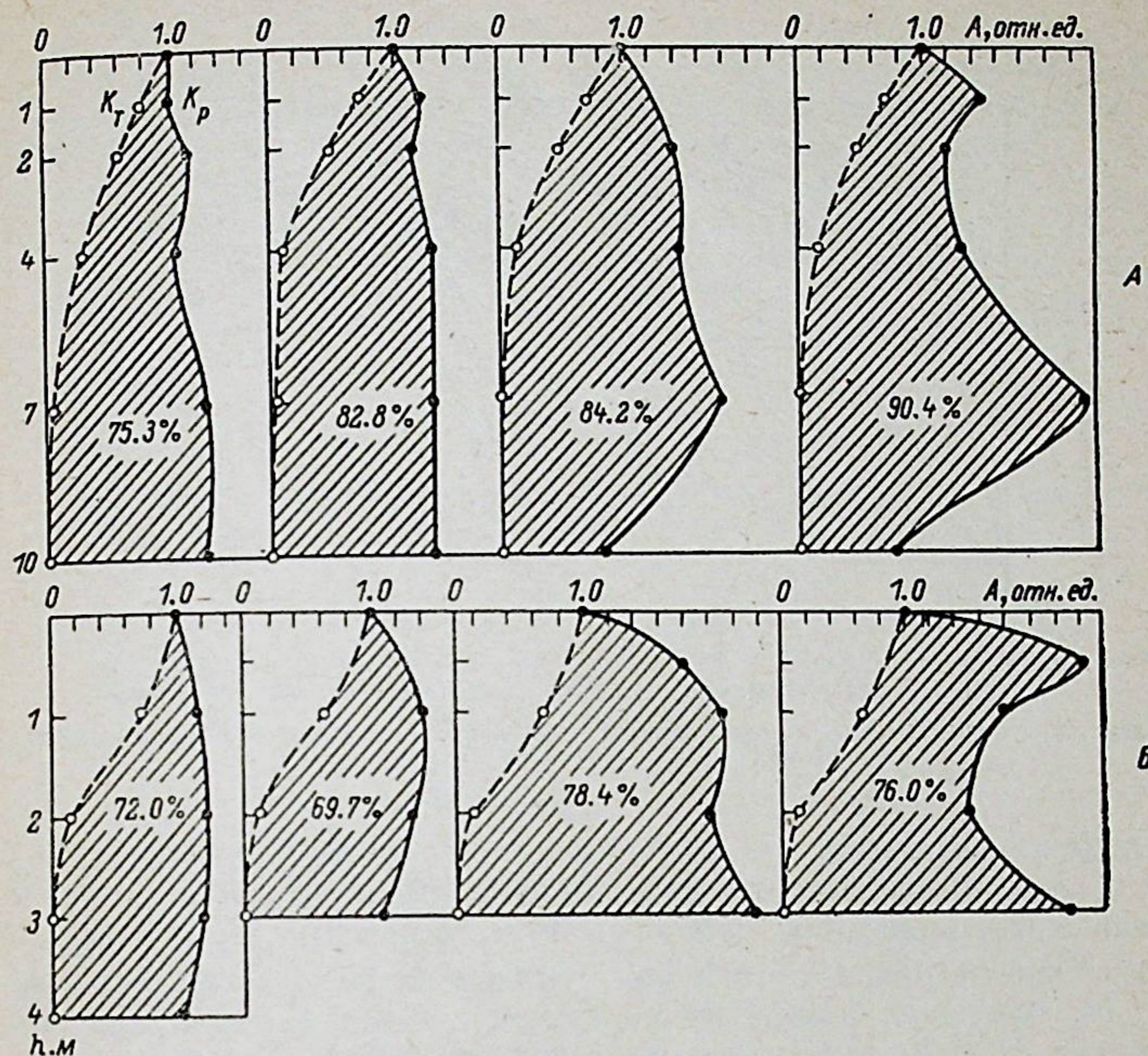


Рис. 13. Сопоставление кривых K_T (пунктирная) и K_p (сплошная линия). Озера: А — Зеленецкое; Б — Акулькино. Объяснение в тексте.

нецкого $\epsilon \cdot S = 1.9$, т. е. в нашем случае получается величина, более близкая к рассчитанной Пулем и Аткинсом (табл. 6).

Коэффициенты, отражающие зависимость скорости фотосинтеза от вертикального распределения фитопланктона (K_p), рас-

Таблица 6

Ослабление света в толще воды оз. Зеленецкого

| Глубина, м | K_T | Степень проникновения света | |
|-------------|-------|--------------------------------|-----------------------------------|
| | | при $\epsilon \cdot S = 1.7^*$ | при $\epsilon \cdot S = 2.5^{**}$ |
| Поверхность | 1.00 | 1.00 | 1.00 |
| 1 | 0.74 | 0.70 | 0.60 |
| 2 | 0.50 | 0.49 | 0.35 |
| 4 | 0.17 | 0.24 | 0.12 |
| 7 | 0.06 | 0.08 | 0.02 |
| 10 | 0 | 0.03 | 0 |

* Poole, Atkins, 1929.

** Мокиевский и др., 1964.

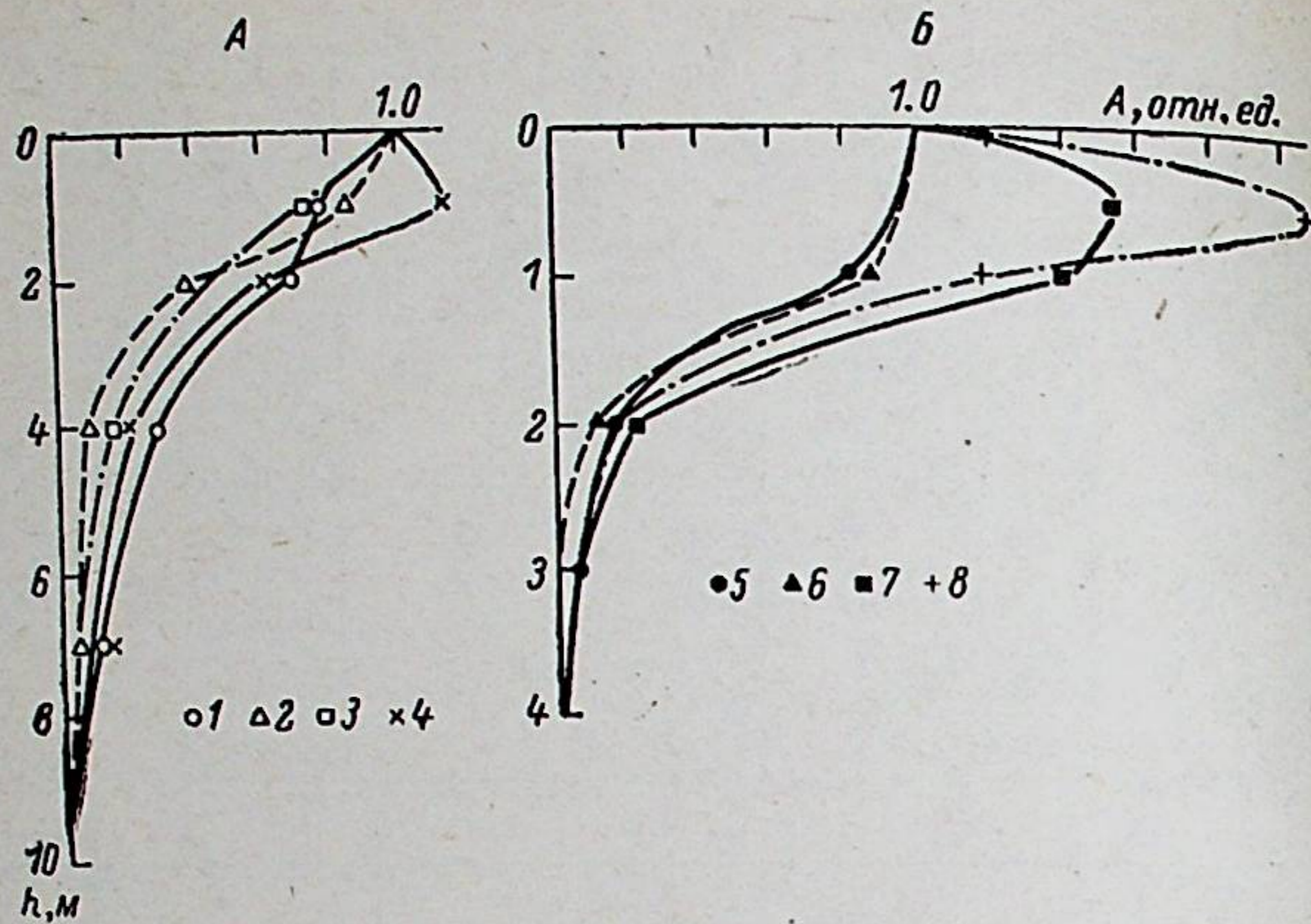


Рис. 14. Распределение величин фотосинтеза по глубинам.

Озера: А — Зеленецкое; Б — Акулькино. 1 — 23 VI; 2 — 3 VII; 3 — 13 VII; 4 — 23 VII; 5 — 26 VI; 6 — 6 VII; 7 — 16 VII; 8 — 26 VII.

считывались по результатам четырех наблюдений на каждом озере. Для получения достоверных величин радиоактивности планктона экспозиция проб длилась 1 сут. Изменение K_p с глубиной отражено на рис. 13. Долю фитопланктона, испытывающего «световое голодание» в эвфотической зоне, оценивали сопоставлением кривых K_t и K_p (Калашникова, Сорокин, 1966). Заштрихованная часть графиков, как это показано на рисунке, означает, что в оз. Зеленецком фитопланктон, находящийся в неблагоприятных для фотосинтеза световых условиях, составлял в среднем 83% и в оз. Акулькино — около 74%.

Перемножением коэффициентов K_t и K_p для каждого горизонта получаем суммарные коэффициенты K_c , характеризующие совместное влияние двух факторов — освещенности и вертикального распределения — на скорость фотосинтеза (рис. 14). Для расчета первичной продукции под 1 м^2 с учетом объемов слоев воды вводим дополнительные коэффициенты K_n , представляющие собой площади каждого исследуемого горизонта, отнесенные к площади зеркала озера (см. с. 17).

Строим кривую распределения K_c по глубинам. Отношение площади, ограниченной кривой K_c , к площади всего графика дает окончательный коэффициент K_f , который равен для оз. Зеленецкого 0.24, для оз. Акулькино — 0.26. По уравнению $\Sigma A = A_{\text{пов}} \times K_f \cdot H_z$, где H_z — глубина эвфотической зоны, рассчитываем продукцию фитопланктона под 1 м^2 с учетом объемов слоев. Коэффициенты K_f как средние из нескольких наблюдений используем для расчета первичной продукции на протяжении всего вегетационного периода.

В 1971 г. первые измерения А были проведены в подледный период (1 июня). В это время фотосинтез в оз. Зеленецком не обнаружен, а в оз. Акулькино он выражался малозначимой величиной — около $3 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$. Очередные наблюдения были проведены после вскрытия и освобождения озер ото льда. Затем наблюдения велись через каждые 10 дней до конца августа. Наибольшая скорость фотосинтеза в том и другом озере отмечалась в начале августа: в оз. Зеленецком — $31 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-3}$ и 78 мгС под 1 м^2 за сутки, в оз. Акулькино максимальный фотосинтез в 1 м^3 вдвое ниже — 15 мгС и столько же под 1 м^2 (табл. 7).

Таблица 7

Первичная продукция планктона и деструкция в тундровых озерах, 1971 г. ($A_{\text{пов}}$ и $R_{\text{пов}}$, $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$, ΣA и ΣR , $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$)

| Дата | t , °C | $A_{\text{пов}}$ | $R_{\text{пов}}$ | ΣA | | $\Sigma A/\Sigma R$ |
|----------------|----------|------------------|------------------|------------|------|---------------------|
| Оз. Зеленецкое | | | | | | |
| 1 VI | 1.1 | 0 | — | 0 | — | — |
| 23 VI | 3.2 | 2.7 | 6.0 | 6.9 | 50 | 0.14 |
| 3 VII | 4.9 | 9.4 | 37.0 | 23.5 | 136 | 0.17 |
| 13 VII | 8.0 | 12.6 | 20.0 | 31.5 | 158 | 0.20 |
| 23 VII | 9.3 | 9.6 | 39.5 | 23.9 | 310 | 0.08 |
| 2 VIII | 10.2 | 31.2 | 40.0 | 78.0 | 158 | 0.49 |
| 12 VIII | 11.1 | 5.8 | 10.0 | 14.6 | 61 | 0.24 |
| 22 VIII | 10.6 | 0 | 20.0 | 0 | 131 | 0 |
| Оз. Акулькино | | | | | | |
| 1 VI | 2.0 | 3.0 | — | 2.5 | — | — |
| 26 VI | 5.2 | 9.6 | 24.0 | 10.0 | 66.5 | 0.15 |
| 6 VII | 11.4 | 8.1 | 68.0 | 8.4 | 72.0 | 0.12 |
| 16 VII | 10.3 | 7.1 | 60.0 | 7.3 | 64.0 | 0.11 |
| 26 VII | 14.4 | 4.2 | 42.0 | 4.2 | 35.0 | 0.12 |
| 5 VIII | 13.2 | 14.0 | 35.0 | 14.6 | 91.0 | 0.16 |
| 15 VIII | 12.1 | 14.2 | 36.0 | 14.8 | 98.5 | 0.15 |
| 25 VIII | 2.6 | 2.0 | 40.0 | 3.0 | 42.5 | 0.07 |

Летом 1971 г. температура воды была ниже, чем в предыдущий год. Максимальная температура в оз. Зеленецком — 12.4, в оз. Акулькино — 14.4. В отличие от лета 1970 г. температурного расслоения воды в оз. Зеленецком не произошло, что отразилось на характере распределения фотосинтеза по глубинам. Если летом 1970 г. распространение фотосинтеза вглубь было ограничено слоем эпилимниона, то летом следующего года толщина эвфотной зоны определялась прозрачностью воды. Фотосинтез проникал до глубины, равной по значению удвоенной прозрачности воды, т. е. до 10 м (рис. 11, В). Однако большая часть продукции (около 85%) приходилась все же на слой 0—5 м. В оз. Акулькино фотосинтез прижат к поверхности. Органическое вещество продуцировалось только в слое 0—2 м. Последнее обстоятельство обуслов-

лено, по-видимому, резким ухудшением световых условий в придонном слое воды, так как малая глубина озера и незащищенность его от ветрового перемешивания способствуют постоянному взмучиванию вязкого грунта.

Летом 1971 г. единичные съемки суточной продукции фитопланктона были проведены еще на четырех озерах: Поздняковском, Колокольном, Выселковском и на оз. «Жаброногов» (рис. 10). Для получения сопоставимых данных все наблюдения были выполнены в относительно короткий срок (2—12 VII). Первые три озера имеют много общих черт с оз. Зеленецким. Это относительно большие водоемы с площадью зеркала 15—30 га, сходные между собой по физико-химическим свойствам воды. Как и оз. Зеленецкое, они характеризуются низкопродуктивным фитопланктоном: оз. Поздняковское — 10, оз. Колокольное — 12, оз. Выселковское — 23 мгС·м⁻³·сут⁻¹ у поверхности. Небольшое оз. «Жаброногов» расположено вблизи оз. Зеленецкого. Его площадь около 300 м², максимальная глубина 1.5 м. Водоемы такого типа характерны для заболоченных территорий тундры. Из-за притока гуминовых веществ вода в озере сильно окрашена (цветность 100°), имеет слабокислую реакцию (рН=6.5). Фотосинтез у поверхности шел со скоростью 88 мгС·м³·сут⁻¹.

Биотический баланс

В северокарельском оз. Кривом деструкция органического вещества в среднем превышала продукцию фитопланктона. Отношение A/R только для поверхностного слоя воды было близко к 1 (табл. 4). Скорость минерализации органического вещества в оз. Круглом превышала скорость его новообразования в большей степени, чем в оз. Кривом. Особенно резко выражен был отрицательный биотический баланс в 1968 г., когда отношение A/R даже для поверхностного слоя воды составило 0.7 (табл. 5).

Величины фотосинтеза, измеренные на протяжении вегетационного периода, были использованы для расчета годовой продукции фитопланктона. Поскольку наблюдения велись кислородным

Таблица 8

Биотический баланс водной массы северных озер за вегетационный период (под 1 м²)

| Озеро | Год | A | | R | | A/R |
|------------|------|-------------------|-----|-------------------|------|------|
| | | гС _{орг} | кДж | гС _{орг} | кДж | |
| Кривое | 1968 | 13.4 | 630 | 30.1 | 1410 | 0.44 |
| Круглое | 1968 | 4.0 | 190 | 14.2 | 665 | 0.28 |
| Зеленецкое | 1971 | 1.85 | 87 | 9.0 | 420 | 0.20 |
| Акулькино | 1971 | 0.70 | 33 | 5.7 | 270 | 0.12 |

ным методом, для выражения A и R в кДж принят энергетический коэффициент кислорода 14.2 кДж/гО (см. с. 24). Исследования 1968—1969 гг. показали, что северные озера Кривое и Круглое могут служить примером водоемов с отрицательным балансом органических веществ: превышение R над A , рассчитанных на 1 м² с учетом объемов слоев, составило 125 и 250% (табл. 8). Эти данные свидетельствуют о том, что количество органических веществ, поступающих за год в эти озера с водосбора, превышает, особенно в оз. Круглом, количество органических веществ, образованных за счет фотосинтеза планктона.

В оз. Зеленецком в 1970 г. деструктивные процессы, по данным кислородного метода, и фотосинтез планктона, установленный радиоуглеродным методом, рассчитанные до глубины 5 м, протекали практически с одинаковой скоростью: величины ΣA и ΣR , как средние из четырех серий наблюдений, были близки к 50 мгС·м⁻²·сут⁻¹. В оз. Акулькино по двум наблюдениям скорость деструкции органического вещества в эвфотной зоне, а следовательно, во всей толще воды (фотосинтез наблюдался до дна) значительно превышала скорость фотосинтеза: в среднем $\Sigma A = 50$ и $\Sigma R = 210$ мгС·м⁻²·сут⁻¹.

В 1971 г. для озер Зеленецкого и Акулькино было сделано по 8 съемок суточной продукции фитопланктона. Как и для озер Кривого и Круглого, строилась кривая, отражающая ход величин A в мгС·м⁻² с учетом объемов слоев воды за период наблюдений. Затем графическим способом (показано на рис. 3) рассчитывали продукцию за вегетационный сезон, длительность которого в данном географическом районе около 80 дней (середина июня—конец августа). Аналогичным способом учитывали сезонную трату органических веществ на дыхание планктона. Так как наблюдения над первичной продукцией проводились радиоуглеродным методом, то для перехода от массы ассимилированного углерода к энергии синтезированного органического вещества исходили из того, что ассимиляционный коэффициент для фитопланктона равен 1.25. При этом условии 1 гС эквивалентен 47 кДж (см. с. 24). Окончательные результаты наблюдений над биотическим балансом тундровых озер Зеленецкого и Акулькино сведены в табл. 8. Очень низкий уровень первичной продукции может быть использован, по-видимому, в качестве нижней границы первичной продуктивности олиготрофных озер. Другая отличительная особенность тундровых озер Субарктики — существенное преобладание деструкции органических веществ над скоростью его новообразования фитопланктоном: соотношение A/R даже для поверхностных слоев воды всегда меньше (табл. 7).

Для оценки величин первичной продукции в исследованных нами озерах Севера сопоставим их с величинами, известными для других озер высоких широт. По данным И. В. Баранова (1959), для водоемов КАССР, исследованных им с помощью кислородно-скляночного метода, характерна низкая скорость фотосинтеза планктона — в среднем 0.24 гО₂·м⁻³·сут⁻¹. Автором выделены

Таблица 9

Первичная продукция олиготрофных водоемов ($A_{\text{пов}}$, $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$, ΣA $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$, $\Sigma \Sigma A$, $\text{гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$)

| Водоем | Местоположение | Дата | Метод | $A_{\text{пов}}$ | ΣA | $\Sigma \Sigma A$ | A/R | Литературный источник |
|-----------------------|-------------------|--------------------|-----------------|------------------|--------------|-------------------|------------------------------|--------------------------------|
| Озеро: | | | | | | | | |
| Севан | Армянская ССР | 1958—1959 | Радиоуглеродный | 9 (средн.) | 75 (средн.) | 22.8 | 0.48 (под 1 м ²) | Гамбарян, 1964 |
| Жемчужное | Карельский пер. | Лето 1961—1962 | Кислородный | 3—12 | — | — | — | Баранов, Пшенина, 1963 |
| Крюкламба | Карельская АССР | VII 1959 | Тот же | 100 | 270 | — | — | Харкевич, 1960 |
| Лебяжье | Кольский п-ов | 5 VII 1960 | » » | 6 | 36 | — | 1.0 (поверхн.) | Покровская, 1962 |
| Нелкозеро | То же | 7 VII | » » | 42 | 23 | — | 0.64 (то же) | Тот же |
| Семужье | » » | 11 VII | » » | 21 | 13 | — | 0.63 » » | » » |
| Черное | » » | 29 VII | » » | 99 | 18 | — | 0.25 » » | » » |
| Зимняя Курга | » » | 3 VIII | » » | 33 | 39 | — | 1.45 » » | » » |
| Карбасное | » » | 4 VIII | » » | 9 | 12 | — | 0.44 » » | » » |
| Пыльпявр | » » | 31 VIII | » » | 27 | 17 | — | 1.38 » » | » » |
| Онежское | » » | VIII—IX 1961 | Радиоуглеродный | 25 | 72 | — | 0.26 » » | » » |
| Б. Ходата | Полярный Урал | 14 VIII 1961 | Кислородный | 12 | 150 | — | 1.5 » » | Романенко, 19766 |
| М. Ходата | То же | 2 VIII | Тот же | 3 | 90 | — | 1.0 » » | Покровская, 1964 |
| Кузь-Ты | » » | 28 VIII | » » | 18 | 120 | — | 2.4 » » | Тот же |
| М. Щучье | » » | 11 VIII | » » | 9 | 110 | — | 0.4 » » | » » |
| Урозеро | Карельская АССР | VI—VII 1968 | Радиоуглеродный | 5 | 320 | — | 0.56 » » | Кузнецов и др., 1971 |
| Мунозеро | То же | V—VII | Тот же | 7 | — | — | 0.13 » » | Тот же |
| Укшозеро | » » | VI—VII | » » | 13 | — | — | 0.27 » » | » » |
| Габозеро | » » | VI—VII | » » | 28 | 90 | — | 1.0 » » | » » |
| Пертозеро | » » | VI—VII | » » | 32 | 192 | — | 1.0 » » | » » |
| Кончозеро | » » | VI—VII | » » | 34 | — | — | 0.77 » » | » » |
| Сунозеро | » » | VI—VII 1968 | » » | 70 | — | — | 3.5 » » | » » |
| Канентъявр | Кольский п-ов | VI—VII 1968 | » » | 27—30 | 60—114 | — | 0.46 (под 1 м ²) | Летанская, 1969 |
| Кянтенъявр | То же | VII—VIII 1966 | Кислородный | 18—27 | 66 | — | 1.37 (то же) | Тот же |
| Глубокое | » » | VII—VIII 1966 | Тот же | 30—39 | 71 | — | 0.26 » » | » » |
| Ручьево | » » | VII—VIII 1968 | » » | 195 | 480 | — | 1.0 » » | Волкова и др., 1969 |
| Сандал | Карельская АССР | VIII 1962—1965 | » » | 60 | — | — | 5.0 (поверхн.) | Баранов, 1959 |
| Лижмозеро | То же | VIII—IX 1948, 1949 | » » | 78 | — | — | 1.9 (то же) | Тот же |
| Топозеро | » » | VIII—IX 1948, 1949 | » » | 84 | — | — | 1.3 » » | » » |
| Черное | » » | VIII—IX 1948, 1949 | » » | 33 | — | — | 1.2 » » | » » |
| Озера Канадского щита | Провинция Онтарио | VIII—IX 1948, 1949 | » » | 20 | 179 | — | — | Shindler, Holmgren, 1971 |
| Schrader | То же | VI—VIII 1969 | Радиоуглеродный | 2—8 | 300 | 30 | — | Ostrofsky, Duthie, 1975a |
| Peters | Аляска | Лето, 1961 | Тот же | — | 50 (макс.) | — | — | Hobbie, 1964 |
| Imikruk | То же | Лето, 1961 | » » | — | 21 (макс.) | — | — | Тот же |
| Ikoavik | » » | IX 1959—IV 1961 | » » | 4—97 | — | — | — | Howard, Prescott, 1971 |
| Taхо | » » | IX 1959—IV 1961 | » » | 1—81 | — | — | — | Тот же |
| Финстерталлер | США | 1959—1971 | » » | 0.5—2.6 | 42—259 | 39—58.5 | — | Goldman, Amezaga, 1975 |
| Brooks, Naknek | Австрия | 1968—1970 | » » | 7—19 | 6—260 | 26 | — | Tilzer, 1972 |
| Waldo | Аляска | VI—IX 1957 | » » | 3.5 (средн.) | 158 (средн.) | 300 | — | Goldman, 1960, 1961 |
| Б. Харбей | США | VII—X 1969 | » » | 60—300 | 44.5 (макс.) | 40 | — | Malueg et al., 1972 |
| Водохранилища: | Коми АССР | VII—IX 1968, 1969 | Кислородный | — | 120—210 | — | 0.65 (под 1 м ²) | Пырина, Гецен, Вайнштейн, 1976 |
| Череповецкое | | V—X 1963, 1964 | Радиоуглеродный | 290 (макс.) | 400 (макс.) | 7—11 | 0.1 (то же) | Марголина, 1967 |
| Камское | | VII 1961 | Тот же | 17—109 | 9—132 | — | 0.014—0.027 (поверхн.) | Романенко, 19676 |
| Свирское | | VIII 1961 | » » | 25—103 | 24—142 | — | 0.013—0.50 (то же) | Тот же |

в отдельную группу гумифицированные озера, отличающиеся высокой обратимостью процессов продукции и деструкции органических веществ. Для поверхностного слоя воды этих озер отношение A/R обычно близко к 1.

К этой группе низкопродуктивных дистрофированных озер можно отнести оз. Круглое (в 1968 г. в среднем за вегетационный период у поверхности $A=30 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$ и $A/R=0.73$; в 1969 г. $A=45 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$ и $A/R=0.93$) и оз. Акулькино (у поверхности в 1970 г. $A=30 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$ при $A/R=0.75$; в 1971 г. $A=8 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$ при $A/R=0.12$). По данным Н. С. Харкевича (1960), в малых лесных озерах Карелии (в ламбах), которые, как и озера Акулькино и Круглое, имеют заболоченный водосбор, небольшие глубины и малую прозрачность, первичная продукция довольно велика — около $1 \text{ гO}_2 \cdot \text{м}^{-2}$, или $300 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-2}$ за сутки в середине лета. В озерах Круглое и Акулькино с окрашенной водой максимальные за вегетационный сезон величины фотосинтеза значительно меньше: в первом озере в 1968 г. $\Sigma A=63 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-2}$, во втором в 1970 г. $\Sigma A=50 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-2}$ и в 1971 г. — $15 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-2}$ за сутки.

Т. Н. Покровская (1962) объединяет в отдельную группу ряд озер Кольского п-ова с большими глубинами и высокой прозрачностью воды (более 4 м). В этих озерах фотосинтез с глубиной убывает плавно, максимальная за лето суточная скорость фотосинтеза невелика — около $90 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-3}$ и $300 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-2}$. Озера Кривое и Зеленецкое имеют в основном те же особенности, что и озера названной группы: при прозрачности воды 4.5—5.0 м в оз. Кривом максимальная за сезон первичная продукция была равна $65 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-3}$ и $155 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-2}$ за сутки в 1968 г.; в оз. Зеленецком в 1970 г. — $31 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-3}$ и $78 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-2}$ за сутки.

Первичная продукция планктона за год только в оз. Кривом входит в интервал величин, приведенных Г. Г. Винбергом для малопродуктивных и олиготрофных водоемов, — $10\text{—}30 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2}$ (табл. 3). В озерах Круглом, Зеленецком и Акулькино продукция фитопланктона менее $10 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$. Очень низкими величинами первичной продукции, которые близки к полученным нами для субарктических озер Зеленецкое и Акулькино, отличаются арктические озера Аляски (Hobbie, 1964). Очевидно, озера с таким слабопродуктивным фитопланктоном не являются исключением из правил и могут быть выделены условно в группу малопродуктивных озер Севера.

В табл. 9 представлены некоторые литературные данные для олиготрофных пресных водоемов мира. Величины фотосинтеза получены разными методами. Скорость деструкции измерялась в основном кислородным методом. Для 7 карельских озер R рассчитывалось по гетеротрофной ассимиляции $^{14}\text{CO}_2$ (см. с. 19), т. е. во внимание принималась только бактериальная деструкция (Кузнецов и др., 1971). По литературным материалам, продукция фитопланктона в олиготрофных водоемах озерного типа варьирует в основном в пределах $3\text{—}140 \text{ мгС} \cdot \text{м}^3 \cdot \text{сут}^{-1}$ у поверхности

и $9\text{—}320 \text{ мгС} \cdot \text{сут}^{-1}$ под 1 м^2 . Очень низкие величины фотосинтеза отмечены для высокоширотных озер (Hobbie, 1964; Howard, Prescott, 1971), высокогорных (Гамбарян, 1964; Tilzer, 1972; Goldman, Amezaga, 1975) и для маломинерализованных озер Канадского щита (Schindler, Holmgren, 1971; Ostrofsky, Duthie, 1975a, 1975b).

В северокарельских озерах Кривом и Круглом и в тундровых озерах Зеленецком и Акулькино фотосинтез у поверхности был равен в среднем за сезон соответственно 30, 42, 11 и $8 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$, а под 1 м^2 — 90, 35, 28 и $8 \text{ мгС} \cdot \text{сут}^{-1}$. Как видно, для озер Зеленецкого и Акулькино средние величины первичной продукции близки к наименьшим из известных величин для олиготрофных озер.

Сопоставление собственных материалов по северным озерам с литературными позволяет заключить, что низкопродуктивные водоемы отличаются, как правило, отрицательным биотическим балансом. По-видимому, в водоемах олиготрофного типа доля фитопланктона в общем количестве органической взвеси, снижается до такого уровня, когда в продукционных процессах большее значение приобретает не автохтонное взвешенное органическое вещество, а поступающее в водоем извне.

Таким образом, применение стандартных методов определения скорости фотосинтеза планктона (кислородно-скляночный метод на озерах Кривом, Круглом и радиоуглеродный — на Зеленецком и Акулькино) и деструкции органических веществ по снижению содержания растворенного кислорода в затемненных склянках позволило отметить следующие самые характерные черты продукционного процесса в северных озерах: низкая величина первичной продукции ($0.7\text{—}13.5 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$) и большой удельный вес аллохтонных органических веществ (отношение $\Sigma A/\Sigma R$ меньше 1).

Озеро Байкал

Состояние изученности первичной продукции

Изучение первичной продукции планктона оз. Байкал представляет несомненный интерес как для познания биологической продуктивности этого уникального водоема, так и для выяснения способности к биологическому самоочищению крупнейшего по запасу пресной воды озера на земле.

Своеобразие пелагиали Байкала заключается в большой мощности трофогенного слоя. Благодаря высокой прозрачности воды он достигает 25—30 м, а фотосинтез проникает до глубин 60—70 м (Вотинцев, 1961, 1975; Вотинцев, Поповская, 1966, 1973, 1974; Москаленко, 1971, 1973; Вотинцев и др., 1975). В результате первичная продукция при низких показателях ее в 1 м^3 значительна под 1 м^2 поверхности водоема. Поэтому Байкал чаще всего

относят к вторично олиготрофным водоемам (Самарина, 1960; Вотинцев, Поповская, 1966; Вотинцев и др., 1972).

В закрытых районах озера, отличающихся небольшими глубинами, обеспечивается быстрый прогрев воды летом. Здесь условия для фотосинтеза более благоприятны, но в расчете на 1 м² поверхности первичная продукция значительно ниже, чем в пелагиали (Самарина, 1960; Вотинцев, 1971). При сравнении величин фотосинтеза для глубоководных районов и для мелководий особенно наглядно проявляется вторичная олиготрофия озера. Например, в прол. Малое Море валовая продукция фитопланктона в столбе воды за периоды летней вегетации 1964—1968 гг. возросла от мелководных эвтрофированных участков, где прозрачность воды по диску Секки 4—5 м, по направлению к глубоководью с прозрачностью до 12 м от 36.5 до 76.5 гС·м⁻² (Вотинцев, 1971).

Судя по многолетним данным (1937—1939, 1948, 1952—1955 гг.) суточная валовая продукция фитопланктона в летне-осенний период составляла в среднем всего 3—5 мгС·м⁻³. Весной начиная с апреля, она возрастала до 15, а в урожайные по мелозире годы до 150—200 мгС·м⁻³ (Вотинцев, Самарина, 1957; Самарина, 1960; Вотинцев, Поповская, 1966).

В сентябре 1963 г. была проведена съемка суточных скоростей фотосинтеза радиоуглеродным методом в поверхностных слоях воды (Кузнецов и др., 1964). Определения на ряде станций по правкам на вертикальное распределение фитопланктона позволили отметить его накопление на глубинах 3—15 м. В открытой части Байкала фотосинтез варьировал от 8 до 20 мгС·м⁻³, т. е. в границах погрешности кислородно-скляночного метода. На большинстве станций скорость фотосинтеза под 1 м² была в пределах 40—60 мгС. Среди них наиболее продуктивными оказались Чивыркуйский залив и Селенгинское мелководье: 200 мгС под 1 м².

Наблюдения над валовой первичной продукцией и деструкцией органического вещества в пелагиали северного Байкала проводились с июня по октябрь 1967 г. (Вотинцев и др., 1969). В этот район впадает много притоков, среди которых наиболее крупный р. Верхняя Ангара. В весенне-летний период с притоками вносятся биогенные элементы, стимулирующие фотосинтетическую активность водорослей, которая превосходит подчас таковую в других районах Байкала. Интенсивность A и R выражалась следующими величинами: 20—100 и 10—70 мгС·м⁻³·сут⁻¹ в поверхностном слое воды. Максимальные ΣA и ΣR отмечены в июне: 1200 и 500 мгС·м⁻²·сут⁻¹.

Годовая валовая продукция фитопланктона по данным 1948—1955 гг. колебалась в узких пределах — 150—200 г С под 1 м², но в годы с массовым развитием мелозир достигала 210—270 гС (Самарина, 1960). В 1964—1965 гг. она равнялась 110 гС (Вотинцев, Поповская, 1967). И наконец, результаты наблюдений в 1964—1968 гг. показали, что величина валовой первичной про-

дукции по озеру в целом изменялась от 70 до 160 при средней 120 гС·м⁻²·год⁻¹ (Вотинцев, 1971; Москаленко, 1971).

Во все годы, кроме 1963, наблюдения над фотосинтезом велись кислородно-скляночным методом. В сравнительных целях в ряде случаев использовали иные методы наблюдений. Например, рассчитывалась скорость фотосинтеза на основании суточных колебаний содержания растворенного кислорода в открытой воде по данным 1955 г. (Самарина, 1960; Вотинцев, 1961). Наблюдения велись вдали от берега, где донная растительность отсутствует. Расчетные величины фотосинтеза всегда превышали результаты кислородно-скляночного метода. Это несоответствие объясняется следующими возможными причинами: 1) неравномерностью скорости обмена кислорода между водоемом и атмосферой в течение суток; 2) перемещением водных масс с различным содержанием кислорода под влиянием стогно-нагонных явлений и внутренних волн.

В Байкале наблюдается прямая связь между величинами первичной продукции и содержанием в воде органических соединений азота и фосфора (Тарасова, Вотинцев, 1971). В процессе построения фитопланктоном органических форм азота и фосфора из воды утилизируется эквивалентное количество этих элементов в минеральной форме. Зная, как изменяется в воде концентрация минеральных форм N и P и относительное наличие этих элементов в органическом веществе водорослей, можно получить представление об интенсивности фотосинтетического процесса, протекающего в водоеме. Однако годовая первичная продукция оз. Байкал, вычисленная по данным сезонных изменений нитратного азота (нитритный и аммонийный азот практически отсутствуют) оказалась в 1.5—2 раза ниже по сравнению с результатами кислородно-скляночного метода (Вотинцев, 1961). По-видимому, сказался недоучет биогенных элементов, поступающих в эвфотную зону из придонных слоев воды.

Интересна попытка оценить продукцию фитопланктона по данным биохимического потребления кислорода (Вотинцев, 1967) и окисляемости воды (Вотинцев, 1970). Величина первичной продукции в 1957 г., рассчитанная по БПК₁, не намного превысила измеренную для этого же года кислородно-скляночным методом — 260 гС под 1 м². Вычисленная по окисляемости воды величина первичной продукции за 1950—1960 гг. изменялась в границах 80—135 при средней 107 гС под 1 м² за год, которая близка к полученной кислородно-скляночным методом в последующие 1964 и 1965 гг. — 110 гС·м⁻²·год⁻¹.

Большая роль в первичной продуктивности оз. Байкал принадлежит водорослям рода *Melosira*, биомасса которых особенно велика весной. Наблюдения кислородным методом, проведенные подо льдом весной 1964 г. в районе пос. Лиственничное (Вотинцев, Поповская, 1965), показали, что максимум численности располагался на глубине 5—10 м. Валовая первичная продукция за 1 сут для трофогенного слоя составила 7.5% от начальной био-

массы. Исходя из сезонной динамики биомассы водорослей в верхнем 10-метровом слое и принимая P/V равным 0.075, были подсчитаны суточные значения продукции мелозеры, а по ним — продукция за период ее вегетации. Последняя составила 9.5 гС под 1 м², т. е. около 10% годовой продукции всего фитопланктона.

На весну 1965 г. пришелся урожай перидиней рода *Gimnodium*. Для выяснения продукционных возможностей перидиней изучался их фотосинтез кислородным методом и время генерации на разных глубинах (Поповская, Вотинцев, 1967). Наблюдения велись в районе пос. Лиственничное, вблизи истока р. Ангары. При толщине льда 80 см и температуре 0.1—0.6° вода сильно «цвела». В верхнем 10-метровом слое воды средняя за 100 дней вегетации биомасса равнялась 3.6 г·м⁻³, суточный P/V -коэффициент — 0.42. С учетом химического состава водорослей валовая первичная продукция за этот период была равна 55 гС под 1 м². Общая продукция фитопланктона южного Байкала в этот год была близка к 85 гС под 1 м², т. е. на долю перидиней пришлось 65% годовой продукции фитопланктона.

В 1962—1963 гг. на Селенгинском мелководье была поставлена серия опытов по определению продукции фитопланктона прямым учетом генераций водорослей и кислородно-скляночным методом одновременно (Глазунов, Кожова, 1966). Увеличение биомассы фитопланктона в светлых склянках обозначалось как эффективная продукция ($A_{эф}$). Последняя всегда была во много раз ниже продукции, измеряемой кислородным методом: $A_{эф} = 3—70$ и $A_{вал} = 40—480$ мгС·м⁻³·сут⁻¹. Сходную картину показали наблюдения последующих лет — изменение величин фотосинтеза не всегда соответствовало динамике биомассы водорослей (Вотинцев, Поповская, 1967; Вотинцев и др., 1971; Кожова, 1973а, 1973б). Весной при большой биомассе суточные P/V -коэффициенты были сравнительно небольшими — 0.5—1.6. Это соотношение резко увеличивалось в августе. При очень низкой биомассе (десятые доли грамма под 1 м² в слое воды 0—25 м) P/V -коэффициенты достигали гигантских значений — 11—44. Одна из вероятных причин такого несоответствия — недоучет мельчайших форм фитопланктона в отстоянных пробах. В Байкале развиваются виды синезеленых водорослей, которые по своим размерам (1.5—3.0 мкм) должны быть отнесены к ультрамикропланктонным (Поповская, 1966, 1971, 1975). За их счет в летний период создается около 60—70% общей валовой первичной продукции (Вотинцев, 1971; Вотинцев и др., 1972).

В Байкале отмечают два максимума эффективности использования фитопланктоном энергии солнечной радиации. Годовой максимум приходится на период вегетации весеннего фитопланктона, когда водорослями утилизируется до 3% (в среднем 0.7% суммарной радиации. Второй максимум наблюдают обычно в августе — 0.2%. В среднем за год эффективность утилизации невелика — 0.055% (Вотинцев, Мещерякова, 1969; Вотинцев, Попов-

ская, 1974). По результатам многолетних наблюдений годовая валовая продукция фитопланктона колеблется около средней 120 гС под 1 м² (Вотинцев, 1971, 1975; Москаленко, 1973, 1975; Мещерякова, 1975), что эквивалентно 5600 кДж. Таким образом, наблюдения над продукцией байкальского фитопланктона проводились неоднократно, преимущественно кислородно-скляночным методом.

Определения первичной продукции планктона в Байкале с помощью метода ¹⁴С имели эпизодический характер (Кузнецов, 1955; Кузнецов и др. 1964). Они были проведены в сентябре 1950 и 1963 гг. Этот же метод был применен нами на Байкале спустя 10 лет после опытов С. И. Кузнецова. Продукцию фитопланктона измеряли в июле—сентябре 1973 и 1974 гг. вблизи пос. Лиственничное и в августе 1975 г. на 17 точках в разных районах озера (рис. 15). Работа проводилась на базе Лимнологического института Сибирского отделения АН СССР.



Рис. 15. Расположение станций наблюдений на оз. Байкал.

Результаты наблюдений 1973—1975 гг.

Для решения вопросов, тесно связанных с оценкой качества природных вод, например для выяснения степени нагрузки водоемов веществами эвтрофирующего действия или для идентификации элементов минерального питания, лимитирующих развитие фитопланктона, широко применяют метод биологических испытаний воды (bioassay) в разнообразных его вариантах (Goldman, Carter, 1965; Goldman, Armstrong, 1969; Sakamoto, 1971; Kimmel, Lind, 1972; Moss, 1973; Paerl, Goldman, 1973; Петрова, Шерман, 1973; Schelske et al., 1975; Allen, Ocevski, 1976; Кабанова, Доманов, 1976; Бульон и др., 1977; Robarts, Southall, 1977). Метод заключается в анализе изменений, происходящих в процессах жизнедеятельности водных организмов под влиянием добавленных в изолированные объемы воды биологически активных веществ (минеральных и органических форм азота и фосфора, микроэлементов, компонентов промышленных сбросов и т. д.).

В 1973 г. с 19 VII по 20 IX и в 1974 г. с 20 VII по 13 IX помимо наблюдений на озере нами были проведены опыты по выяснению влияния очищенного стока целлюлозного завода на фито- и зоопланктон Байкала. Мешки объемом 1.2—1.8 м³, изготовленные из светопроницаемой полиэтиленовой пленки, заполняли водой в при-

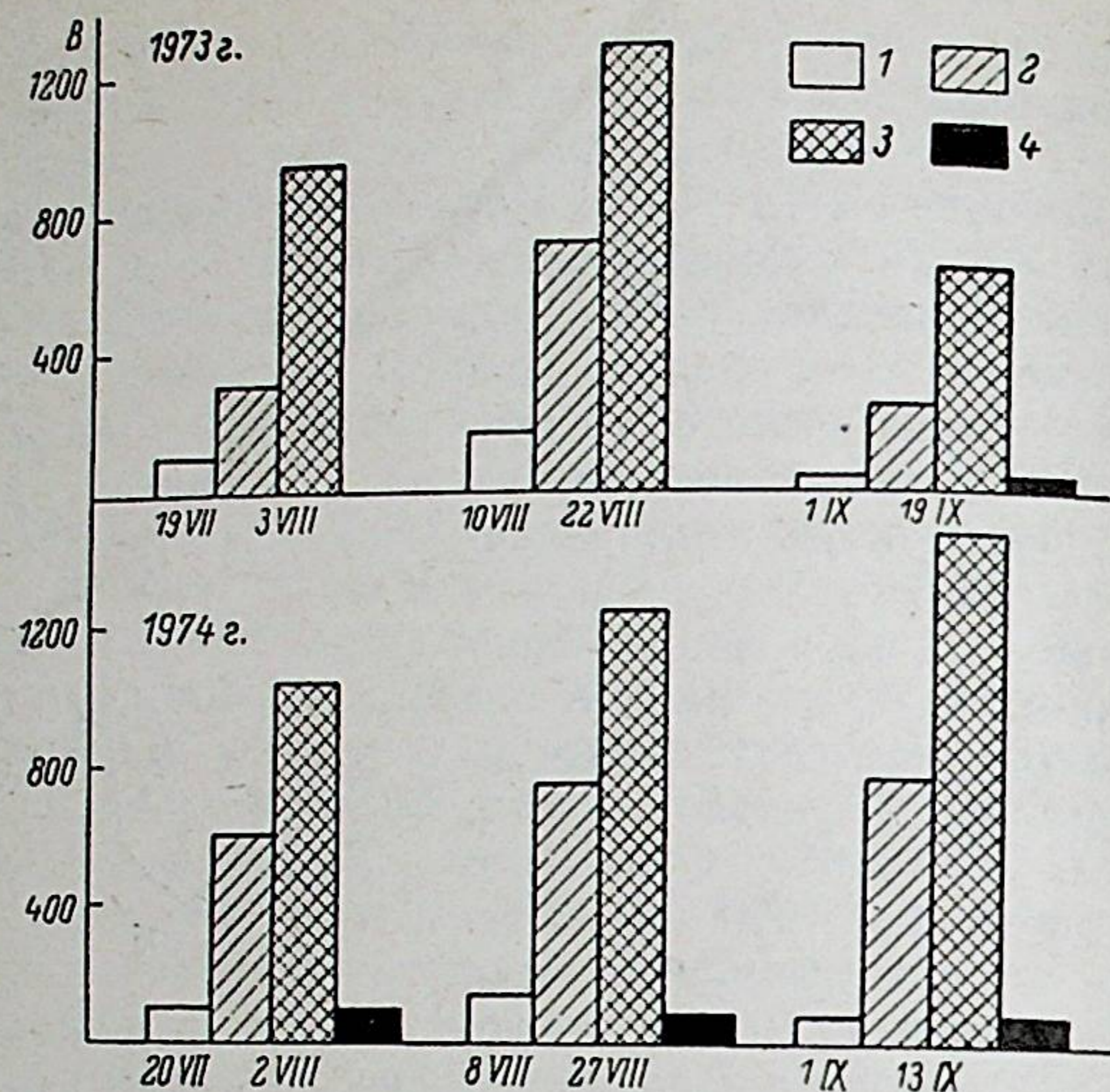
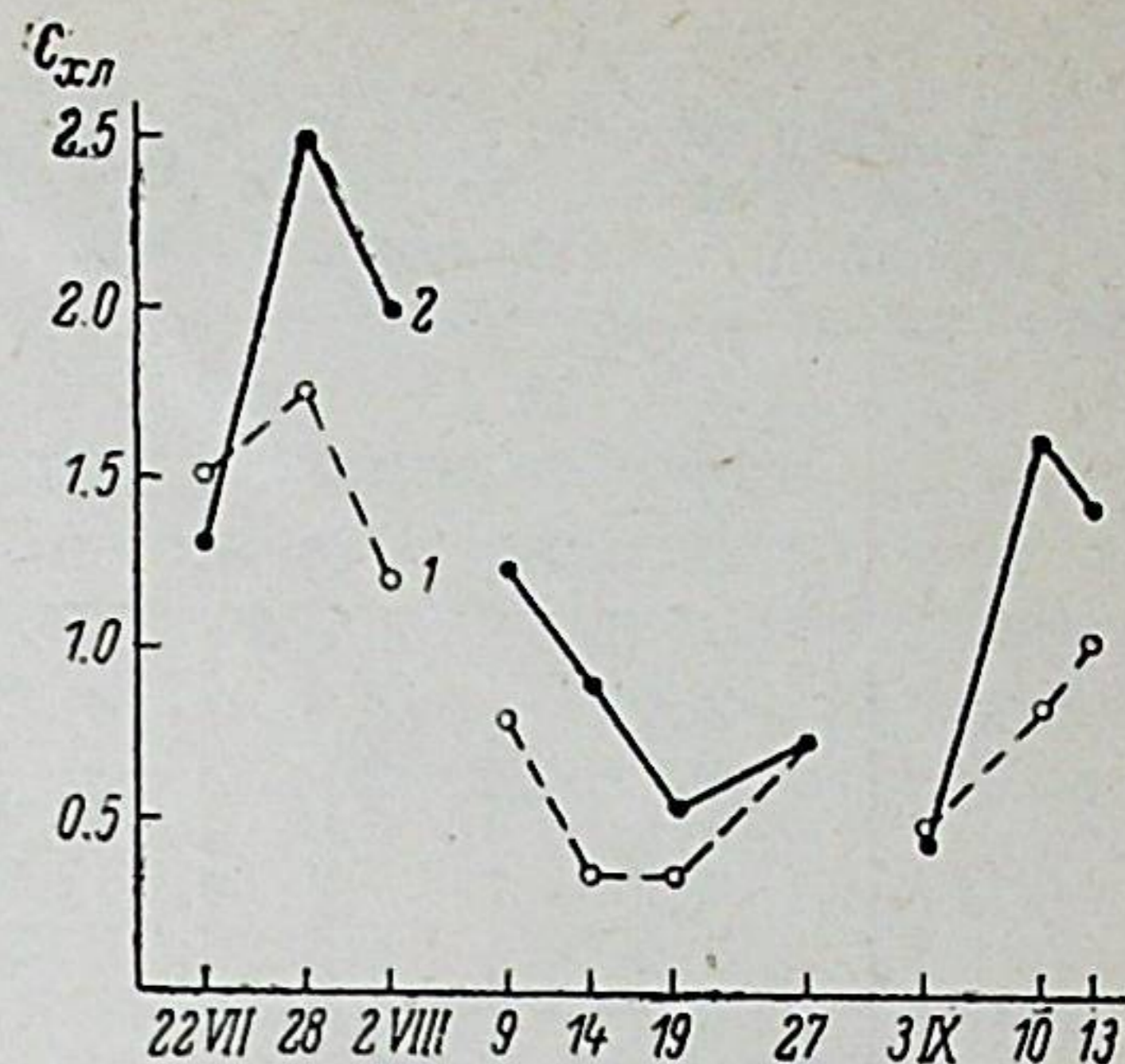


Рис. 16. Биомасса фитопланктона (B , $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$ сыр. в.) в изолированных объемах воды в начале эксперимента (1), в объемах с чистой (2) и загрязненной проточкой (3) водой в конце эксперимента; 4 — биомасса в озере в окончании эксперимента.

брежной точке южного Байкала, вблизи р. Ангары. В опытные мешки вносили проточку Байкальского целлюлозного завода (БЦЗ) до разведения 1 : 30 (в 1973 г.) и 1 : 60 (в 1974 г.). Контролем служили емкости без добавок проточки. Заполненные мешки прикрепляли к подводным поплавкам и погружали на глубину 2 м. Всего было поставлено шесть серий опытов с экспозициями от 1 до 20 сут. Каждая серия состояла из трех контрольных и трех опытных мешков. Отбор проб из них для определения скорости фотосинтеза планктона (радиоуглеродным методом), содержания хлорофилла a , рН воды, концентрации растворенного кислорода ионов HCO_3^- производили 3—4 раза в течение каждой серии наблюдений, на осадочный фитопланктон — в начале ее и в конце.

Метод изоляции воды в пластиковых мешках неоднократно применялся в гидробиологической практике для решения вопросов первичного продуцирования (Goldman, 1962; Antia et al., 1963; Gächter, 1968; Schelske, Stoermer, 1971; Schnitzler, 1972) гетеротрофной активности бактерий (Hall, 1975), при изучении степени выедания зоопланктоном водорослей (Porter, 1972, 1973). Однако описание метода, в частности способ заполнения мешков и подвешивание их в толще воды, отбор проб из них, практически отсутствует. Нам следовало учесть специфику наших экспериментов, а также гидрологические и метеорологические особенности

Рис. 17. Содержание хлорофилла a ($C_{\text{хл}}$) в контрольных (1) и опытных мешках (2), 1974 г.



оз. Байкал, от которых в значительной мере зависела сохранность мешков, изготовленных из непрочного материала. Метод изолированных пластиковых мешков, примененный на Байкале, подробно рассмотрен в статье автора (Бульон, 1976а). Ниже приведены результаты наблюдений над фитопланктоном с помощью этого метода.

В контрольных и опытных мешках, как и в озере, всегда доминировали диатомовые водоросли, которые составляли 55—84% общей численности фитопланктона. Наиболее часто встречались *Nitzschia aciculata*, *Synedra* sp., *Cyclotella minuta* и *Asterionella formosa*. Второе место по численности занимали зеленые. Массовыми среди них были *Sphaerocystis* sp. и *Ankistrodesmus pseudomirabilis*. За 12—20 сут экспозиции численность и биомасса всех видов в контроле возросла в 3—10 раз, в опыте в 8—20 раз по сравнению с исходным уровнем (рис. 16).* Рост численности и биомассы водорослей в замкнутых объемах был связан прежде всего с отсутствием возможности осадения клеток на глубину ниже эвфотной зоны, что имеет место в озере. Такую же тенденцию к прудоподобной системе в пластиковых мешках отмечают и другие авторы, проводившие сходные с нашими эксперименты с морской (Antia et al., 1963) и озерной водой (Porter, 1972).

Концентрация хлорофилла a , подобно биомассе фитопланктона, была выше в воде опытных мешков (рис. 17). Относительное содержание хлорофилла в сырой биомассе водорослей колебалось в пределах 0.06—0.35%, без существенного различия между контролем (в среднем 0.24%) и опытом (в среднем 0.20%). В отличие от наших результатов на загрязненных участках р. Днепра по сравнению с чистыми было обнаружено более высокое относительное содержание хлорофилла a — $0.22\% \pm 0.06$ против $0.13\% \pm 0.02$ (Михеева, 1973).

По данным первичной продукции планктона, измеренной с помощью радиоуглеродного метода, различия между опытом и контролем не установлено (табл. 10). В среднем за два летних периода наблюдений скорость фотосинтеза в контрольных и опытных мешках была близка к $5 \text{ мг } \text{C} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$. Несовпадение между показаниями радиоуглеродного метода и биомассой фитопланктона может

* Автор глубоко признателен Г. И. Поповской за обработку проб фитопланктона.

Таблица 10

Скорость фотосинтеза по радиоуглеродному методу (A , $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$) и эффективная продукция ($A_{\text{эф}}$, $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$ сыр. биомассы за сутки) фитопланктона в контрольных и опытных мешках

| Год | A | | $A_{\text{эф}}$ | | $A/A_{\text{эф}}$ | |
|------|----------|------|-----------------|------|-------------------|------|
| | контроль | опыт | контроль | опыт | контроль | опыт |
| 1973 | 4.1 | 3.6 | 11 | 44 | 0.37 | 0.08 |
| | 7.3 | 8.5 | 41 | 78 | 0.18 | 0.11 |
| | 4.5 | 4.0 | 9 | 24 | 0.50 | 0.17 |
| 1974 | 8.1 | 7.5 | 35 | 57 | 0.13 | 0.13 |
| | 3.0 | 1.8 | 27 | 48 | 0.11 | 0.04 |
| | 3.2 | 2.2 | 44 | 87 | 0.07 | 0.03 |

быть объяснено, если сравнить скорость фотосинтеза (A) с эффективной продукцией, рассчитанной по приросту биомассы водорослей ($A_{\text{эф}}$). Средняя за экспозицию эффективная продукция определялась по формуле

$$A_{\text{эф}} = \frac{\ln B_t - \ln B_0}{t} \sqrt{B_0 \cdot B_t}, \quad (11)$$

где $A_{\text{эф}}$ — в $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$ сырого вещества за сутки, B_0 и B_t — биомасса фитопланктона в $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$ сырого вещества в начале и в конце инкубации пластиковых мешков, t — экспозиция в сутках.

При сравнении $A_{\text{эф}}$ со средними за период наблюдения величинами фотосинтеза ($A = \sqrt[n]{A_1 \cdot A_2 \cdot \dots \cdot A_n}$) принимали, что в сырой биомассе фитопланктона содержится 10% органического углерода. В итоге получены следующие средние величины: в контроле $A = 5.0 \pm 0.9$, $A_{\text{эф}} = 2.5 \pm 0.6$; в опыте $A = 5.4 \pm 1.2$, $A_{\text{эф}} = 5.3 \pm 1.0 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$ (при $n=6$). В первом случае разность между скоростью фотосинтеза водорослей и скоростью прироста биомассы ($A - A_{\text{эф}}$) в высшей степени достоверна, во втором — значения их одинаковы.* Так как средние величины A и $A_{\text{эф}}$ совпадают в опыте и различаются в контроле, можно предположить, что после добавления промстока продукция фитопланктона эффективнее использовалась на рост клеток, т. е. доля суточной первичной продукции, трансформируемая водорослями до CO_2 при дыхании, ниже, чем в контроле. По-видимому, при отсутствии загрязнений (контроль) около половины суточной продукции тратилось на дыхание. Иными словами, величины фотосинтеза измеренные с помощью радиоуглеродного метода, в опытных мешках были близки к чистой продукции фитопланктона, в контрольных — к валовой первичной продукции.

Таким образом, наблюдения над фитопланктоном в изолированных объемах воды с помощью хлорофильного метода и метода

* Оценка разности производилась по формуле Н. А. Плохинского (1970).

прямого счета клеток позволили отметить эффект эвтрофирования в присутствии малых концентраций очищенных стоков БЦЗ. С прибавкой промстока к байкальской воде в соотношении 1 : 30 и 1 : 60 численность фитопланктона, его биомасса и содержание хлорофилла a возрастали в пластиковых мешках за 12—20 сут инкубации в 2—3 раза по сравнению с контролем. Избирательного влияния промстока на отдельные виды водорослей не отмечено.

Суточная скорость фотосинтеза в пластиковых мешках и в озере колебалась в пределах $1.5 - 14.0 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-3}$ при среднем значении $5.0 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-3}$ (табл. 10 и 11). Эти величины значительно ниже полу-

Таблица 11

Скорость фотосинтеза (A , $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$), содержание хлорофилла a в планктоне ($C_{\text{хл}}$, $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$) и суточное ассимиляционное число (САЧ, $\text{мгС} \cdot \text{мг}^{-1}$) для фитопланктона оз. Байкал

| Дата | Место отбора проб | A | $C_{\text{хл}}$ | САЧ |
|--------------|-----------------------|-----|-----------------|------|
| 1 IX 1973 | ЛИН, 100 м от берега | 2.0 | 0.85 | 2.3 |
| 20 IX 1973 | То же | 5.0 | 0.55 | 9.1 |
| 29 IX 1974 | ЛИН, глубина 1 м | 8.5 | 0.80 | 10.6 |
| | | 7.0 | 1.60 | 4.4 |
| | | 8.0 | 2.45 | 3.2 |
| 30 VIII 1974 | БЦЗ, 100 м от берега | 1.5 | 1.15 | 1.3 |
| | 200 м от берега | 1.5 | 0.85 | 1.8 |
| | Центр разреза БЦЗ—ЛИН | 3.0 | 0.40 | 7.5 |
| | ЛИН, 100 м от берега | 0.7 | 0.70 | 1.0 |

Примечание. ЛИН — Лимнологический институт.

ченных для разных точек Байкала с помощью кислородно-скляночного метода. Например, в районе пос. Большие Коты (Самарина, 1960), в Селенгинском мелководье (Глазунов, Кожова, 1966) и в северном Байкале (Вотинцев и др., 1969) продукция фитопланктона составляла $0.06 - 0.32 \text{ мгO}_2 \cdot \text{л}^{-1}$, что при ассимиляционном коэффициенте, равном 1.25, эквивалентно $18 - 90 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-3}$. Наши данные сопоставимы с величинами первичной продукции, измеренными С. И. Кузнецовым с сотрудниками для открытого Байкала методом ^{14}C (Кузнецов и др., 1964).

При нанесении на график величин ассимиляции ^{14}C и других показателей фотосинтеза, измеренных в замкнутых объемах пластиковых мешков, относительно температуры воды получаем криволинейные зависимости (рис. 18). Построенные таким образом кривые указывают на наличие довольно узкого температурного оптимума для процесса фотосинтеза. По материалам 1973 г. фотосинтез протекал с наибольшей скоростью при температуре воды около 9° . По данным 1974 г. определить конкретный температурный оптимум не удалось из-за недостатка градаций температуры. Тем не менее, суммируя двухлетний материал, наблюдаем максимальные значения скорости фотосинтеза и активной реак-

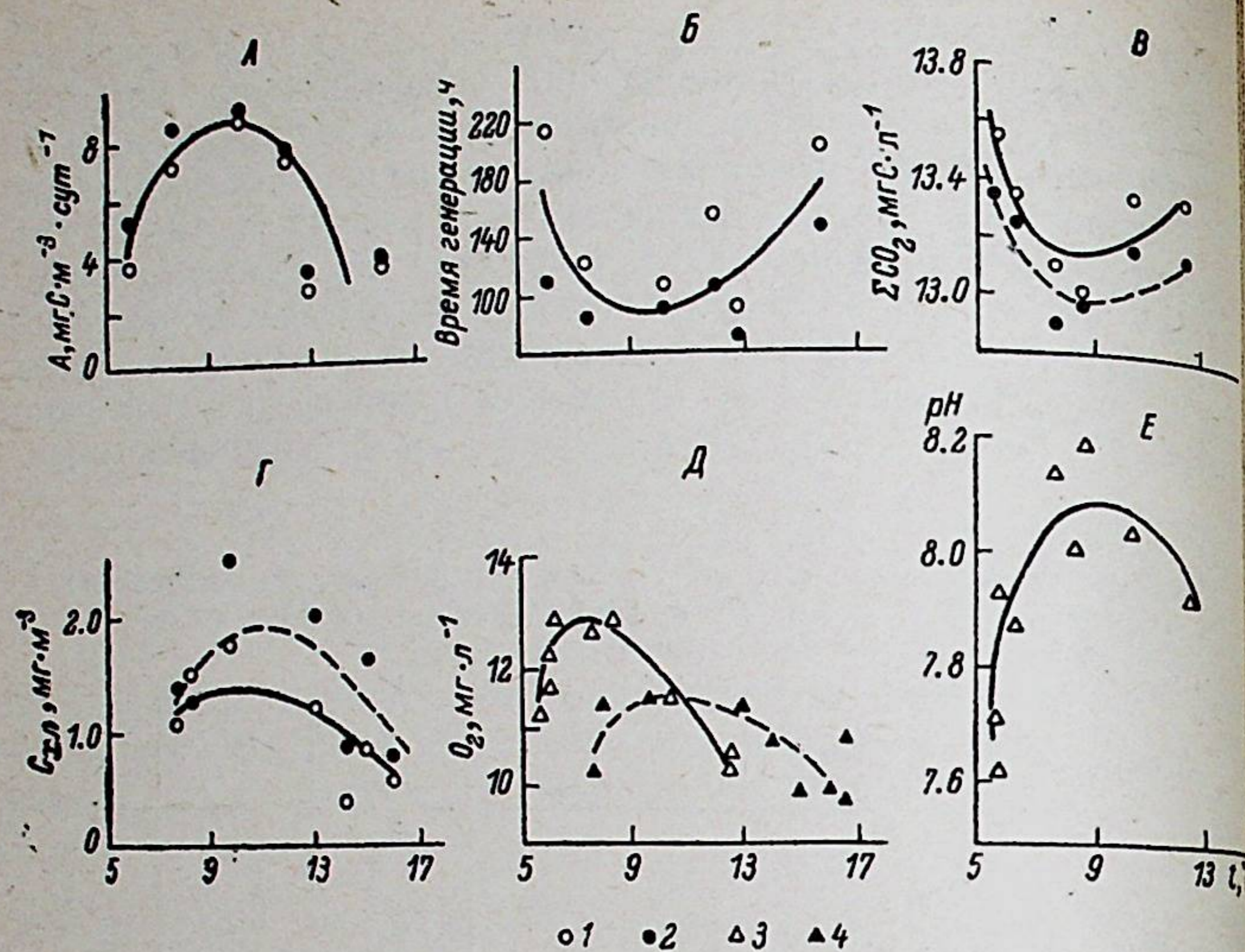


Рис. 18. Зависимость величин показателей интенсивности фотосинтеза планктона в пластиковых мешках от температуры воды.

А, Б — данные за 1973 и 1974 гг.; В — 1973 г.; Г — 1974 г. (1 — чистая вода, 2 — загрязненная проточкой); Д, Е — данные для чистой воды (3 — 1973 г., 4 — 1974 г.)

ции воды, наименьшее время генерации водорослей, наибольшее содержание хлорофилла *a*, растворенного кислорода и минимальное содержание общей углекислоты в воде пластиковых мешков при средней за вегетационный период температуре.

В августе 1975 г. первичную продукцию планктона в разных точках Байкала определяли радиоуглеродным методом в модификации Ю. И. Сорокина. Коэффициенты K_p измеряли на четырех точках: станции 2, 5, 8 и 13 (рис. 15). Здесь батометром отбирали воду с поверхности озера и с глубин, равных $0.5S$, S , $2S$, $3S$, где S — прозрачность воды. Воду разливали по светлым и затемненным склянкам и экспонировали с ^{14}C -содой 1 сут на палубе судна в стеклянном аквариуме с проточной водой. Коэффициенты K_p определяли на ст. 16 с прозрачностью воды 4.5 м. Для этого отбирали пробы воды с поверхности озера, вносили радиоуглерод и инкубировали в течение 1 сут на горизонтах 0, 0.5, 1, 3, 4, 6, 8, 10 и 12 м. Пробы, отобранные для измерения K_p и K_T , после экспозиции отфильтровывали сквозь мембранные фильтры *sinrog* с размером пор 0.23 мкм.

На одной из точек, выбранных для измерения коэффициентов K_p , прозрачность воды составила 10.5 м (ст. 5), на трех других точках (станции 2, 8 и 13) — 5–5.5 м. Средние для всех четырех точек значения K_p были следующие: поверхность — 1.00 , $0.5S$ —

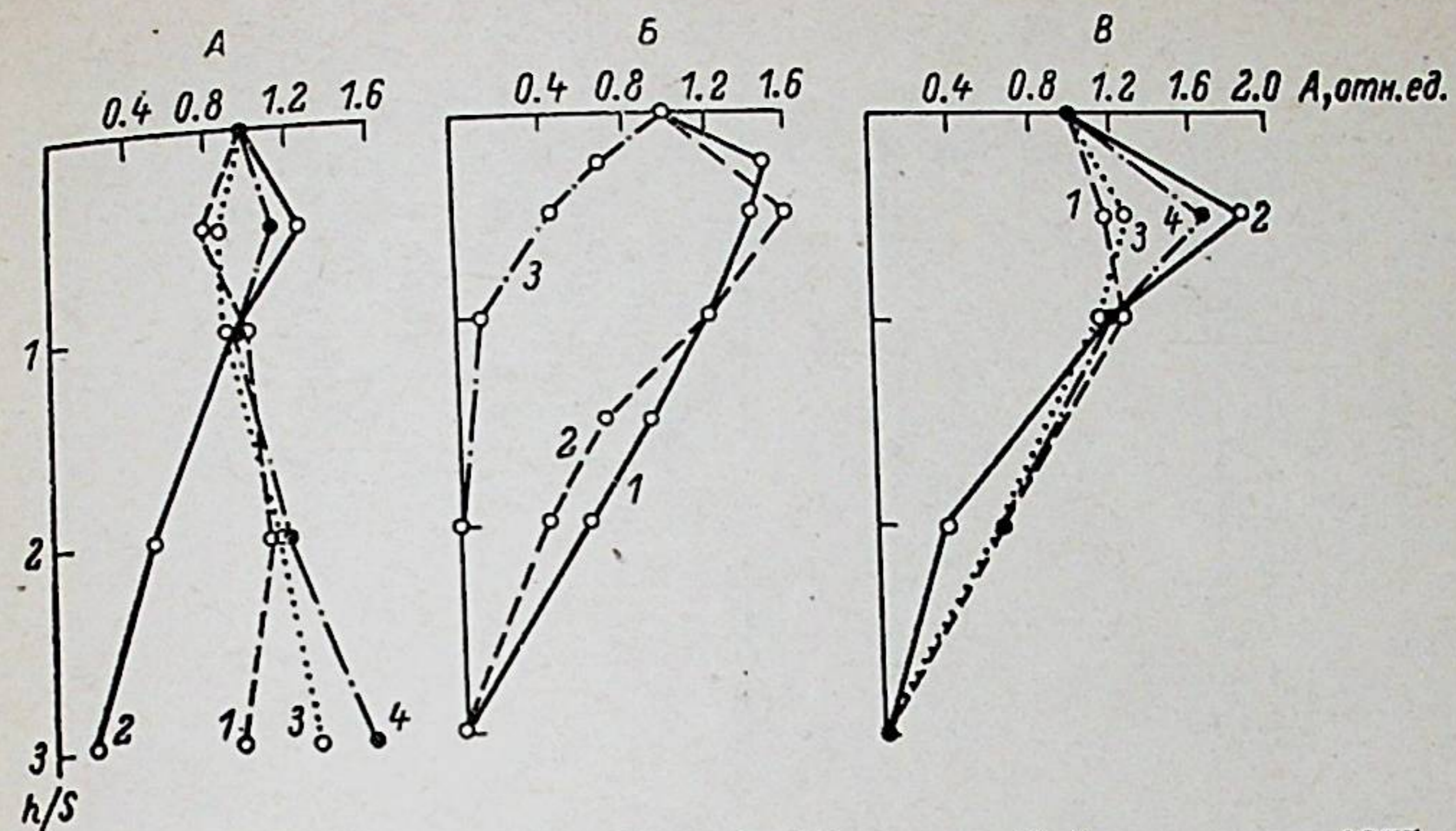


Рис. 19. Кривые K_p (А), K_T (Б) и K_c (В) для оз. Байкал, август 1975 г.
А, В: 1 — ст. 2, $S=5.5$ м; 2 — ст. 5, $S=10.5$ м; 3 — ст. 8, $S=5.5$ м; 4 — ст. 13, $S=5.0$ м.
Б: 1 — оз. Байкал; 2 — Рыбинское водохранилище; 3 — оз. Зеленецкое.

1.02 ± 0.022 ($\pm \sigma$), S — 0.95 ± 0.04 , $2S$ — 1.00 ± 0.31 , $3S$ — 1.03 ± 0.60 . Характерно, что для отдаленных друг от друга станций 2, 8 и 13, однородных по прозрачности воды, значения K_p колебались в более узких пределах: поверхность — 1.00 , $0.5S$ — 0.94 ± 0.18 , S — 0.97 ± 0.18 , $2S$ — 1.16 ± 0.03 , $3S$ — 1.30 ± 0.32 (рис. 19, А).

Коэффициенты K_T , полученные для Байкала, интересно сравнить с измеренными на других озерных водоемах. На рис. 19, Б сопоставлены K_T для Байкала, Рыбинского водохранилища (Романенко, 1973) и субарктического оз. Зеленецкого (Бульон, 1975б). Как видно, кривые K_T для Байкала и Рыбинского водохранилища практически совпадают. В обоих водоемах световой оптимум для фотосинтеза обнаруживается на глубине от $0.25S$ до $0.5S$. Совершенно иного характера кривая K_T для оз. Зеленецкого. Здесь оптимальные световые условия для жизнедеятельности фитопланктона имеются только у самой поверхности.

До какой степени световые условия в оз. Байкал благоприятны для процесса фотосинтеза, можно судить, сопоставив кривые K_T и K_p (рис. 20, А). При построении графика принимаем за 1 максимальное значение K_T и соответствующее ему K_p . В результате получаем две площади (на графике они заштрихованы), заключенные между кривыми K_T и K_p . Верхняя площадь (а) характеризует, по-видимому, ту долю фитопланктона или хлорофилла *a*, которая подвергается угнетению избыточной инсоляцией; нижняя площадь (б) — долю фитопланктона (хлорофилла *a*), находящуюся в условиях светового голодания в пределах эвфотного слоя. Точка соприкосновения двух площадей соответствует глубине, оптимальной для фотосинтетического процесса. Для срав-

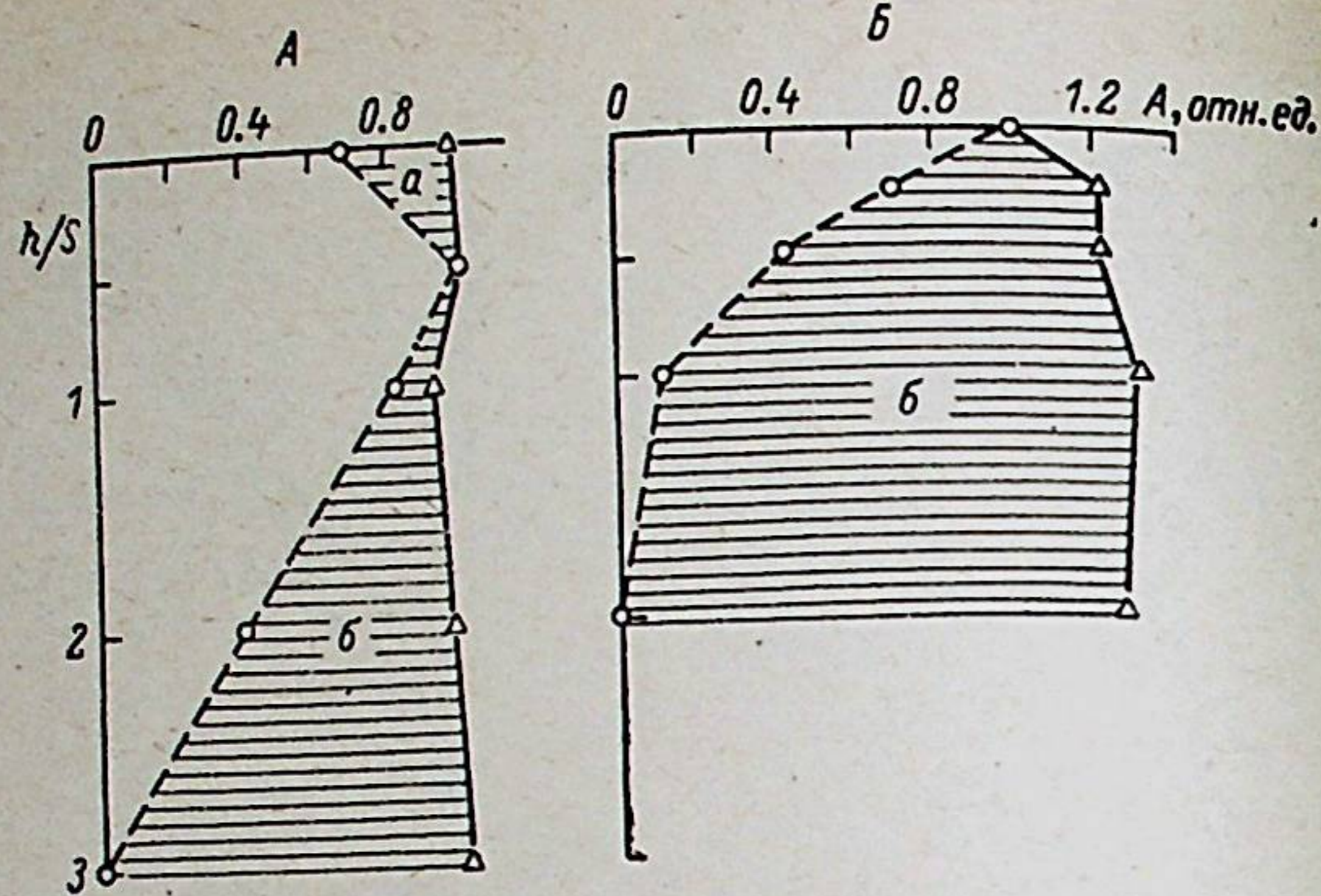


Рис. 20. Сопоставление кривых K_t (пунктирная) и K_p (сплошная линия) для озер Байкал (А) и Зеленецкого (В). Объяснение в тексте.

нения следует привести аналогично построенный график для субарктического оз. Зеленецкого. Как видно из рис. 20, В в этом водоеме световое ингибирование отсутствует, но велика доля фитопланктона (около 80%), находящаяся в условиях световой недостаточности.

Распределение в Байкале величин фотосинтеза по глубинам оценивается перемножением коэффициентов K_t и K_p для каждого горизонта (рис. 19, В). На основании средней кривой распределения фотосинтеза была выведена формула для расчета продукции фитопланктона под 1 м² поверхности озера

$$\sum A = A_{\text{пов}} \cdot 1.70S, \quad (1)$$

где $\sum A$ выражена в мгС·м⁻²·сут⁻¹, S в метрах.

В уравнении, данном для Байкала А. И. Мещеряковой (1975) коэффициент при S (K_s) несколько ниже — 1.35. В. И. Романенко (1973) для расчета первичной продукции планктона под 1 м² поверхности Рыбинского водохранилища приводит $K_s=2.1$. Таким образом, рассчитанный нами коэффициент K_s представляет собой среднее между вычисленными В. И. Романенко и А. И. Мещеряковой.

Согласно полученной нами кривой вертикального распределения фотосинтеза по глубинам, продукция байкальского фитопланктона под 1 м² связана с A_{max} следующим уравнением:

$$\sum A = A_{\text{max}} \cdot 1.10S. \quad (12)$$

Коэффициент пропорциональности K_s между $\sum A/A_{\text{max}}$ и прозрачностью воды обсуждается в гл. 2, разд. 1.

По формуле (12) рассчитаны величины $\sum A$ для 17 точек Байкала. Данные по первичной продукции планктона представлены в табл. 12.

Таблица 12

Скорость фотосинтеза (A), содержание хлорофилла a ($C_{\text{хл}}$, мг·м⁻³) и суточное ассимиляционное число (САЧ) для фитопланктона оз. Байкал, август 1975 г.

| Станция | Район наблюдения | Число месяца | S, м | CO ₂ общая мгС · л ⁻¹ | A, мгС · сут ⁻¹ | | C _{хл} | САЧ |
|---------|--|--------------|------|---|----------------------------------|----------------------|-----------------|------|
| | | | | | в 1 м ² у поверхности | под 1 м ² | | |
| 1 | Бухта Песчаная | 3 | 5.0 | 14.7 | 33.2 | 282 | 1.92 | 17.3 |
| 2 | У входа в прол. Малое Море | 3 | 5.5 | 15.3 | 28.9 | 269 | 1.92 | 15.0 |
| 3 | Прол. Малое Море, напротив пос. Хужир | 4 | 7.0 | 13.8 | 5.4 | 64 | 0.50 | 10.8 |
| 4 | Мыс Покойники | 4 | 8.0 | 13.9 | 28.7 | 391 | 0.65 | 44.1 |
| 5 | Мыс Заворотный | 5 | 10.5 | 13.9 | 15.6 | 278 | 0.90 | 18.8 |
| 6 | Пос. Байкальское | 5 | 5.0 | 12.6 | 20.4 | 173 | 1.57 | 13.0 |
| 7 | Г. Нижнеангарск | 6 | 4.5 | 11.4 | 27.2 | 207 | 2.74 | 0.9 |
| 8 | Мыс Заворотный—Чивыркуйский залив, центр разреза | 8 | 5.5 | 13.8 | 41.5 | 386 | 1.76 | 23.6 |
| 9 | У входа в Чивыркуйский залив | 8 | 5.0 | 13.3 | 15.8 | 135 | 1.82 | 8.7 |
| 10 | Чивыркуйский залив | 8 | 4.5 | 13.6 | 31.1 | 236 | 1.94 | 16.0 |
| 11 | Мыс Крестовский—р. Селенга, центр разреза | 13 | 5.2 | 14.2 | 19.2 | 169 | 1.93 | 9.9 |
| 12 | Селенгинское мелководье, напротив пос. Усть-Харауз | 13 | 0.8 | 16.9 | 34.5 | 47 | 6.48 | 5.3 |
| 13 | Пос. Усть-Харауз, мыс Кадыльный, центр разреза | 13 | 5.0 | 13.4 | 13.9 | 118 | 2.22 | 6.3 |
| 14 | Мыс Кадыльный | 18 | 5.0 | 13.9 | — | — | 1.68 | — |
| 15 | Пос. Лиственничное—Танхой, центр разреза | 19 | 4.5 | 13.8 | 18.6 | 142 | 2.26 | 8.2 |
| 16 | Пос. Лиственничное, у Лимнологического института | 20 | 4.5 | 13.9 | 10.2 | 77 | 1.37 | 7.4 |
| 17 | Напротив мыса Маритуй, на середине озера | 20 | 4.5 | 13.8 | 10.5 | 80 | 1.02 | 10.3 |

Скорость фотосинтеза у поверхности была практически одинакова в северной и средней частях Байкала (станции 1, 2, 4—12), в среднем 25 мгС·м⁻³·сут⁻¹. Она почти в 2 раза ниже в южной части (станции 13, 15—17), в среднем 13.5 мгС·м⁻³·сут⁻¹. Минимальная величина отмечена в прол. Малое Море (ст. 3)—5.4 мгС·м⁻³. Суточная продукция фитопланктона под 1 м² поверхности озера заметно уменьшалась в направлении от севера к югу — от 390 до 77 мгС. Наименьшие значения этого показателя наблюдались

и в прол. Малое Море — 47 и 64 мгС.

С. И. Кузнецов с сотрудниками (1964) применили на Байкале радиоуглеродную модификацию скляночного метода в сентябре 1963 г. По данным авторов, на 45 станциях в разных точках озера скорость фотосинтеза в 1 м^3 у поверхности была в пределах 8–20, под 1 м^2 — в основном 40–60 мгС за сутки. Прозрачность воды в этот период составляла 7–8 м. В августе 1975 г. продукция фитопланктона равнялась $22 \pm 10 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-3}$ у поверхности и $190 \pm 108 \text{ мгС}$ под 1 м^2 , т. е. фитопланктон был развит сильнее, что подтверждается пониженной прозрачностью воды — преимущественно 4.5–5.5 м.

Суточная первичная продукция под 1 м^2 в среднем для всего Байкала может быть охарактеризована величиной 0.19 гС, или 8.9 кДж, за весь август — 5.9 гС, или 276 кДж. По-видимому, для Байкала, отличающегося специфическими условиями для фотосинтеза — растянутый вегетационный сезон и интенсивное развитие водорослей не только весной, но часто и в подледный период, неприменимо общеизвестное правило, что максимальные величины суточной продукции, достигаемые в середине лета, близки к 1% годовой величины. Поэтому для приблизительной оценки годовой продукции мы исходили из следующих соображений. По данным А. И. Мещеряковой (1975), продукция фитопланктона за средний летний месяц (июль—сентябрь) составляет около 11% годовой продукции (наш расчет). Так как продукция за август 1975 г. оценивается величиной $276 \text{ кДж} \cdot \text{м}^{-2}$, то, следовательно, можно ожидать, что за этот год фитопланктон создаст около 53 г органического углерода, или 2490 кДж энергии. Полученное таким способом значение годовой продукции значительно ниже среднего за пятилетие 1964–1968 гг., приводимого К. К. Вотинцевым (1971). Б. К. Москаленко (1971) и А. М. Мещеряковой (1975) на основании наблюдений кислородно-скляночным методом ($127 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2}$), и не достигает минимальной величины, отмеченной в 1966 г. ($67.5 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2}$).

Один из источников такого разногласия может заключаться в том, что радиоуглеродный метод в отличие от кислородного измеряет вместо валовой первичной продукции эффективную продукцию или близкую к ней. Летом 1973 и 1974 гг. на Байкале определяли скорость фотосинтеза радиоуглеродным методом (A_p) и одновременно эффективную продукцию фитопланктона по приросту его биомассы ($A_{эф}$) в пластиковых мешках, погруженных в озеро. Всего было проведено шесть опытов, результаты которых представлены в табл. 10. Отношение $A_p/A_{эф}$, где A_p выражено в $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-3}$ и $A_{эф}$ в $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$ сырой биомассы, колебалось от 0.03 до 0.50. Следовательно, в тех случаях, когда это отношение минимально, продукция фитопланктона была близка или равнялась эффективной. В частности, отношения 0.07–0.13 очень близки к коэффициенту, который часто используют для перехода от сы-

рой биомассы водорослей к органическому углероду. Полученные в этих же опытах отношения 0.18–0.50 свидетельствуют о том, что продукция фитопланктона по радиоуглеродному методу приближалась к валовой или равнялась ей.

Следует отметить, что полученные нами соотношения между скоростью фотосинтеза, измеренной методом ^{14}C , и $A_{эф}$ значительно ниже по сравнению с данными, полученными для байкальского фитопланктона И. В. Глазуновым и О. М. Кожовой (1966). По их наблюдениям, отношение величин фотосинтеза, установленных кислородно-скляночным методом (A_k), к эффективной продукции, которая в отличие от наших опытов определялась в воде, свободной от растительного зоопланктона, колебалось от 0.64 до 5.2 при средней 1.85 или, если A_k и $A_{эф}$ выразить в одних единицах, от 6.4 до 52 при средней 18.5. Авторы предполагают, что такое большое превышение валовой первичной продукции над эффективной связано с неточным определением биомассы фитопланктона, с недоучетом роли «зеленых бактерий».

Таким образом, с помощью радиоуглеродного метода обнаруживается очень низкий уровень первичной продукции планктона в Байкале, в среднем $0.022 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-3}$, или, принимая ассимиляционный коэффициент равным 1.25, $0.07 \text{ гO}_2 \cdot \text{м}^{-3}$ за сутки. Низкий температурный оптимум для фотосинтеза (около 9°), отмеченный для фитопланктона южного Байкала (рис. 18), обусловлен, по-видимому, адаптированностью водорослей к низким летним температурам воды.

Озеро Иссык-Куль

Оз. Иссык-Куль расположено в Киргизии, между 42 и 43° с. ш. Озеро солонатоводное: в открытой части концентрация хлоридов составляет $1530 \text{ мгCl} \cdot \text{л}^{-1}$, сумма ионов — $5970 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$ (Кадыров, 1975). Продукция фитопланктона практически не изучалась. Были сделаны единичные наблюдения кислородно-скляночным методом (Хамраева, 1976).

Определения первичной продукции планктона в оз. Иссык-Куль исключительно важны для контроля качества воды и для прогнозирования возможных последствий интенсификации сельского хозяйства и расширения курортных зон на водосборной площади. Развитие животноводства на водосборе крупных рек, впадающих в Иссык-Куль, также может быть существенным фактором загрязнения озера веществами эвтрофирующего действия. Поэтому объектом наших наблюдений был выбран Тюпский залив, в который впадает р. Тюп, вторая по величине в бассейне озера.

Работа на Иссык-Куле проводилась нами в июле—августе 1976 г. на трех постоянных станциях Тюпского залива (рис. 21). На них было сделано по три съемки первичной продукции планктона, содержания растительных пигментов и взвешенного органического вещества. На шести станциях в открытой части озера и на

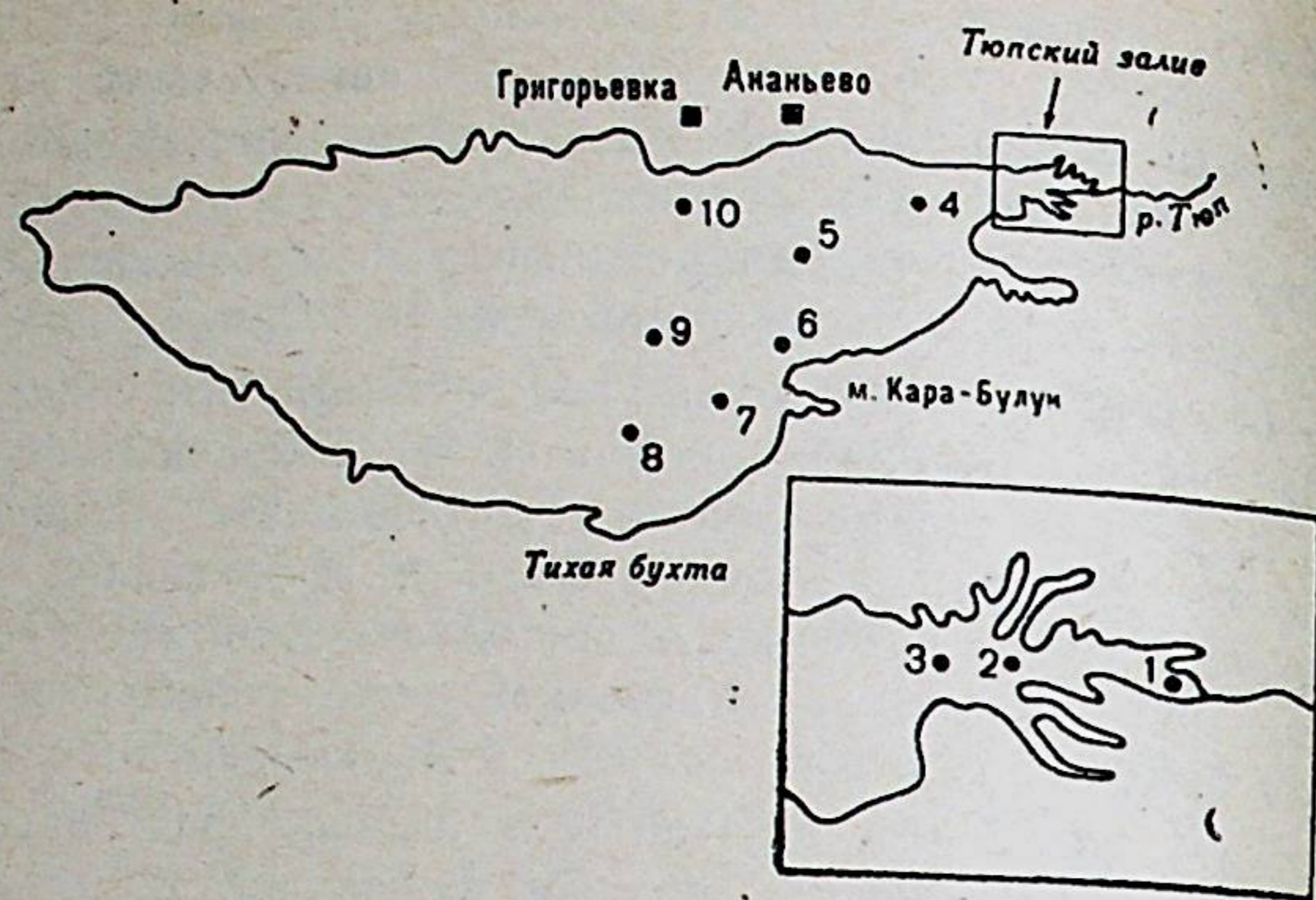


Рис. 21. Расположение станций наблюдений на оз. Иссык-Куль.

одной прибрежной (ст. 6) проведено по одному наблюдению за теми же показателями.

На ст. 1, ближайшей от устья р. Тюп, глубина 13 м, прозрачность воды сильно колеблется — 0.45—3.1 м (рис. 22). Это вызвано неустойчивостью стока взвешенного вещества из реки. Уменьшение прозрачности воды происходило после дождей, выпадавших как над устьевой частью реки, так и в ее верховьях. На ст. 2 глубина около 24 м, прозрачность так же сильно колеблется, как на ст. 1, но ввиду отдаленности от устья ее значения были почти в 2 раза выше, чем на предыдущей станции. На ст. 3 глубина 30—33 м, прозрачность в отличие от двух предыдущих станций практически одинакова во все даты наблюдений (5.0—6.0 м), что свидетельствует о слабом влиянии вод р. Тюп на этот участок (рис. 22). Цвет воды голубой с зеленоватым оттенком. В открытой части озера вода синего цвета, отличается исключительно высокой прозра-

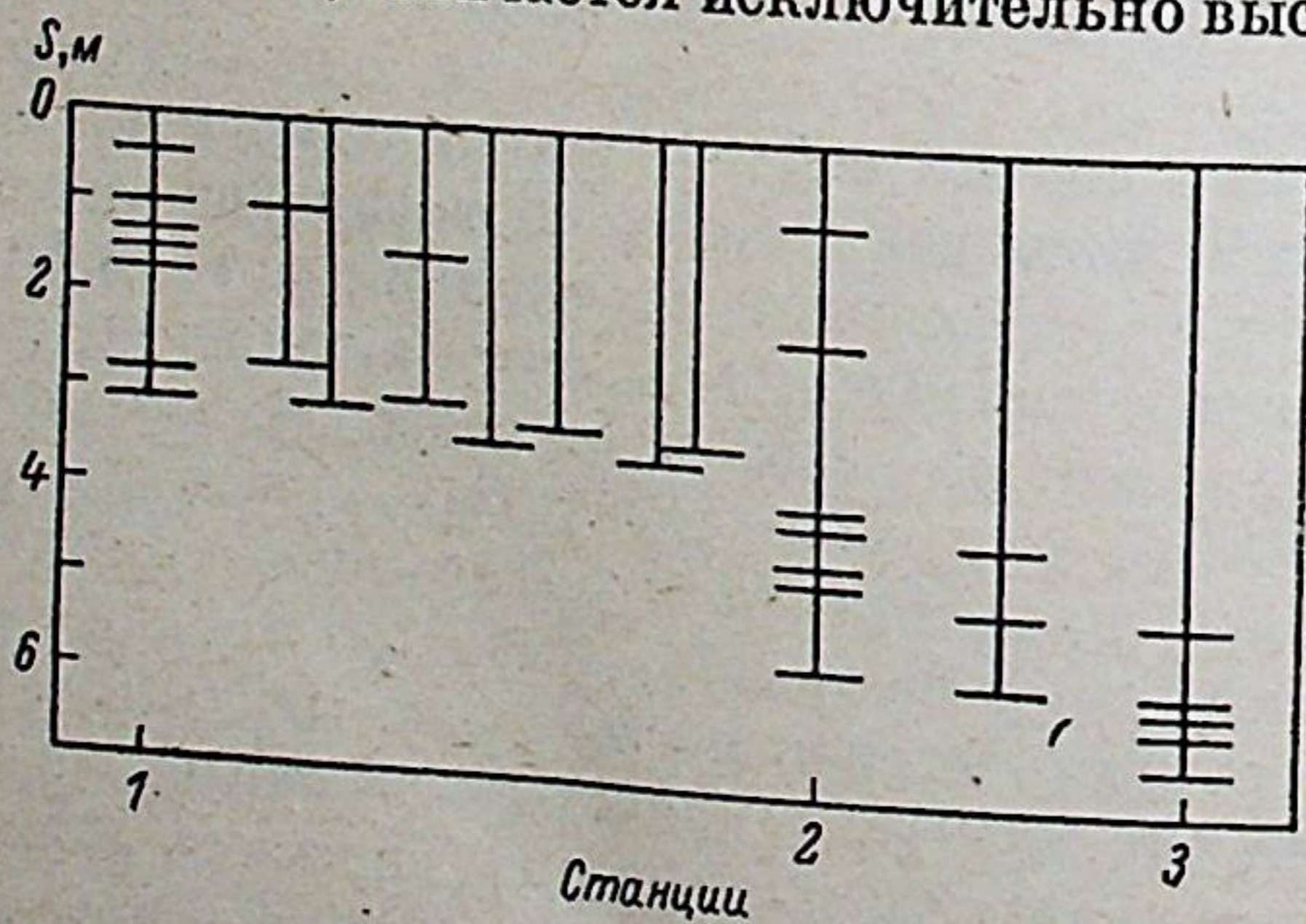


Рис. 22. Колебания прозрачности воды по диску Секки в течение июля-августа 1976 г. в разных точках Тюпского залива.

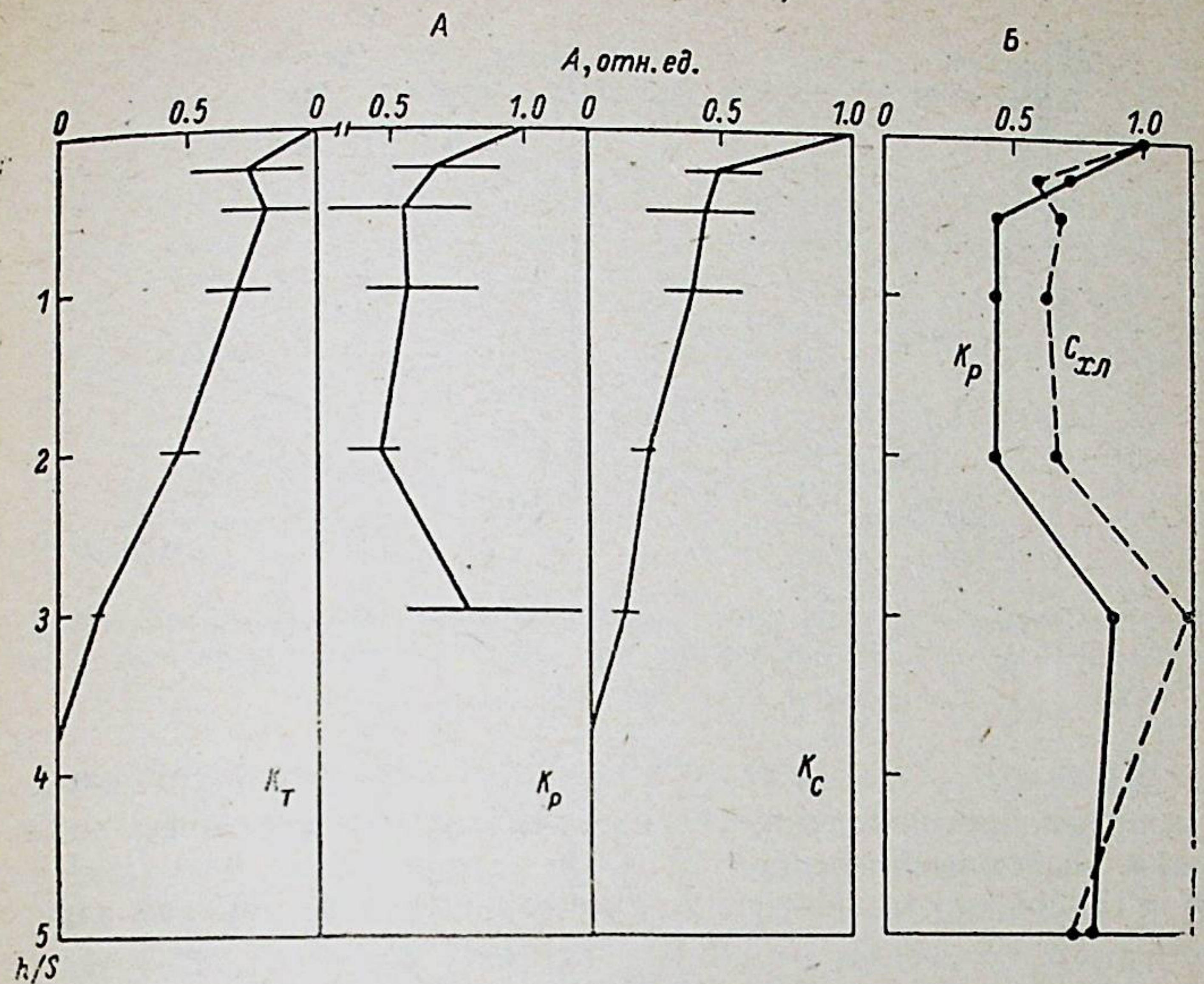


Рис. 23. Средние коэффициенты K_T , K_p и K_c для Тюпского залива и оз. Иссык-Куль (А).

Сопоставление средних коэффициентов K_p для станций 1 и 2 с концентрациями хлорофилла a в относительных единицах (Б).

чностью — 14—17 м (табл. 13). Глубины колеблются от 50 м на станциях 4 и 10 до 540 м на ст. 8. Результаты гидрохимического анализа, видовой состав фитопланктона и его количество на этих станциях приведены в ряде работ (Бульон и др., 1977; Никулина, 1977).

Скорость фотосинтеза планктона измеряли радиоуглеродным методом модификации Ю. И. Сорокина, аналогично тому как это выполнялось нами на оз. Байкал. Для оценки продукции фитопланктона под 1 м² поверхности озера находили коэффициенты K_p и K_T , перемножением которых оценивали распределение фотосинтеза по горизонтам — кривая K_c (рис. 23, А). Коэффициенты K_p определяли для станций 1, 2 и 9. Слянки, заполненные водой с разных горизонтов, экспонировали (после внесения $Na_2^{14}CO_3$) 1 сут в аквариуме, установленном в прибрежной воде затона Чистого Тюпского залива. Коэффициенты K_T определяли дважды на ст. 3 со стабильной прозрачностью воды (6 м). Слянки заполняли водой, отобранной с глубины 3 м (0.5S), и после добавления радиоактивной соды экспонировали на разных горизонтах водоема 1 сут.

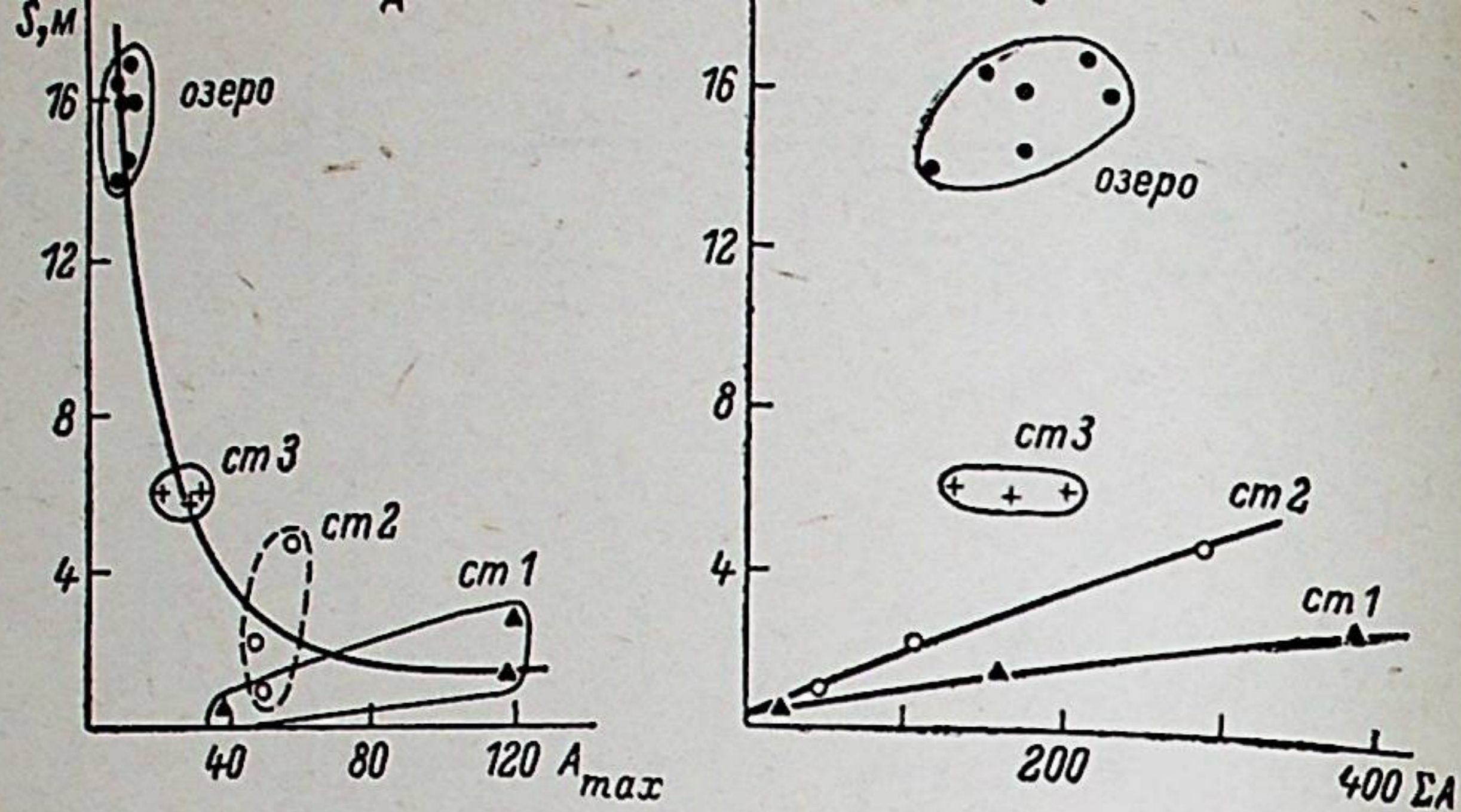


Рис. 24. Связь между первичной продукцией планктона (A_{\max} , $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$ и ΣA , $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$) и прозрачностью воды в Тюпском заливе и оз. Иссык-Куль.

Кривая K_p в какой-то мере отражает характер вертикального распределения фотосинтетически активных пигментов фитопланктона. Действительно, как показали специальные сопоставления K_p с содержанием хлорофилла a по горизонтам в Тюпском заливе, характер их распределения сходен (рис. 23, Б). Следовательно, на основании кривых K_p можно сказать, что в заливе и озере содержание хлорофилла a и биомасса фитопланктона выше у поверхности, а также происходит их накопление у нижней границы эвфотной зоны.

Кривая K_t указывает на оптимальность световых условий для фитопланктона у поверхности водоема. Несколько удивительно, что ингибирование фотосинтеза в поверхностном слое воды, отмечаемое на Байкале, не наблюдалось в оз. Иссык-Куль. Распределение скорости фотосинтеза планктона по горизонтам, о котором можно судить по кривой K_c , также показывает максимум фотосинтеза у поверхности. Глубина эвфотной зоны, выраженная через прозрачность воды, достаточно велика — около $4S$. Интегрированием кривой K_c получаем уравнение для расчета продукции фитопланктона под единицей поверхности за 1 сут:

$$\Sigma A = A_{\max} \cdot 1.05S. \quad (14)$$

Близкое уравнение выведено нами для оз. Байкал: коэффициент $K_s = 1.10$ (см. с. 21 и 58).

Значения A_{\max} и ΣA для оз. Иссык-Куль приведены в табл. 13. Скорость фотосинтеза у поверхности закономерно снижалась по направлению к открытому озеру (рис. 24, А) и составляла для станций 1, 2, 3 и 4—10 в среднем 92.0, 51.7, 26.6 и $10.4 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$. Первичная продукция под 1 м^2 поверхности в отличие от A в 1 м^2 в среднем была одинакова на разных участках залива и в пелагиали озера — 145—188 мгС за сутки. В разные сроки исследования она

Таблица 13

Первичная продукция планктона восточной части оз. Иссык-Куль, 1976 г. (A_{\max} , $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$, ΣA , $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$)

| Дата | Станция | H, м | t, °C | S, м | HCO_3^- , $\text{мгС} \cdot \text{л}^{-1}$ | A_{\max} | ΣA |
|---------|---------|------|-------|--------|---|------------|------------|
| 17 VII | 1 | 13 | 21.0 | 2.75 | 57.6 | 12.0 | 386 |
| | 2 | 24 | 21.0 | 4.70 | 60.9 | 57.6 | 284 |
| | 3 | 32 | 20.4 | 5.75 | 62.4 | 27.4 | 165 |
| 28 VII | 6 | 7 | 20.0 | До дна | 63.6 | 5.0 | 35 |
| | 1 | 13 | 19.9 | 1.30 | 57.9 | 11.7 | 159 |
| 31 VII | 2 | 13 | 18.7 | 2.10 | 55.4 | 47.4 | 105 |
| | 3 | 13 | 19.0 | 6.00 | 61.8 | 20.6 | 130 |
| | 1 | 13 | 17.9 | 0.45 | 40.8 | 37.9 | 17.9 |
| 8 VIII | 2 | 13 | 18.4 | 0.90 | 55.2 | 50.0 | 47.2 |
| | 3 | 13 | 19.6 | 6.00 | 63.0 | 31.8 | 200 |
| | 4 | 50 | 20.3 | 14.0 | 63.6 | 7.7 | 113 |
| 11 VIII | 5 | 105 | 20.5 | 14.5 | 64.2 | 11.0 | 170 |
| | 7 | 246 | 20.7 | 16.0 | 64.8 | 13.5 | 223 |
| | 8 | 540 | 19.8 | 16.5 | 63.0 | 8.4 | 146 |
| | 9 | 300 | 20.2 | 17.0 | 63.6 | 11.7 | 209 |
| | 10 | 50 | 20.5 | 16.0 | 64.2 | 10.0 | 168 |

Примечание. Расположение станций: 1 — Тюпский залив, 1 км от устья р. Тюп; 2—4 км от устья р. Тюп; 3 — на выходе из залива; 4—8 км от Тюпского залива; 5 — центр разреза пос. Анапьево—мыс Кара-Булуң; 6 — 2 км от мыса Кара-Булуң; 7 — 5.5 км от мыса Кара-Булуң; 8 — разрез пос. Тамга—пос. Григорьевка, 8 км от южного берега; 9 — центр разреза; 10 — 3 км от северного берега.

Таблица 14

Первичная продукция планктона в озерах разного типа (A_{\max} , $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$, ΣA , $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$)

| Озеро | Тип | A_{\max} | ΣA | Литературный источник |
|------------|----------------|------------|------------|-----------------------|
| Баторин | Эвтрофный | 995 | 1300 | Остапеня и др., 1973 |
| Мястро | Слабоэвтрофный | 580 | 1160 | То же |
| Нарочь | Мезотрофный | 100 | 430 | » » |
| Байкал | Олиготрофный | 35 | 190 | Бульон, 1976в |
| Иссык-Куль | » | 10.5 | 170 | Бульон, наст. работа |

заметно различалась на станциях 1 и 2, слабо варьировала на ст. 3 и была сходна на всех точках открытого озера (рис. 24, Б).

Согласно классификации водоемов по скорости фотосинтеза планктона (Винберг, 1960), Иссык-Куль должен быть отнесен к олиготрофным озерам. Его местоположение в продукционном ряду видно при сопоставлении обсуждаемых результатов с некоторыми данными по первичной продукции озер СССР (табл. 14). Оз. Иссык-Куль расположено на высоте 1609 м над ур. м. В ультраолиготрофном оз. Тахо (США), которое находится на высоте 1898 м над ур. м., средневзвешенная для эвфотной зоны скорость фотосинтеза планктона была в пределах $0.5\text{—}2.6 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$.

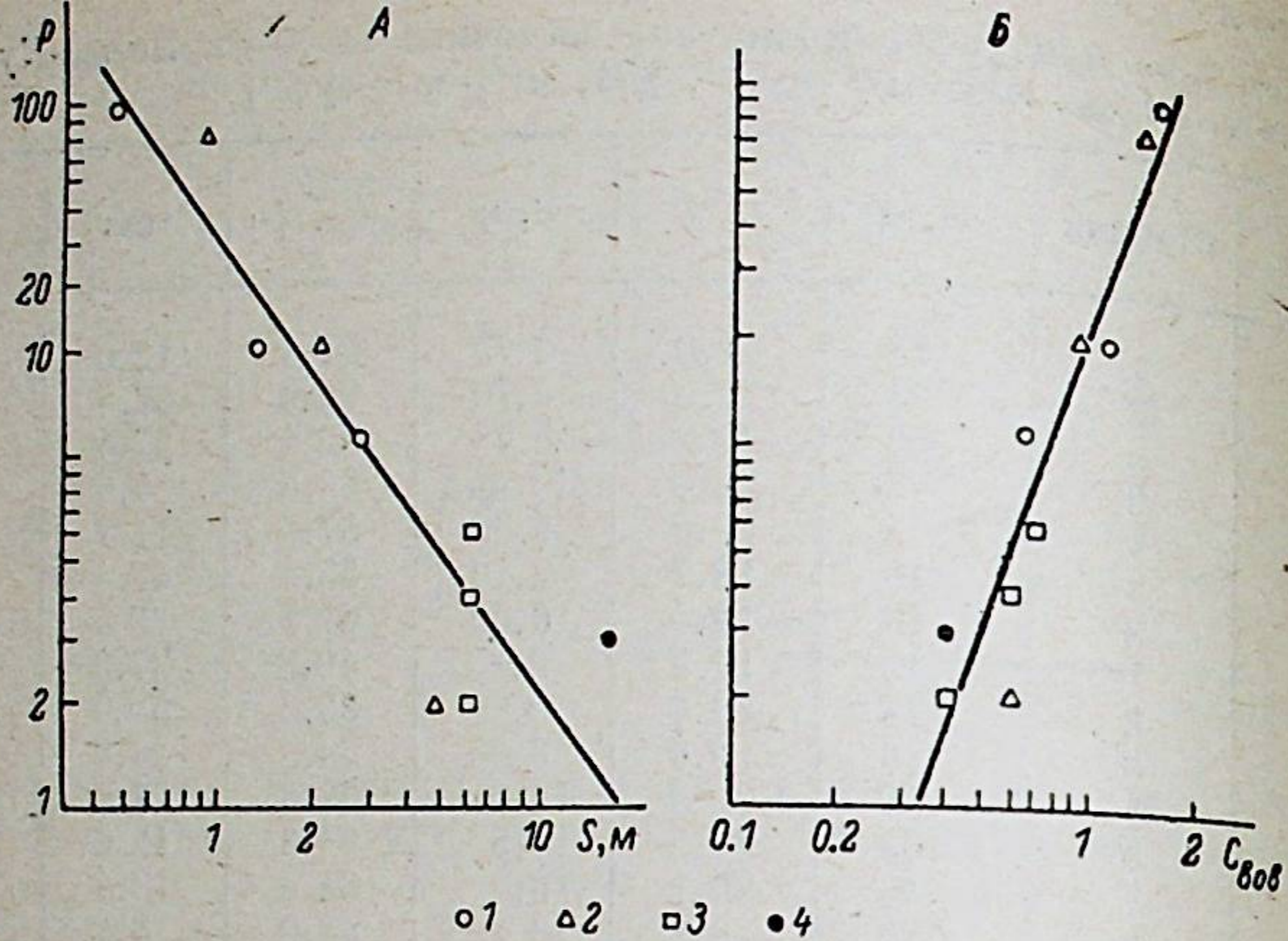


Рис. 25. Связь концентрации минерального фосфора ($P-PO_4$, $mg \cdot m^{-3}$) с прозрачностью воды (А) и содержанием взвешенного органического вещества ($C_{орг}$, $mg \cdot l^{-1}$) в оз. Иссык-Куль.
1 — ст. 1; 2 — ст. 2; 3 — ст. 3; 4 — открытая часть озера.

$\times \text{сут}^{-1}$ (Goldman, Amezaga, 1975), в оз. Финстерталлер (Австрия) расположенном на высоте 2237 м, — в среднем за вегетационный сезон $4.0 \text{ mgC} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$ с колебаниями от 0.7 до 19.0 (Tilzer, 1972, 1973). Эти величины одного порядка со средневзвешенной первичной продукцией на станциях 2 и 3 — 15.0 и $7.5 \text{ mgC} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$ и близки к измеренной в открытой части оз. Иссык-Куль — $3.0 \text{ mgC} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$.

Логично предположить, что различие в скорости фотосинтеза в единице объема воды на участках залива, разноотдаленных от устья р. Тюп, связано с неодинаковой обеспеченностью фитопланктона биогенными элементами. Действительно, хорошо прослеживается влияние р. Тюп, являющейся поставщиком биогенных элементов, на ст. 1 (низкая прозрачность воды, повышенное содержание взвеси). Влияние вод р. Тюп ослабевает на ст. 2 и незаметно на ст. 3. О значении речной воды в обеспечении фитопланктона залива питательными веществами свидетельствует тот факт, что концентрация минерального фосфора находится в обратной зависимости от прозрачности воды и в прямой зависимости от содержания в воде органической взвеси (рис. 25, А, Б):

$$P_{\text{мин}} \text{ — прозрачность воды } r = -0.909 \quad \beta > 0.999$$

$$P_{\text{мин}} \text{ — органическая взвесь } r = +0.877 \quad \beta > 0.999$$

Картина, аналогичная нашей, наблюдалась в оз. Тахо (Tilzer et al., 1976). В районе впадения притоков уменьшение прозрачности воды и возрастания количества взвеси сопровождалось увеличением в воде биогенных элементов. Тильзер с сотрудниками

пришли к выводу, что в прибрежной зоне оз. Тахо увеличение мутности воды мешает проникновению фотосинтеза вглубь, но, с другой стороны, стимулирует фотосинтез в поверхностном слое воды благодаря поступлению со взвесью биогенных элементов.

На станциях 1 и 2 Тюпского залива, как и в приведенном примере, наблюдается эффект комбинированного воздействия на скорость фотосинтеза двух факторов — взвеси и биогенных элементов. На ст. 3 и в открытом озере взвеси в воде мало, что способствует проникновению фотосинтеза вглубь, но здесь низка концентрация биогенных элементов, поэтому невелика скорость фотосинтеза в единице объема воды. В итоге величины первичной продукции планктона под 1 m^2 поверхности на ближайших к устью реки станциях 1 и 2, на отдаленной от устья ст. 3 и в пелагиали озера в среднем равны. На приустьевом участке Тюпского залива угнетение фотосинтеза присутствующей в большом количестве взвесью нередко преобладает над стимулирующим влиянием биогенных элементов. Это видно из того, что с уменьшением прозрачности воды прослеживается снижение скорости фотосинтеза в 1 m^3 на ст. 1 (рис. 24, А) и под 1 m^2 на станциях 1 и 2 (рис. 24, Б).

Среднее значение ΣA за июль—август для восточной части оз. Иссык-Куль равно $7.8 \text{ кДж} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$. Следовательно, за месяц фитопланктон накапливает около 240 кДж энергии. Исходя из наших прежних наблюдений на Байкале, ΣA за средний летний месяц дает приблизительно 10% годовой продукции фитопланктона (см. с. 60). Если это правило действительно и в отношении Иссык-Куля, то первичная продукция за год может быть оценена величиной $50 \text{ гC} \cdot \text{m}^{-2}$, или $2400 \text{ кДж} \cdot \text{m}^{-2}$, которая характеризует озеро как олиготрофный водоем.

Согласно Д. Хатчинсону (1969), величина общей солнечной радиации на 47° с. ш. (Иссык-Куль расположен на 42° с. ш.) и на высоте 1700 м над ур. м. составляет в августе $25 \cdot 10^3 \text{ кДж} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$, за год — $645 \cdot 10^4 \text{ кДж} \cdot \text{m}^{-2}$. Учитывая, что в восточной части оз. Иссык-Куль первичная продукция планктона близка к $8 \text{ кДж} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$ и ориентировочно к $2500 \text{ кДж} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{год}^{-1}$, эффективность утилизации солнечной энергии фитопланктоном в августе и в среднем за вегетационный сезон, который, очевидно, равен году, составляет всего 0.039%.

На широте озер Зеленецкого и Кривого мы принимаем, основываясь на данных Хатчинсона для Скандинавского п-ова, энергию общей солнечной радиации равной $105 \cdot 10^4$ и $175 \cdot 10^4$ соответственно за вегетационный сезон. При годовых величинах первичной продукции $87 \text{ кДж} \cdot \text{m}^{-2}$ в оз. Зеленецком и $630 \text{ кДж} \cdot \text{m}^{-2}$ в оз. Кривом (см. с. 42) эффективность утилизации также оказывается очень низкой — 0.010 и 0.035%. Для сравнения отметим, что в мезотрофном Рыбинском водохранилище фитопланктон использует в среднем за вегетационный сезон 0.12% падающей радиации (Романенко, 1971), в более продуктивных Цимлянском, Ивановском и Куйбышевском водохранилищах — 0.25—0.50% (Потоцкая, Цыба, 1964; Пырина, 1967а).

ВНЕКЛЕТОЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ФИТОПЛАНКТОНА

Стандартный радиуглеродный метод определения первичной продукции планктона основан на измерении радиоактивности взвешенного органического вещества (ВОВ), сконцентрированного на мембранные фильтры после экспозиции проб воды с $\text{Na}_2^{14}\text{CO}_3$ (Steemann Nielsen, 1952). Стандартным методом не учитывается радиоактивность растворенных продуктов фотосинтеза, которые не задерживаются мембранными фильтрами и проникают в фильтрат. Ошибка в оценке общей продукции фитопланктона морских и пресных водоемов за счет потерь растворенного органического вещества (РОВ) при фильтрации составляет от 1 до 50%. По некоторым данным, ее величина находится в обратной связи с уровнем первичной продукции планктона (Watt, 1966; Fogg, 1969; Anderson, Zeutschel, 1970; Thomas, 1971). Продукция РОВ, которую часто отождествляют с внеклеточной, или экстрацеллюлярной, продукцией (ЭП) фитопланктона, в малопродуктивных и олиготрофных водах может быть соизмерима с продукцией взвешенного органического вещества. Совершенно очевидно, что изучение ЭП имеет важное значение для правильной оценки первичной продукции водоемов с помощью метода ^{14}C .

Необходимо отметить, что до настоящего времени нет единого взгляда на сущность ЭП. Большинство авторов связывают потери ассимилированного радиоуглерода с прижизненным выделением клетками водорослей во внешнюю среду продуктов фотосинтеза. В этом случае речь идет об истинной внеклеточной продукции фитопланктона. По мнению других исследователей, потери могут возникать также и в результате разрушения меченых клеток на фильтре в процессе мембранной фильтрации (Arthur, Rigler, 1967; Schindler, Holmgren, 1971; Schindler et al., 1972) или обусловлены пассивным выделением органического вещества умирающими клетками фитопланктона (Marker, 1965).

К настоящему времени разработан ряд модификаций стандартного радиоуглеродного метода (пока не получивших необходимого распространения), применение которых позволяет учитывать продукцию как взвешенного, так и растворенного органического вещества фитопланктона.

В данной работе рассматриваются основные методические вопросы, возникающие по измерению внеклеточной продукции водое-

рослей, и литературные данные по относительной скорости экскреции органического вещества морским и пресноводным фитопланктоном. Представлены результаты собственных наблюдений над первичной продукцией морского фитопланктона, проводившихся во время 52-го рейса НИС «Витязь» (лето 1972 г.). В ходе экспериментальных работ в Японском море был выбран метод, позволяющий надежно учитывать радиоактивность продуктов фотосинтеза в фильтрах. Скорость фотосинтеза планктона определяли в Японском море и в прибрежных водах о-ва Шикотан. Работа велась под руководством Ю. И. Сорокина. По окончании рейса работа была продолжена на о-ве Попова (зал. Петра Великого) и на о-ве Сахалин (Татарский пролив).

Методы определения внеклеточной продукции фитопланктона

Продукцию ВОВ фитопланктоном измеряют стандартным радиоуглеродным методом. Фильтраты сохраняют для определения радиоактивности растворенного органического вещества. Необходимо удалить из фильтратов $^{14}\text{CO}_2$, не ассимилированную водорослями за экспозицию. Для этого фильтраты подкисляют до pH 1—4 и продувают воздухом или углекислотой 5—60 мин (Hellebust, 1965; Nalewaiko, 1966; Watt, 1966; Anderson, Zeutschel, 1970; Schindler, Holmgren, 1971; Thomas, 1971). Мы производили эту процедуру по способу, рекомендованному Ю. И. Сорокиным (Бульон, 1975 в):

- 1) в фильтрат объемом около 100 мл вносили 2 мг 5%-ного раствора соды в качестве носителя $^{14}\text{CO}_2$ и несколько капель метилрота, приготовленного на подщелоченной воде;
- 2) подкисляли 5%-ным раствором H_2SO_4 до появления красной окраски, pH около 4;
- 3) аэрировали 30 мин;
- 4) после повторного добавления соды и кислоты пробу нагревали до кипения.

Высокая эффективность способа подкисления и аэрации была показана с помощью гель-фильтрации (Schindler et al., 1972). Полноту удаления не ассимилированной водорослями $^{14}\text{CO}_2$ мы контролировали более простым способом. В пробу морской воды вносили карбонат с радиоактивностью $2.6 \cdot 10^6$ имп.мин⁻¹, который сразу же удаляли принятым нами способом. Пробу переносили в колбочку прибора для отгонки углекислоты в щелочь (рис. 26). Углекислоту осаждали хлористым барием. Радиоактивность образовавшихся осадков BaCO_3 выражалась фоновыми величинами (23—26 имп.мин⁻¹). Следовательно, примененная нами методика обеспечивала полное удаление $^{14}\text{CO}_2$ из проб морской воды.

Освобожденные от радиоактивной углекислоты фильтраты до анализа органического вещества можно хранить некоторое время в замороженном состоянии (Fogg et al., 1965; Thomas, 1971).

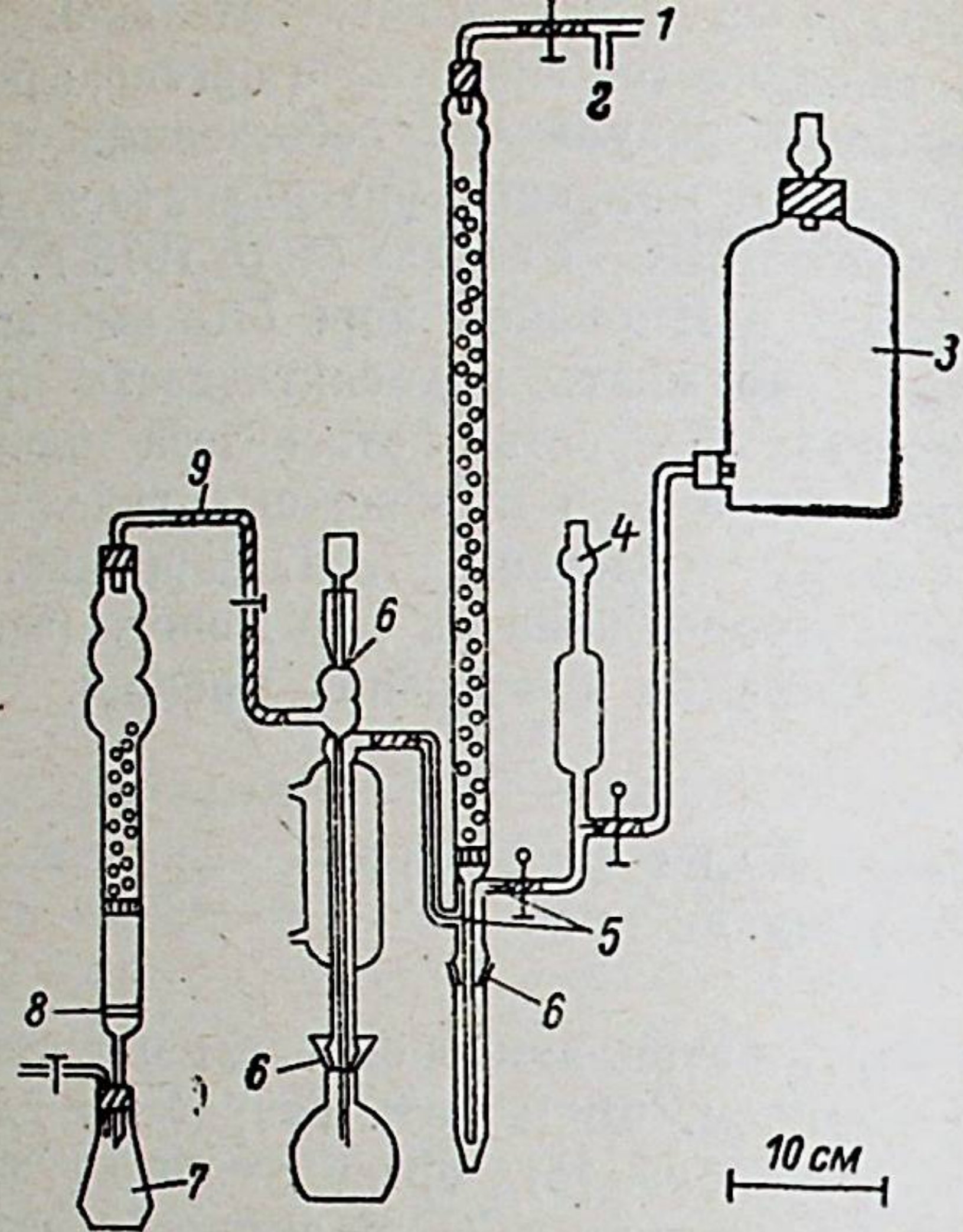


Рис. 26. Использованный в настоящей работе вариант конструкции прибора Ю. И. Сорокина для определения углерода.

1 — вакуумный насос; 2 — резерв вакуума; 3 — 0.05 н. раствор КОН; 4 — натронная известь; 5 — капилляры; 6 — шлифы; 7 — 20%-ный раствор КОН; 8 — стеклянный фильтр; 9 — каучук.

Обычно органическое вещество фильтратов анализируют на радиоактивность после перевода его в CO_2 . Окисление до CO_2 производят методом мокрого сжигания по Ван-Слайку (Fogg et al., 1965) перманганатом (Сорокин, 1971) или разработанным в самое последнее время менее трудоемким способом — облучением ультрафиолетом высокой интенсивности (Thomas, 1971; Bergman, Holm-Hansen, 1975). Метод мокрого сжигания страдает существенными недостатками. Во-первых, процессу сжигания сильно препятствуют хлориды, в избытке присутствующие в морской воде. Во-вторых, метод требует выпаривания фильтратов, однако выпаривание ведет к потере растворенного органического вещества (Скопинцев, Бакулина, 1971). Применение в качестве окислителя перманганата приводит к недооценке органического ^{14}C на 60—90% (Бульон, 1975в). Большим преимуществом пользуется метод фотоокисления органического вещества (Armstrong et al., 1967; Williams, 1969; Thomas, 1971), который также эффективен, как персульфатный (Williams, 1969), бихроматный (Бульон, 1975в) и пиролитический (Сойер, Семенов, 1973) методы.

Для предотвращения потерь CO_2 сжигаемого органического вещества фильтраты необходимо предварительно подщелочить 2 н. раствором КОН до pH 9—10 (Сорокин, 1971; Thomas, 1971). Мы переносили затем фильтраты в кварцевые пробирки на 100 мл, добавляли 1 мл пергидроля и облучали ультрафиолетом 3 ч (ртут-

но-кварцевая лампа ПРК-7 м мощностью 1000 Вт). Радиоактивность образовавшейся углекислоты анализируют двумя способами. 1. Отгоняют в 0.05 н. раствор КОН с помощью прибора, изображенного на рис. 26, и осаждают 10%-ным раствором BaCl_2 , добавленным в объеме 0.5 мл. Осадки BaCO_3 отфильтровывают на мембранные фильтры с размером пор 0.23—0.60 мкм. Определяют их радиоактивность с поправками на фон и самопоглощение β -частиц (Сорокин, 1962, 1966; Бульон, 1972).

2. Отгоняют в сильное органическое основание (гианин), взятое в объеме 0.5 мл. Добавляют сцинтилляционную жидкость. Радиоактивность измеряют с помощью сцинтилляционного счетчика (Thomas, 1971).

Предложенный Ю. И. Сорокиным (1971) перманганатный метод заключается в следующем. В фильтрат добавляют Ag_2SO_4 (следы) + 2 мл 0.2 н. раствора KMnO_4 . Кипятят 15 мин. Радиоактивность образовавшейся углекислоты анализируют в осадках BaCO_3 , как описано выше. Установленную величину радиоактивности следует, по мнению Ю. И. Сорокина, умножить на 1.25 — поправку на неполноту окисления растворенного органического вещества перманганатом.

Мы определяли эффективность окисления растворенного органического вещества перманганатом и фотолитически путем сравнения с методом бихроматного сжигания. На примере гликолата, глюкозы, ацетата, меченных по углероду, и гидролизата водорослей, выращенных на ^{14}C , было показано, что окисление в ультрафиолете высокой интенсивности в основном также эффективно, как и сжигание бихроматом, — 81—101% (табл. 15). Устойчив к фотоокислению, по-видимому, водный гумус, наиболее стойкий и в биохимическом отношении. Для трех субстратов, выбранных для данного опыта, перманганат наиболее мягкий окислитель, причем неполнота окисления (45—63% относительно показаний бихроматного метода) не компенсировалась введением поправки 1.25.

В трех опытах по измерению первичной продукции отфильтрованных во время рейса «Витязя», меченый фитопланктон отфильтровывали на мембранные фильтры № 5. Как видно из табл. 16, радиоактивность фильтратов при использовании перманганата в качестве окислителя составляла для светлых склянок 10—20%, для затемненных — 20—40% от радиоактивности, определенной после фотоллиза. Несовпадение результатов двух способов окисления было выражено еще сильнее, чем в опыте с отдельными субстратами. Очевидно, основная масса утраченных при фильтрации продуктов фотосинтеза была представлена химически устойчивыми соединениями.

Часто подсчитывают радиоактивность осадков, получаемых выпариванием небольших объемов фильтратов на металлических мишенях (Lasker, Holmes, 1957; Eppley, Sloan, 1965; Hellebust, 1965; Watt, 1966; Samuel et al., 1971; Saunders, 1972). Основным недостатком такого прямого анализа радиоуглерода является сильное поглощение β -частиц в толще солевого осадка, остающегося

Эффективность учета радиоактивности органических соединений с использованием различных окислителей

| Субстраты | Радиоактивность субстратов, имп · мин ⁻¹ | | |
|--|---|--------------|------------|
| | БО | УФ | ПО |
| Гидролизат меченных по углероду водорослей | 1400 (100%) | — | 680 (49%) |
| Гликолат | 3100 (100%) | 3130 (101%) | 1400 (45%) |
| Водный гумус, меченный по углероду | 430 (100%) | 290 (68%) | 270 (63%) |
| Глюкоза | 19000 (100%) | 19300 (101%) | — |
| Ацетат | 18400 (100%) | 14900 (81%) | — |

Примечание. БО — бихроматное окисление, ПО — перманганатное окисление, УФ — облучение ультрафиолетом.

Таблица 16

Потери меченого органического вещества планктона при измерении первичной продукции методом ¹⁴C

| Дата | Место отбора проб | Условия экспозиции | Радиоактивность планктона на фильтре, имп · мин ⁻¹ | Радиоактивность фильтрата, имп · мин ⁻¹ | |
|-------|-----------------------------------|--------------------|---|--|---------|
| | | | | УФ | ПО |
| 14 VI | Японское море, ст. 6656 | На свету | 1860 | 1680 | 176 |
| | | | | (100%) | (10.5%) |
| 26 VI | Бухта Малокурильская, о-в Шикотан | На свету | 45600 | 45000 | 4280 |
| | | | | (100%) | (9.5%) |
| 27 VI | Бухта Отрадная, о-в Шикотан | На свету | 56800 | 41200 | 8600 |
| | | | | (100%) | (21%) |
| | Проба с поверхности | В темноте | 420 | 1320 | 500 |
| | | | | (100%) | (38%) |

после выпаривания морской воды. Поправка на поглощение может быть учтена следующим образом. К раствору глюкозы с известной радиоактивностью добавляют морскую воду в объеме анализируемого фильтрата и смесь выпаривают. Радиоактивность сравнивают с исходной радиоактивностью глюкозы (Erpley, Sloan, 1965). Когда имеют дело с разными объемами фильтратов, следует строить кривую поглощения по нескольким объемам морской воды, смешанной с постоянным количеством меченого органического вещества (Hellebust, 1965).

Эффект поглощения β-частиц устраняется введением небольших объемов фильтрата (0.1—1 мл) в жидкий сцинтиллятор (Anderson, Zeuschel, 1970; Schindler, Holmgren, 1971; Wallen, Geen, 1971b; Nalewajko, Schindler, 1976). В этом случае радиоактивность РОВ измеряют с помощью сцинтилляционной техники.

Помимо способа учета органического ¹⁴C в фильтратах внеклеточная продукция оценивается по разнице между: 1) величиной чистой продукции, рассчитанной по изменению концентрации общей углекислоты или растворенного кислорода в замкнутом объеме воды, и приростом окисляемости взвешенного органического вещества (Antia et al., 1963); 2) величинами чистой продукции кислорода и чистой ассимиляции углерода, если принять ассимиляционный коэффициент равным 1.25; 3) убылью растворенного неорганического углерода и чистой ассимиляцией его водорослями; кроме того, по приросту РОВ в среде (Erpley, Sloan, 1965). Если ЭП оценивают по приросту в воде РОВ, то концентрацию последнего измеряют либо на спектрофотометре при 260 нмк (Antia et al., 1963), либо сначала окисляют до СО₂ персульфатом, затем концентрацию СО₂ определяют на инфракрасном анализаторе (Forsberg, Taube, 1967). Как правило, обнаруживается плохое согласие между величинами внеклеточной продукции, полученными разными способами (Erpley, Sloan, 1965).

Оригинальна попытка оценить ЭП, исходя из радиоактивности бактерий за счет меченых выделений водорослей. Для отделения бактериальной популяции от фитопланктона применялась дифференциальная фильтрация (Derenbach, Williams, 1974). Этот подход заслуживает особого внимания, так как здесь затрагивается вопрос о значении растворенных продуктов фотосинтеза для жизнедеятельности гетеротрофных организмов.

Величины внеклеточной продукции морского и пресноводного фитопланктона

Детальные наблюдения над скоростью экскреции РОВ пресноводным фитопланктоном были проведены на мезотрофном оз. Уиндермир, расположенном в Английской озерной области (Fogg, 1964, 1966; Fogg et al., 1965). В 15 сериях экспериментов продолжительностью от 3 до 24 ч количество экскретируемого органического вещества составляло обычно 10—30% общей ассимиляции углерода, иногда 95%. ЭП обнаруживалась на всех глубинах эвфотной зоны.

Весьма важные исследования с применением радиоуглерода выполнил Уатт (Watt, 1966) на водохранилищах Тринг. Была обнаружена высокая корреляция между относительной скоростью выделения РОВ на глубине максимального фотосинтеза и в эвфотной зоне в целом. Эта связь позволила оценивать ЭП под единицей поверхности водоема, определяя ее только на одной глубине. Данные показали, что метод оценки продуктивности вод по накопле-

Таблица 17 (продолжение)

| Район и объект наблюдения | Экспозиция, ч | Глубина | А | Потери органического ^{14}C , % | Литературный источник |
|---|---------------|---------------|---|--|----------------------------|
| Западная часть Северной Атлантики | 4 | Эвфотная зона | 6—35 $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{час}^{-1}$ | 7.3—50 | Choi, 1972 |
| Перуанское течение | 24 | То же | $6 \cdot 10^3$ — $12 \cdot 10^3$ $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$ | 4—45 | Ryther et al., 1971 |
| Прибрежные воды Голландии | 24 | » | — | 20 | Gieskes, Bennekom, 1973 |
| Прибрежные воды Мавритании | — | Поверхность | — | 42 | Herbland, Voituriez, 1974 |
| Культуры водорослей | | | | | |
| Водоросли из планктона Рыбинского водохранилища | 24 | — | — | 0.4—1 | Романенко, 1971 |
| Водоросли из планктона оз. Онтарио | 1 | — | — | 0.4—4.1 | Nalewajko, 1966 |
| <i>Chlorella rupeoidosa</i> Chick из арктического озера | 4 | — | — | 12 | Fogg, Belcher, 1961 |
| Морской фитопланктон, 4 вида | 2—3 | — | — | 1.0—4.6 | Samuel et al., 1971 |
| То же, 8 видов | 5 | — | 0.65—3.15 $\text{мгС} \cdot \text{л}^{-1}$ за экспозицию | 2—15 | Erpley, Sloan, 1965 |
| То же, 7 видов | 12 | — | — | 1.0—19.0 | Bergman, Holm-Hansen, 1975 |
| Стареющие культуры, 5 видов | 12 | — | — | 12 | — |

*Диатомовый фитопланктон, вегетирующий в пластиковой сфере.

нию ^{14}C только во взвешенном органическом веществе фитопланктона влечет к недооценке первичной продукции приблизительно на 30%. Близкие к этим результаты приводят другие авторы для водоемов разного типа и разных географических зон (табл. 17).

Данных по внеклеточной продукции морского фитопланктона значительно больше, чем для пресноводного. Это объясняется тем, что в практике морских исследований радиоуглеродный метод распространен шире, чем в пресноводной гидробиологии. Относительная скорость выделения РОВ фитопланктоном измерялась в северо-восточной части Тихого океана, где она была в пределах 19—49% у поверхности и 7—26% в эвфотной зоне (Anderson, Zeuschel, 1970). Такие же величины (7—44%) получены для фитопланктона юго-восточных прибрежных вод США и Саргассова моря (Thomas, 1971). Относительная скорость экскреции в пределах 5—50% была определена в прибрежных водах Индии (Samuel et al., 1971), в Северной Атлантике (Choi, 1972) и во многих других районах Мирового океана.

Сходные с этими результаты были получены нами во время 52-го рейса НИС «Витязь» (табл. 18). Суммарная продукция фито-

Таблица 18

Продукция фитопланктона (A , $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$) с учетом потерь меченого органического вещества при фильтрации (Бульон, 1975в)

| Дата | Место отбора проб | А | | | Фильтрат/сумма, % |
|---------|--------------------------------------|--------|----------|-------|-------------------|
| | | фильтр | фильтрат | сумма | |
| 14 VI | Японское море, у Сангарского пролива | 6 | 4 | 10 | 40* |
| 26 VI | Бухта Малокурильская, о-в Шикотан | 171 | 164 | 335 | 49* |
| 27 VI | Бухта Отрадная, о-в Шикотан | 210 | 150 | 360 | 42* |
| 12 VII | Пролив Старка, о-в Попова | 12 | 5 | 17 | 30* |
| | | 14 | 2 | 16 | 13 |
| 16 VII | Залив Петра Великого, у о-ва Попова | 39 | 35 | 74 | 47* |
| | | 49 | 29 | 78 | 37 |
| 20 VII | Бухта Алексеева, о-в Попова | 43 | 36 | 79 | 45* |
| | | 58 | 21 | 79 | 27 |
| 7 VIII | Татарский пролив, лагуна | 28 | 7 | 35 | 19 |
| 15 VIII | Там же, 1 миля от берега | 14 | 10 | 24 | 42 |
| 18 VIII | Там же, 30 миль от берега | 8 | 3 | 11 | 27 |

*Пробы отфильтровывали сквозь фильтры с размером пор 1.0—1.2 мкм; остальные пробы — сквозь фильтры с размером пор 0.4 мкм.

планктона в исследованных районах колебалась от 10 до 360 $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$, относительное количество продуктов фотосинтеза в фильтратах за вычетом темновой ассимиляции углекислоты — от 13 до 49%. Фильтраты проб из Татарского пролива были доставлены в лабораторию Зоологического института в подкисленном

состоянии и длительное время хранились замороженными. Возможна некоторая потеря органического радиоуглерода в процессе хранения. Тем не менее доля утраченных при фильтрации продуктов фотосинтеза значительна — от 19 до 42% (табл. 18, опыты за 7, 15 и 18 VIII).

В экспериментах с культурами пресноводного и морского фитопланктона обнаруживаются очень низкие значения ЭП по сравнению с данными для природных популяций (табл. 17). Размер экскреции, по литературным данным, колеблется главным образом в пределах 0.5—4.5%, что закономерно связано с более высокими концентрациями клеток фитопланктона в культурах по сравнению с природой.

Факторы, определяющие уровень внеклеточной продукции

Довольно подробно изучалась зависимость величин экскреции от плотности популяций фитопланктона. По наблюдениям Налевайко (Nalewajko, 1966), выполненным на 24 видах водорослей преимущественно из планктона оз. Онтарио, повышение плотности культур от 25 до 50 мг·л⁻¹ беззольного сухого вещества приводило к снижению фотосинтеза и увеличению экскреции в среднем от 0.7 до 3.5%. По мнению автора, этот эффект был связан с истощением запаса CO₂ в среде и с самозатенением клеток. Напротив, для природных популяций отмечается обратная зависимость относительной скорости экскреции от концентрации фитопланктона, в частности от содержания хлорофилла *a*. Например, в прибрежных водах Индийского океана скорость выделения РОВ фитопланктоном на глубине оптимального фотосинтеза и ниже составляла 5.0, 10.4, 15.4 и 19.0% при содержании хлорофилла *a* соответственно 117, 12, 5.6 и 0.54 мг·м⁻³ (Samuel et al., 1971).

Лабораторные эксперименты по изучению эффекта популяционной плотности проводились с водой оз. Уиндермир (Fogg et al., 1965). Озерная вода разводилась в разных соотношениях фильтрованной водой и инкубировалась с ¹⁴C в течение 5 ч при освещенности 2300 лк. Первичная продукция взвешенного органического вещества и количество органического ¹⁴C в фильтрате возрастали с увеличением концентрации клеток, однако относительная скорость экскреции была выше в более разведенных популяциях. Уатт (Watt, 1966) показал, что доля внеклеточных продуктов заметно возрастает, если природную популяцию развести фильтрованной водой в 10 раз.

Относительная величина ЭП находится в обратной связи и с общей первичной продукцией планктона. Так, в северо-восточной части Тихого океана отношение ЭП к общей первичной продукции изменялось от 19% для поверхностных вод наиболее продуктивных прибрежных станций до 49% для удаленных от побережья олиготрофных вод. Для эвфотной зоны это отношение увеличивалось

от 7% на эвтрофных станциях до 26% на олиготрофных (Anderson, Zeutschel, 1970). По данным Томаса (Thomas, 1971), суммарная первичная продукция планктона уменьшалась по направлению от продуктивных вод эстуариев штата Джорджия к олиготрофным водам западной части Саргассова моря; скорость выделения РОВ также уменьшалась, однако ее относительное значение увеличивалось от 7 до 44% по направлению к Саргассову морю.

Зависимость ЭП от интенсивности света изучалась на оз. Уиндермир (Fogg et al., 1965). Авторы наблюдали уменьшение скорости фотосинтеза и возрастание относительной величины ЭП у нижней границы эвфотной зоны и связывали это с ослаблением интенсивности света на глубине. В ряде случаев отмечалось увеличение относительной скорости экскреции у поверхности озера, что было вызвано, по-видимому, ингибированием фотосинтеза светом высокой интенсивности, так как возрастание доли ЭП имело место каждый раз, когда скорость фотосинтеза у поверхности составляла менее 50% фотосинтеза на оптимальной глубине.

В другом опыте тех же авторов пробы воды с глубины 2 м экспонировались с ¹⁴C на разных глубинах, что уничтожало фактор неравномерности распределения фитопланктона по вертикали. На горизонтах ниже 1 м скорость фотосинтеза была прямо пропорциональна интенсивности света, что подтверждалось близостью точек к прямой линии при наложении их на логарифмический масштаб. Относительная экскреция оставалась приблизительно постоянной (около 6%), но увеличивалась до 30% на глубине 10 м.

Увеличение относительного количества экстрацеллюлярных продуктов от 0.5 до 19% с возрастанием освещенности от 10 700 до 75 300 лк показано на 24 видах пресноводного фитопланктона в культурах (Nalewajko, 1966). Не исключено, что в природе при сильном солнечном свете 100 000—120 000 лк скорость экскреции поверхностного фитопланктона увеличивается в результате фотоллиза клеток (Hellebust, 1965).

Данные по зависимости величин экскреции от экспозиции фитопланктона с ¹⁴C противоречивы. Фогг с соавторами (Fogg et al., 1965) на оз. Уиндермир наблюдали, что при 24-часовой инкубации внеклеточная продукция выше, чем при 4-часовой. Однако относительная величина ЭП была ниже при длительной экспозиции. Эти же авторы определяли количество ¹⁴C во взвешенном органическом веществе и в фильтрате через каждые 2 ч в течение 8-часовой экспозиции проб *in situ* и в лабораторных условиях. Был получен иной результат, а именно фотосинтез был практически пропорционален экспозиции при постоянстве относительной скорости экскреции: около 27% в озере и 37.5% в лабораторной серии. Хелебауст (Hellebust, 1965) на фитопланктоне зал. Мэн (США) также показал, что время инкубации не влияет на процент выделения РОВ. Уменьшение процента ЭП после 1—4 ч экспозиции обнаружено в лабораторных условиях для фитопланктона оз. Онтарио (Nalewajko, Marin, 1969). Томас (Thomas, 1971) в противоположность этим результатам выявил возрастание как абсолютной, так и

относительной скорости выделения РОВ с увеличением времени инкубации. При этом выделение РОВ не отмечалось в первые 2 ч. Увеличение абсолютной и относительной скорости экскреции с удлинением экспозиции можно предположить и заранее, так как тона пометится равномерно, изотопный метод будет измерять скорость с недооценкой. Когда же органический углерод в клетках РОВ достигнет максимума и останется постоянной с увеличением экспозиции.

Возможно, скорость экскреции зависит также от концентрации в среде CO_2 (Nalewajko, 1966), минерального азота (Marker, 1965) и от активной реакции воды (Fogg, 1964), от видовой принадлежности водорослей (Nalewajko, 1966) и от стадии их роста (Marker, 1965). Данных по зависимости ЭП от солености воды мало, и они противоречивы (Marker, 1965; Samuel et al., 1971).

Химический состав и экологическая роль внеклеточных продуктов фотосинтеза

Состав растворенных продуктов фотосинтеза изучен довольно тщательно. В качестве основного компонента РОВ для хлореллы и некоторых морских диатомовых водорослей обнаружена гликолевая кислота (Fogg, Belcher, 1961; Pritchard et al., 1962; Whittingham, Pritchard, 1963; Fogg, 1964, 1966; Fogg, Nalewajko, 1964; Smith, 1974). По данным Фогга с сотрудниками, скорость выделения этого соединения хлореллой особенно высока первые 5 мин после переноса в свежую среду — до 80% ассимилированного минерального и до 95% выделенного органического углерода. Через 30 мин эта доля падает до 0.3—1.0%. Гликолевую кислоту, 9—38% общей экскреции органического углерода, выделяют морские виды, представленные в аксеничных культурах: *Olisthodiscus* sp., *Chaetocerus pelagicus*, *Chlorococcum* sp. и *Skeletonema costatum* (Hellebust, 1965). Примером экстрацеллюлярных продуктов с высоким молекулярным весом могут служить полипептиды, выделяемые *Anabaena cylindrica* (Fogg, Westlake, 1955).

На культуре *Gymnodinium kowalevskii* показано методом гель-фильтрации, что в качестве внешних метаболитов могут быть вещества разного молекулярного веса — гетерополисахариды, белки и пептиды (Хайлов и др., 1967). Культура синезеленой водоросли *Oscillatoria splendida* способна выделять летучие вещества (Горюнова, 1949). Морские флагаеллаты *Isochrysis galbana*, *Monochrysis lutheri*, *Prumnesium parvum*, *Dunaliella euechlora* и другие виды в культурах, свободных от бактерий, экскретируют в процессе роста углеводы (Guillard, Wangersky, 1958; Moore, Tischer, 1964; Marker, 1965; Aaranson, 1971). На ряде культур других видов морского и пресноводного фитопланктона, а также на природных популяциях показана возможность накопления в среде различных

аминокислот (Fogg, Westlake, 1955; Watt, 1966), глицерола, маннитола и пролина (Craigie, McLachlan, 1964; Hellebust, 1965), витаминов (Nakamura, Gowans, 1964), нуклеиновых кислот (Aaranson, 1971), токсических веществ (Горюнова, 1968).

С помощью ^{14}C нами было обнаружено, что существенная часть меченых продуктов фотосинтеза морского фитопланктона, проникающих сквозь мембранные фильтры с размером пор 0.4 и 1.0 мкм, представлена химически устойчивыми соединениями, так как степень их окисления перманганатом составляла всего 10—40% относительно показаний более эффективного метода фотоокисления (табл. 16). Не исключено, что основная масса органического углерода в фильтрах входила в состав высокомолекулярных компонентов клеточных оболочек, на которые перманганат воздействует слабо.

Фогг с сотрудниками (Fogg et al., 1965), исходя из обратной зависимости относительной скорости экскреции от концентрации фитопланктона, предположили, что существует тенденция к равновесию между интра- и экстрацеллюлярными концентрациями метаболитов. Если концентрация продуктов фотосинтеза во внешней среде ниже равновесной, как например в разбавленных популяциях, то эти продукты относительно быстро выделяются клетками. Возможно, в природных условиях этот эффект возникает вследствие активного потребления внеклеточных метаболитов гетеротрофными организмами. Если же концентрация экстрацеллюлярных продуктов близка к равновесной, то количество выделяемого органического ^{14}C определяется исключительно интенсивностью процессов обмена и становится пропорциональным числу клеток.

Подобная кинетика выделения характерна, по мнению Фогга (Fogg, 1964), для низкомолекулярных соединений типа гликолевой кислоты. Он обнаружил, что введение в среду небольшого количества гликолата (порядка $1 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$) стимулирует развитие разведенной культуры хлореллы. Полученный эффект может быть объяснен потребностью клеток в равновесной концентрации этого субстрата, прежде чем фотосинтетическая способность водорослей будет направлена на продуцирование клеточного материала. По видимому, содержание гликолата в среде в оптимальной концентрации влечет к укорочению лаг-фазы клеточного деления.

Иная картина наблюдается, если экстрацеллюлярными продуктами являются высокомолекулярные соединения, например полисахариды клеточных оболочек и полипептиды. Ресорбция этих метаболитов клетками затруднена, скорость ассимиляции бактериями мала. В таком случае количество выделяемого метаболита будет пропорционально накоплению его внутри клетки и не будет зависеть от плотности популяции. Примером экстрацеллюлярных продуктов этого типа могут служить полипептиды, выделяемые *Anabaena cylindrica* (Fogg, 1966). Количество выделяемых анабеной продуктов не зависит от объема среды на клетку, но прямо пропорционально общему приросту водорослей.

Сандерс и Сторч (Saunders, 1972; Storch, Saunders, 1975) на основании экспериментальных наблюдений пришли к выводу, что кинетика выделения РОВ крайне неоднородна. Экскреция может происходить в одних случаях на протяжении 1 сут, в других — только в течение светового дня. Водоросли способны выделять от простых органических молекул до крупных полимеров. Кинетика РОВ и его компонентный состав зависят как от внешних условий, так и от структуры сообществ и фазы развития клеток фитопланктона.

Таким образом, не исключено, что в морских и пресных водоемах от 10 до 40% общей первичной продукции планктонных водорослей выделяется во внешнюю среду и может служить источником углерода и энергии для водных организмов. Возможно, что основная часть экстрацеллюлярных продуктов быстро ассимилируется гетеротрофами (Fogg, 1964, 1966; Lawačz, 1971; Сорокин и др., 1971; Сорокин, Чердынцева, 1971; Waite, Duthie, 1975) и поэтому не аккумулируется в больших концентрациях в водоемах. Очень вероятно, что главный потребитель экстрацеллюлярных продуктов — бактерии, способные утилизировать РОВ с высокой эффективностью, — 40—50% (Сорокин и др., 1971; Сорокин, Чердынцева, 1971). Потребление РОВ водными беспозвоночными маловероятно, так как их энергетическая потребность не может быть удовлетворена таким путем (Fogg, 1966; Сорокин, Чердынцева, 1971). Однако растворенное органическое вещество легко трансформируется во взвешенную фазу на водно-воздушной границе и в таком состоянии доступно зоопланктону (Fogg, 1966; Lawačz, 1971). Степень способности фитопланктона ресорбировать и утилизировать РОВ изучена слабо. В то же время исследованиями Хобби и Райта (Wright, Hobbie, 1966; Hobbie, 1969) показано, что растворенные органические субстраты потребляются фитопланктоном гораздо медленнее, чем бактериями, вопреки большей биомассе первых. Это объясняется тем, что бактерии имеют активный транспортный механизм, благодаря которому они способны утилизировать субстраты, содержащиеся в среде в очень малых концентрациях. Клетки водорослей подобного механизма не имеют, усвоение же путем диффузии возможно только при наличии в среде достаточно высоких концентраций субстрата ($> 1 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$).

Ошибки измерения внеклеточной продукции

Часть экстрацеллюлярных продуктов фотосинтеза не учитывается из-за усвоения их бактериями и, возможно, самими водорослями. Если внеклеточная продукция измеряется с помощью ^{14}C , то не учитывается выделение немеченого РОВ. Наоборот, радиодинамические метаболиты, выделяемые зоопланктоном после потребления ими меченых водорослей, будут затенять ЭП. Очень возможно, что наряду с экскрецией РОВ живыми клетками фито-

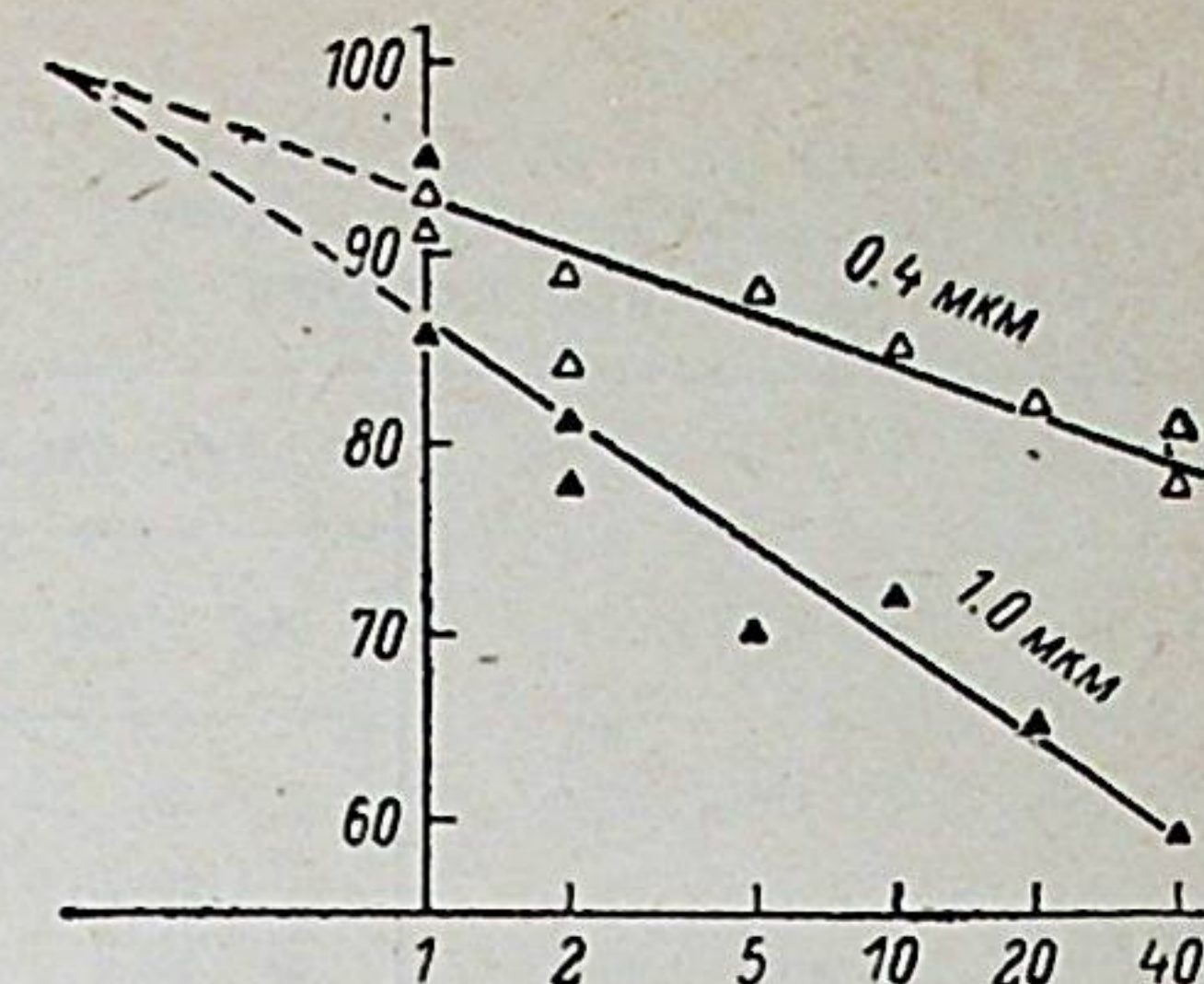


Рис. 27. Величина ошибки фильтрации радиоуглеродного метода при определении первичной продукции планктона в зал. Петра Великого (о-в Попова, бухта Алексеева).

По оси абсцисс — объем пробы, мл; по оси ординат — радиодинамическая активность планктона, имп·мин⁻¹·мл⁻¹. Объяснение в тексте.

планктона имеет место пассивное выделение органического вещества из мертвых или погибающих клеток (Marker, 1965).

При измерении внеклеточной продукции могут возникать методические ошибки. В частности, в процессе вакуумной фильтрации вероятны потери органического ^{14}C вследствие разрушения клеток фитопланктона, в особенности когда фильтры загрязнены (Lasker, Holmes, 1957; Arthur, Rigler, 1967).

Величина потерь в значительной мере зависит от плотности мембранных фильтров, выбранных для отделения меченого фитопланктона от воды. Эту зависимость демонстрируют наши опыты по измерению первичной продукции в зал. Петра Великого, в которых использовали фильтры с размером пор 0.4 и 1.0 мкм и производили окисление органического вещества фильтратов путем фотоллиза. Определения суммарной радиодинамической активности (фильтр+фильтрат) дали совпадающие результаты, однако радиодинамическая активность фитопланктона заметно выше на более плотных фильтрах (табл. 19, рис. 27).

Артур и Риглер (Arthur, Rigler, 1967) показали обратную связь между удельной радиодинамической активностью фитопланктона на фильтрах (имп·мин⁻¹·мл⁻¹) и объемом фильтруемых проб. Такую связь авторы объясняют возрастанием относительного числа поврежденных клеток за счет удлинения времени фильтрации и увеличения вакуумного давления на фильтр. Продукция фитопланктона, измеренная с помощью ^{14}C , совпадала с показаниями кислородного метода только в том случае, когда вводилась поправка на ошибку фильтрации. Эффект Артура—Риглера отмечали также Шиндлер с сотрудниками при изучении первичной продукции озер Канадского щита (Schindler, Holmgren, 1971; Schindler, 1972). По их данным, экстрацеллюлярная продукция с учетом ошибки фильтрации не превышала 1—2% общей первичной продукции. Отношение исправленной радиодинамической активности фитопланктона к неисправленной было в пределах 1.2—6.

Аналогичная картина наблюдалась нами при исследовании первичной продукции в зал. Петра Великого. Сквозь фильтры с размером пор 0.4 и 1.0 мкм пропускали разные объемы из одной тщательно перемешиваемой пробы — от 1 до 40 мл. Измеряли радиодинамическую активность фильтров и пересчитывали ее на 1 мл отфильтрованного

Величина потерь органического ^{14}C планктона (в имп. мин $^{-1}$) при фильтрации проб, взятых с поверхности, сквозь мембранные фильтры разной плотности

| | Светлая склянка | | Темная склянка | |
|----------------------------------|-----------------|---------|----------------|---------|
| | 0.4 мкм | 1.0 мкм | 0.4 мкм | 1.0 мкм |
| 12 VII, прол. Старка, о-в Попова | | | | |
| Фильтр | 5565 | 4117 | 1940 | 907 |
| Фильтрат | 1300 | 3180 | 720 | 1750 |
| Сумма | 6865 | 7297 | 2660 | 2657 |
| Фильтрат/сумма, % | 18.5 | 43.5 | 27 | 66 |
| 16 VII, в 500 м от о-ва Попова | | | | |
| Фильтр | 13390 | 10830 | 413 | 350 |
| Фильтрат | 9100 | 10670 | 1180 | 1320 |
| Сумма | 22490 | 21500 | 1593 | 1670 |
| Фильтрат/сумма, % | 41 | 50 | 74 | 79 |

ной воды. Строили график, отражающий зависимость удельной радиоактивности фильтров от объема пробы (рис. 27). Полученные кривые экстраполировали до пересечения, т. е. на объем, которому соответствует истинная радиоактивность 1 мл. Как можно видеть из графика, ошибка фильтрации 40 мл пробы через фильтр *sinrog* 6 (размер пор 0.4 мкм) составила 20.5% и достигла 41% при использовании менее плотного фильтра *sinrog* 3. С введением поправки относительное содержание меченого растворенного органического вещества в общем (взвешенном + растворенном состоянии) снизилась до 11%, т. е. оказалось в 2.5 и 4.3 раза соответственно меньше, чем при неисправленной радиоактивности фильтров.

Мак-Магон (McMahon, 1973) обнаружил явление, сходное с эффектом Артура—Риглера, используя в опытах воду, освобожденную от фитопланктона. Автором был сделан вывод, что эффект Артура—Риглера — артефакт, вызванный адсорбцией неорганического ^{14}C мембранными фильтрами. Налевайко и Лин (Nalewajko, Lean, 1972), Берман и Холм-Хансен (Bergman, Holm-Hansen, 1972) отмечали, что в некоторых случаях на мембранных фильтрах удерживаются растворенные вещества, содержащие как органические, так и неорганические формы ^{14}C . Это может быть причиной неправильного расчета поправки на ошибку фильтрации по способу Артура—Риглера.

К противоположному выводу приходят Шиндлер с сотрудниками (Schindler et al., 1972). Применяв метод гель-фильтрации, они показали, что с увеличением объема фильтруемой воды, когда удель-

ная радиоактивность фильтров снижается, согласно Артуру и Риглеру, удельная радиоактивность фракции органических соединений в фильтрах с м. в. > 5000 соответственно возрастает, однако фракция с м. в. < 100 , в которую входят ионы HCO_3^- , CO_3^{2-} и, по-видимому, гликолевая кислота и некоторые другие низкомолекулярные продукты, остается без изменения. Исходя из этого, авторы делают вывод, что эффект Артура—Риглера биологического происхождения, т. е. не связан с адсорбцией $^{14}\text{CO}_2$ на фильтрах. Наличие же экстрацеллюлярных продуктов в фильтрах они рассматривают с сомнением.

Таким образом, к настоящему времени существуют разные точки зрения на природу внеклеточной продукции фитопланктона, что, безусловно, требует дальнейших исследований в этом направлении. Из собственных и имеющихся в литературе по этому вопросу данных вытекает, что для правильной оценки первичной продукции с помощью радиоуглеродного метода необходимо учитывать потери органического ^{14}C при фильтрации. Особенно велики потери, когда измеряется продукция фитопланктона в олиготрофных водоемах.

В связи с проблемой внеклеточной продукции фитопланктона возникает вопрос, насколько верно оценена нами первичная продукция озер Байкал, Иссык-Куль, Зеленецкое и Акулькино, на которых был применен радиоуглеродный метод без учета потерь ^{14}C при фильтрации. По-видимому, имеет смысл обсуждать с этой точки зрения не результаты конкретных наблюдений, а только итоговые (годовые) величины продукции фитопланктона. Из литературных и собственных данных следует, что в условиях олиготрофных вод, т. е. при величинах фотосинтеза порядка $100\text{—}200 \text{ мгС} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{сут}^{-1}$, ошибка ^{14}C -метода близка к 30%. Тогда величины общей первичной продукции (взвешенной и растворенной — A_2) и определенные немодифицированным радиоуглеродным методом (A_p) будут связаны между собой следующим образом:

$$A_2 \approx 1.43 A_p. \quad (15)$$

Если согласиться с таким поправочным коэффициентом, годовая продукция фитопланктона олиготрофных озер, исследованных нами с помощью радиоуглеродного метода, занижена приблизительно в 1.5 раза. С введением поправки увеличится и отношение $\Sigma SA / \Sigma SR$ для озер Зеленецкого и Акулькино, что, впрочем, не искажает ранее сделанного вывода (см. с. 42) о существенном преобладании деструкции над первичной продукцией в этих водоемах.

СОДЕРЖАНИЕ И ФОТОСИНТЕТИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ РАСТИТЕЛЬНЫХ ПИГМЕНТОВ В ПЛАНКТОНЕ

Определение содержания хлорофилла *a* и органического вещества в сестоне

Определение содержания в планктоне хлорофилла *a* признано в настоящее время единственным методом быстрой оценки биомассы водорослей и находит широкое применение при исследованиях первичной продукции планктона. Хлорофилл *a* легко определяется на спектрофотометре (Richards, Thompson, 1952; Винберг и др., 1961; Parsons, Strickland, 1963; Report of SCOR-UNESCO. . ., 1964, 1966; Ковалевская, Остапеня, 1966; Humphrey, Wooton, 1966; Parsons, 1966; Strickland, Parsons, 1968; Vollenweider, 1969a) и флуорометрическим методом (Yentsch, Menzel, 1963; Holm-Hansen et al., 1965; Yentsch, 1965; Saijo, Nishizawa, 1969; Baudouin, Scoppa, 1971; Tomimaga, 1971). Эти же методы дают возможность определять концентрации хлорофиллов *e* и *c*, однако с меньшей точностью, чем хлорофилла *a*. Содержание хлорофилла *c* с большей точностью определяется методом, предложенным Парсонсом (Parsons, 1963; Strickland, Parsons, 1968).

Существующая техника измерения содержания зеленых пигментов разработана на основе трихроматического метода Ричардса (Richards, Thompson, 1952) и более поздней его модификации, заключающейся в переходе от концентрирования планктона на центрифуге к мембранной фильтрации (Creitz, Richards, 1955).

Оригинальные уравнения (Ричардса) для расчета количества хлорофилла *a* изменены Парсонсом и Стрикландом (Parsons, Strickland, 1963) и рабочей группой ЮНЕСКО (Report of SCOR-UNESCO. . ., 1966).

$$\text{Richards} \quad C_{\text{хл}} = (15.6E_{665} - 2.0E_{645} - 0.80E_{630}) \frac{v}{V \cdot l}$$

$$\text{Parsons, Strickland} \quad C_{\text{хл}} = (11.6E_{665} - 1.31E_{645} - 0.14E_{630}) \frac{v}{V \cdot l}$$

$$\text{SCOR-UNESCO} \quad C_{\text{хл}} = (11.64E_{665} - 2.16E_{645} + 0.10E_{630}) \frac{v}{V \cdot l},$$

где $C_{\text{хл}}$ — концентрация хлорофилла *a*, $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$, v — объем экстракта, мл, V — объем пробы воды, л, l — длина светового пути в экстракте, см. Отсчеты экстинкций (E) в красной части спектра следует исправлять вычитанием оптической плотности при 750 нм. Оценка концентрации хлорофилла *a* может быть основана на

измерении оптической плотности экстрактов на одной или двух длинах волн, близких к абсорбционному максимуму (Винберг и др., 1961; Talling, 1969). Необходимо подчеркнуть, что обсуждаемые уравнения неокончательны и подвергаются изменению в связи с уточнением удельных коэффициентов погашения.

Широко применяют экстракцию растительных пигментов в 90%-ном ацетоне, хотя не все водоросли в нем хорошо экстрагируются. Замена растворителя иногда улучшает эффект, но не гарантирует все же полное извлечение пигментов. Кроме того, применение некоторых растворителей затруднено тем, что для них неизвестны или неуточнены удельные коэффициенты абсорбции. Для улучшения экстракции можно использовать звуковую или тканевую дробилку (Yentsch, Menzel, 1963), однако и этих приспособлений недостаточно для абсолютного выхода хлорофилла из клеток фитопланктона (Strickland, Parsons, 1968). Некоторые авторы рекомендуют для более полной и быстрой экстракции в ацетоне предварительно выдерживать фильтры с планктоном 30—120 минут в небольшом количестве дистиллированной воды (Ковалевская, Остапеня, 1966; Финенко, Акинина, 1970). Вода для смазывания фильтров берется в таком объеме, чтобы при добавлении 100%-ного ацетона получался 90%-ный раствор.

Степень выхода пигментов в растворитель повышается, и увеличивается срок экстрагирования с применением стекловолокнистых фильтров вместо мембранных (Long, Cooke, 1971). Эффективность извлечения хлорофилла из клеток, сконцентрированных на мембранных фильтрах, возрастает с удлинением экстракции от 2 до 18—20 ч. При выдержке ацетоновых растворов выше этого срока их оптическая плотность начинает снижаться (Humphrey, Wooton, 1966; Long, Cooke, 1971).

Случаи неудовлетворительной экстракции имеют место при наличии в пробах зеленых водорослей. Поэтому при работе на пресных водоемах необходимо контролировать степень извлечения пигментов. Неполнота экстракции хлорофилла *a* выявляется обычно при сопоставлении его содержания в планктоне с биомассой водорослей (низкий процент хлорофилла *a* в сырой массе) и скоростью фотосинтеза (высокое ассимиляционное число).

Трихроматический метод достаточно чувствителен, позволяет учитывать количества хлорофилла *a* порядка $0.2 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$. При низких концентрациях пигмента ($< 1 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) чувствительность метода поддерживается увеличением объема анализируемой воды до 4—6 л. Если содержание хлорофилла *a* в планктоне очень мало ($< 0.1 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$), то рекомендуется флуорометрическое определение.

В олиготрофных озерах Кривом, Круглом и Байкале мы отбирали пробы воды (батометром Рутнера или Нансена с подповерхностных горизонтов и ведром с поверхности) объемом около 2 л; в более низкопродуктивных озерах Зеленецком, Акулькино и в пелагиали Иссык-Куля — 4—6 л. Воду из озер Кривого, Круглого и в отдельных случаях из Зеленецкого и Акулькино отфиль-

травывали сквозь предварительные фильтры со слоем порошкообразного стекла (30 мл 1%-ной суспензии на фильтр.) Воду из остальных водоемов отфильтровывали сквозь мембранные фильтры № 5 без стекла. Осадки планктона на фильтрах покрывали тонким слоем углекислого кальция вместо рекомендуемого (Report of SCOR-UNESCO. . ., 1966) углекислого магния, так как последний вызывает помутнение ацетоновых вытяжек. Экстракцию пигментов производили следующим образом.

1. Стекланный порошок с предварительных фильтров или мембранные фильтры № 5 с собранным на них планктоном переносили в пробирки с притертыми пробками.

2. Отмеряли в пробирки по 0.5 мл дистиллированной воды и помещали их в бытовой холодильник (4°) на 1.5—2 ч.

3. Добавляли 4.5 мл 100%-ного ацетона. Растворению фильтров в ацетоне способствовали перемешиванием стеклянной палочкой в течение 1—2 мин.

4. Экстрагировали 18 ч в темноте при температуре 4°.

5. Ацетоновые вытяжки центрифугировали при 4000 об·мин⁻¹, затем измеряли их оптическую плотность на спектрофотометре СФ-4А в сантиметровых кюветах.

Концентрации хлорофилла *a* рассчитывали для озер Кривого и Круглого по уравнению Ветштейна (Винберг и др., 1961), для озер Зеленецкого, Акулькино, Байкала, Иссык-Куля и для прочих водоемов по уравнению, предложенному рабочей группой ЮНЕСКО (Report of SCOR-UNESCO. . ., 1964, 1966).

Пробы для определения содержания органического вещества в сестоне собирали путем фильтрации воды сквозь предварительные фильтры, покрытые слоем стеклянного порошка (50 мл 1%-ной суспензии на фильтр). Окисление органического вещества производили бихроматным методом (Остапеня, Ковалевская, 1965; Методы определения. . ., 1968; Финенко, Остапеня, 1971). Для перехода от кислорода к органическому веществу использовали коэффициент 0.67.

Специфические моменты определения количества взвешенного вещества методом мокрого сжигания.

1. Приготовление стеклянного порошка. Чистое стекло мелко растирают в ступке, переносят в колбу с дистиллированной водой, интенсивно взбалтывают и через 1 мин суспензированный порошок осторожно декантируют в другой сосуд для освобождения от крупных частиц. После 30 мин отстаивания во втором сосуде жидкость, содержащая очень мелкие, непригодные для работы частицы стекла, сливается. Осадок стекла высушивают при 80°. Из него приготавливают перед сбором проб сестона 1%-ную взвесь в дистиллированной воде.

2. Реактивы. 0.1 н. раствор $K_2Cr_2O_7$ готовится на концентрированной серной кислоте. Пробы после сжигания (15 мин при 150° в термостате) титруются 0.02 н. раствором соли Мора. В остальном ход работы соответствует изложенному в методическом руководстве О. А. Алекина (1954).

Таблица 20

Концентрация хлорофилла *a* ($C_{хл}$, мг·м⁻³), суточные величины ассимиляционного числа (САЧ, мгС·мг⁻¹) и *P/B*-коэффициента для фитопланктона оз. Кривого (1968 г.)

| Дата | Станция | Глубина, м | $C_{хл}$ | САЧ | <i>P/B</i> |
|---------|---------|-------------|----------|-----|------------|
| 18 VI | 1 | 2 | 0.73 | 14 | 0.20 |
| | | 6 | 0.15 | — | — |
| 28 VI | 1 | 1 | 0.55 | 44 | 0.53 |
| | | 3.5 | 0.48 | 31 | 0.41 |
| | | 10 | 0.20 | — | — |
| 8 VII | 2 | 1 | 0.42 | — | — |
| | | 1 | 0.20 | 120 | 1.06 |
| | | 3.5 | 0.30 | 50 | 0.58 |
| 18 VII | 1 | 1 | 0.27 | — | — |
| | | 1 | 0.18 | 50 | 0.58 |
| | | 3.5 | 0.49 | 30 | 0.39 |
| 28 VII | 2 | 10 | 0.21 | — | — |
| | | 1 | 0.23 | — | — |
| | | Поверхность | 0.36 | 83 | 0.85 |
| 7 VIII | 1 | 1 | 0.55 | 22 | 0.30 |
| | | 1 | 0.25 | 104 | 1.00 |
| | | 3.5 | 0.31 | 116 | 1.05 |
| 17 VIII | 1 | Поверхность | 0.23 | 170 | 1.31 |
| | | 1 | 0.37 | 49 | 0.57 |
| | | 3.5 | 0.60 | 10 | 0.15 |
| 27 VIII | 1 | Поверхность | 0.40 | 75 | 0.78 |
| | | 1 | 0.50 | 42 | 0.53 |
| | | 3.5 | 0.84 | 21 | 0.30 |
| 6 IX | 1 | Поверхность | 0.10 | 60 | 0.67 |
| | | 1 | 0.19 | 63 | 0.69 |
| | | 3.5 | 0.21 | 58 | 0.65 |
| 16 IX | 1 | Поверхность | 0.23 | 15 | 0.19 |
| | | 3.5 | 0.45 | 0 | 0 |
| | | 15 | 0.10 | — | — |
| 26 IX | 1 | Поверхность | 0.47 | 13 | 0.18 |
| | | 1 | 0.19 | 63 | 0.69 |
| | | 3.5 | 0.45 | 13 | 0.18 |
| | | 15 | 0.26 | — | — |

Примечание. В табл. 20—22, 24, 25 суточный *P/B*-коэффициент рассчитан по формуле-(22).

Таблица 21

Концентрация хлорофилла *a*, суточные величины ассимиляционного числа и *P/B*-коэффициента для фитопланктона оз. Круглого (1968 г.)

| Дата | Глубина, м | $C_{хл}$ | САЧ | <i>P/B</i> |
|--------|-------------|----------|-----|------------|
| 21 VI | Поверхность | 0.39 | 92 | 0.90 |
| | 1 | 0.21 | 14 | 0.20 |
| 1 VII | 1 | 0.51 | 0 | 0 |
| 11 VII | 1 | 0.18 | 265 | 1.66 |
| 22 VII | Поверхность | 0.94 | 29 | 0.38 |
| | 2 | 0.21 | — | — |
| 1 VIII | Поверхность | 0.21 | — | — |
| | 1 | 0.53 | 0 | 0 |

Таблица 21 (продолжение)

| Дата | Глубина, м | $C_{ХЛ}$ | САЧ | P/B |
|---------|-------------|----------|-----|-------|
| 21 VIII | Поверхность | 0.33 | 97 | 0.92 |
| 31 VIII | Поверхность | 1.01 | 18 | 0.25 |
| | 1 | 0.22 | 0 | 0 |
| 10 IX | Поверхность | 0.82 | 11 | 0.16 |
| | 1 | 0.56 | 5.5 | 0.10 |
| 20 IX | Поверхность | 0.45 | 27 | 0.35 |
| | 1 | 0.24 | 50 | 0.64 |

Таблица 22

Концентрация хлорофилла a , суточные величины ассимиляционного числа и P/B -коэффициента для фитопланктона субарктических озер (1971 г.)

| Дата | Глубина, м | $C_{ХЛ}$ | САЧ | P/B |
|----------------|-------------|----------|-----|-------|
| Оз. Зеленецкое | | | | |
| 23 VI | Поверхность | 0.03 | 90 | 1.04 |
| | 2 | 0.03 | — | — |
| 3 VII | Поверхность | 0.60 | 16 | 0.28 |
| | 2 | 0.22 | — | — |
| 13 VII | Поверхность | 0.26 | 49 | 0.67 |
| | 2 | 0.29 | — | — |
| 23 VII | Поверхность | 0.22 | 43 | 0.62 |
| | 2 | 0.14 | — | — |
| 2 VIII | Поверхность | 0.49 | 64 | 0.83 |
| | 2 | 0.51 | — | — |
| 12 VIII | Поверхность | 0.33 | 18 | 0.30 |
| | 2 | 0.34 | — | — |
| 14 VIII | 4 | 0.21 | — | — |
| | 7 | 0.20 | — | — |
| | 10 | 0.22 | — | — |
| | 15 | 0.24 | — | — |
| | 20 | 0.17 | — | — |
| 22 VIII | Поверхность | 0.12 | 0 | 0 |
| | 2 | 0.19 | — | — |
| Оз. Акулькино | | | | |
| 26 VI | Поверхность | 0.09 | 107 | 1.15 |
| | 2 | 0.06 | — | — |
| 6 VII | Поверхность | 0.30 | 26 | 0.41 |
| | 2 | 0.10 | — | — |
| 16 VII | Поверхность | 0.10 | 70 | 0.87 |
| | 2 | 0.11 | — | — |
| 26 VII | Поверхность | 0.33 | 12 | 0.23 |
| | 2 | 0.08 | — | — |
| 5 VIII | Поверхность | 0.40 | 35 | 0.53 |
| | 2 | 0.37 | — | — |
| 15 VIII | Поверхность | 0.11 | 125 | 1.27 |
| | 2 | 0.17 | — | — |
| 25 VIII | 1 | 0.14 | — | — |
| | 2 | 0.16 | — | — |
| | 3 | 0.20 | — | — |

Северные озера

Сбор материала для количественного определения растительных пигментов и органического вещества в планктоне производился параллельно с наблюдениями над первичной продукцией. Содержание хлорофилла a в вегетационные сезоны измерялось десятими долями миллиграмма в 1 м^3 : оз. Кривое — 0.10—0.84, оз. Круглое — 0.21—1.01, оз. Зеленецкое — 0.03—0.60, оз. Акулькино — 0.06—0.40 (табл. 20—22).

Известно, что концентрация хлорофилла a в воде может служить показателем продуктивности водоемов (Винберг, 1960; Захаренков, 1962). Для этой цели целесообразно придерживаться следующей общей схемы:

| | |
|--------------------|---|
| Олиготрофные озера | 0.1—1.0 мг хлорофилла в 1 м^3 |
| Мезотрофные » | 1.0—10 мг хлорофилла в 1 м^3 |
| Эвтрофные » | >10 мг хлорофилла в 1 м^3 |

По количеству зеленого пигмента исследованные нами озера следует отнести к группе олиготрофных вод, что хорошо согласуется с результатами наблюдений над первичной продукцией планктона (см. с. 33).

Содержание органического вещества в сестоне озер Кривого и Круглого в 1969 г. было 0.17—0.40 при средней $0.25 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$. Величины такого же порядка были получены и для озер Зеленецкого и Акулькино — 0.18—0.57, в среднем $0.35 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$. Вместе взятые, они несколько выше известных для морских и океанических вод (Остапеня, Ковалевская, 1965; Финенко, Остапеня, 1971).

Таблица 23

Содержание хлорофилла a ($C_{ХЛ}$, $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$), взвешенного органического вещества ($C_{\text{ВОВ}}$, $\text{мг} \cdot \text{л}^{-1}$) и относительное содержание хлорофилла a в сестоне ($C_{ХЛ}/C_{\text{ВОВ}}$, %) северных олиготрофных озер

| Озеро | Окисляемость сестона, $\text{мг} \text{O} \cdot \text{л}^{-1}$ | $C_{\text{ВОВ}}$ | $C_{ХЛ}$ | $C_{ХЛ}/C_{\text{ВОВ}}$, % |
|--------------|--|------------------|------------------|-----------------------------|
| Кривое | 0.31 (0.18—0.66) | 0.21 (0.12—0.44) | 0.27 (0.20—0.31) | 0.13 (0.09—0.15) |
| Круглое | 0.45 (0.22—0.74) | 0.30 (0.15—0.50) | 0.28 (0.18—0.44) | 0.09 (0.05—0.16) |
| Зеленецкое | 0.50 (0.26—0.83) | 0.33 (0.18—0.56) | 0.29 (0.12—0.60) | 0.10 (0.05—0.28) |
| Акулькино | 0.54 (0.39—0.84) | 0.36 (0.26—0.57) | 0.22 (0.09—0.40) | 0.06 (0.03—0.11) |
| «Жаброногов» | 0.37 | 0.25 | 1.08 | 0.43 |

Содержание хлорофилла a во взвешенном органическом веществе очень низкое — в среднем за вегетационный сезон 0.06—0.13% (табл. 23). Такой низкий процент хлорофилла в сестоне типичен для морских вод (Остапеня, Ковалевская, 1965). В сестоне озер, более богатых фитопланктоном, чем северные, относительное содержание пигмента выше. Для белорусских водоемов умеренной продуктивности оно равно в среднем 0.3%, для эвтроф-

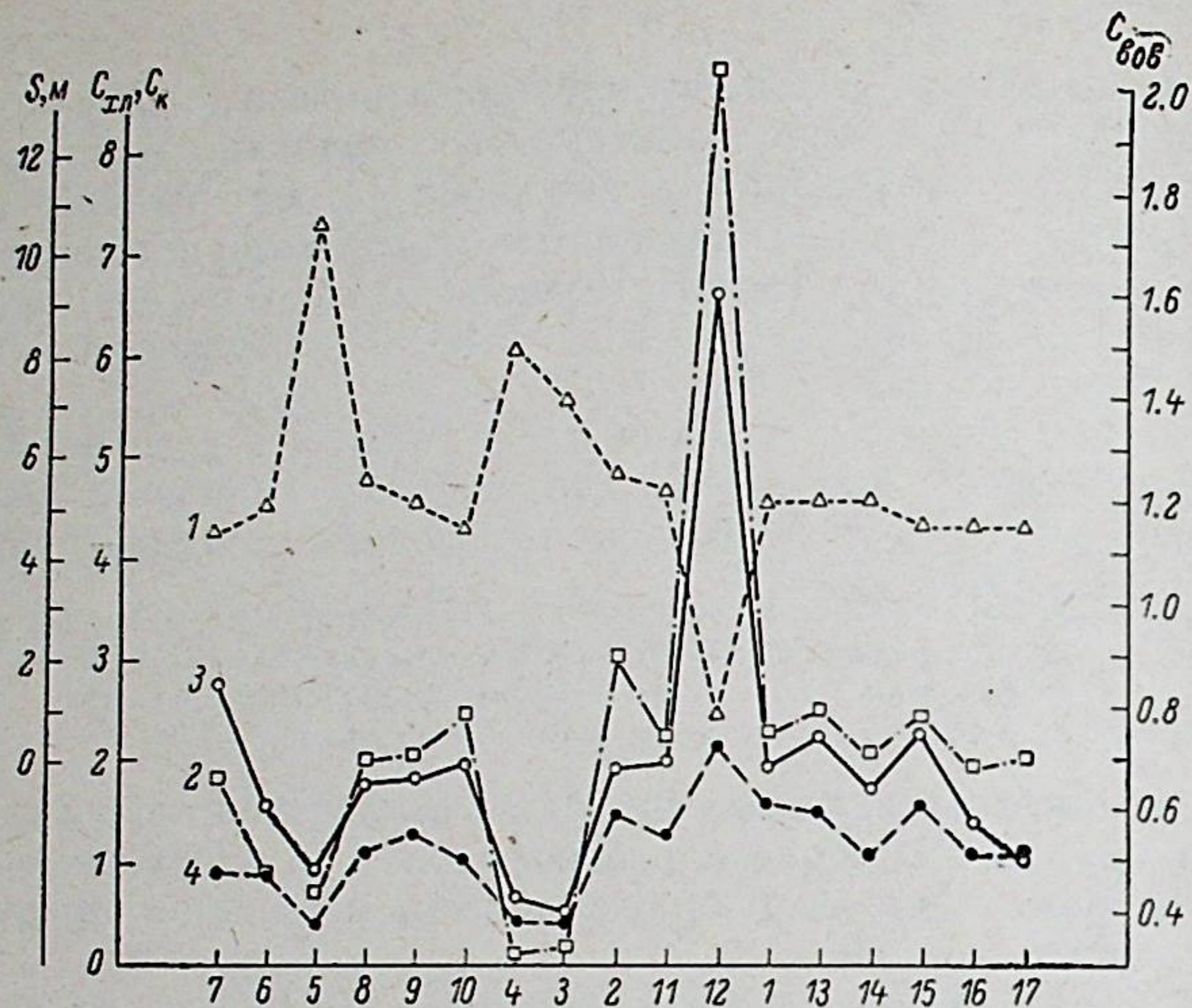


Рис. 28. Прозрачность воды по диску Секки (1), содержание органического вещества ($C_{ов}$, $\text{мг} \cdot \text{л}^{-1}$, 2), хлорофилла a ($C_{хл}$, $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$, 3) и общих каротиноидов ($C_{к}$, $\text{mSPU} \cdot \text{м}^{-3}$, 4) в планктоне оз. Байкал на разных станциях (1—17).

ного оз. Дривяты — 0.75, для высокоэвтрофных озер — до 1% (Винберг, Захаренков, 1950; Ковалевская, 1970, 1971). Примечательно, что и в небольшом тундровом оз. «Жаброногов», которое значительно богаче хлорофиллом, чем соседнее с ним оз. Зеленецкое, доля этого пигмента возрастает до 0.43% (табл. 23).

Озеро Байкал

Изучение содержания хлорофилла в Байкале заслуживает особого внимания, так как для этого водоема накоплено достаточно много данных по первичной продукции, которые интересно сопоставить с концентрацией фотосинтетических пигментов в фитопланктоне с целью выяснения его продукционных возможностей.

Летом 1973 и 1974 гг. содержание хлорофилла определяли в районе пос. Лиственничное — в открытой воде и заключенной в пластиковые мешки на 12—20 сут. В среднем за все время наблюдений концентрация хлорофилла a в этом районе была равна $1.0 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ при колебаниях от 0.40 до $2.45 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$ (табл. 11, рис. 18).

В августе 1975 г. измеряли количество пигментов и органической взвеси в поверхностных пробах воды, отобранных в 17 точках в разных зонах Байкала (рис. 15). Исходя из полученных данных, (рис. 28), можно было выделить в озере в период наблюдений три

основных района. Район, ограниченный прол. Малое Море и мысом Заворотным (станции 3—5), отличался минимальным содержанием компонентов взвешенного вещества: хлорофилла a менее $1.0 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$, органического вещества менее $0.5 \text{ г} \cdot \text{м}^{-3}$. К району с максимальным содержанием этих компонентов следует отнести, по-видимому, Селенгинское мелководье: на ст. 12 концентрация хлорофилла a составила $6.48 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$, органического вещества — $2.04 \text{ г} \cdot \text{м}^{-3}$. Повышенное содержание зеленого пигмента отмечено также в северной оконечности Байкала возле города Нижнеангарска (ст. 7) — $2.74 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$. На остальных точках количество хлорофилла было в пределах $1—2 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$, органического вещества сестона — $0.5—0.9 \text{ г} \cdot \text{м}^{-3}$.

Обращает на себя внимание то, что, несмотря на существенное колебание приведенных показателей, их соотношения для разных точек озера изменялись в очень узких пределах: $C_{хл}/C_{ов} = 0.25\% \pm 0.06 (\pm \sigma)$ (табл. 24). Высокая корреляция между взвешенным органическим веществом и хлорофиллом a ($r = +0.98$) указывает на автохтонную природу органической взвеси в Байкале. При сопоставлении этих данных с имеющимися для других водоемов легко заметить, что как по содержанию хлорофилла a и органического вещества в планктоне, так и по относительному содержанию хлорофилла в сестоне оз. Байкал занимает промежуточное место между олиготрофными и мезотрофными водоемами (табл. 27).

Таким образом, согласно классификации водоемов по содержанию хлорофилла a в планктоне (Винберг, 1960; Захаренков, 1962), Байкал приближается к озерам мезотрофного типа — 0.5—6.5, в среднем 2.0 мг пигмента в 1 м^3 . В то же время показания радиоуглеродного метода (см. с. 59) свидетельствуют о низком уровне первичной продукции, в среднем $0.022 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-3}$ (у поверхности) и $0.19 \text{ гС} \cdot \text{м}^{-2}$ за сутки, что позволяет характеризовать Байкал как типично олиготрофный.

Озеро Иссык-Куль

В Тюпском заливе на ст. 1 (рис. 21) средняя концентрация хлорофилла a составила всего $1 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$, а в открытом озере она была в 10 раз ниже (табл. 25). На ст. 1 взвешенного органического вещества было в среднем $1.1 \text{ мг} \cdot \text{л}^{-1}$. Его содержание плавно снижалось по направлению к пелагиали, однако с меньшей скоростью, чем количество хлорофилла. В соответствии с этим уменьшалась к открытому озеру и доля пигмента в органической взвеси (табл. 26). По этим признакам Тюпский залив следует рассматривать как олиготрофный водоем. Открытое озеро, если сравнить его с низкопродуктивными северокарельскими и тундровыми озерами, можно отнести к ультраолиготрофным водам (табл. 23). Полученные для него концентрации хлорофилла a обычны для

Таблица 24

Относительное содержание хлорофилла *a* ($C_{ХХ}/C_{ВОВ}$) и каротиноидов ($C_K/C_{ВОВ}$) в органическом веществе сестона (в %), биомасса водорослей (B , мг·м⁻³ сыр. вещества) и суточный P/B -коэффициент для фитопланктона в поверхностном слое оз. Байкал (август 1975 г.)

| Станция | Число месяца | $C_{ХХ}/C_{ВОВ}$ | $C_K/C_{ВОВ}$ | B | P/B |
|---------|--------------|------------------|---------------|------|-------|
| 1 | 3 | 0.26 | 0.20 | 960 | 0.29 |
| 2 | 3 | 0.21 | 0.16 | 960 | 0.27 |
| 3 | 4 | 0.15 | 0.12 | 250 | 0.20 |
| 4 | 4 | 0.20 | 0.12 | 325 | 0.66 |
| 5 | 5 | 0.31 | 0.09 | 450 | 0.29 |
| 6 | 5 | 0.33 | 0.17 | 785 | 0.23 |
| 7 | 6 | 0.36 | 0.13 | 1370 | 0.18 |
| 8 | 8 | 0.25 | 0.16 | 880 | 0.38 |
| 9 | 8 | 0.26 | 0.17 | 910 | 0.16 |
| 10 | 8 | 0.24 | 0.13 | 970 | 0.28 |
| 11 | 13 | 0.26 | 0.17 | 965 | 0.17 |
| 12 | 13 | 0.32 | 0.10 | 3240 | 0.10 |
| 13 | 13 | 0.28 | 0.18 | 1110 | 0.12 |
| 14 | 18 | 0.24 | 0.15 | 840 | — |
| 15 | 19 | 0.29 | 0.19 | 1130 | 0.15 |
| 16 | 20 | 0.20 | 0.16 | 685 | 0.13 |
| 17 | 20 | 0.15 | 0.15 | 510 | 0.19 |

Примечание. Расположение станций указано в табл. 12.

Таблица 25

Первичная продукция (A , мгС·м⁻³·сут⁻¹), содержание хлорофилла *a* ($C_{ХХ}$, мг·м⁻³), суточные величины ассимиляционного числа (САЧ, мгС·мг⁻¹) и P/B -коэффициента для фитопланктона оз. Иссык-Куль

| Дата | Станция | h/S | A | $C_{ХХ}$ | САЧ | P/B |
|---------|---------|-------------|------|----------|-----|-------|
| 17 VII | 1 | 0.5 | 68.8 | 0.78 | 84 | 0.99 |
| | 2 | 0.5 | 34.6 | 0.45 | 77 | 0.92 |
| | 3 | 0.5 | 15.0 | 0.18 | 83 | 0.99 |
| 28 VII | 6 | Поверхность | 5.0 | 0.38 | 13 | 0.23 |
| 31 VII | 1 | 0.5 | 31.2 | 1.40 | 22 | 0.34 |
| | 2 | 0.5 | 26.0 | 0.71 | 36 | 0.55 |
| | 3 | 0.5 | 11.3 | 0.87 | 13 | 0.23 |
| 8 VIII | 1 | Поверхность | 37.9 | 0.88 | 43 | 0.62 |
| | 2 | То же | 50.0 | 1.06 | 47 | 0.67 |
| | 3 | » » | 31.8 | 0.31 | 102 | 1.10 |
| 11 VIII | 4 | » » | 7.7 | 0.10 | 77 | 0.92 |
| | 5 | 0.5 | 6.1 | 0.05 | 122 | 1.24 |
| | 7 | 0.5 | 7.3 | 0.15 | 49 | 0.53 |
| | 8 | 0.5 | 4.6 | 0.06 | 77 | 0.92 |
| | 9 | 0.5 | 6.4 | 0.07 | 91 | 1.04 |
| | 10 | 0.5 | 5.5 | 0.14 | 39 | 0.56 |

Примечание. Расположение станций указано в табл. 13; h/S — глубина, от-

Таблица 26

Содержание взвешенного органического вещества ($C_{ВОВ}$, мг·л⁻¹) и хлорофилла *a* ($C_{ХХ}$, мг·м⁻³) в планктоне оз. Иссык-Куль

| Станция | $C_{ВОВ}$ | $C_{ХХ}$ | $(C_{ХХ}/C_{ВОВ}) \cdot 100$ |
|-----------|------------------|------------------|------------------------------|
| 1 | 1.10 (0.67—1.52) | 1.01 (0.78—1.40) | 0.100 (0.058—0.125) |
| 2 | 0.98 (0.60—1.40) | 0.74 (0.45—1.06) | 0.082 (0.075—0.095) |
| 3 | 0.56 (0.39—0.69) | 0.45 (0.18—0.87) | 0.078 (0.045—0.143) |
| Пелагиаль | 0.46 (0.31—0.70) | 0.10 (0.05—0.15) | 0.020 (0.012—0.028) |

малопродуктивных океанических вод (Кобленц-Мишке и др., 1971; Мордасова, 1974, 1976).

Связь между содержанием хлорофилла *a* в планктоне и прозрачностью воды

В последние годы определение концентрации хлорофилла *a* успешно используют как экспресс-метод оценки степени эвтрофикации и качества воды природных водоемов. Применимость метода оправдана тем, что количество этого пигмента достаточно хорошо отражает нагрузку водоема биогенными элементами, в первую очередь азотом и фосфором (Venugopalan, 1971; Edmondson, 1972; Dillon, Rigler, 1974, 1975; Stadelmann et al., 1974; Ahl, 1975; Glooschenko, 1975; Jones, Bachmann, 1975; Michalski et al., 1975; Rigler, 1975; Javornicky, 1976). Так как при эвтрофикации интенсивно развивается фитопланктон и происходит накопление эквивалентного количества хлорофилла *a*, то неизбежно изменение и оптических свойств воды, в частности ее прозрачности. Общая картина эвтрофикации может быть передана следующей схемой:

Нагрузка водоема биогенными элементами → Развитие фитопланктона (прирост хлорофилла *a*) → Снижение прозрачности воды

Связь прозрачности воды с биомассой фитопланктона (в мг·л⁻¹ сухого вещества) исследовалась на культурах водорослей и на рыбоводных прудах (Баранов, 1970, 1972, 1977; Кузьмичева, 1970, 1976). Сопоставления содержания хлорофилла *a* в планктоне с прозрачностью воды по диску Секки (S) были проведены на озерах Вашингтон (Edmondson, 1961), Норрвикен (Ahlgren, 1972), для ряда водоемов Канады (Dillon, Rigler, 1975; Michalski et al., 1975; Stockner, Shortreed, 1975), озер Африки (Milbrink, 1977) и морских вод (Schinkowski, 1971; Winter et al., 1975). Эти авторы проследили обратную связь между $C_{ХХ}$ и S .

В Байкале характер изменения по станциям содержания хлорофилла, общих каротиноидов и взвешенного органического ве-

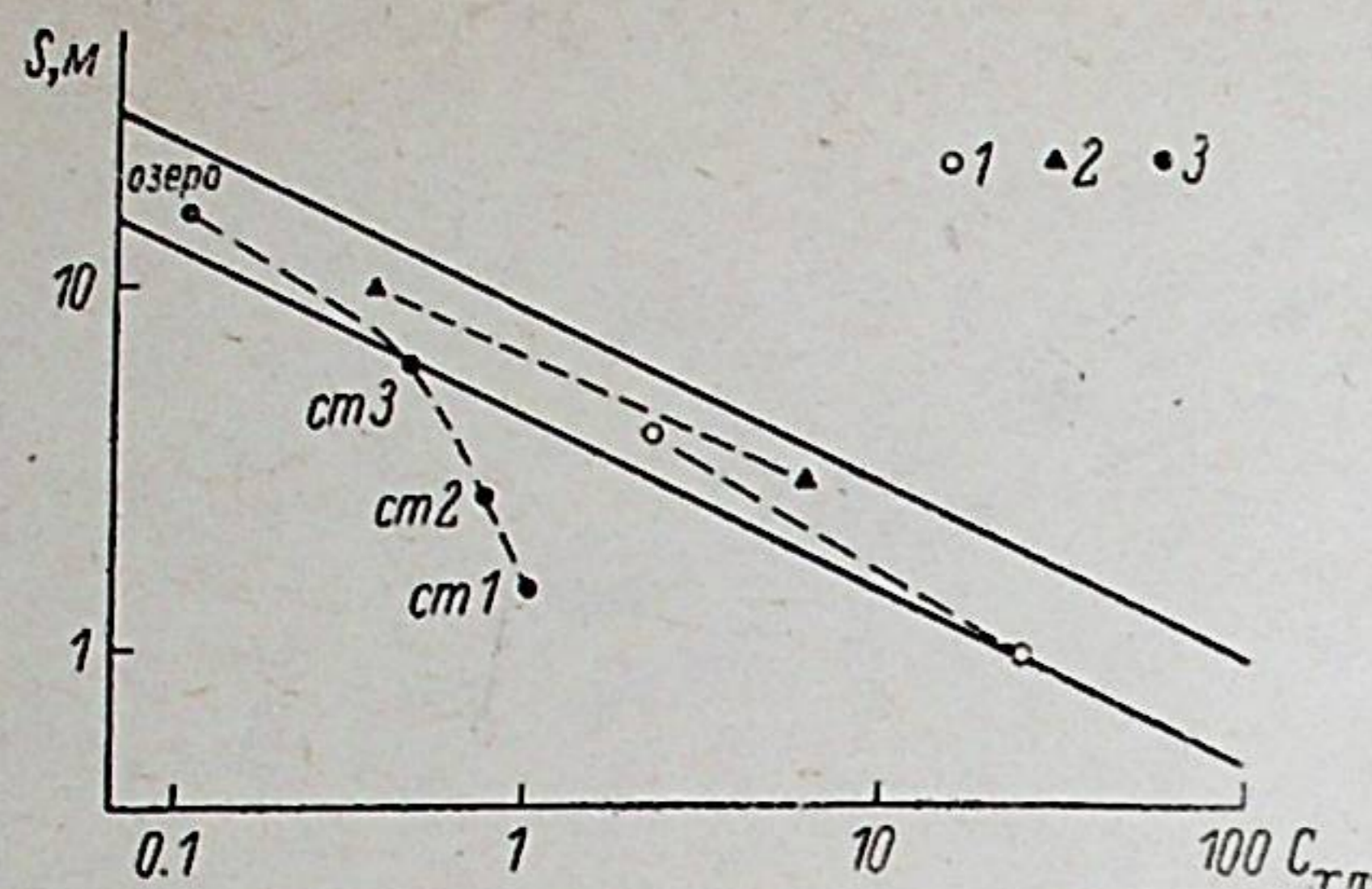


Рис. 31. Соотношение между прозрачностью воды по диску Секки и содержанием хлорофилла *a* в планктоне ($C_{хл}$, $\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}$) с изменением качества воды.

1 — оз. Литтл Оттер (Канада); 2 — оз. Севан; 3 — оз. Иссык-Куль.

дой, так как заранее ясно, что связь между $C_{хл}$ и S в водоемах такого типа нарушена. Рассчитанная нами зависимость характерна, по-видимому, для тех водоемов, в воде которых доминирует автохтонное вещество — фитопланктон и планктоногенный детрит.

По соотношению между S и $C_{хл}$ можно проследить, какой из процессов, приводящих к изменению качества воды, преобладает в водоеме. Если точка, отражающая уровень содержания хлорофилла *a* и прозрачность воды, смещается вдоль линии регрессии вниз или вверх, то это свидетельствует соответственно или об эвтрофикации, или об улучшении качества воды. Примером таких водоемов могут служить озера Литтл Оттер (Канада) и Севан (рис. 31).

Оз. Литтл Оттер (Michalski et al., 1975) в 1971 г. подвергалось антропогенному загрязнению фосфором, что обусловило высокую концентрацию хлорофилла *a* ($31 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$) и низкую прозрачность (1 м). В 1972 г. нагрузка фосфором была снижена и это привело к оздоровлению озера: концентрация хлорофилла *a* уменьшилась до $2.2 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$, прозрачность воды увеличилась до 4.0 м. На графике точка скользит вдоль линии регрессии вверх, не выходя за доверительные границы. В оба года связь между $C_{хл}$ и S , отраженная в уравнении (16), не была нарушена.

На рис. 31 верхняя точка для оз. Севан отражает прозрачность воды в 1960 г. (Гамбарян, 1964) и предположительное для этого года содержание хлорофилла *a* в планктоне, нижняя — состояние озера в самые последние годы (Парпаров, 1979). На графике точка скользит вдоль линии регрессии вниз опять же в пределах доверительного интервала. Этот факт свидетельствует об эвтрофикации водоема и отсутствии заметного поступления взвешенного вещества извне.

Тюпский залив оз. Иссык-Куль может служить примером водоема, загрязненного аллохтонным взвешенным веществом, в том числе органическим (рис. 31). Пелагиаль озера отличается

очень высокой прозрачностью (в среднем 16 м) и чрезвычайно низким содержанием хлорофилла *a* в планктоне (в среднем $0.1 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$). Для ст. 3 в Тюпском заливе, слабо подверженной влиянию р. Тюп, связь между S и $C_{хл}$, описываемая уравнением (16), еще сохраняется. Для ст. 2 и в особенности для ст. 1, ближайшей к устью реки, она нарушается — точки выходят из доверительного интервала. Очевидно, здесь нет заметной эвтрофикации, но качество воды ухудшается из-за поступления взвеси с речным стоком.

Таким образом, по соотношению между S и $C_{хл}$ можно судить о качестве воды и, более того, проследить за его изменением как во времени (оз. Севан), так и в пространстве (оз. Иссык-Куль и Тюпский залив).

При определенных условиях рассчитанная нами регрессия может быть использована и для оценки содержания хлорофилла *a* в планктоне на основании измерений прозрачности воды с помощью диска Секки. Подчеркнем, что она справедлива только по отношению к водоемам с высокой прозрачностью воды и низкой цветностью, в биотическом балансе которых незаметно участие веществ, поступающих с водосбора, или к эвтрофированным водоемам, т. е. водоемам с менее прозрачной водой, окрашенность которой, если она есть, «затеняется» развитым фитопланктоном. Только при таких жестких условиях концентрация хлорофилла *a* может быть оценена, исходя из уравнения (17), как

$$C_{хл} = 57.7S^{-2.17}. \quad (18)$$

Когда имеют дело с очень низкими концентрациями хлорофилла *a* (например, $0.05\text{--}0.15 \text{ мг}\cdot\text{м}^{-3}$ в оз. Иссык-Куль), точность определения которых спектрофотометрическим методом неудовлетворительна, то при соблюдении указанных условий ценность информации, получаемой из уравнения (18), повышается.

В. И. Кузьмичева (1970) приводит для рыбоводных прудов регрессию

$$C_{хл} = 55.4S^{-1.66}. \quad (19)$$

Обращает на себя внимание большое сходство нижних коэффициентов в уравнениях (18) и (19). Однако заметно расходятся величины верхних коэффициентов (-2.17 и -1.66). Очень вероятно, что коэффициент b , равный -2.17 , точнее, так как угол наклона линии регрессии мы рассчитали по широкому диапазону значений S и $C_{хл}$, в то время как В. И. Кузьмичева имела дело с величинами S только в пределах $0.1\text{--}1.0$ м (рис. 30, Б).

В оз. Норрвикен (Швеция) связь между содержанием общего хлорофилла ($a+b+c$) и прозрачностью воды подчинялась уравнению (Ahlrgen, 1973)

$$C_{хл} = 57.5S^{-1.66}, \quad (19.1)$$

что очень близко к полученному В. И. Кузьмичевой для хлорофилла *a*.

По материалам для другого шведского озера (Gelin, 1975) мы рассчитали:*

$$C_{\text{хл}} = 47.4S^{-1.0} = \frac{1}{0.021S} \quad (19.2)$$

Прозрачность воды колебалась от 0.5 до 3.0 м при средней 1.5 м. Как говорилось выше, для Байкала при S , равной в основном 4.5—5.5 м, действительно уравнение

$$C_{\text{хл}} = 8.3S^{-1.0} = \frac{1}{0.12S} \quad (19.3)$$

Равенства (19.2) и (19.3) справедливы только для узких интервалов S , но они хорошо вписываются в общее уравнение (18).

Фолленвайдер (Vollenweider, 1960) по данным Итимуры нашел следующую взаимосвязь:

$$C_{\text{хл}} = 25S^{-1.7} \text{ или } S = 6.68C_{\text{хл}}^{-0.59} \quad (19.4)$$

Показатели степени фактически совпадают с приведенными В. И. Кузьмичевой (1970) и Алгрен (Ahlgren, 1973), отличаясь от рассчитанных нами (—2.17 и —0.46). Однако Фолленвайдер по данным Роде с соавторами, Кларенса, Аткинса с соавторами и Косминского нашел показатель степени при S равным 2.2—2.55, что лучше согласуется с верхним коэффициентом в нашем уравнении (18).

С. И. Захаренков (1962) подразделяет белорусские озера по содержанию хлорофилла a в планктоне и прозрачности воды на четыре группы. Средние величины этих показателей в общем неплохо подчиняются выявленной нами зависимости S от $C_{\text{хл}}$, хотя средние значения S для мезотрофных и высокоэвтрофных озер требуют, по-видимому, некоторой корректировки (рис. 30, Б).

Таким образом, зависимость S от содержания хлорофилла a в планктоне может быть использована для определения степени эвтрофикации водоемов и косвенно для установления допустимого уровня нагрузки водоема биогенными элементами. Кроме того, по отношению к отдельным водоемам уравнение (18) позволяет судить о содержании хлорофилла a в планктоне на основании измерений прозрачности воды диском Секки.

Как показано на рис. 31, связь между прозрачностью и содержанием хлорофилла a в планктоне может нарушаться аллохтонной бесхлорофилльной взвесью, в состав которой входит и органическое вещество. Поэтому для водоемов любого типа следует ожидать более тесную связь между S и содержанием в воде взвешенного органического вещества, чем между S и $C_{\text{хл}}$. Обратная зависимость S от $C_{\text{воп}}$ хорошо прослеживается по литературным данным и может быть передана степенным уравнением

$$S = 3.9C_{\text{воп}}^{-0.70} \quad (20)$$

* Автор этого материала дает ошибочное уравнение: $S = 1.67C_{\text{хл}}^{-1.09}$ или $C_{\text{хл}} = 1.60S^{-0.92}$.

Таблица 27

Содержание хлорофилла a ($C_{\text{хл}}$, мг·м⁻³), органического вещества сестона ($C_{\text{воп}}$, г·м⁻³) и относительное содержание хлорофилла a в сестоне ($C_{\text{хл}}/C_{\text{воп}}$, %) в водоемах разного типа

| Водоем | Дата | Тип водоема | $C_{\text{хл}}$ | $C_{\text{воп}}$ | $(C_{\text{хл}}/C_{\text{воп}}) \times 100$ | Литературный источник |
|------------------------------------|---------------|----------------------|-----------------|------------------|---|--|
| Озера Иссук-Куль, пелагиаль | VII—VIII 1976 | Ультраолиготрофный | 0.10 | 0.46 | 0.02 | Собственные данные |
| | Лето 1969 | Олиготрофный | 0.27 | 0.21 | 0.13 | Тот же |
| Кривое, Северная Карелия | Лето 1971 | Тот же | 0.29 | 0.33 | 0.09 | » » |
| Зеленецкое, Мурманская обл. | 1969—1971 | » » | 0.41 | — | — | Kalff et al., 1972 |
| Чар, Канада | VII—VIII 1969 | С чертами мезотрофии | 1.6 | — | — | Елизарова и др., 1976 |
| Б. Харбей, Большеземельская тундра | VIII 1975 | Тот же | 2.0 | 0.80 | 0.25 | Собственные данные |
| Нарочь, Белоруссия | 1958—1969 | Мезотрофный | 3.5 | — | — | Винберг и др., 1971 |
| Пойменные озера Белоруссии | Лето 1949 | Тот же | 7.4 | 0.68 | 1.09 | Винберг, Захаренков, 1950 |
| Priddy Pool | 1965—1966 | » » | 8.0 | 0.49 | 1.65 | Moss, 1970 |
| Глубокое, Московская обл. | VII 1975 | » » | 8.3 | 2.05 | 0.40 | Собственные данные |
| Мястро, Белоруссия | 1958—1969 | Эвтрофный | 17 | — | — | Винберг и др., 1971 |
| Дривяты, Белоруссия | VI—VIII 1964 | Тот же | 20 | 2.51 | 0.80 | Ковалевская, 1970 |
| Озера Брестской группы | Лето 1949 | » » | 32 | 4.10 | 0.78 | Винберг, Захаренков, 1950 |
| Баторин, Белоруссия | 1958—1969 | » » | 48 | — | — | Винберг и др., 1971 |
| Abbot's Pond | 1965—1966 | » » | 75 | 3.02 | 2.49 | Moss, 1970 |
| Червон, Полесье | Лето 1949 | Высокоэвтрофный | 107 | 13.3 | 0.87 | Винберг, Захаренков, 1950 |
| Можайское водохранилище | VII 1975 | Тот же | 117 | 10 | 1.17 | Собственные данные |
| Озера штата Висконсин: | Лето 1937 | | | | | Kozminski, 1938 (цит. по: Винберг, 1960) |
| 7 озер | | С чертами мезотрофии | 2.56 | 1.68 | 0.21 | |
| 3 озера | | Мезотрофный | 7.25 | 1.76 | 0.43 | |
| 7 озер | | Эвтрофный | 18.4 | 3.04 | 0.67 | |
| Р. Москва: | VII—VIII 1975 | | | | | Собственные данные |
| участок выше г. Москвы | | Мезотрофный | 4.2 | 1.43 | 0.29 | |

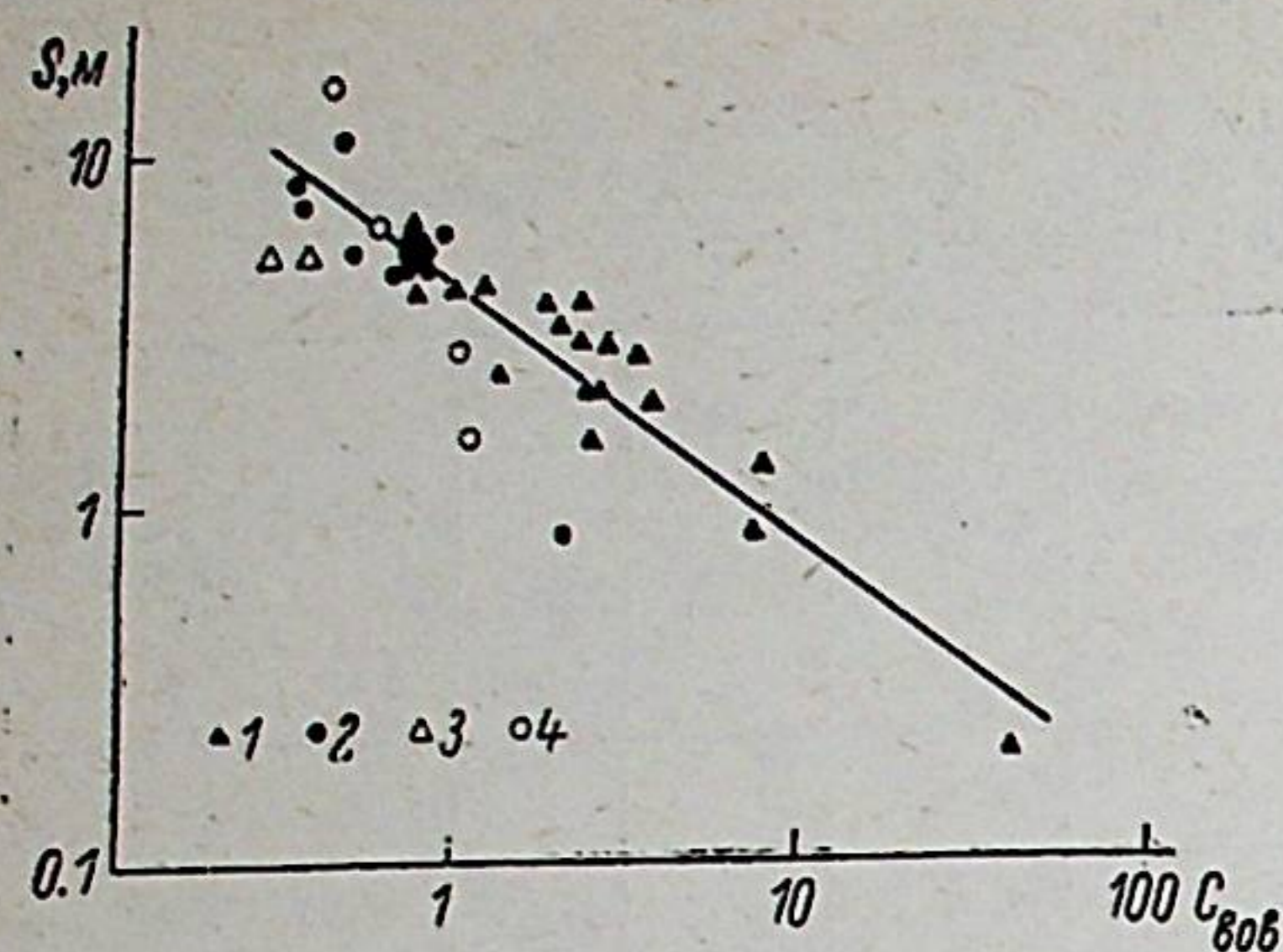


Рис. 32. Связь между прозрачностью воды по диску Секки и содержанием органического вещества в сестоне ($C_{\text{ов}}$, $\text{мг}\cdot\text{л}^{-1}$).
1 — озера Белоруссии (Ковалевская, 1971); 2 — оз. Байкал (Бульон, 19766); 3 — озера Карелии и Кольского п-ова (Бульон, 1975а, 1975б); 4 — оз. Иссык-Куль и Тюпский залив (Бульон, 19776).

Таблица 27 (продолжение)

| Водоем | Дата | Тип водоема | $C_{\text{хл}}$ | $C_{\text{ов}}$ | $(C_{\text{хл}}/C_{\text{ов}}) \times 100$ | Литературный источник |
|-----------------------------------|--------|-------------|-----------------|-----------------|--|------------------------|
| участок ниже г. Москвы река Ижора | V 1974 | Эвтрофный | 23.5 | 3.80 | 0.62 | Бульон, Никулина, 1976 |
| | | Тот же | 56.1 | 2.87 | 1.95 | |

где $C_{\text{ов}}$ выражена в $\text{мг}\cdot\text{л}^{-1}$. Как видно из рис. 32, такая зависимость в общем действительна и для вод, обогащенных аллохтонным взвешенным веществом: для северных олиготрофных озер, Селенгинского мелководья Байкала и Тюпского залива оз. Иссык-Куль.

При сопоставлении уравнений (18) и (20) видно различие в наклонах линий регрессии. Это свидетельствует о том, что с уменьшением содержания органического вещества и хлорофилла a в сестоне доля хлорофилла a во взвешенном органическом веществе снижается. Такая закономерность действительно наблюдается в природе. Так, по литературным данным (табл. 27), в олиготрофных озерах отношение $(C_{\text{хл}}/C_{\text{ов}}) \cdot 100$ меньше, чем в продуктивных (0.1—0.2% против 1—2%). Мала доля хлорофилла a во взвешенном органическом веществе и в морских водоемах, где фитопланктон развит слабо — 0.09—0.17% (Ковалевская, Остапеня, 1966). В оз. Иссык-Куль отношение $(C_{\text{хл}}/C_{\text{ов}}) \cdot 100$ уменьшалось в направлении от ст. 1 к открытому озеру (табл. 26). Так как с уменьшением первичной продуктивности водоемов доля фитопланктона, о котором судим по содержанию хлорофилла a , в органическом сестоне снижается, то, очевидно, в нем возрастает доля детритной фракции.

Относительное содержание хлорофилла a в сырой биомассе фитопланктона

В северокарельских озерах Кривом и Круглом в сырой биомассе фитопланктона содержалось в среднем 0.24 и 0.44% хлорофилла a , в субарктических озерах Зеленецком и Акулькино — 0.30% (табл. 28). Если предположить, что сухое вещество водо-

Таблица 28

Относительное содержание хлорофилла a ($C_{\text{хл}}$) в сырой биомассе (B , $\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}$ сыр. вещества) фитопланктона озер Севера

| Озеро | B | $C_{\text{хл}}$ | $(C_{\text{хл}}/B) \cdot 100$ |
|------------|--------------|------------------|-------------------------------|
| Кривое | 140 (10—320) | 0.33 (0.10—0.84) | 0.24 (0.09—0.51) |
| Круглое | 95 (25—200) | 0.43 (0.18—0.82) | 0.44 (0.13—1.00) |
| Зеленецкое | 155 (65—280) | 0.38 (0.22—0.60) | 0.28 (0.01—0.90) |
| Акулькино | 100 (34—215) | 0.23 (0.09—0.40) | 0.32 (0.08—0.98) |

рослей составляет 20% сырого, то в сухой биомассе было 1.2, 2.2 и 1.5% хлорофилла a . Эти цифры укладываются в пределы, установленные Т. М. Михеевой (1969, 1970) на основании собранных ею литературных данных, и достаточно близки к величинам, полученным для опытных прудов Белоруссии (Винберг и др., 1958, 1966), — 1.1—4.5, в среднем 2.5% при содержании хлорофилла a 0.5—8 $\text{мг}\cdot\text{л}^{-1}$, т. е. в 10^4 раз большем, чем в северных озерах.

На Байкале летом 1973 и 1974 гг. определения концентраций хлорофилла a также производились одновременно с учетом биомассы водорослей. Результаты этих определений показали, что в сырой биомассе при относительно больших ее значениях (более 600 $\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}$), т. е. при условиях, когда биомасса может быть с помощью счетного метода определена достаточно точно, содержится 0.21% ± 0.12 ($\pm \sigma$) хлорофилла a . С уменьшением биомассы ($B < 300$ $\text{мг}\cdot\text{м}^{-3}$) содержание хлорофилла a увеличивалось до 1.3—2.5% (табл. 29).

Таблица 29

Относительное содержание хлорофилла a ($C_{\text{хл}}$) в сырой биомассе (B) фитопланктона оз. Байкал (1973—1974 гг.)

| B | $C_{\text{хл}}$ | $(C_{\text{хл}}/B) \cdot 100$ | B | $C_{\text{хл}}$ | $(C_{\text{хл}}/B) \cdot 100$ |
|-----|-----------------|-------------------------------|------|-----------------|-------------------------------|
| 30 | 0.55 | 1.85 | 760 | 1.05 | 0.14 |
| 34 | 0.85 | 2.50 | 760 | 0.75 | 0.10 |
| 230 | 0.85 | 0.37 | 935 | 3.20 | 0.34 |
| 285 | 3.85 | 1.30 | 1035 | 2.00 | 0.20 |
| 610 | 1.20 | 0.20 | 1260 | 5.40 | 0.43 |
| 645 | 0.60 | 0.09 | 1260 | 0.75 | 0.06 |
| 710 | 2.60 | 0.37 | 1380 | 1.45 | 0.11 |

Таким образом, по нашим данным, средние значения $C_{хл}/B$, где B выражена в единицах массы сырого вещества, колеблются от 0.21 до 0.44%. По литературным источникам, у диатомового фитопланктона в сырой биомассе содержится 0.17—0.37, у сине-зеленого 0.25—0.28% хлорофилла a (Елизарова, 1974). В Харбейских озерах количество зеленого пигмента на 1 мг сырого вещества составило в среднем 3.7 мкг, т. е. 0.37%, в Рыбинском водохранилище — 0.30—0.39, в Онежском озере — 0.20—0.37% (Пырина, Гецен, Елизарова, 1973; Пырина, Елизарова, 1975), в Иваньковском водохранилище — 0.36—0.46% (Елизарова, 1976). И. С. Трифонова (1975) для четырех озер Карельского перешейка приводит процент хлорофилла, равный 0.15—0.34, в среднем 0.27%. Более высокие цифры получены для двух эвтрофных озер Эстонии — 0.41 и 0.65% (Кываск и др., 1975). Паркер и Зиберт (Parker, Sibert, 1976) принимают отношение органического углерода ($C_{орг}$) биомассы к хлорофиллу равным 30, что соответствует 0.33% в сырой биомассе, если в последней содержится 10% органического углерода. Отношение $C_{орг}$ к хлорофиллу a , близкое к 30 (25—36), приведено также З. З. Финенко и Л. А. Ланской (1975) для морского фитопланктона.

Из приведенных данных следует, что средние значения относительного содержания хлорофилла a в сырой массе фитопланктона варьируют в основном в границах 0.20—0.35%. Г. Г. Винберг (1960) на основании большого литературного и собственного материала заключает, что содержание пигмента в сухих водорослях близко к 2.5%, допуская при этом отношение сырой биомассы фитопланктона к сухой равным 10. В таком случае доля хлорофилла a в сырой биомассе будет составлять в среднем 0.25%. Т. М. Михеева (1970, 1973), исходя из результатов наблюдений на оз. Дривяты и на р. Днепре, считает возможным принять содержание хлорофилла a в сырой биомассе фитопланктона равным для первого водоема 0.16, для второго — 0.20%. Данные Г. Г. Винберга и Т. М. Михеевой склоняют принять величину 0.20% из интервала вышеприведенных значений $C_{хл}/B$ как наиболее правдоподобную и приемлемую для расчетов биомассы фитопланктона по концентрации хлорофилла a .

С последней величиной хорошо согласуется рассчитанный нами средний процент хлорофилла в байкальском фитопланктоне. Следовательно, биомасса планктонных водорослей в Байкале, выраженная в $мг \cdot м^{-3}$ сырого вещества, может быть оценена по уравнению

$$B = 500C_{хл}. \quad (21)$$

Вычисленная таким способом биомасса фитопланктона в августе 1975 г. изменялась в пределах 250—1370 $мг \cdot м^{-3}$. Максимальное значение (3240 $мг \cdot м^{-3}$) получено для Селенгинского мелководья (табл. 24).

Биомасса водорослей в пелагиали Байкала, рассчитанная по хлорофиллу a , оказалась почти на порядок выше биомассы, опре-

деленной методом прямого учета численности клеток фитопланктона в августе 1958—1965 гг. (Поповская, 1966, 1971, 1975; Вотинцев и др., 1971). Такое расхождение вызвано, по-видимому, тем, что с помощью счетного метода не были учтены клетки мелких водорослей, относящихся к группе Cyanophyta, биомасса которых летом может в несколько раз превышать малую биомассу фитопланктона (около 25 $мг \cdot м^{-3}$), учитываемую счетным методом (Москаленко, 1973; Поповская, 1975).

Если принять, что во многих озерах, в том числе в исследованных нами, количество водорослей учитывается с достаточной степенью точности по концентрации хлорофилла a с использованием уравнения (21), то, располагая данными по скорости фотосинтеза, можно оценить суточные величины P/B -коэффициента для фитопланктона. Когда скорость фотосинтеза планктона измеряли с помощью радиоуглеродного метода (в озерах Зеленецком, Акулькино, Байкале и Иссык-Куле), ее принимали равной эффективной продукции ($A_{эф}$). Для озер Кривого и Круглого, где был применен кислородно-скляночный метод, позволяющий определять валовую продукцию ($A_{вал}$), сделано допущение, что $A_{эф} = 0.80 A_{вал}$, т. е. траты фитопланктона на дыхание составляли 20% свежесинтезированного органического вещества. С учетом сказанного продукционную способность фитопланктона рассчитывали следующим способом:

$$P/B = \frac{1}{t} \ln \frac{50 \cdot C_{хл} + A_{эф}}{50 \cdot C_{хл}}, \quad (22)$$

где $C_{хл}$ — в $мг \cdot м^{-3}$, $A_{эф}$ — в $мгС \cdot м^{-3}$ за экспозицию, 50 — отношение органического углерода фитопланктона к хлорофиллу a , t — экспозиция, сут.

Результаты представлены в табл. 20—22, 24 и 25. Суточный P/B -коэффициент фитопланктона оз. Байкал был в пределах 0.10—0.38, в остальных озерах в основном 0.20—1.30. Эти величины обычные, если учесть, что для водоемов умеренных широт значения P/B -коэффициента находятся преимущественно в границах 0.2—1.5 (Kristiansen, Mathiesen, 1964; Javornicky, 1966; Михеева, 1970). По отношению к Байкалу изложенное показывает, что в условиях этого озера содержание хлорофилла a служит лучшей мерой количества фитопланктона, чем биомасса, полученная счетным методом. По последнему показателю получали очень высокие, по-видимому, ошибочные значения P/B -коэффициента для фитопланктона Байкала (Глазунов, Кожова, 1966; Вотинцев, Поповская, 1967; Вотинцев, 1971; Вотинцев, и др., 1971).

Соотношение между скоростью фотосинтеза планктона и содержанием хлорофилла a

По этому соотношению судят о фотосинтетической активности хлорофилла a , которая известна в литературе под терминами: удельный фотосинтез, интенсивность фотосинтеза, ассимиляцион-

ное число. С внедрением в гидробиологию радиоуглеродного метода для измерения первичной продукции АЧ принято выражать в $\text{мгС} \cdot \text{мг}^{-1}$ хлорофилла *a* за сутки или за час. Оно может быть измерено также в единицах массы кислорода, выделяемого при фотосинтезе, или CO_2 , ассимилированного в процессе фотосинтеза.

Данные по первичной продукции озер Кривого и Круглого получены кислородно-скляночным методом. Поэтому при расчете суточного ассимиляционного числа (САЧ) в мгС принимали АК равным 1.25. В поверхностном слое воды, где скорость фотосинтеза планктона была максимальной, количество углерода, ассимилированное на 1 мг хлорофилла *a*, сильно варьировало в течение всего периода наблюдений (табл. 20 и 21). В ряде случаев получены чрезвычайно высокие, с нашей точки зрения, значения САЧ — 104—265 $\text{мгС} \cdot \text{мг}^{-1}$, которые редки для пресных (Bindloss et al., 1972; Пырина, Гецен, Вайнштейн, 1976) и более обычны для морских водоемов (Saijo, Ichimura, 1960; Рассашко, 1974; Ведерников, 1976). Одной из причин этого послужило, по-видимому, и то, что концентрации хлорофилла *a* и величины первичной продукции планктона озер Кривого и Круглого измерялись на пределе чувствительности методов.

При большом колебании ассимиляционного числа в среднем за сезон оно выше у поверхности, причем для оз. Кривого было отмечено плавное уменьшение среднего АЧ с глубиной в пределах фотического слоя (в $\text{мгС} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$):

| | |
|-------------|----|
| Поверхность | 69 |
| 1 м | 50 |
| 3.5 м | 36 |

Напротив, в оз. Круглом с водой коричневого цвета скорость ассимиляции углерода на единицу хлорофилла с глубиной резко убывала:

| | |
|-------------|----|
| Поверхность | 60 |
| 1 м | 7 |

В озерах Зеленецком и Акулькино в течение сезона САЧ варьировало большей частью в пределах 40—60 $\text{мгС} \cdot \text{мг}^{-1}$ (табл. 22). Характерно, что в условиях олиготрофии и низких температур воды ассимиляционное число сохранялось на уровне, свойственном фитопланктону более южных широт. Возможно, неслучайно были получены в ранние сроки наблюдений при малом содержании хлорофилла *a* (0.03—0.09 $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$) такие высокие значения САЧ, как 90—107 $\text{мгС} \cdot \text{мг}^{-1}$. В северных озерах, в особенности в субарктических, можно было ожидать высокой фотосинтетической активности планктона под влиянием продолжительного дня. По-видимому, с одной стороны, условия полярного дня, а с другой — неблагоприятные трофические условия в сочетании с низкими температурами воды оказывали противоположные воздействия на интенсивность фотосинтеза, поддерживая ее на уровне, наблюдаемом для фитопланктона умеренных широт (рис. 33).

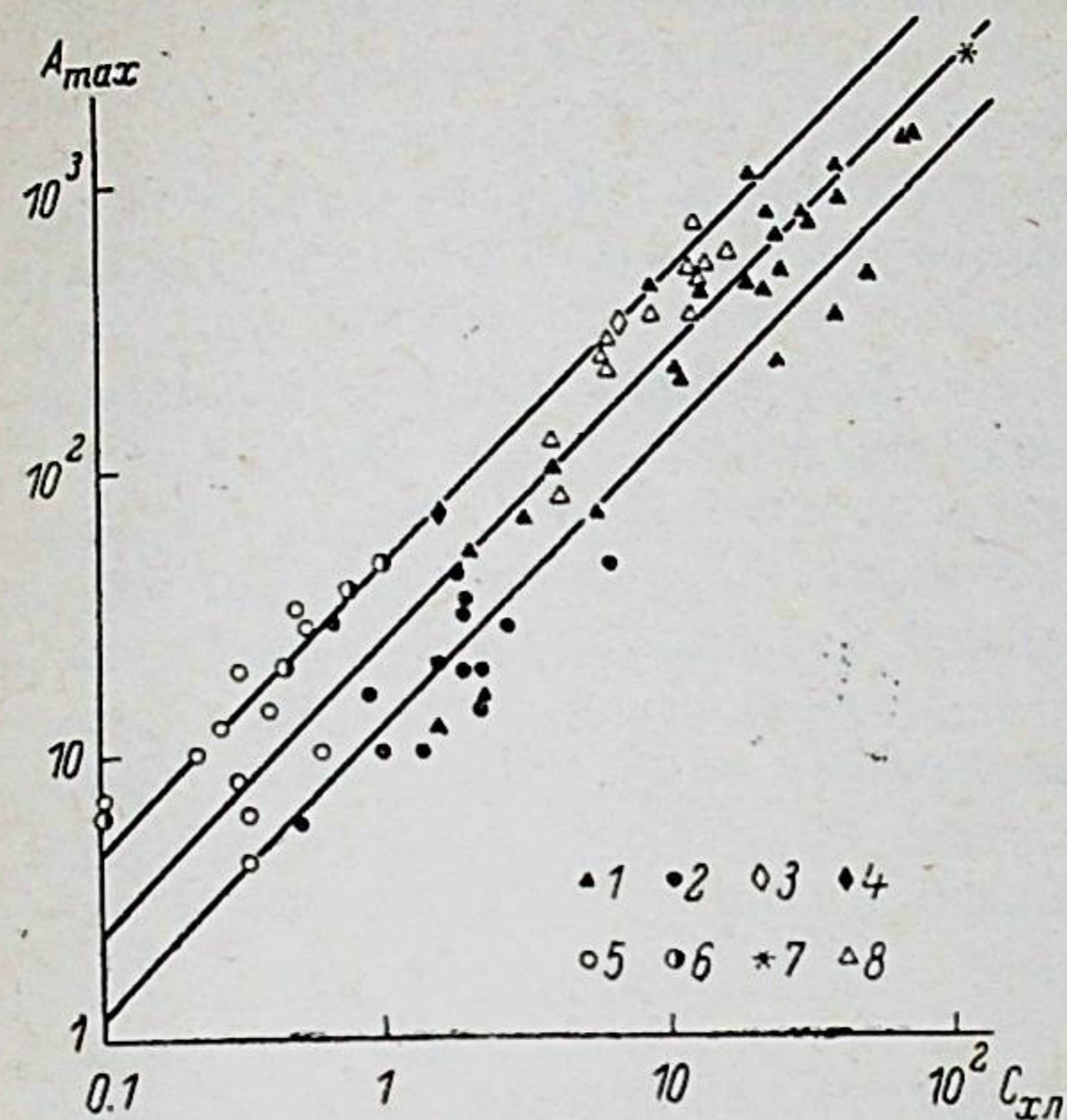


Рис. 33. Соотношение между скоростью фотосинтеза на оптимальной глубине (A_{max} , $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$) и содержанием хлорофилла *a* (C_{xl} , $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$) в водоемах разного типа.

1 — озера Белоруссии (Ковалевская, 1970; Винберг и др. 1971); 2 — оз. Байкал (Бульон, 1976б, 1976в); 3 — оз. Красавица (Иванова, 1961); 4 — оз. Б. Харбей (Пырина, Гецен, Вайнштейн, 1976); 5 — озера Карелии и Кольского п-ова (Бульон, 1975а, 1975б); 6 — оз. Иссук-Куль (Бульон, 1977б); 7 — Можайское водохранилище (собственные данные); 8 — оз. Красное (Трифопова, 1976).

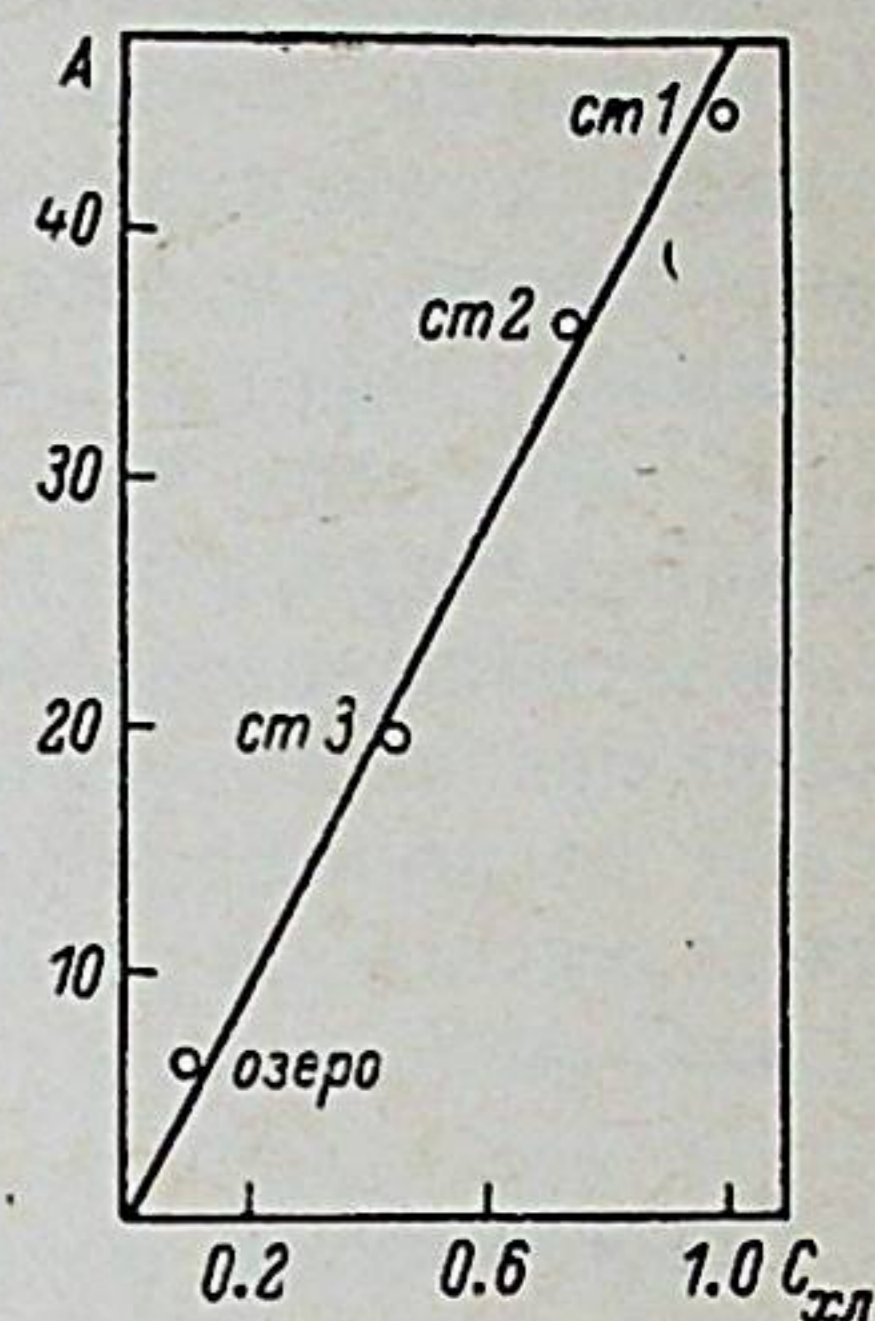


Рис. 34. Соотношение между средними величинами скорости фотосинтеза (A , $\text{мгС} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{сут}^{-1}$) и содержания хлорофилла *a* (C_{xl} , $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$) в планктоне оз. Иссук-Куль.

В оз. Байкал в районе пос. Лиственничное летом 1973 и 1974 гг. по 13 наблюдениям САЧ в условиях замкнутых объемов воды изменялось в границах 2.5—10.0 при средней 5.3 $\text{мгС} \cdot \text{мг}^{-1}$; по 9 наблюдениям in situ САЧ того же порядка — 1.0—10.5, в среднем 4.6 (табл. 11). Очень важно отметить, что суточные ассимиляционные числа оказались крайне низкими. Они часто приближались по значению к часовым ассимиляционным числам, известным для водоемов разного типа. Например, в озерах Белоруссии и в волжских водохранилищах удельный фотосинтез измерялся величиной 20—40 (Пырина, 1967б; Ковалевская, 1970; Винберг и др., 1971), в северных олиготрофных озерах — обычно 40—60 $\text{мгС} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$ (Иванова, 1961; Alimov et al., 1972; Winberg et al., 1973b; Бульон, 1975б).

В августе 1975 г. фотосинтетическая активность планктона во многих точках Байкала также характеризовалась довольно низкой величиной — 12 ± 5.1 (табл. 12). Особенно низкое ассимиляционное число — 5.5—10.5, в среднем 7.4 $\text{мгС} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$ — получено для фитопланктона южного Байкала (станции 11—13, 15 и 16), что, по-видимому, неслучайно, так как подтверждается результатами наших наблюдений в предыдущие годы. Обнаружива-

ется только слабая связь между скоростью фотосинтеза и содержанием хлорофилла a ($r=+0.45$), между ассимиляционным числом и содержанием хлорофилла a ($r=-0.42$).

Для всех исследованных станций оз. Иссык-Куль ассимиляционное число колебалось от 13 до 122 $\text{мгС} \cdot \text{мг}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$ (табл. 25). Установлена тесная корреляция между средними для каждой станции величинами содержания хлорофилла a в планктоне и скорости фотосинтеза (рис. 34): $r=+0.995$ при $0.99 < \beta < 0.999$. Согласно графику, САЧ равно в среднем 47 $\text{мгС} \cdot \text{мг}^{-1}$, или $3 \text{ мгС} \times \text{мг}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$, при температуре воды 20° . Величины фотосинтетической активности хлорофилла a планктона Туюкского залива и пелагиали озера близки к известным для других водоемов, разнообразных как по трофическому типу, так и по географическому расположению. Как видно из рис. 33, среднее максимальное суточное ассимиляционное число можно принять равным $30 \text{ мгС} \cdot \text{мг}^{-1}$.

Содержание в планктоне желтых пигментов

Каротиноидные пигменты (каротин и ксантофиллы) определяются спектрофотометрическим методом только в сумме. Их содержание выражают в несколько произвольных единицах — SPU (специфическая растительная единица). Эта единица была введена Ричардсом (Richards, Thompson, 1952) и в настоящее время получила международное признание. SPU близка к 1 г, mSPU — к 1 мг сухого пигмента.

Для расчета концентрации общих каротиноидов (в $\text{mSPU} \times \text{м}^{-3}$) разработаны следующие уравнения:

$$C_x = 7.6 (E_{480} - 1.49E_{510}) \cdot \frac{v}{V \cdot l}, \quad (23)$$

$$C_x = 4.0E_{480} \frac{v}{V \cdot l}, \quad (24.1)$$

$$C_x = 10.0E_{480} \frac{v}{V \cdot l}. \quad (24.2)$$

В уравнении (23), предложенном Ричардсом и Томпсоном (Richards, Thompson, 1952), в качестве среднего коэффициента абсорбции каротиноидных пигментов на длине волны 480 нм выбран коэффициент для β -каротина ($223 \text{ л} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{см}^{-1}$). Однако по уравнению (23) mSPU оказывается значительно меньше 1 мг, если желтые пигменты представлены в основном фукоксантином и перидинином. Удельные коэффициенты абсорбции для фукоксантина и перидинина (соответственно 72.5 и $83.8 \text{ л} \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{см}^{-1}$) составляют ≈ 35 и 40% величины коэффициента, определенной для β -каротина на длине волны 480 нм (Parsons, Strickland, 1963). Поэтому использование среднего удельного коэффициента абсорбции β -каротина, который взят в основу SPU (Richards, Thompson, 1952), неправомерно, так как влечет к недооценке содержания общих каротиноидов, если в фитопланктоне доминируют Chrysophyceae

и Bacillariophyceae, богатые фукоксантином, и Dinophyceae, содержащие перидинин (Parsons, 1961; Parsons, Strickland, 1963; Strickland, Parsons, 1968). Только в том случае, когда фитопланктон состоит преимущественно из зеленых и синезеленых водорослей, в которых отсутствуют фукоксантин и перидинин, SPU, установленная Ричардсом и Томпсоном, будет близка к 1 г сухого пигмента.

Очевидно, в настоящее время нет удовлетворительного метода для определения содержания каротиноидов без разделения их хроматографическим способом. Для приближенной оценки концентрации общих каротиноидов обычно применяют уравнение Парсонса и Стрикланда (Parsons, Strickland, 1963). Согласно Парсонсу и Стрикланду, рутинный спектрофотометрический анализ растительных каротиноидов производится измерением оптической плотности 90%-ных ацетоновых экстрактов на длине волны 480 нм (E_{480}). Из величин E_{480} необходимо вычитать утроенную величину E_{750} , так как этим предусматривается более сильное рассеяние света взвесью и более высокая фоновая абсорбция его растворенными веществами (не пигментами) в синей части спектра по сравнению с красной (Strickland, Parsons, 1960):

| λ | $\times E_{750}$ |
|-----------|------------------|
| 665 | 1 |
| 645 | 1 |
| 630 | 1 |
| 510 | 2 |
| 480 | 3 |

Представление о содержании желтых пигментов получают умножением исправленных значений E_{480} на фактор 4.0 (уравнение 24.1), если в пробах доминируют по биомассе Chlorophyta и (или) Cyanophyta. Для фитопланктона из диатомовых, золотистых водорослей и динофлагеллат количество общих каротиноидов, получаемое по уравнению (24.1), следует увеличить в 2.5 раза (уравнение 24.2).

Отношение общих каротиноидов к хлорофиллу a (C_x/C_{xl}) может служить показателем физиологического состояния клеток фитопланктона (Яценко, Виноградова, 1967; Спиренко, 1972; Елизарова, 1973). Каротиноиды более стабильный компонент пигментной системы, чем хлорофилл a . Поэтому при старении популяции фитопланктона и при неблагоприятных воздействиях факторов среды, которые способствуют деструкции хлорофилла a , величина отношения C_x/C_{xl} возрастает. Содержание каротиноидов и их отношение к хлорофиллу a изучают и по отношению к различным классам водорослей (Parsons, 1961; Parsons et al., 1961). Изменение этого соотношения с глубиной может быть следствием адаптации фитопланктона к качественному составу света. Например, показано накопление желтых пигментов в зеленом свете (Wallen, Geen, 1971a).

Отношение C_x/C_{xl} при разных условиях колеблется в широких пределах. Однако среднее его значение для отдельных видов

Таблица 30

Соотношение каротиноиды/хлорофилл *a* (C_k/C_{chl}) и пигментный индекс (E_{430}/E_{665}) для фитопланктона в культурах, в морских и пресных водоемах

| Объект и район наблюдения | Дата | C_k/C_{chl} | E_{430}/E_{665} | Литературный источник |
|--|----------------------|---------------------|---------------------|-------------------------------------|
| Культуры: Chlorophyta и Chrysophyta | — | 0.42 (0.33—0.49) | — | Parsons, 1961 |
| Bacillariophyta | — | 0.32 (0.26—0.44) | — | Тот же |
| Dinophyceae и Muxophyceae | — | 0.54 (0.47—0.59) | — | » » |
| Dunaliella (9 видов) | — | 0.32—0.50 | — | Масюк, Радченко, 1971 |
| Сиднейский залив | 1959—1960 | 0.31—0.50 | — | Humphrey, 1963 |
| Черное море | 1962—1965 | 0.29 (0.07—0.77) | — | Яценко, Виноградова, 1967 |
| Тропический район Тихого океана, для слоя воды 0—150 м | XII—III 1968—1969 | 0.03—1.00 | — | Андупова, 1971 |
| Саргассово море: | VII 1957 | — | 6—48 | Кобленц-Мишке, 1971 |
| поверхность и 300 м 500 и 1000 м | | | 2—3 20 | Yentsch, Ryther, 1959 |
| Рыбинское водохранилище: фитопланктон | V—XI 1969 | | | Елизарова, 1973 |
| диатомовый синезеленый | | 0.6—0.7 0.8—1.3 | — | |
| Иваньковское водохранилище | 1970 | 0.80 (0.60—1.36) | — | Пырина и др., 1975; Елизарова, 1976 |
| Пруды: Abbot's Pond | 1965—1966 | 1.11—1.14 | — | Moss, 1970 |
| Priddy Pool | | 0.88—1.63 | — | |
| Оз. Б. Харбей | VII—VIII 1969 | 0.8—1.2 | — | Елизарова и др., 1976 |
| Озера Голландии | 1973—1975 | 0.42—1.70 | 1.73—4.09 | Hallegraeff, 1977 |
| Субарктические озера, для слоя воды 0—2 м | VII—IX 1971 | — | 6.2 (3.03—22.8) | Собственные данные |
| Р. Москва | VII 1975 | 0.65 (0.20—1.17) | 2.41 (1.83—2.90) | Тот же |
| Можайское водохранилище, «цветение» Arhanizomenon flos-aquae | VII 1975 | 0.28 | 2.02 | » » |
| Оз. Глубокое Московской обл., доминировал Arhanizomenon flos-aquae | VII 1975 | 0.31 | 2.23 | » » |

Таблица 30 (продолжение)

| Объект и район наблюдения | Дата | C_k/C_{chl} | E_{430}/E_{665} | Литературный источник |
|--|------------------|------------------------|------------------------|-----------------------|
| Карьер вблизи г. Звенигорода, «цветение» Pediastrum duplex | VII 1975 | 0.38 | 2.32 | Собственные данные |
| Байкал | VIII 1975 | 0.65 (0.27—1.03) | 3.43 (2.41—4.70) | Тот же |
| Иссык-Куль: | VII—VIII 1976 | | | » » |
| Тюпский залив пелагиаль | | 0.21—0.94 0.64—2.00 | 1.54—10.7 3.91—18.0 | |

водорослей, для морского и пресноводного фитопланктона варьирует слабо, в основном в границах 0.28—0.40 (табл. 30). Парсонс и Антия с соавторами (Parsons et al., 1961; Antia et al., 1963) отмечают, что количество общих каротиноидов колеблется относительно хлорофилла *a* планктона не так значительно, как содержание органического углерода, белков, углеводов и липидов. Высокие средние величины C_k/C_{chl} (около 1) характерны для прудов (Moss, 1970) и мелководных водохранилищ и озер (Елизарова, 1973, 1976; Елизарова и др., 1976) из-за ресуспензии каротиноидов из донных осадков, содержащих водорослевый детрит.

По нашим наблюдениям, динамика концентрации желтых пигментов по акватории Байкала хорошо повторяла ход содержания органического вещества сестона и хлорофилла *a*. Это видно из рис. 28, на котором точки наблюдений размещены согласно их широтному расположению от севера к югу озера. По количеству общих каротиноидов, как и по взвешенному органическому веществу и хлорофиллу *a*, можно было выделить в Байкале три основных района: 1-й — менее 0.5, 2-й — 0.5—1.5, 3-й — более 1.5 $mSPU \cdot m^{-3}$ (см. с. 92). При значительном колебании этого показателя по акватории озера его отношение к количеству других компонентов взвешенного вещества изменялось в очень узких пределах: $C_k/C_{chl} = 0.65 \pm 0.20$, что несколько выходит из интервала средних величин 0.28—0.40, установленного обобщением литературных и собственных данных; $(C_k/C_{нов}) \cdot 100 = 0.15 \pm 0.03$. Высокая корреляция между $C_{нов}$ и C_k ($r = +0.98$) свидетельствует об автохтонном происхождении взвешенного органического вещества в Байкале.

Наряду с отношением C_k/C_{chl} нередко рассчитывают пигментный индекс (E_{430}/E_{665}), предложенный Маргалеффом (Margaleff, 1961, 1964) в качестве показателя пигментного разнообразия планктонного сообщества. E_{430}/E_{665} в отличие от C_k/C_{chl} отражает количественное соотношение между общими каротиноидами + хлорофилл *a* и хлорофиллом *a*. Наибольшие значения пигментного индекса, 10—20 и выше, характерны для планктона, обогащенного

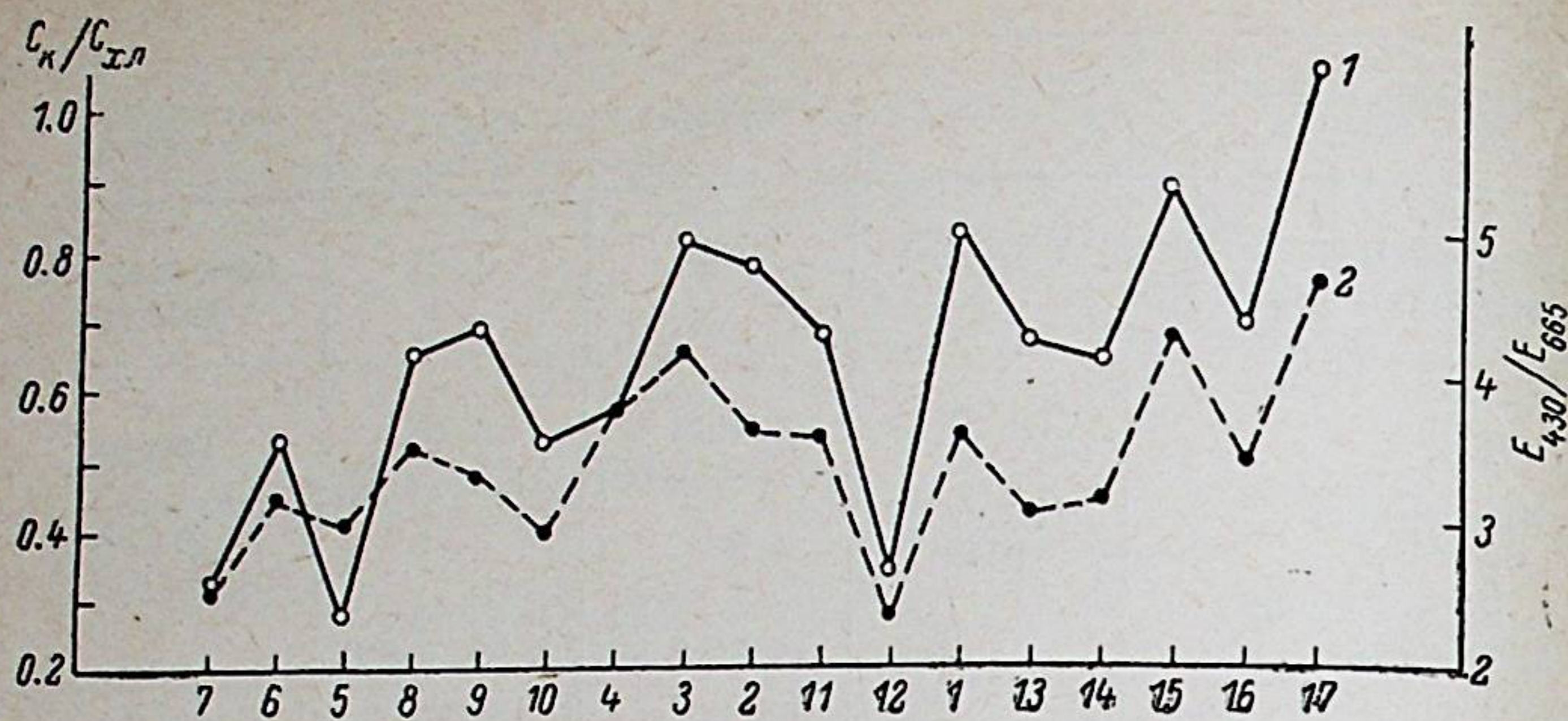


Рис. 35. Соотношение между концентрациями общих каротиноидов и хлорофилла *a* ($C_k/C_{хл}$, 1) и пигментный индекс (E_{430}/E_{665} , 2) для планктона оз. Байкал на разных станциях (1—17).

растительным детритом, так как пик оптической плотности экстрактов из детритных пигментов слабо выражен или отсутствует на длине волны 665 нм (Yentsch, Ryther, 1959; Hallegraeff, 1976). Для нормально функционирующего фитопланктона индекс равен обычно 1.25—4.0 (табл. 30).

По нашим наблюдениям, характер изменения пигментного индекса по акватории Байкала хорошо согласовывался с динамикой соотношения $C_k/C_{хл}$ (рис. 35). Значения E_{430}/E_{665} варьировали в границах 2.0—4.0, обычных для жизнедеятельного фитопланктона.

Обычно высокие величины пигментного индекса и относительного содержания желтых пигментов соответствуют фитопланктону малой плотности при прочих равных условиях. В существовании такой обратной связи сомневаются Антия с соавторами (Antia et al., 1963), отметившие удивительное постоянство отношения $C_k/C_{хл}$ для морского диатомового фитопланктона в разных стадиях развития, и Халлеграф (Hallegraeff, 1976), который рассматривает увеличение E_{430}/E_{665} с уменьшением концентрации хлорофилла *a*, выраженной через E_{665} , как артефакт, объясняемый, в частности, рассеянием точек на диаграмме в области низких значений E_{665} .

Тенденция отрицательной корреляции между отношением $C_k/C_{хл}$ и содержанием в планктоне хлорофилла *a* была прослежена для оз. Иссык-Куль, точки наблюдений на котором сильно различались по уровню концентраций растительных пигментов. По направлению к пелагиали озера уменьшалось количество общих каротиноидов, хлорофилла *a* и взвешенного органического вещества (рис. 36). Одновременно снижалась доля хлорофилла *a* в органическом сестоне и увеличивалось отношение $C_k/C_{хл}$, т. е. возрастало относительное содержание детритных пигментов

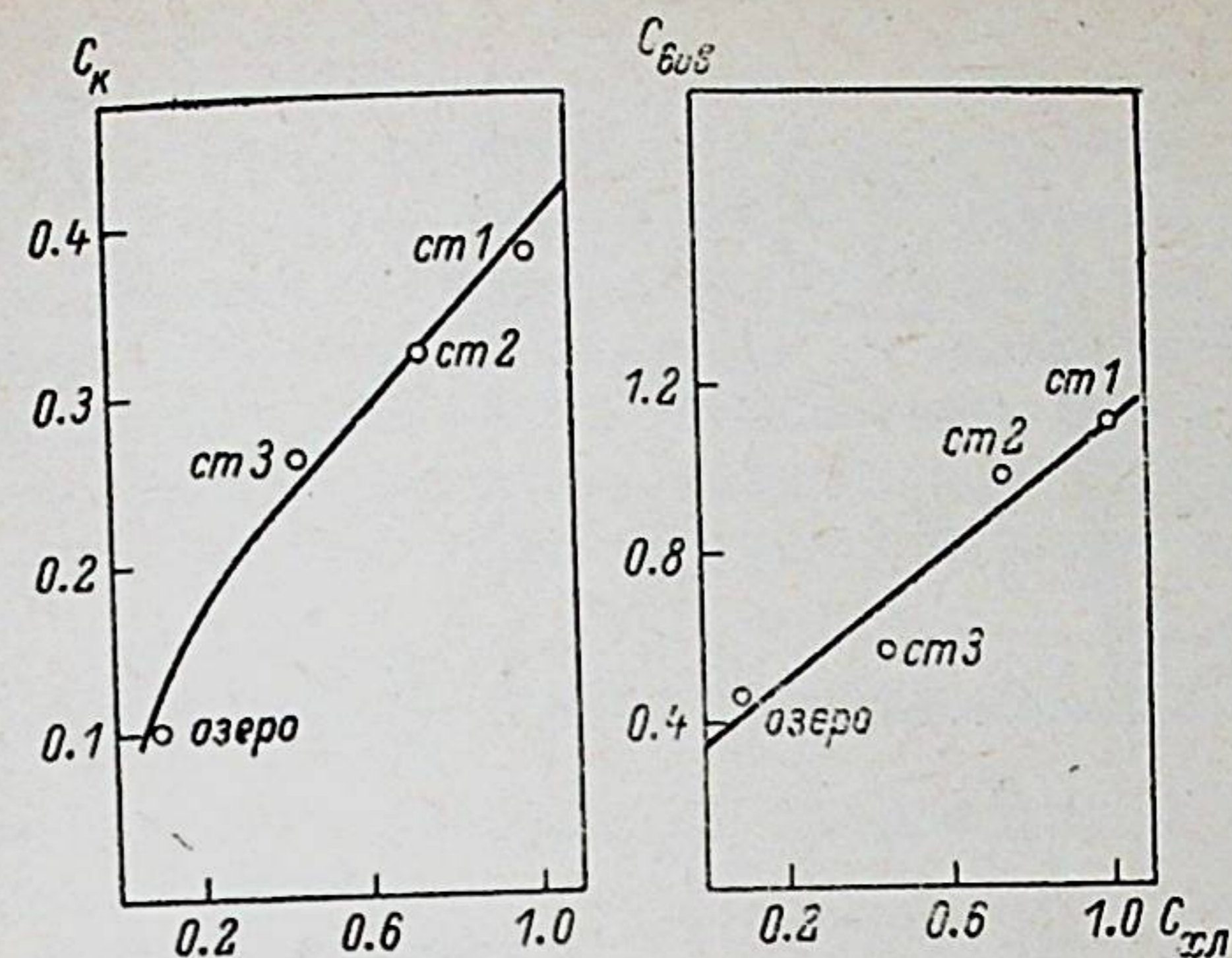


Рис. 36. Связь содержания общих каротиноидов (C_k , $mSPU \cdot m^{-3}$) и органического вещества ($C_{ов}$, $мг \cdot л^{-1}$) в планктоне с концентрацией хлорофилла *a* ($C_{хл}$, $мг \cdot м^{-3}$) в оз. Иссык-Куль.

в планктоне. Обратную связь между отношением E_{430}/E_{665} и количеством хлорофилла *a* в интервале 0.04—2.5 $мг \cdot м^{-3}$ можно проследить на примере байкальского фитопланктона, растущего в пластиковых мешках, и планктона оз. Иссык-Куль (рис. 37).

Изучение пигментного индекса и отношения $C_k/C_{хл}$ дает полезный вклад в разработку оптимальных показателей эффективности функционирования фитопланктона и его видового состава. Как правило, низкие величины рассматриваемых соотношений соответствуют диатомовому фитопланктону, высокие — преимущественно фитопланктону из динофлагеллат и синезеленых (Елизарова и др., 1976; Galhano et al., 1976).

Примером использования данных по содержанию хлорофилла *a* и общих каротиноидов для индикации степени загрязнения воды

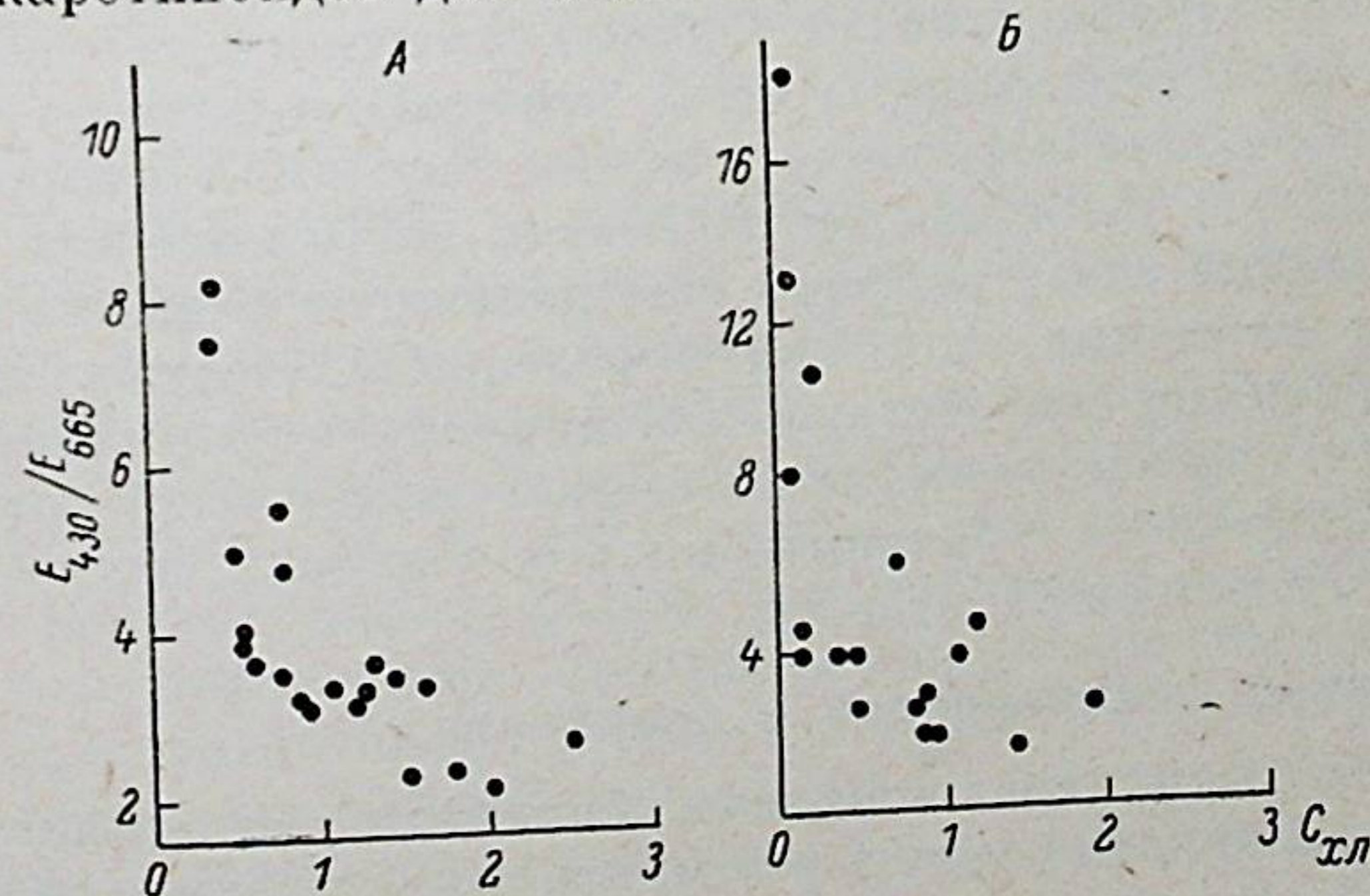


Рис. 37. Связь между пигментным индексом (E_{430}/E_{665}) и содержанием хлорофилла *a* ($C_{хл}$, $мг \cdot м^{-3}$) в планктоне.

А — оз. Байкал (в пластиковых мешках); Б — оз. Иссык-Куль (слой воды 0—0.5S).

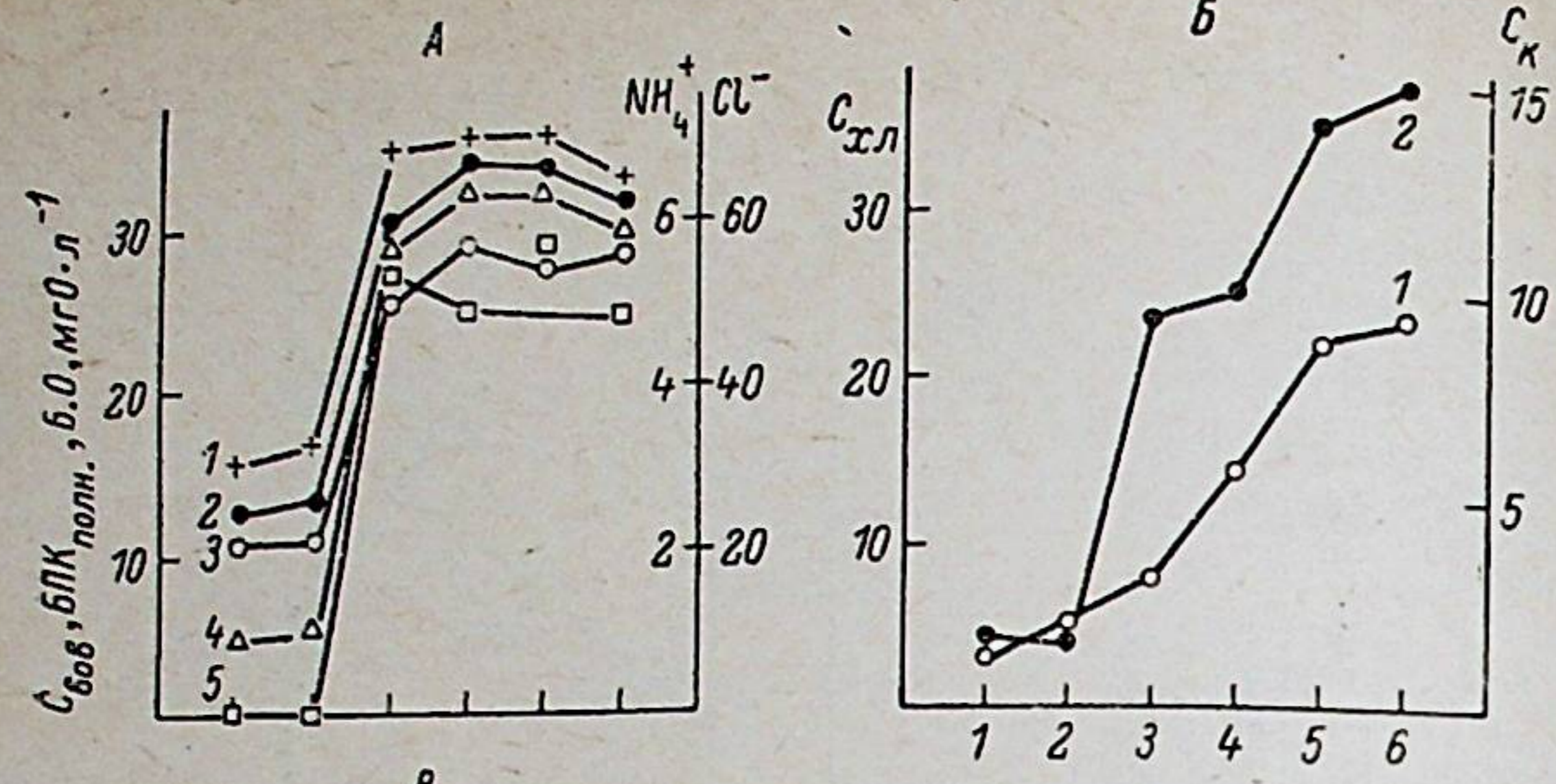


Рис. 38. Изменение по станциям (1—6) на р. Москве некоторых химических и альго-физиологических показателей качества воды.

А — бихроматная окисляемость (Б. О) воды (1), BPK_{полн.} (2), бихроматная окисляемость взвешенного вещества (3), содержание ионов хлора (мг·л⁻¹, 4) и аммония (мгN·л⁻¹, 5); Б — содержание хлорофилла *a* (мг·м⁻³, 1) и общих каротиноидов (mSPU·м⁻³, 2); В — со-

отношение концентраций общих каротиноидов и хлорофилла *a* (1) и пигментный индекс (2).

может служить работа, выполненная нами на р. Москве (Бульон, Умнова, 1976). Как видно из рис. 38, гидрохимические показатели четко указывают локализацию источника загрязнения (между станциями 2 и 3) и его мощность. Содержание фотосинтетических пигментов плавно возрастало от верхней станции к нижней — от величин, свойственных мезотрофным водоемам, до наблюдаемых в эвтрофных водах. Однако значения C_k/C_{chl} и E_{430}/E_{665} оказались максимальными на ст. 3, что свидетельствует, по-видимому, об изменении в физиологическом состоянии фитопланктона на этом участке реки под воздействием загрязняющих веществ.

Обсуждаемые здесь вопросы еще далеки от решения. Они заслуживают внимания, так как определения желтых пигментов наряду с зелеными способствуют расширению информации о функциональных особенностях планктонных водорослей, причем не только в природных условиях, но и в водоемах, испытывающих влияние загрязняющих веществ.

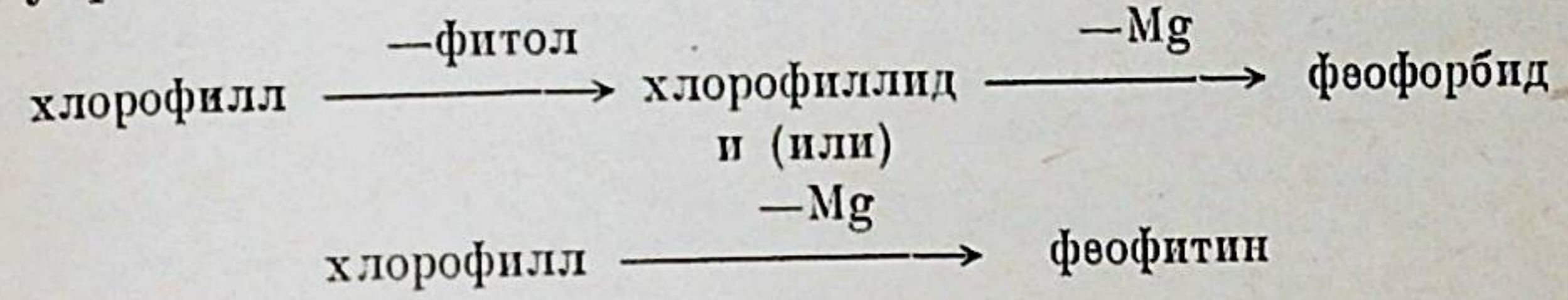
Содержание феопигментов в планктоне

Основное затруднение оценки биомассы фитопланктона по хлорофиллу *a* принято видеть в том, что относительное содержание этого пигмента в органическом и сыром веществе водорослей колеблется по разным причинам в довольно широких пределах. Значительно реже учитывается тот факт, что в планктоне наряду

с хлорофиллом *a* содержатся продукты его распада. Наличие разрушенных форм снижает точность определения фотосинтетически активного пигмента при использовании стандартной спектрофотометрической и флуорометрической техники. В некоторых случаях присутствием дериватов хлорофилла можно пренебречь. Однако они могут быть в большом количестве в мелких водоемах из-за взмучивания донных отложений, содержащих водорослевый детрит, а также если в водоеме много растительного зоопланктона или когда пробы отобраны из афотической зоны.

Методы определения концентрации феопигментов

Последовательность разрушения хлорофилла *a* можно отразить упрощенной схемой:



Атом Mg и, вероятно, фитол утрачиваются в кислой среде. Фитол отщепляется также с помощью энзима хлорофиллазы, причем не только в естественных условиях, но нередко в процессе сбора и экстрагирования пигментов (Patterson, Parsons, 1963).

Спектры поглощения хлорофилла и его дериватов сходны, поэтому измерение оптической плотности экстрактов в красном свете приводит к переоценке концентрации хлорофилла. Коэффициент экстинкции хлорофилла *a* в 90%-ном ацетоне на длине волны 663—665 нм равен, по разным источникам, 84—91 л·г⁻¹·см⁻¹ (Report of SCOR—UNESCO... , 1966; Brown, 1968; Golterman, 1969). Присутствие хлорофиллида *a* не снижает экстинкцию, поэтому он определяется хроматическим методом как хлорофилл *a*. Если в пробах присутствуют феопигменты — феофитин и феофорбид, коэффициент экстинкции для которых в 90%-ном ацетоне находится в пределах 56—63 л·г⁻¹·см⁻¹ (Lorenzen, 1967; Moss, 1976b; Golterman, 1969), то измеренное содержание хлорофилла *a* будет выше истинного, но ниже общего содержания форбинов (хлорофилл *a* + феофитин *a* + феофорбид *a*).

Продукты распада хлорофилла *a* хорошо идентифицируются с помощью тонкослойной хроматографии (Daley, 1973; Daley, Brown, 1973; Daley et al., 1973), однако этот метод довольно трудоемок и поэтому малопригоден для рутинных анализов. Предположение о содержании феопигментов может быть получено по изменению оптической плотности в красном свете или флуоресценции ацетоновых экстрактов планктона после их подкисления. Это изменение отражает количество зеленого пигмента, не содержащего атом магния.

Для определения содержания хлорофилла *a* и его кислых дериватов в планктоне отфильтровывают воду через мембранные

фильтры № 5 с размером пор 1.2 мкм. Для нейтрализации клеточных кислот, которые могут разрушить часть хлорофилла *a*, осадки на фильтрах покрывают тонким слоем CaCO₃. Пигменты экстрагируют 90%-ным ацетоном. Экстракты подкисляют 2—4 каплями 1 н. раствора HCl. Применение более слабой кислоты нежелательно, так как полная феофитинизация хлорофилла может быть не достигнута (Hallegraeff, 1976).

Согласно предложенному Лоренцем методу (Lorenzen, 1967), погашение света нейтральными и подкисленными экстрактами измеряется на длине волны 665 нм (E_{665} и E_{665}^k). Вычитанием показаний, снятых на длине волны 750 нм, вводится поправка на неспецифическое погашение и рассеяние света взвешенными частицами. Для абсолютного хлорофилла *a* отношение $E_{665}/E_{665}^k = 1.7$. Абсорбция красного света экстрактом феопигментов после подкисления не изменяется, т. е. $E_{665}/E_{665}^k = 1.0$. Исходя из этих двух соотношений, концентрация пигментов рассчитывается по уравнениям:

$$C'_{xл} = 26.7 (E_{665} - E_{665}^k) \cdot \frac{v}{V \cdot l} \quad (25)$$

$$C_{фео} = 26.7 (1.7E_{665}^k - E_{665}) \cdot \frac{v}{V \cdot l}, \quad (26)$$

где $C'_{xл}$ и $C_{фео}$ — концентрация активного хлорофилла *a* и его феопигментов, мг·м⁻³, v — объем экстракта, мл, V — объем пробы воды, л, l — толщина спектрофотометрической кюветы, см. Константа $26.7 = 2.43 \cdot 10.9$, где $2.43 = 1.7/(1.7-1)$, фактор (F) 10.9 соответствует удельному коэффициенту абсорбции (K) 91 л·г⁻¹·см⁻¹. При использовании иного удельного коэффициента константа в уравнениях (25) и (26) изменится. Например, по мнению Ветцеля и Вестлейка (Wetzel, Westlake, 1969), $K = 84$ л·г⁻¹·см⁻¹, тогда $F = 11.9$ и константа в уравнениях увеличится до 28.9.

Метод Лоренца достаточно точен в том случае, когда оптическая плотность экстрактов не ниже 0.2. Относительное содержание феопигментов рассчитывается по уравнению (Кобленц-Мишке и др., 1971)

$$\frac{C_{фео}}{C_{\Sigma}} \cdot 100 = \frac{1.7E_{665}^k - E_{665}}{0.7E_{665}} \cdot 100, \quad (27)$$

где $C_{\Sigma} = C'_{xл} + C_{фео}$.

Варианты вычисления концентраций хлорофилла и феопигментов рассматриваются в ряде работ (Golterman, 1969; Ведерников и др., 1973; Сигарева, 1975).

Метод Мосса (Moss, 1967a, 1967b) основан на эффекте смещения абсорбционного максимума хлорофилла после подкисления от 430 к 410 нм. Соблюдается прямая связь между относительным содержанием феопигментов в общем форбине (хлорофилл + феопигменты) и величиной E_{430}/E_{410} . Верхнее отношение, соответствующее фотосинтетически активному хлорофиллу *a*, колеблется для различных популяций фитопланктона в узких границах —

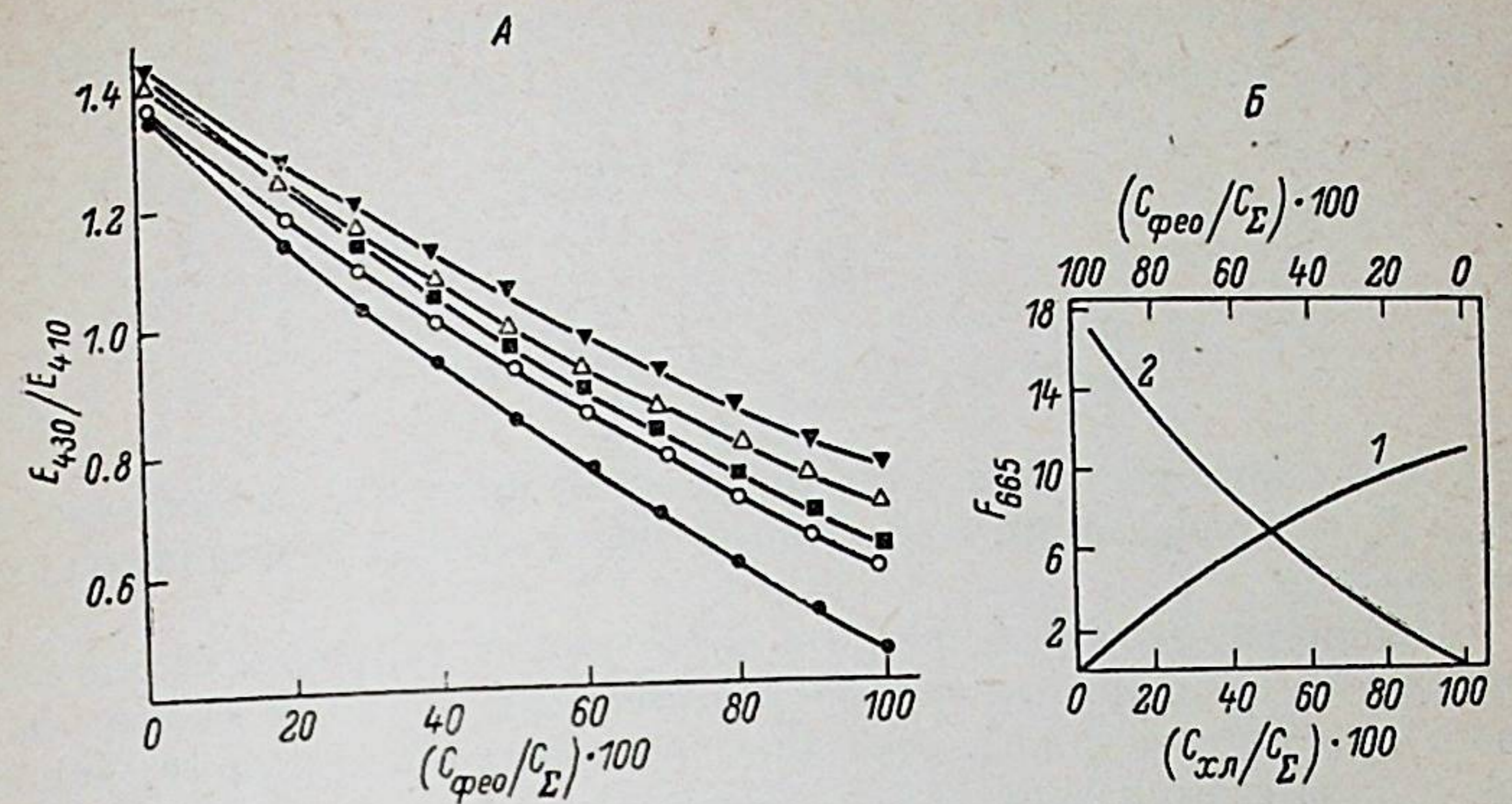


Рис. 39. Калибровочные кривые (А) для определения относительного содержания феопигментов и факторы (В) для расчета концентрации активного хлорофилла *a* (1) и его феопигментов (2) (Moss, 1967a, 1967b).

от 1.39 до 1.47 при средней 1.44. Нижнее отношение E_{430}/E_{410} (для подкисленных экстрактов) колеблется в более широких пределах — 0.45—0.80. Оно определяется присутствием каротиноидных пигментов, значительно отличающихся от хлорофилла *a* удельным погашением света.

Относительное содержание феопигментов в пробах планктона может быть оценено по одной из калибровочных кривых, предложенных Моссом, нижнее E_{430}/E_{410} которой должно соответствовать отношению, измеренному для подкисленного экстракта планктона (рис. 39). Отношения E_{430}/E_{410} вычисляются после введения поправки на неспецифическое поглощение света и его рассеяние на длине волны 750 нм. Расчет концентраций хлорофилла *a* и феопигментов производится перемножением величин оптической плотности на длине волны 665 нм (E_{665}) на факторы F_{665} , значения которых на рис. 39 нанесены против относительного содержания хлорофилла *a* (кривая 1) и его кислых дериватов (кривая 2). Эти факторы рассчитаны исходя из удельных коэффициентов погашения света: для хлорофилла *a* — 91, для феофитина *a* — 55.5 л·г⁻¹·см⁻¹. Концентрации обеих форм пигментов определяются по уравнению

$$C'_{xл} \text{ (или } C_{фео}) = \frac{E_{665} \cdot F_{665} \cdot v}{V \cdot l} \quad (28)$$

При анализе слабоокрашенных экстрактов метод Мосса, по-видимому, более чувствителен, чем метод Лоренца, так как оптическая плотность экстрактов в синей части спектра в 2—4 раза выше, чем в красной.

Флуорометрический метод определения $C_{xл}$ и $C_{фео}$ отличается большой чувствительностью и пригоден для рутинных анализов.

Расчет концентраций в $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$ производится по уравнениям (Yentsch, Menzel, 1963; Yentsch, 1965; Tominaga, 1971)

$$C'_{\text{хл}} = \kappa (F_0 - F_a) \frac{v}{V \cdot l} \quad (29)$$

и

$$C_{\text{фео}} = \kappa \left[\left(\frac{F_0}{F_a} \right)_{\text{max}} \cdot F_a - F_0 \right] \cdot \frac{v}{V \cdot l}; \quad (30)$$

где κ — калибровочная константа для чистого хлорофилла a , F_0 и F_a — значения флуоресценций нейтральных и подкисленных экстрактов.

Правильному определению концентраций хлорофилла a и фео-пигментов стандартным флуорометрическим методом сильно мешает присутствие дополнительных хлорофиллов, которые, напротив, учитываются спектрофотометрическим методом. Такой недостаток флуорометрической техники нередко влечет к завышению содержания фео-пигментов и, следовательно, их доли в общем форбине (Loftus, Carpenter, 1971).

Дифференциация хлорофилла живых и отмерших клеток фитопланктона может быть произведена с помощью люминесцентного анализа (Yentsch, 1965; Петрова, 1973а, 1973б). Метод основан на изменении характера свечения пигментов в отмирающих и фео-фитинизированных клетках.

Содержание фео-пигментов в природных водах

Содержание фео-пигментов в планктоне оценивают в основном двумя методами — спектрофотометрическим и флуорометрическим. Последний метод, как более чувствительный по сравнению со спектрофотометрическим, получил широкое распространение для изучения обедненного пигментами фитопланктона морских вод. Результаты наших определений содержания фео-пигментов в планктоне пресных вод, которые рассматриваются ниже и в обобщенном виде представлены в табл. 31, были получены спектрофотометрическим методом по Моссу.

В литературе часто приводятся данные по относительному содержанию фео-пигментов в общем форбине. Как видно из табл. 31, в оз. Эри содержится около 30% фео-пигментов при концентрации форбина a от 3 до 18 $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$. Сезонная динамика была выражена слабо. На глубоководных участках мезотрофного Рыбинского водохранилища $(C_{\text{фео}}/C_{\text{хл}}) \cdot 100 \approx 25$. В озерах Б. Харбей (при содержании хлорофилла a по стандартному спектрофотометрическому методу 0.6—2.5 $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$), Монат (с максимумом 25 мг хлорофилла a в 1 м^3) и Мемфремагог доля фео-пигментов составляла в среднем 20%.

В субарктических озерах Зеленецком и Акулькино мы наблюдали отчетливое изменение относительного содержания фео-пиг-

Таблица 31

Относительное содержание фео-пигментов в водоемах разного типа

| Район наблюдения | Дата | Глубина, м | $\frac{C_{\text{фео}}}{C_{\text{хл}}} \cdot 100$ | Литературный источник |
|----------------------------|------------------------------|-----------------|--|--|
| Пресные водоемы | | | | |
| Рыбинское водохранилище | 1969, весна лето осень | Для столба воды | 32 (23—40) 14 (0—30) 32 (0—54) | Елизарова, 1971, 1973 |
| Оз. Б. Харбей | 1968—1969 | То же | 18—25 | Власова и др., 1973; Пырина, Гецен, Елизарова, 1973; Елизарова и др., 1976 |
| Оз. Монат (Италия) | 1970—1971 | » | 10—20 | Baudouin, Ravera, 1972 |
| Оз. Мемфремагог (Канада) | 1972—1973 | » | 17 (0—70) | Ross, Kalfi, 1975 |
| Оз. Эри (Канада) | 1970, весна лето осень | Поверхность | 0—67 8—50 20—67 | Glooschenko et al., 1974 |
| Озера Японии | IV—XI 1969 | 0—1 | 73 (57—97) | Saijo et al., 1974 |
| Оз. Байкал | VIII 1975 | Поверхность | 22 (12—35) | Бульон, 1976б |
| Р. Москва | VII 1975 | То же | 37 (24—48) | Бульон, Умова, 1976 |
| Можайское водохранилище | VII 1975 | » | 22 | Собственные данные |
| Оз. Глубокое | VII 1975 | » | 34 | Тот же |
| Иваньковское водохранилище | 1970 | 0—2 | 14—58 | Пырина и др., 1975; Елизарова, 1976 |
| Субарктические озера | 1971 | То же | 45 (5—100) | Бульон, 1975б |

Таблица 31 (продолжение)

| Район наблюдения | Дата | Глубина, м | $\frac{C_{\text{фео}}}{C_{\Sigma}} \cdot 100$ | Литературный источник |
|--|--------------|-----------------|---|---------------------------|
| Пруды: Abbot's Pond Fridley Pool | 1965—1967 | Для столба воды | 19 (0—40) 48 (25—66) | Moss, 1970 |
| Морские водоемы | | | | |
| Западная часть Тихого океана | 1968—1969 | Для столба воды | 20—60 | Кобленц-Мишке и др., 1971 |
| Там же | 1959—1969 | Поверхность | 14—77 | Taniguchi, 1972 |
| Юго-восточная часть Атлантического океана | 1959—1969 | То же | 25—50 | Ведерников и др., 1973 |
| Западная часть Индийского океана | | 0—200 | 46 (14—79) | Yentsch, 1965 |
| Индийский океан: антарктический сектор и 14—35° ю. ш. | 1967—1968 | Поверхность | 67 | Tominaga, 1971 |
| Зал. Дипаче (Канада) | VIII—IX 1962 | То же | 7—10 | Patterson, Parsons, 1963 |
| Калифорнийский залив | | Для столба воды | 50 | Logezzen, 1965 |
| Зал. Св. Лаврентия | 1970—1972 | То же | 12—35 | Spence, Steven, 1974 |
| Прибрежные воды Японии | III—VI 1969 | 0—1 | 43 (12—67) | Saijo et al., 1974 |
| Средиземное море | V—VI 1968 | 0—100 | 34 (10—50) | Финенко, Акинина, 1970 |

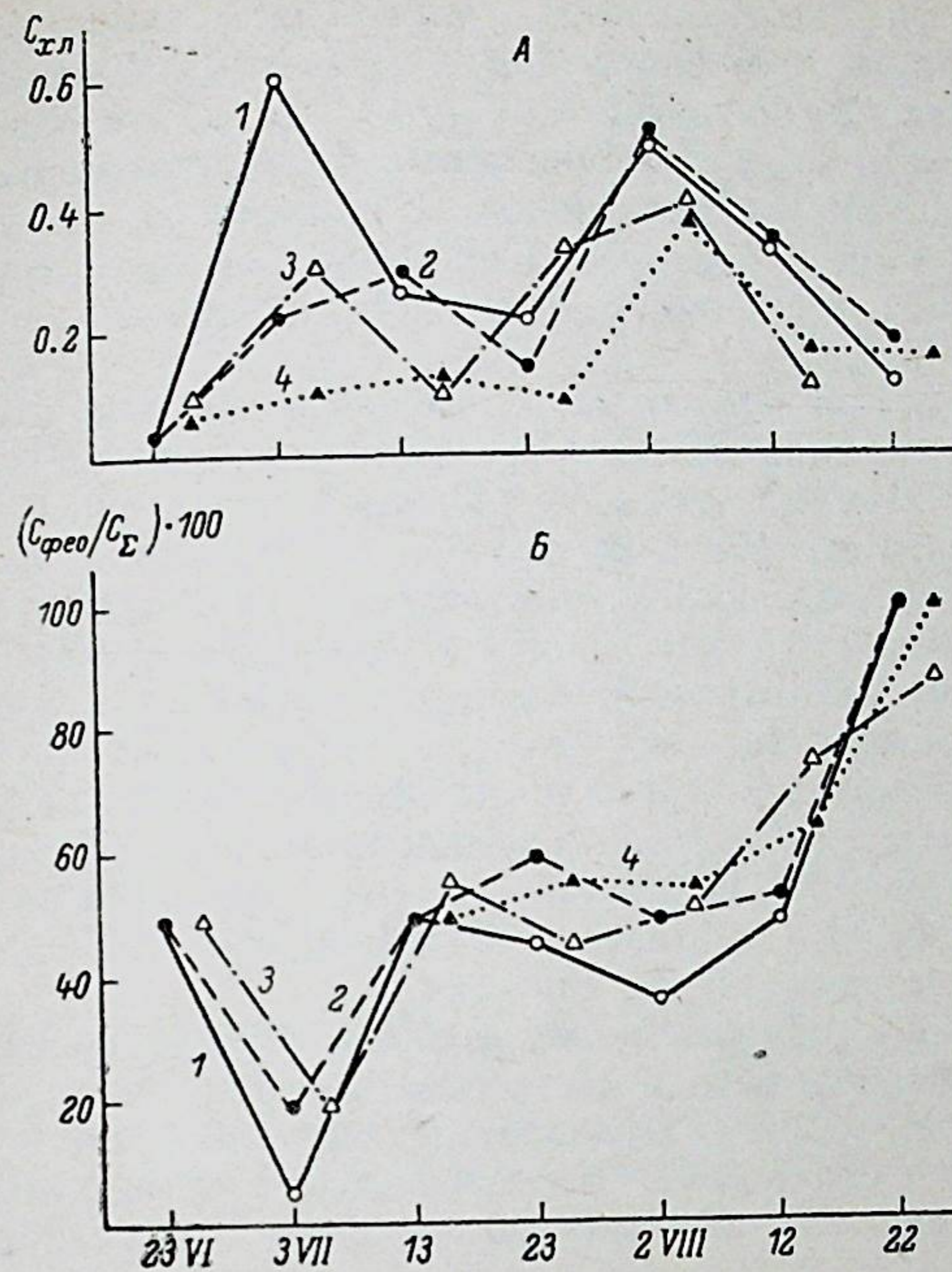


Рис. 40. Сезонный ход концентрации хлорофилла a ($C_{xл}$, $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$) по стандартному спектрофотометрическому методу (А) и относительного содержания феопигментов (Б).

Оз. Зеленецкое: 1 — поверхность; 2 — глубина 2 м; оз. Акулькино: 3 — поверхность; — глубина 2 м.

ментов в течение вегетационного сезона. Для четырех исследованных горизонтов динамика этого показателя имела одинаковые особенности (рис. 40). Содержание феопигментов в общем форбине минимально в начале вегетационного периода (3—6 VII), когда происходило накопление хлорофилла в планктоне. В эти дни доля разрушенного пигмента составляла 5—19%. В дальнейшем она увеличилась до 45—50% и сохранялась на этом уровне большую часть вегетационного сезона. С 12 августа началась быстрая феофитинизация зеленых пигментов, и к концу месяца почти весь хлорофилл был представлен неактивной формой — 88—100% разрушения. В среднем за сезон относительное содержание феопигментов составило почти 50%, что достаточно хорошо согласуется с литературными данными для пресных вод. Наиболее часто встречаемая величина показателя $(C_{\text{фео}}/C_{\Sigma}) \cdot 100$ для пресных водоемов — 10—30%.

Морской фитопланктон отличается более высоким относительным содержанием неактивных форм пигментов. В западной части Тихого океана для эвтрофных ($C_{\text{хл}} = 0.7 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) и олиготрофных районов ($C_{\text{хл}} = 0.1 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$) феопигментов было постоянно около 60% (Taniguchi, 1972). По материалам IX японской антарктической экспедиции, в двух секторах Индийского океана хлорофилла *a* было 0.02—0.91, в среднем 0.20 $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$, доля феопигментов составила около 65%.

Возможно, стандартная флуорометрическая техника, которая была применена японскими авторами, дает несколько завышенные результаты. Помимо упомянутой выше методической работы (Loftus, Carpenter, 1971) имеются и косвенные доказательства этого. Очень высокая доля феопигментов была получена с помощью флуорометрического метода для оз. Плюссее — 60—99% (Rai, 1975), хотя по данным спектрофотометрии в озерах феопигменты составляют обычно 10—30% (табл. 31). Относительно низкое содержание дериватов хлорофилла *a* определено спектрофотометрическим методом по Моссу для Средиземного моря (Финенко, Акинина, 1970), однако, по другим авторам, применявшим флуорометрический метод (Tomimaga, 1971; Taniguchi, 1972), доля феопигментов в морских водах высокая.

Вертикальное распределение феопигментов в водоемах. Возрастание отношения $C_{\text{фео}}/C_{\Sigma}$ с глубиной для морских вод показал Йенч (Yentsch, 1965). В Средиземном море (Финенко, Акинина, 1970) отмечено более высокое относительное содержание дериватов на глубине 100—150 м — 45—50%, чем у поверхности, — 10—30%.

Для Саргассова моря и западной части Атлантического океана (Yentsch, Ryther, 1959; Yentsch, 1962) спектр поглощения экстрактов глубинных проб с 300, 500 и 1000 м отличался от измеренного для поверхностных проб снижением или отсутствием пика для хлорофилла *a* в красном свете, что также свидетельствовало об уменьшении содержания активного хлорофилла на глубине.

В пресных водах из-за сравнительно небольших глубин картина распределения дериватов хлорофилла по вертикали имеет, по-видимому, свои особенности. В оз. Монат (Baudouin, Rawega, 1972) доля феопигментов составила в среднем в эпилимнионе 13%, в металимнионе 10 и в гиполимнионе 20%, т. е. стратификация была выражена слабо. Неравномерность в распределении прослежена нами в толще воды Тюпского залива оз. Иссык-Куль (рис. 41). Здесь в относительном содержании феопигментов было два максимума — в фотической зоне на глубине, равной приблизительно удвоенной прозрачности по диску Секки, и в придонном слое воды. Это увеличение, по-видимому, неслучайно сопровождалось возрастанием доли желтых пигментов, которые, как известно, разрушаются медленнее, чем хлорофилл *a*.

Ресуспензия феопигментов из донных отложений. В неглубоких водоемах концентрация феопигментов и характер изменения ее в столбе воды в значительной мере определяются выходом из

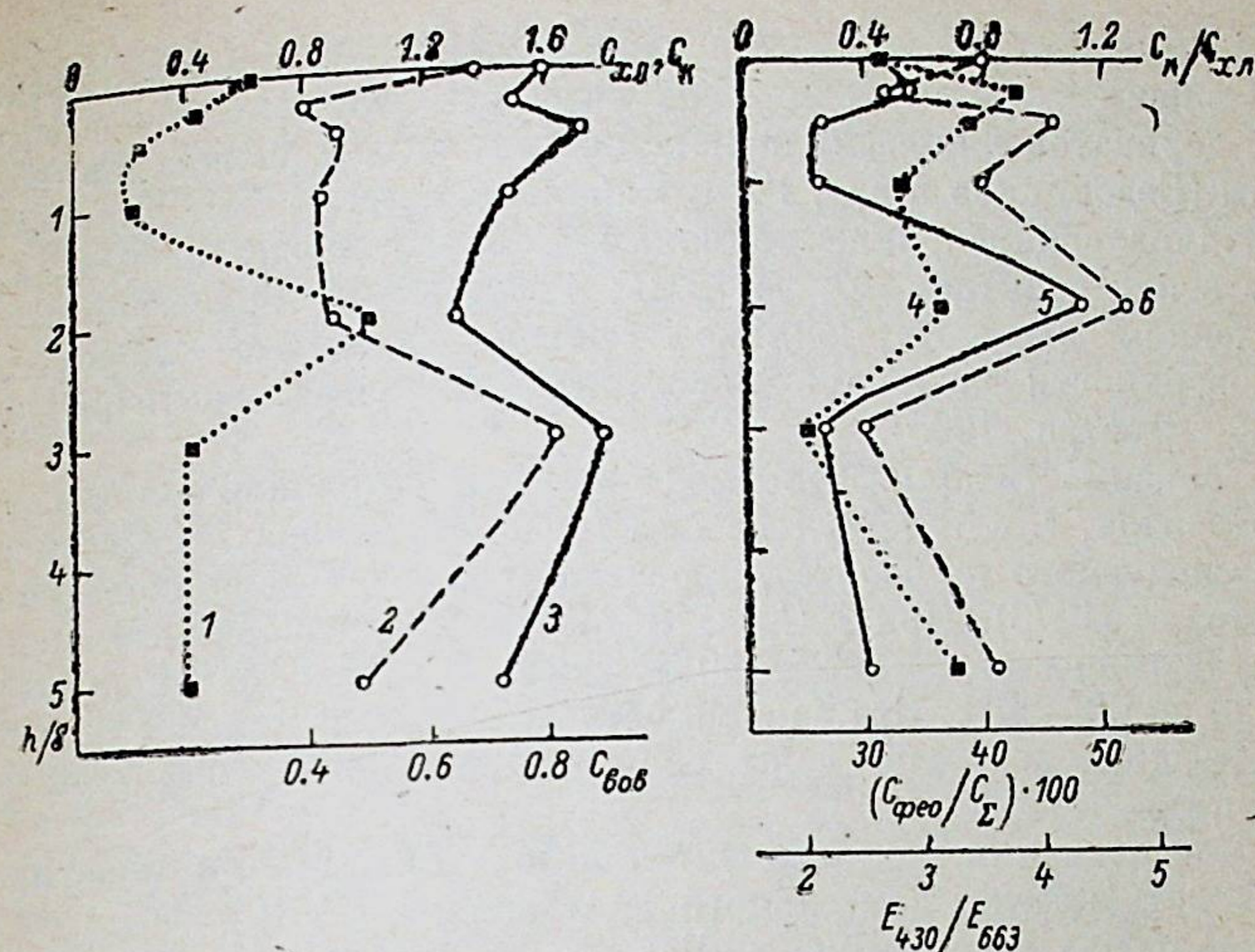


Рис. 41. Распределение по глубинам содержания общих каротиноидов (C_k , $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$, 1), хлорофилла *a* ($C_{\text{хл}}$, $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$, 2) и взвешенного органического вещества ($C_{\text{ов}}$, $\text{мг} \cdot \text{л}^{-1}$, 3), соотношения концентраций общих каротиноидов и хлорофилла *a* (4) и пигментного индекса (5) и относительного содержания феопигментов (6) в планктоне (Тюпский залив оз. Иссык-Куль, июль 1976 г.).

донных отложений, содержащих водорослевый детрит. По данным В. А. Елизаровой (1971), на двух мелководных станциях Рыбинского водохранилища (глубина 6—7 м), где из-за ветрового перемешивания воды детритный хлорофилл поднимается из грунта, относительное содержание кислых дериватов составило 40—50% против 12—24% на глубоководных станциях. В оз. Эри (Glooschenko et al., 1974) наибольшая доля продуктов разрушения хлорофилла (67%) наблюдалась в период осеннего перемешивания воды. По наблюдениям Мосса (Moss, 1970), о ресуспензии феопигментов в прудах свидетельствует отсутствие корреляции между $C_{\text{фео}}$ и $C_{\text{хл}}$. Здесь детритный хлорофилл распределен равномерно.

По-видимому, в мелких водоемах феопигменты не аккумулируются на отдельных горизонтах, как в морях и глубоких озерах, еще и потому, что погибающие клетки фитопланктона достигают еще быстрее, чем это требуется для конверсии хлорофилла до феофитина. В глубоких водоемах процесс перемешивания воды не проникает достаточно глубоко, чтобы ресуспензировать феопигменты из донных осадков. Здесь осаждение клеток фитопланктона ведет к тому, что детритный хлорофилл накапливается на достаточно больших глубинах (Yentsch, Ryther, 1959; Yentsch, 1965; Logezzen, 1965).

Содержание феопигментов в планктоне в зависимости от факторов внешней среды. В морских водоемах относительное содержание дериватов хлорофилла максимально в слое скачка плотности воды (Ведерников и др., 1973; Кабанова и др., 1974). Хлорофилл, накапливающийся ниже термоклина, также представлен преимущественно неактивными формами; в максимуме пигментов, расположенном выше термоклина, больше активного хлорофилла; у поверхности фитопланктон состоит в основном из активных клеток (Logezzen, 1965).

Зависимость доли феопигментов от относительной облученности горизонтов, т. е. от I_z/I_0 (где I_0 и I_z — облученность поверхности и исследуемого горизонта), прослежена В. И. Ведерниковым с соавторами (1973). При $I_z/I_0=1$ относительное содержание феопигментов было в пределах 25—50%, при I_z/I_0 от 0.01 до 0.1 оно возрастало до 60—90%. Эта зависимость искажается нижней границей перемешиваемого слоя воды, если она находится в эвфотной зоне (Yentsch, 1965).

Для познания экологии фитопланктона большой интерес представляет эффект длительного затемнения клеток водорослей. В культурах *Phormidium molle*, *Ph. boryanum* и *Anacystis nidulans*, содержащихся в темноте, не обнаруживалось деструкции хлорофилла *a* и накопления кислых дериватов в течение 11—15 сут (Daley, Brown, 1973). В культуре *Phaeodactylum tricornutum* хлорофилл *a* накапливался первые 3 сут затемнения, затем последовало уменьшение его концентрации и возрастание количества феопигментов; снижение численности клеток наступило лишь на шестые сутки (Yentsch, 1965).

Результаты так называемого «возвратного» эксперимента с морской водой, отобранной на глубине 250 м, где содержалось более 70% феопигментов, показали, что на свету феофитин быстро исчезал, достигая следовых количеств через 3 сут.; хлорофилл *a* продуцировался после 20-часовой лаг-фазы (Yentsch, 1965). На примере морского фитопланктона *Dunaliella tertiolecta* и *Phaeodactylum tricornutum* было прослежено фотоокисление хлорофилла *a* только в разрушенных клетках, экстрактах и фекалиях растительноядных беспозвоночных. В интактных клетках хлорофилл *a* практически не окислялся на свету (Moreth, Yentsch, 1970).

Роль зоопланктона в разрушении хлорофилла. Зоопланктон потребляет значительное количество хлорофилльного материала, который при прохождении через пищеварительный тракт животных трансформируется в результате кислотного катализа до дериватов и затем включается в фекальные массы (Currie, 1962; Patterson, Parsons, 1963; Yentsch, Menzel, 1963; Blumer, Thomas, 1965).

Небольшое увеличение концентрации феопигментов во время пика численности зоопланктона наблюдали в оз. Эри (Glooschenko et al., 1974). Высокая корреляция между среднемесячными значениями $C_{\text{фео}}/C_{\text{з}}$ и численностью зоопланктона прослежена для 32 станций оз. Онтарио (Glooschenko et al., 1972). Потребление дафниями клеток *Scenedesmus quadricauda* и *Anacystis nidulans* вело к ак-

кумуляции в выделяемых фекалиях феофитина и феофорбида (Daley, 1973). Идентичный процесс диагенеза хлорофилла *a* наблюдался при поедании *Anacystis nidulans* охромосомом (динофлагеллата).

Потребление фитопланктона животными является, по-видимому, одной из главных причин образования дериватов хлорофилла в водоемах. Однако на основании выедания водорослей зоопланктоном трудно предсказать характер вертикального распределения феопигментов, так как он определяется не только концентрациями активного хлорофилла и зоопланктона, но и скоростью осаждения отмирающих клеток фитопланктона и фекалий, содержащих детритный хлорофилл.

Влияние прочих факторов (активная реакция среды, температура, биогенные элементы, бактерии). Диагенез хлорофилла под воздействием активной реакции воды наблюдался в лизированных клетках *Phormidium molle* (Daley, Brown, 1973). Скорость феофитинизации была прямо пропорциональна концентрации ионов H^+ на кислом участке рН. Феофитин отсутствовал в щелочной среде и не обнаруживался при $pH < 7$ в интактных клетках.

Тенденция к увеличению относительного содержания феопигментов (от 14 до 58%) с повышением температуры от 4 до 30° отмечена для фитопланктона Иваньковского водохранилища, отобранного в месте сброса подогретых вод (Пырина и др., 1975).

Серьезным аргументом против того, что продукция феопигментов связана с биогенной недостаточностью, является тот факт, что их концентрация и доля в общем форбине минимальна у поверхности морских водоемов, т. е. в зоне, где фитопланктон испытывает обычно недостаток в биогенных элементах.

Роль бактерий в образовании феопигментов изучена слабо. Деструкция хлорофилла происходила в культурах *Plectonema boryanum*, зараженных вирусом-цианофагом (LPP-1) и миксобактерией *Cytophaga phycophthora* (Daley, 1973). Процесс деструкции начинался на свету, но только после лизиса растительных клеток. Одновременно аккумуляровались феопигменты. Эти результаты наводят на мысль, что бактерии и вирусы не могут катаболизировать хлорофилл непосредственно. Не исключено, что они путем лизиса клеток водорослей способствуют фотоокислительной деструкции и химическим процессам образования дериватов.

Ошибка измерения содержания активного хлорофилла *a* стандартным спектрофотометрическим методом. По нашим наблюдениям, на оз. Байкал содержание феопигментов в поверхностном слое воды колебалось от 12 до 35%, в среднем 22% (табл. 32). Отклонение содержания хлорофилла *a* ($C_{\text{хл}}$), рассчитанного по уравнению стандартного трихроматического метода (Report of SCOR-UNESCO. . ., 1966), от суммы хлорофилла *a* и его феопигментов, определенной методом Мосса ($C_{\text{з}}$), т. е.

$$[(C_{\text{з}} - C_{\text{хл}})/C_{\text{з}}] \cdot 100,$$

Таблица 32

Содержание хлорофилла *a* и феопигментов ($C_{\text{фео}}$, мг · м⁻³) в планктоне оз. Байкал (август 1975 г.). Объяснение в тексте

| Станция | $\frac{C_{\text{фео}}}{C_{\Sigma}} \cdot 100$ | $C_{\text{фео}}$ | $C'_{\text{хл}}$ | C_{Σ} | $C_{\text{хл}}$ | Отклонение $C_{\text{хл}}$, % | |
|---------|---|------------------|------------------|--------------|-----------------|--------------------------------|-----------------|
| | | | | | | от $C'_{\text{хл}}$ | от C_{Σ} |
| 1 | 25 | 0.55 | 1.71 | 2.26 | 1.92 | 11.0 | 17.7 |
| 2 | 22 | 0.50 | 1.67 | 2.17 | 1.92 | 13.0 | 13.0 |
| 3 | 32 | 0.18 | 0.38 | 0.56 | 0.50 | 24.0 | 12.0 |
| 4 | 31 | 0.23 | 0.51 | 0.74 | 0.65 | 22.0 | 14.0 |
| 5 | 31 | 0.29 | 0.66 | 0.95 | 0.89 | 26.0 | 7.0 |
| 6 | 35 | 0.59 | 1.13 | 1.72 | 1.57 | 28.0 | 9.5 |
| 7 | 28 | 0.80 | 2.20 | 3.00 | 2.74 | 20.0 | 9.5 |
| 8 | 21 | 0.38 | 1.50 | 1.88 | 1.76 | 9.0 | 7.0 |
| 9 | 21 | 0.41 | 1.59 | 2.00 | 1.82 | 13.0 | 10.0 |
| 10 | 19 | 0.38 | 1.71 | 2.09 | 1.94 | 12.0 | 7.5 |
| 11 | 14 | 0.27 | 1.69 | 1.96 | 1.93 | 12.0 | 1.5 |
| 12 | 31 | 2.28 | 5.10 | 7.38 | 6.48 | 21.0 | 14.0 |
| 13 | 14 | 0.32 | 1.96 | 2.28 | 2.22 | 12.0 | 2.7 |
| 14 | 18 | 0.30 | 1.44 | 1.74 | 1.68 | 14.0 | 3.6 |
| 15 | 14 | 0.33 | 2.00 | 2.33 | 2.26 | 11.0 | 3.1 |
| 16 | 13 | 0.17 | 1.27 | 1.44 | 1.37 | 7.0 | 5.1 |
| 17 | 12 | 0.10 | 0.96 | 1.06 | 1.02 | 6.0 | 3.9 |

Примечание. Расположение станций показано на рис. 15.

колебалось от 1.5 до 17.7%, в среднем 8.3%. Отклонение содержания фотосинтетически активного хлорофилла *a* ($C'_{\text{хл}}$) от концентрации этого пигмента, измеренной стандартным методом ($C_{\text{хл}}$), т. е.

$$\left[\frac{C_{\text{хл}} - C'_{\text{хл}}}{C_{\text{хл}}} \right] \cdot 100,$$

варьировало от 6.0 до 28.0% при средней 15.3%. Таким образом, результаты, полученные с помощью стандартного спектрофотометрического метода, отражали содержание хлорофилла *a* в сумме с его кислыми дериватами с меньшей ошибкой (в среднем 8.3%), чем содержание абсолютного хлорофилла *a* (средняя ошибка 15.3%).

Заметно выше, чем в Байкале, относительное содержание феопигментов в планктоне р. Москвы и некоторых водоемов Московской обл. — 22—48% при средней 36% (табл. 33). Такое высокое относительное содержание феопигментов можно объяснить тем, что пробы отбирали на мелководных участках, где обычно присутствие в планктоне детритного хлорофилла, поступающего из донных осадков.

В глубоководном оз. Байкал ресуспензия феопигментов из донных отложений в верхние слои воды исключена, поэтому их относительное содержание невелико. Доля феопигментов повышена на мелководной станции Селенгинского мелководья (ст. 12), которая испытывает к тому же влияние вод р. Селенги, безусловно,

Таблица 33

Содержание хлорофилла *a* и феопигментов в планктоне р. Москвы и некоторых водоемов Московской обл. (июль—август, 1975)

| Станция | $\frac{C_{\text{фео}}}{C_{\Sigma}} \cdot 100$ | $C_{\text{фео}}$ | $C'_{\text{хл}}$ | C_{Σ} | $C_{\text{хл}}$ | Отклонение $C_{\text{хл}}$, % | |
|---------|---|------------------|------------------|--------------|-----------------|--------------------------------|-----------------|
| | | | | | | от $C'_{\text{хл}}$ | от C_{Σ} |
| 1 | 40 | 1.2 | 1.9 | 3.1 | 2.7 | 30.0 | 27.0 |
| | 48 | 2.3 | 2.4 | 4.7 | 3.6 | 32.5 | 29.5 |
| 2 | 47 | 3.3 | 3.7 | 7.0 | 5.7 | 35.0 | 23.0 |
| | 48 | 2.7 | 2.9 | 5.6 | 4.5 | 35.5 | 24.0 |
| 3 | 43 | 4.1 | 5.2 | 9.3 | 7.5 | 30.5 | 24.0 |
| | 39 | 4.0 | 6.3 | 10.3 | 8.3 | 24.0 | 23.5 |
| 4 | 31 | 5.4 | 11.9 | 17.3 | 15.4 | 23.0 | 11.5 |
| | 31 | 4.6 | 10.3 | 14.9 | 13.2 | 22.5 | 13.0 |
| 5 | 34 | 5.5 | 10.4 | 16.2 | 14.5 | 26.5 | 12.0 |
| | 24 | 8.3 | 24.7 | 33.0 | 30.1 | 17.5 | 9.7 |
| 6 | 38 | 10.4 | 16.8 | 27.2 | 22.1 | 24.0 | 22.5 |
| | 27 | 7.9 | 20.8 | 28.7 | 25.0 | 16.5 | 15.0 |
| 7 | 41 | 8.4 | 11.9 | 20.3 | 14.8 | 19.5 | 27.0 |
| 8 | 22 | 29.7 | 97.5 | 127 | 117 | 17.0 | 8.3 |
| 9 | 34 | 3.1 | 6.1 | 9.2 | 8.3 | 27.0 | 11.0 |

Примечание. Расположение станций на р. Москва (в первой строке — данные за июль, во второй — за август): 1 — выше г. Звенигорода, 2 — ниже г. Звенигорода, 3 — Беседы, 4 — 107 км, 5 — Софьино, 6 — Бронницы; водоемы (данные за июль): 7 — карьер у г. Звенигорода, 8 — Можайское водохранилище, 9 — оз. Глубокое.

более богатых детритным хлорофиллом, чем байкальская вода. Повышенный процент феопигментов был и на некоторых глубоководных станциях (станции 3—6), отличающихся низким содержанием хлорофилла *a*, что, возможно, свидетельствует о неблагоприятности для фитопланктона имеющихся здесь условий.

Таким образом, для корректной оценки живой биомассы водорослей и ее фотосинтетической активности по содержанию хлорофилла *a* в планктоне необходимо вводить поправку на присутствие феопигментов. Введение такой поправки особенно важно, когда в водоеме обилён зоопланктон или происходит ресуспензия феопигментов из донных отложений. Разработка и совершенствование методов достаточно быстрой дифференциации фотосинтетических пигментов и продуктов их диагенеза продолжают до сих пор.

- Алекин О. А. Химический анализ вод суши. Л., 1954. 200 с.
(Алимов и др.). Alimov A. F., Boullion V. V., Finogenova N. P., Ivanova M. V., Kuzmitskaya N. K., Nikulina V. N., Ozeretskowskaya N. G., Zharova T. V. Biological productivity of lakes Krivoe and Krugloe. — In: Productivity problems of freshwaters. Warszawa; Krakow, 1972, p. 39—56.
- Андроникова И. Н., Драбкова В. Г., Кузьменко К. Н., Мокневский К. А., Стравинская Е. А., Трифонова И. С. Продукция основных сообществ оз. Красного и его биотический баланс. — В кн.: Продукционно-биологические исследования экосистем пресных вод. Минск, 1973, с. 5—19.
- Аничкова Н. И. Гидрохимический режим нерестилищ Моложского залива Рыбинского водохранилища. — Тр. Дарвин. гос. заповед., 1974, вып. 12, с. 61—97.
- Анцупова Л. В. Сезонный ритм пигментного состава планктона северо-западной части Черного моря. — Биология моря, 1971, вып. 22, с. 115—129.
- Баранов И. В. Исследование фотосинтеза планктона в некоторых водоемах северо-западной части СССР. — В кн.: Тр. V науч. конф. по изуч. внутренних водоемов Прибалтики. Минск, 1959, с. 63—69.
- Баранов И. В., Пшеница Т. И. Влияние извести и азото-фосфорных удобрений на гидрохимический режим и первичную продукцию озера Жемчужного. — Изв. ГосНИОРХ, 1963, т. 55, с. 47—59.
- Баранов С. А. О зависимости прозрачности взвеси фитопланктона от его концентрации. — В кн.: Сборник н.-и. работ по прудовому рыбоводству. М., 1970, № 5, с. 162—175.
- Баранов С. А. Оптические факторы биологического самоочищения и вторичного загрязнения водоемов. — В кн.: Матер. IV Всесоюз. симпоз. по соврем. проблемам самоочищения и регулирования качества вод. Таллин, 2—5 октября 1972 г. Таллин, 1972, с. 21—26.
- Баранов С. А. Продукционный фотосинтетический потенциал пелагических экосистем как критерий нормы их трофности. — В кн.: Всесоюз. симпоз. «Норма и патология в водной токсикологии». Тез. докл. Байкальск, 1977, с. 79—83.
- Башарова Н. И., Кожова О. М. Энергетический баланс зоопланктона и первичная продукция Братского водохранилища (Балаганское расширение). — В кн.: Круговорот вещества и энергии в озерах и водохранилищах. Лиственничное на Байкале, 1973, № 1, с. 110—112.
- Биологические процессы и самоочищение на загрязненном участке реки (на примере верхнего Днепра) / Под ред. Г. Г. Винберга. Минск, 1973. 190 с.
- Богданов Н. И. Краткая микробиологическая характеристика Кайрак-Кумского водохранилища. — Изв. АН ТаджССР. Отд-ние биол. наук, 1973, № 3, с. 34—63.
- Богданов Н. И. Первичная продукция и микробиология Кайрак-Кумского водохранилища. Душанбе, 1975. 115 с.

- Бондарева Е. И., Горлачев В. П., Морозова Т. П., Голубева Л. П., Шихина К. А. Некоторые региональные особенности биологического круговорота вещества в Ивано-Арахлейских озерах (Забайкалье). — В кн.: Продукционно-биологические исследования экосистем пресных вод. Минск, 1973, с. 163—174.
- Бондарева Е. И., Шишкин Б. А. Первичная продукция Ивано-Арахлейских озер. — Зап. Забайкал. фил. Геогр. о-ва СССР, 1972, вып. 80, с. 42—62.
- Бульон В. В. Опыт применения прибора Ю. И. Сорокина и определение интенсивности газообмена водных животных радиоуглеродным методом. — Гидробиол. журн., 1972, т. 8, № 4, с. 91—97.
- Бульон В. В. Первичная продукция озер (Кривого и Круглого). — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1975а, т. 56, с. 32—41.
- Бульон В. В. Первичная продукция тундровых озер. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1975б, т. 57, с. 19—36.
- Бульон В. В. Измерение первичной продукции фитопланктона методом ^{14}C с учетом потерь меченого органического вещества в процессе фильтрации. — Океанология, 1975в, т. 15, вып. 3, с. 503—507.
- Бульон В. В. Методика экспериментальной оценки влияния очищенных стоков целлюлозного завода на планктон озера Байкал. — В кн.: Гидробиологические исследования самоочищения водоемов. Л., 1976а, с. 58—67.
- Бульон В. В. Содержание органического вещества и фотосинтетические пигменты в планктоне озера Байкал. — В кн.: Гидробиологические основы самоочищения вод. Л., 1976б, с. 60—68.
- Бульон В. В. Первичная продукция планктона в озере Байкал. — Журн. общ. биол., 1976в, т. 35, № 4, с. 517—524.
- Бульон В. В. Взаимосвязь между содержанием хлорофилла *a* в планктоне и прозрачностью воды по диску Секки. — ДАН СССР, 1977а, т. 236, № 2, с. 505—508.
- Бульон В. В. Первичная продукция планктона в Тюпском заливе озера Иссык-Куль. — В кн.: Гидробиологические исследования на реке Тюп и Тюпском заливе озера Иссык-Куль. Л., 1977б, с. 20—30.
- Бульон В. В., Кожанова Т. С., Морев Ю. Б. Физико-географические и гидрохимические особенности реки Тюп и Тюпского залива озера Иссык-Куль. — В кн.: Гидробиологические исследования на реке Тюп и Тюпском заливе озера Иссык-Куль. Л., 1977, с. 5—16.
- Бульон В. В., Никулина В. Н. Роль фитопланктона в процессах самоочищения в водотоках. — В кн.: Гидробиологические основы самоочищения вод. Л., 1976, с. 15—24.
- Бульон В. В., Никулина В. Н., Фурсенко М. В. Влияние малых добавок речной воды, азота и фосфора на озерный планктон. — В кн.: Гидробиологические исследования на реке Тюп и Тюпском заливе озера Иссык-Куль. Л., 1977, с. 58—70.
- Бульон В. В., Умнова Л. П. Некоторые химические и альго-физиологические показатели для оценки качества вод. — В кн.: Методы биологического анализа пресных вод. Л., 1976, с. 15—21.
- Васильева И. И. Фотосинтез и вертикальное распределение фитопланктона некоторых озер окрестностей Якутска. — Изв. Сиб. отд-ния АН СССР. Сер. биол.-мед. наук, 1966, № 4, вып. 1, с. 28—32.
- Ведерников В. И. Географические и сезонные изменения ассимиляционного числа морского фитопланктона в зависимости от условий минерального питания и температуры воды. — В кн.: III съезд Всесоюз. гидробиол. о-ва. Тез. докл. Рига, 1976, т. 1, с. 53—55.
- Ведерников В. И., Коновалов Б. В., Кобленц-Мишке О. И. Результаты применения спектрофотометрического метода определения феофитина *a* в пробах морской воды. — Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 1973, т. 95, с. 138—146.
- Вертебная П. И. Наблюдения над интенсивностью фотосинтеза и дыхания планктона Клязьминского водохранилища канала им. Москвы. — Тр. Всесоюз. геогр. о-ва, 1960, т. 10, с. 8—24.
- Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. Минск, 1960. 329 с.

- Винберг Г. Г. Современное состояние и задачи изучения первичной продукции водоемов. — В кн.: Первичная продукция морей и внутренних вод. Минск, 1961, с. 11—24.
- Винберг Г. Г. Первичная продукция озерного планктона, изученная тремя методами: кислородным, радиоуглеродным и хлорофилльным. — В кн.: Тр. VII науч. конф. по изучению внутр. водоемов Прибалтики. Петрозаводск, 1959 г. М.; Л., 1962, с. 186—192.
- Винберг Г. Г. Пути количественного исследования роли водных организмов как агентов самоочищения загрязненных вод. — В кн.: Радиоактивные изотопы в гидробиологии и методы санитарной гидробиологии. М.; Л., 1964, с. 117—134.
- Винберг Г. Г. Основные направления в изучении биотического баланса озер. — В кн.: Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. М., 1967, с. 132—147.
- Винберг Г. Г. Общие особенности экологической системы оз. Дривяты. — Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1970, т. 15, с. 185—195.
- Винберг Г. Г. Особенности экосистем пресноводных водоемов (из итогов советских исследований по Международной биологической программе). — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1975, № 1, с. 83—93.
- Винберг Г. Г. Эвтрофирование озер и первые итоги гидробиологических исследований на р. Тюп и Тюпском заливе оз. Иссык-Куль. — В кн.: Гидробиологические исследования на реке Тюп и Тюпском заливе озера Иссык-Куль. Л., 1977, с. 132—139.
- Винберг Г. Г., Алимов А. Ф., Бульон В. В., Иванова М. Б., Коробцова Е. В., Кузьмицкая Н. К., Никулина В. Н., Финогенова Н. П., Фурсенко М. В. Биологическая продуктивность двух субарктических озер. — В кн.: Продукционно-биологические исследования экосистем пресных вод. Минск, 1973а, с. 125—147.
- (Винберг Г. Г. и др.) Winberg G. G., Alimov A. F., Boullion V. V., Ivanova M. B., Korobzova E. V., Kuzmitskaya N. K., Nikulina V. N., Finogenova N. P., Fursenko M. V. Biological productivity of two subarctic lakes. — Freshwater Biol., 1973b, v. 3, p. 177—197.
- Винберг Г. Г., Бабицкий В. А., Гаврилов С. И., Гладкий Г. В., Захаренков И. С., Ковалевская Р. З., Михеева Т. М., Невядомская П. С., Остапеня А. П., Петрович П. Г., Потаенко Ю. С., Якушенко О. Ф. Биологическая продуктивность озер разного типа. — В кн.: Биопродуктивность озер Белоруссии. Минск, 1971, с. 5—33.
- Винберг Г. Г., Беляцкая Ю. С., Дорожкин Ю. И., Дунке И. А., Кищенко Л. В., Соколова Т. Л. Исследование эффективности минеральных удобрений на опытных прудах прудхоза «Шеметово». — Тр. биол. станции на оз. Нарочь, 1958, т. 1, с. 79—162.
- Винберг Г. Г., Захаренков И. С. К количественной характеристике роли планктона в круговороте веществ в озерах. — ДАН СССР, 1950, т. 73, № 5, с. 1037—1039.
- Винберг Г. Г., Кобленц-Мишке О. И. Проблемы первичной продукции водоемов. — В кн.: Экология водных организмов. М., 1966, с. 50—62.
- Винберг Г. Г., Остапеня П. В., Сивко Т. Н., Левина Р. Н. Биологические пруды в практике очистки сточных вод. Минск, 1966. 231 с.
- Винберг Г. Г., Сивко Т. Н., Ковалевская Р. З. Методы определения содержания хлорофилла в планктоне и некоторые итоги их применения. — В кн.: Первичная продукция морей и внутренних вод. Минск, 1961, с. 231—240.
- Власова Т. А., Бараповская В. К., Гецен М. В., Попова Э. И., Сидоров Г. П. Биологическая продуктивность Харбейских озер Большеземельской тундры. — В кн.: Продукционно-биологические исследования экосистем пресных вод. Минск, 1973, с. 147—163.
- Волкова Л. А., Драбкова В. Г., Летанская Г. И., Рычкова М. А., Стальмакова Г. А., Хохлова Е. С. Гидробиологические особенности малых озер различных ландшафтов северо-запада СССР, исследованных лабораторией озераведения (1962—1965 гг.). — В кн.: Гидробиология и

- рыбное хозяйство внутренних вод Прибалтики. Таллин, 1969, т. 5, с. 56—66.
- Вотинцев К. К. Некоторые гидрохимические показатели продуктивности Байкала. — В кн.: Первичная продукция морей и внутренних вод. Минск, 1961, с. 116—121.
- Вотинцев К. К. О продукции органического вещества в Байкале по данным о биохимическом потреблении кислорода. — В кн.: Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. М., 1967, с. 211—215.
- Вотинцев К. К. К оценке годовой величины валовой первичной продукции оз. Байкал по величинам окисляемости воды. — Гидробиол. журн., 1970, т. 6, № 6, с. 87—90.
- Вотинцев К. К. Первичная продукция Байкала и ее значение в биологических процессах в озере. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1971, № 6, с. 892—900.
- Вотинцев К. К. Биоэнергетическая трансформация и баланс органического вещества в пелагиали Байкала. — В кн.: Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. Новосибирск, 1975, с. 48—54.
- Вотинцев К. К., Глазунов Н. В., Мещерякова А. И., Поповская Г. И. Первичная продукция фитопланктона. — Тр. Лимнол. ин-та СО АН СССР, 1971, т. 12, вып. 32, с. 169—185.
- Вотинцев К. К., Мещерякова А. И. Эффективность утилизации энергии солнечной радиации фитопланктоном оз. Байкал. — ДАН СССР, 1969, т. 184, № 1, с. 214—216.
- Вотинцев К. К., Мещерякова А. И., Богданов В. Т. Биогенные элементы и первичная продукция пелагиали Северного Байкала. — Гидробиол. журн., 1969, т. 5, № 4, с. 25—30.
- Вотинцев К. К., Мещерякова А. И., Поповская Г. И. О значении ультрапелагиальных водорослей в создании первичной продукции Байкала в летний период. — Гидробиол. журн., 1972, т. 8, № 3, с. 21—27.
- Вотинцев К. К., Мещерякова А. И., Поповская Г. И. Круговорот органического вещества в озере Байкал. Новосибирск, 1975. 190 с.
- Вотинцев К. К., Поповская Г. И. Продукция мелозеры в озере Байкал. — ДАН СССР, 1965, т. 163, № 6, с. 1491—1494.
- Вотинцев К. К., Поповская Г. И. О первичной продукции Байкальского фитопланктона. — Гидробиол. журн., 1966, т. 2, № 4, с. 3—7.
- Вотинцев К. К., Поповская Г. И. Годовая автотрофная продукция фитопланктона оз. Байкал. — ДАН СССР, 1967, т. 176, № 1, с. 205—208.
- Вотинцев К. К., Поповская Г. И. О круговороте органического вещества в озере Байкал. — В кн.: Круговорот вещества и энергии в озерах и водохранилищах. Лиственничное на Байкале, 1973, № 1, с. 75—77.
- Вотинцев К. К., Поповская Г. И. Особенности биотического круговорота в озере Байкал. — ДАН СССР, 1974, т. 216, № 3, с. 666—669.
- Вотинцев К. К., Самарина А. В. Кислородный режим в озере Байкал. — Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1957, т. 8, с. 288—304.
- Гамбарян М. Е. О продукции фитопланктона и хемоавтотрофных бактерий в оз. Севан. — В кн.: Первичная продукция морей и внутренних вод. Минск, 1961, с. 219—222.
- Гамбарян М. Е. Определение интенсивности фотосинтеза и деструкции органического вещества и биотический баланс водной толщи оз. Севан. — В кн.: Радиоактивные изотопы в гидробиологии и методы санитарной гидробиологии. М.; Л., 1964, с. 3—10.
- Герасимова Н. А. Фитопланктон и первичная продукция водохранилища в 1968—1971 гг. — Тр. Саратов. отд-ния ГосНИОРХ, 1973, т. 12, с. 40—60.
- Гильборихт-Ильковская А., Сподниевская И. Некоторые методические проблемы, связанные с измерением продукции и деструкции планктона кислородным методом. — В кн.: Биологические исследования на внутренних водоемах Прибалтики. Минск, 1973, с. 15—21.
- Глазунов И. В. Первичная продукция фитопланктона Братского водохранилища и некоторые особенности вертикального распределения кислородного

- рода и температуры. — В кн.: Биологическая продуктивность водоемов Сибиря. Л., 1969, с. 64—68.
- Глазунов И. В., Кожова О. М. Определение продукции фитопланктона в районе Селенгинского мелководья Байкала. — Изв. Сиб. отд-ния АН СССР, 1966, № 8, вып. 2, с. 40—52.
- Горбунова З. А., Гордеева Л. Н., Грицевская Г. Л., Дмитренко Ю. С., Заболоцкий А. А., Рыжков Л. П. Биологическая продуктивность озера Чеденъярви. — В кн.: Продукционно-биологические исследования экосистем пресных вод. Минск, 1973, с. 44—54.
- Горюнова С. В. Прижизненное выделение летучих веществ в окружающую среду синезеленой водорослью *Oscillatoria*. — ДАН СССР, 1949, т. 64, № 2, с. 257—260.
- Горюнова С. В. Синезеленые водоросли как продуценты токсических веществ. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1968, № 5, с. 683—690.
- Далечина И. Н., Сиденко В. Н. О величине первичной продукции в верхнем участке Волгоградского водохранилища. — В кн.: Видовой состав, экология и продуктивность гидробионтов Волгоградского водохранилища. Саратов, 1969, с. 81—82.
- Дацко В. Г., Васильева В. Л. Первичная продукция планктона в Цимлянском водохранилище. — Гидрохим. материалы, 1963, т. 35, с. 82—89.
- Дацко В. Г., Васильева В. Л. Годовая продукция фитопланктона в Цимлянском водохранилище. — Гидрохим. материалы, 1964, т. 36, с. 75—83.
- Довгий Т. Н. Проникновение солнечной энергии в воду на Байкале. — В кн.: Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. Новосибирск, 1975, с. 353—357.
- Драбкова В. Г., Летанская Г. И. Первичная продукция фитопланктона и роль бактерий в деструкции органического вещества в озере Вялозеро (Кольский полуостров). — Гидробиол. журн., 1970, т. 6, № 3, с. 37—43.
- Драчев С. М. Борьба с загрязнением рек, озер и водохранилищ промышленными и бытовыми стоками. М.; Л., 1964. 274 с.
- Драчев С. М., Сосунова И. П. Превращения органического вещества в загрязненной реке с зарегулированным течением. — Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1953, т. 5, с. 109—117.
- Елизарова В. А. Предварительные данные о содержании некоторых продуктов распада хлорофилла в воде Рыбинского водохранилища. — Биол. внутр. вод. Информ. бюл., 1971, № 12, с. 9—14.
- Елизарова В. А. Состав и содержание растительных пигментов в водах Рыбинского водохранилища. — Гидробиол. журн., 1973, т. 9, № 2, с. 23—32.
- Елизарова В. А. Содержание фотосинтетических пигментов в единице биомассы фитопланктона Рыбинского водохранилища. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1974, вып. 28 (31), с. 46—64.
- Елизарова В. А. Содержание пигментов фитопланктона в Иваньковском водохранилище по наблюдениям 1970 г. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1976, вып. 31 (34), с. 82—90.
- Елизарова В. А., Пырина И. Л., Гецен М. В. Содержание пигментов фитопланктона в водах Харбейских озер. — В кн.: Продуктивность озер восточной части Большеземельской тундры. Л., 1976, с. 55—63.
- Ермолаев В. И. О первичной продукции озер северной части Кулундинской степи при понижении их уровней. — Изв. Сиб. отд-ния АН СССР, 1965, № 4, вып. 1, с. 94—99.
- Жадин В. И., Жарова Т. В., Озерецковская Н. Г. О применении радиоуглеродного и кислородного методов при изучении первичной продукции оз. Красавица. — В кн.: Первичная продукция морей и внутренних вод. Минск, 1961, с. 195—203.
- Захаренков Н. С. Содержание хлорофилла в планктоне как биологический показатель при классификации озер. — В кн.: Тр. VII науч. конф. по изучению внутр. водоемов Прибалтики. Петрозаводск, 1959 г. М.; Л., 1962, с. 193—195.
- Иванова М. Б. Применение хлорофильного метода при изучении первичной продукции дистрофного озера. — В кн.: Первичная продукция морей и внутренних вод. Минск, 1961, с. 241—248.
- Кабанова Ю. Г., Ведерников В. Н., Коновалов Б. В., Андреева Л. Н. Первичная продукция и хлорофилл *a*. — Тр. Ин-та океанологии, 1974, т. 98, с. 9—29.
- Кабанова Ю. Г., Доманов М. М. Исследование влияния биогенных элементов на рост и функционирование фитопланктона. — В кн.: Симпоз. по хим. основам биол. продуктивности Мирового океана и морей СССР. Ростов н/Д., 19—21 октября 1976 г. М., 1976, с. 81—84.
- Кадыров В. К. Основные черты гидрохимии озера Иссык-Куль. — В кн.: Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. Новосибирск, 1975, с. 168—172.
- Калашникова Э. П., Сорокин Ю. И. Первичная продукция фотосинтеза фитопланктона в Братском водохранилище. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1966, вып. 13, с. 178—186.
- Климова А. К. Интенсивность фотосинтеза фитопланктона Волгоградского водохранилища в районе Саратова. — В кн.: Видовой состав, экология и продуктивность гидробионтов Волгоградского водохранилища. Саратов, 1969, с. 75—80.
- Кобленц-Мишке О. И. Некоторые эколого-физиологические характеристики фитопланктона. — В кн.: Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. М., 1971, с. 80—87.
- Кобленц-Мишке О. И., Цветкова А. М., Громов М. М., Парамонова Л. И. Первичная продукция и хлорофилл *a* в западной части Тихого океана. — Там же, с. 70—79.
- Ковалевская Р. З. К вопросу о длительности экспозиции склянок в водоеме при измерении первичной продукции планктона. — В кн.: Лимнология. Рига, 1968, с. 83—86.
- Ковалевская Р. З. Первичная продукция оз. Дривяты. — Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1970, т. 15, с. 14—31.
- Ковалевская Р. З. Краткая гидрохимическая характеристика некоторых озер Белоруссии. — В кн.: Биопроductивность озер Белоруссии. Минск, 1971, с. 72—80.
- Ковалевская Р. З., Остапеня А. П. Наблюдения за содержанием хлорофилла *a* в сестоне поверхностного слоя морских вод. — Океанология, 1966, т. 6, вып. 5, с. 849—852.
- Кожова О. М. Фитопланктон и продукционно-деструкционные процессы в Братском водохранилище. — В кн.: Продукционно-биологические исследования экосистем пресных вод. Минск, 1973а, с. 71—82.
- Кожова О. М. Гидробиологические показатели Братского и Иркутского водохранилищ. — В кн.: Материалы по биологическому режиму Братского водохранилища. Иркутск, 1973б, с. 10—40.
- Кондратюк В. Г. Опыт расчета элементов кислородного баланса. — В кн.: Биологические процессы и самоочищение на загрязненном участке реки (на примере верхнего Днепра). Минск, 1973, с. 96—112.
- Кривенцова Т. Д., Борш З. Т. Первичная продукция фитопланктона и деструкция органического вещества в Дубоссарском водохранилище в 1971—1972 гг. — В кн.: Биологические ресурсы водоемов Молдавии. Кишинев, 1974, вып. 12, с. 50—76.
- Кузнецов С. И. Использование радиоактивной углекислоты ^{14}C для определения сравнительной величины фотосинтеза и хемосинтеза в ряде озер различных типов. — В кн.: Изотопы в микробиологии. М., 1955, с. 126—135.
- Кузнецов С. И., Гамбарян М. Е. Определение продукции органического вещества в процессе фотосинтеза в оз. Севан. — Изв. АН АрмССР, 1960, т. 13, № 4, с. 64—69.
- Кузнецов С. И., Романенко В. И., Глазунов В. И. Продукция органического вещества за счет фотосинтеза фитопланктона в озере Байкал. — ДАН СССР, 1964, т. 156, № 6, с. 1444—1447.

- Кузнецов С. И., Романенко В. И., Кузнецова Н. С. Микробиологическая характеристика озер Карелии. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1971, вып. 22 (25), с. 3—14.
- Кузьмичева В. И. Первичная продукция планктона при использовании минеральных удобрений в рыбных прудах. Автореф. канд. дис. М., 1970. 24 с.
- Кузьмичева В. И. Первичная продукция экосистемы рыбных прудов. — Успехи соврем. биол., 1976, т. 81, вып. 3, с. 464—478.
- Куренков И. И. Кислородный феномен в озерах Камчатки. — В кн.: Экология водных животных. М., 1966, с. 169—172.
- Кываск В., Миллус А., Порк М. Сезонные изменения биомассы и содержания хлорофилла *a* фитопланктона в эвтрофных озерах Эстонии. — В кн.: Основы биопроductивности внутренних водоемов Прибалтики. Вильнюс, 1975, с. 132—133.
- Лебедев Ю. М., Мальцман Т. С. Первичная продукция планктона и ее использование в Домашкинском оросительном водохранилище Оренбургской области. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1967, вып. 15, с. 154—174.
- Лебедев Ю. М., Широкова Е. Л. Некоторые факторы среды, определяющие первичную продукцию Можайского водохранилища. — Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 1972, № 6, с. 116—118.
- Лебедев Ю. М., Широкова Е. Л. Соотношение процессов синтеза и деструкции органического вещества в зависимости от водности года (Можайское водохранилище). — Гидробиол. журн., 1976, т. 12, № 5, с. 20—24.
- Летанская Г. И. Фитопланктон и первичная продукция озер системы Канентъявр—Колгьявр. — Докл. отд-ния и комиссий Геогр. о-ва СССР, 1969, вып. 9, с. 85—91.
- Малер Г., Кордес Ю. Основы биологической химии. М., 1970. 567 с.
- Мапокас И. Л. Биологическая продуктивность Мятляйских озер. — В кн.: Продукционно-биологические исследования экосистем пресных вод. Минск, 1973, с. 54—60.
- Марголина Г. Л. Процессы образования и распада органического вещества в воде Череповецкого водохранилища в первые два года его существования. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1967, вып. 15, с. 32—38.
- Масюк Н. П., Радченко М. И. Количественное содержание пигментов в клетках некоторых видов *Dunaliella* в условиях, благоприятных для их размножения. — Гидробиол. журн., 1971, т. 7, № 6, с. 31—41.
- Методическое пособие по определению первичной продукции органического вещества в водоемах радиоуглеродным методом. Минск, 1960. 27 с.
- Методы определения продукции водных животных / Под ред. Г. Г. Винберга. Минск, 1968. 245 с.
- Мещерякова А. М. Первичная продукция Байкала. — В кн.: Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. Новосибирск, 1975, с. 20—27.
- Михайлова Н. Ф. Первичная продукция фитопланктона в озере Красном. — В кн.: Лимнология. Рига, 1968, с. 113—116.
- Михайлова Н. Ф. Сезонные показатели вегетации фитопланктона и его продукция в оз. Красном. — В кн.: Озера Карельского перешейка. Л., 1971, с. 211—257.
- Михеева Т. М. Озерный фитопланктон и его продукционные возможности в водоемах разного типа. Автореф. канд. дис. Минск, 1969. 24 с.
- Михеева Т. М. Оценка продукционных возможностей единицы биомассы фитопланктона. — Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1970, т. 15, с. 50—70.
- Михеева Т. М. Некоторые гидрохимические данные, первичная продукция и фитопланктон семи озер Полоцкого рыбзавода (Ушачская группа). — В кн.: Биопроductивность озер Белоруссии. Минск, 1971, с. 72—80.
- Михеева Т. М. Фитопланктон и продукция органического вещества. — В кн.: Биологические процессы и самоочищение на загрязненном участке реки (на примере верхнего Днепра). Минск, 1973, с. 113—127.
- Мокиевский К. А., Ковалевская Р. З., Михеева Т. М. Распространение солнечной радиации в водной толще озер и эффективность ее утилиза-

- ции планктоном. — В кн.: Биологические основы рыбного хозяйства на внутренних водоемах Прибалтики. Минск, 1964, с. 165—171.
- Мокиевский К. А., Трифонова И. С. Эффективность утилизации энергии солнечной радиации фитопланктоном в озере Красном. — В кн.: Круговорот вещества и энергии в озерах и водохранилищах. Лиственничное на Байкале. 1973, № 1, с. 107—109.
- Мордасова Н. В. О распределении хлорофилла в поверхностных водах Тихого и Атлантического океанов. — Тр. ВНИИ рыб. хоз-ва и океанографии, 1974, т. 98, с. 91—97.
- Мордасова Н. В. Некоторые закономерности распределения хлорофилла *a* в Мировом океане. — В кн.: Симпоз. по хим. основам биол. продуктивности Мирового океана и морей СССР. Ростов н/Д., 19—21 октября 1976 г. М., 1976, с. 74—75.
- Москаленко Б. К. Биологическая продуктивность оз. Байкал. — Гидробиол. журн., 1971, т. 7, № 5, с. 5—14.
- Москаленко Б. К. Итоги изучения биологической продуктивности Байкала. — В кн.: Продукционно-биологические исследования экосистем пресных вод. Минск, 1973, с. 19—32.
- Москаленко Б. К. Биологическая продуктивность пелагиали Байкала. — В кн.: Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. Новосибирск, 1975, с. 10—16.
- Никулина В. Н. Фитопланктон озер Кривого и Круглого. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1975а, т. 56, с. 42—54.
- Никулина В. Н. Фитопланктон озер Зеленецкого и Акулькино. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1975б, т. 57, с. 37—52.
- Никулина В. Н. Фитопланктон и фитообрастания р. Тюп и Тюпского залива озера Иссык-Куль. — В кн.: Гидробиологические исследования на реке Тюп и Тюпском заливе озера Иссык-Куль. Л., 1977, с. 20—27.
- Одум Ю. Экология. М., 1968. 167 с.
- Одум Ю. Основы экологии. М., 1975. 740 с.
- Озерецковская Н. Г. Физико-географические и гидрохимические особенности озер Кривого и Круглого. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1975, т. 56, с. 10—31.
- Озерецковская Н. Г., Жарова Т. В., Рождественская Н. В., Смирнова Н. Ф. Сравнительно-методическое изучение первичной продукции водоемов Приладожья. — В кн.: Гидробиологические исследования самоочищения водоемов. Л., 1976, с. 44—57.
- Озерецковская Н. Г., Уминова Л. П. Краткий гидрохимический очерк озер Зеленецкого и Акулькино. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1975, т. 57, с. 3—18.
- Остапеня А. П., Ковалевская Р. З. О содержании взвешенного вещества в поверхностном слое морских вод. — Океанология, 1965, т. 5, вып. 4, с. 649—652.
- Остапеня А. П., Петрович П. Г., Михеева Т. М., Ковалевская Р. З., Крючкова Н. М., Потаенко Ю. С., Гаврилов С. И. Особенности биологической продуктивности экосистем озер Нарочь, Мясстро, Баторин. — В кн.: Продукционно-биологические исследования экосистем пресных вод. Минск, 1973, с. 83—94.
- Парпаров С. А. Новые данные о первичной продукции фитопланктона озера Севан. — Биол. журн. Армении, 1977а, т. 30, № 8, с. 72—77.
- Парпаров С. А. Динамика содержания хлорофилла *a* в фитопланктоне озера Севан. — Биол. журн. Армении, 1977б, т. 30, № 7, с. 95—96.
- Парпаров С. А. Первичная продукция и содержание хлорофилла *a* в фитопланктоне озера Севан. — Тр. Севан. гидробиол. ст., 1979, т. 17, с. 88, 89.
- Петрова М. А., Погосин А. Г., Благина Т. С. Первичная продукция и деструкция органических веществ в двух озерах разного типа. — Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 1972, № 3, с. 17—20.
- Петрова Н. А. Соотношение между продукцией и биомассой фитопланктона Онежского озера. — В кн.: Микробиология и первичная продукция Онежского озера. Л., 1973а, с. 92—107.

- Петрова Н. А. Итоги применения метода люминесцентного анализа при изучении фитопланктона Ладожского и Онежского озер. — В кн.: Вопросы современной лимнологии. Л., 1973б, с. 195—207.
- Петрова Н. А., Шерман Э. Э. Изучение потребности фитопланктона Онежского озера в биогенных элементах методом планируемых добавок по схеме полного факторного эксперимента (ПФЭ 2⁴). — В кн.: Лимнология Северо-Запада СССР. Таллин, 1973, № 3, с. 11—14.
- Плохинский Н. А. Биометрия. М., 1970. 367 с.
- Покровская Т. Н. Первичная продукция фитопланктона в озерах Кольского полуострова. — Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1962, т. 12, с. 359—374.
- Покровская Т. Н. Фотосинтез фитопланктона в озерах Полярного Урала. — В кн.: Накопление веществ в озерах. М., 1964, с. 134—147.
- Поповская Г. И. Сравнительная характеристика уровней развития фитопланктона пелагической и мелководной зон Байкала. — Изв. Спб. отд-ния АН СССР. Сер. биол., 1966, № 4, вып. 1, с. 108—115.
- Поповская Г. И. Годовые изменения фитопланктона. — Тр. Лимнол. ин-та СО АН СССР, 1971, т. 12, вып. 32, с. 158—169.
- Поповская Г. И. О фитопланктоне пелагиали Байкала. — В кн.: Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. Новосибирск, 1975, с. 16—20.
- Поповская Г. И., Вотинцев К. К. Продукция байкальских перидиней. — ДАН СССР, 1967, т. 172 № 5, с. 1193—1196.
- Потоцкая И. В. Об эффективности использования солнечной радиации планктоном Цимлянского водохранилища. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1966, вып. 11, с. 87—88.
- Потоцкая И. В., Цыба Н. П. Первичная продукция планктона в Цимлянском водохранилище. — ДАН СССР, 1964, т. 153, № 3, с. 680—682.
- Потоцкая И. В., Цыба Н. П. Первичная продукция планктона Цимлянского водохранилища. — Тр. Волгоград. отд-ния ГосНИОРХ, 1965, т. 1, с. 122—133.
- Приймаченко А. Д. Закономерности формирования и развития фитопланктона в Днепровских водохранилищах. — В кн.: Гидробиологический режим Днепра в условиях зарегулированного стока. Киев, 1967, с. 176—194.
- Приймаченко А. Д. Первичная продукция фитопланктона и деструкция органического вещества Киевского водохранилища. — В кн.: Киевское водохранилище. Киев, 1972, с. 183—207.
- Приймаченко А. Д. Соотношение между продукцией фотосинтеза фитопланктона и деструкцией органического вещества в Киевском водохранилище и некоторые элементы его общего баланса. — В кн.: Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. Новосибирск, 1975, с. 148—152.
- Приймаченко А. Д., Корелякова И. Л. Киевское водохранилище, первичная продукция его фитопланктона и высшей водной растительности. — В кн.: Лимнология. Рига, 1968, с. 155—161.
- Пырина И. Л. Фотосинтетическая продукция в Волге и ее водохранилищах. — Бюл. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР, 1959, № 3, с. 17—20.
- Пырина И. Л. Первичная продукция фитопланктона в Иваньковском, Рыбинском и Куйбышевском водохранилищах в зависимости от некоторых факторов. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1966, вып. 13, с. 249—270.
- Пырина И. Л. Эффективность утилизации солнечной энергии при фотосинтезе планктона волжских водохранилищ. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1967а, вып. 14 (17), с. 34—42.
- Пырина И. Л. Зависимость фотосинтеза фитопланктона от его биомассы и содержания хлорофилла. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1967б, вып. 15 (18), с. 94—103.
- Пырина И. Л. Фотосинтез пресноводного фитопланктона при различных световых условиях в водоеме. — В кн.: Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. М., 1967в, с. 202—210.
- Пырина И. Л. Первичная продукция фитопланктона в волжских водохранилищах. — В кн.: 2-я конференция по изучению водоемов бассейна Волги. «Волга-2». Борок, 1974, с. 20—24.
- Пырина И. Л. Первичная продукция фитопланктона. — В кн.: Методика изучения биоценозов внутренних водоемов. М., 1975, с. 91—107.
- Пырина И. Л., Башкатова Е. Л., Сигарева Л. Е. Первичная продукция фитопланктона в мелководной зоне Рыбинского водохранилища в 1971—1972 гг. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1976, вып. 33 (36), с. 106—132.
- Пырина И. Л., Гецен М. В., Вайнштейн М. Б. Первичная продукция фитопланктона озер Харбейской системы Большеземельской тундры. — В кн.: Продуктивность озер восточной части Большеземельской тундры. Л., 1976, с. 67—76.
- Пырина И. Л., Гецен М. В., Елизарова В. А. Некоторые показатели продукционной способности фитопланктона тундровых Харбейских озер. — В кн.: Круговорот вещества и энергии в озерах и водохранилищах. Листопадное на Байкале, 1973, № 1, с. 112—114.
- Пырина И. Л., Девяткин В. Г., Елизарова В. А. Экспериментальное изучение влияния подогрева на развитие и фотосинтез фитопланктона. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1975, вып. 30 (33), с. 67—84.
- Пырина И. Л., Елизарова В. А. Содержание хлорофилла в фитопланктоне некоторых пресных водоемов. — В кн.: Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. Новосибирск, 1975, с. 85—89.
- Пырина И. Л., Елизарова В. А., Николаев И. И. Содержание фотосинтетических пигментов в фитопланктоне Онежского озера и их значение для оценки уровня продуктивности этого водоема. — В кн.: Микробиология и первичная продукция Онежского озера. Л., 1973, с. 108—122.
- Рассашко И. Ф. Некоторые показатели продуктивности прибрежных вод южных Курильских островов. — В кн.: Растительный и животный мир литорали Курильских островов. Новосибирск, 1974, № 1, с. 90—96.
- Розова Т. Л. Аллохтонное органическое вещество в водоемах — охладителях ГРЭС № 3. — В кн.: Типология озерного накопления органического вещества. М., 1976, с. 90—107.
- Романенко В. И. Соотношение между потреблением кислорода и углекислоты у гетеротрофных бактерий при росте на пептоне. — Микробиология, 1965, т. 34, вып. 3, с. 397—402.
- Романенко В. И. Сравнение кислородного и радиоуглеродного методов определения интенсивности фотосинтеза фитопланктона. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1967а, вып. 15, с. 54—60.
- Романенко В. И. Соотношение между фотосинтезом фитопланктона и деструкцией органического вещества в водохранилищах. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1967б, вып. 15, с. 61—74.
- Романенко В. И. Величины суточного и кратковременного фотосинтеза фитопланктона при определении с помощью ¹⁴C. — Биол. внутр. вод. Информ. бюл., 1970, № 5, с. 18—227.
- Романенко В. И. Скорость потери органического вещества клетками планктонных водорослей. — Биол. внутр. вод. Информ. бюл., 1971, № 9, с. 10—13.
- Романенко В. И. Первичная продукция и бактериальные процессы деструкции органического вещества в Рыбинском водохранилище. — В кн.: Продукционно-биологические исследования экосистем пресных вод. Минск, 1973а, с. 110—125.
- Романенко В. И. Связь между интенсивностью фотосинтеза при равномерном распределении водорослей в толще воды и прозрачностью по диску Секки. — Биол. внутр. вод. Информ. бюл., 1973б, № 19, с. 15—18.
- Романенко В. И., Даукште Л. С. Влияние света на интенсивность фотосинтеза фитопланктона в поверхностных слоях воды. — Биол. внутр. вод. Информ. бюл., 1969, № 3, с. 10—12.
- Романенко В. И., Кудрявцев В. М. Суточная динамика продукции органического вещества фитопланктоном в Рыбинском водохранилище. — Биол. внутр. вод. Информ. бюл., 1970, № 7, с. 10—13.

- Романенко В. И., Кузнецов С. И. Экология микроорганизмов пресных вод. Л., 1974. 194 с.
- Салманов М. А. Первичная продукция Мингечаурского водохранилища. — ДАН СССР, 1960, т. 16, № 4, с. 401—405.
- Салманов М. А. Определение первичной продукции фотосинтеза фитопланктона Мингечаурского водохранилища с помощью радиоизотопного углерода. — В кн.: Первичная продукция морей и внутренних вод. Минск, 1961, с. 223—227.
- Салманов М. А. Органическое вещество фотосинтеза фитопланктона и его минерализация в водной толще Мингечаурского водохранилища. — В кн.: Биология Мингечаурского водохранилища. Баку, 1963, с. 96—105.
- Салманов М. А., Сорокин Ю. И. Первичная продукция и деструкция органического вещества в Куйбышевском водохранилище. — Тр. совещаний ихтиол. комиссии АН СССР, 1961, вып. 11, с. 61—64.
- Салманов М. А., Сорокин Ю. И. Первичная продукция Куйбышевского водохранилища. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1962, № 4, с. 603—613.
- Самарина А. В. Некоторые данные о продукции кислорода при фотосинтезе в озере Байкал. — Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1960, т. 10, с. 158—169.
- Сивко Т. Н. Санитарная и гидрохимическая характеристика реки. — В кн.: Биологические процессы на загрязненном участке реки (на примере верхнего Днепра). Минск, 1973, с. 12—32.
- Сигарева Л. Е. Об измерении потенциально активного хлорофилла в фитопланктоне. — Биол. внутр. вод. Информ. бюл., 1975, № 25, с. 17—20.
- Сиренко Л. А. Физиологические основы размножения синезеленых водорослей в водохранилищах. Киев, 1972. 202 с.
- Скопичев Б. А., Бакулина А. Г. Оценка размеров потерь органического вещества при выпаривании природных вод. — Гидробиол. журн., 1971, т. 7, № 6, с. 13—18.
- Сойер В. Г., Семенов А. Д. К вопросу о полном фотохимическом окислении органических веществ в водном растворе. — Гидрохим. материалы, 1973, т. 57, с. 195—201.
- Сорокин Ю. И. О применении радиоуглерода для изучения первичной продукции водоемов. — Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1956, т. 7, с. 271—286.
- Сорокин Ю. И. Результаты и перспективы применения радиоактивного углерода для изучения круговорота органических веществ в водоемах. — Тр. Всесоюз. науч.-техн. конф. по применению радиоактив. и стабил. изотопов. М., 1958, с. 188—193.
- Сорокин Ю. И. Определение поправочных коэффициентов на самопоглощение излучения ^{14}C при определении продукции фотосинтеза и хемосинтеза в водоемах. — Микробиология, 1962, т. 31, № 1, с. 121—128.
- Сорокин Ю. И. О применении радиоактивного углерода для изучения питания и пищевых связей водных животных. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1966, вып. 12 (15), с. 75—119.
- Сорокин Ю. И. Количественная оценка роли бактериопланктона в биологической продуктивности тропических вод Тихого океана. — В кн.: Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. М., 1971, с. 92—122.
- Сорокин Ю. И. Первичная продукция морей и океанов. — В кн.: Общая экология. Биоценология. Гидробиология. М., 1973, т. 1, с. 7—46.
- Сорокин Ю. И., Годлевская-Липова В., Чердынцева Л. М. Об эффективности использования водной микрофлорой растворенного органического вещества. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1971, вып. 22 (25), с. 22—27.
- Сорокин Ю. И., Чердынцева Л. М. Эффективность и механизм использования растворенного органического вещества в планктонных сообществах. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод АН СССР, 1971, вып. 22 (25), с. 27—34.
- Строганов Н. С., Бузинова Н. С. Гидрохимия. М., 1969. 200 с.
- Тарасова Е. Н., Вотинцев К. К. Динамика органических соединений азота и фосфора как показатель биотического круговорота веществ в Байкале. — Гидробиол. журн., 1971, т. 7, № 6, с. 5—12.
- Тетерина Н. И. Продукционно-деструкционные характеристики Братского водохранилища (лето 1969 г.). — В кн.: Материалы по биологическому режиму Братского водохранилища. Иркутск, 1973, с. 5—8.
- Трифенова И. С. Показатели продуктивности фитопланктона в озерах разного типа. — В кн.: Основы биопродуктивности внутренних водоемов Прибалтики. Вильнюс, 1975, с. 184, 185.
- Трифенова И. С. Фитопланктон и его продукция. — В кн.: Биологическая продуктивность озера Красного. Л., 1976, с. 69—104.
- Фищенко З. З. Эколого-физиологические основы первичной продукции в море. Автореф. докт. дис. Севастополь, 1977. 316 с.
- Фищенко З. З., Акиннина Д. К. Содержание хлорофилла *a* в Средиземном море. — В кн.: Экспедиционные исследования в Средиземном море в мае—июне 1968 г. Киев, 1970, с. 58—63.
- Фищенко З. З., Ланская Л. А. Скорость роста фитопланктона в экваториальном районе Тихого океана. — Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 1975, т. 102, с. 123—130.
- Фищенко З. З., Остапеня А. П. Вертикальное распределение взвешенного органического вещества в тропических водах Южного полушария Тихого океана. — В кн.: Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. М., 1971, с. 241—249.
- Хайлов К. М., Бурлакова З. П., Ланская Л. А. Внешние метаболиты в культурах. — Микробиология, 1967, т. 36, № 4, с. 595—601.
- Хамраева С. С. Первичная продукция водоемов разной вертикальной зональности. — В кн.: III съезд Всесоюз. гидробиол. о-ва. Тез. докл. Рига, 1976, т. 3, с. 185—188.
- Харкевич А. С. Материалы по малым лесным озерам (ламбам) Карелии. — Тр. Карельск. филиала АН СССР, 1960, вып. 27, с. 71—133.
- Хатчинсон Д. Лимнология. М., 1969. 592 с.
- Хусаинова Н. З., Митрофанов В. П., Мамилова Р. Х., Шарапова Л. И. Биологическая продуктивность оз. Каракуль. — В кн.: Продукционно-биологические исследования экосистем пресных вод. Минск, 1973, с. 32—43.
- Цееб Я. Я., Денисова А. И., Приймаченко А. Д., Владимирова К. С., Зимбалевская Л. Н., Михайленко Л. Е., Енаки Г. А., Жданова Г. А., Сергеев А. И. Продуктивность сообществ водных организмов Киевского водохранилища. — В кн.: Продукционно-биологические исследования экосистем пресных вод. Минск, 1973, с. 60—70.
- Цискаришвили Л. П. Особенности первичной продукции органического вещества некоторых водоемов Грузии. — В кн.: III съезд Всесоюз. гидробиол. о-ва. Тез. докл. Рига, 1976, т. 3, с. 188—192.
- Цискаришвили Л. П., Цхомелидзе О. И., Арсенишвили В. Г. Фитопланктон и первичная продукция Марабдинского водохранилища. Изв. АН ГрузССР. Сер. биол., 1975, т. 1, № 3, с. 253—259.
- Широкова Е. Л., Лебедев Ю. М., Бердавецова Л. Б. Первичная продукция Можайского водохранилища. — В кн.: Вопросы оценки взаимосвязи поверхностных и подземных вод и качества воды. М., 1972, с. 321—333.
- (Шинкин Б. А.) Shishkin B. A. Seasonal and annual variations in biological regime of lakes in an ultracontinental climate (Trans-Baikal Region of U. S. S. R.). — Hydrobiologia, 1973, v. 43, N 1—2, p. 253—261.
- Шинкин Б. А., Бондарева Е. И., Горлачев В. П., Кузьмич В. Н., Морозова Т. Н., Семенюк Г. А., Спиглазов Л. П., Спиглазова Г. Н., Тополов А. А. Структура годового лимнологического цикла некоторых озер центрального Забайкалья. — Вод. ресурсы, 1976, № 2, с. 161—174.
- Шинкин Б. А., Спиглазова Г. Н., Локоть Л. И. Первичная продукция озера Кенон. — Зап. Забайкал. фил. Геогр. о-ва СССР, 1972, вып. 62, с. 24—37.
- Щастный Ф. Ф., Денисова Н. И. Первичная продукция озера Бисерово. — В кн.: Круговорот вещества и энергии в озерах и водохранилищах. Лиственничное на Байкале, 1973, № 1, с. 109—110.
- Щербаков А. П. Озеро Глубокое. М., 1967. 372 с.

- Янкевичюте Г. Некоторые данные по первичной продукции озера Дисна. — В кн.: Первичная продукция морей и внутренних вод. Минск, 1961, с. 127—130.
- Ярошенко М. Ф., Шаларь В. М. О зависимости первичной продукции от состава и биомассы фитопланктона в малых водохранилищах Молдавии. — В кн.: Биологические ресурсы водоемов Молдавии. Кишинев, 1965, вып. 8, с. 31—43.
- Яценко Г. К., Виноградова З. А. Пигменты черноморского фитопланктона. — В кн.: Биохимия морских организмов. Киев, 1967, с. 46—60.
- Aaronson A. The synthesis of extracellular macromolecules and membranes by a population of the phytoflagellate *Ochromonas danica*. — *Limnol. Oceanogr.*, 1971, v. 16, N 1, p. 1—9.
- Ahl T. Effects of man-induced and natural loading of phosphorus and nitrogen on the large Swedish lakes. — *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 1975, v. 19, pt 2, p. 1125—1132.
- Ahlgren I. Changes in lake Norrviken after sewage diversion. — *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 1972, v. 18, pt 1, p. 355—361.
- Ahlgren I. Limnologiska studier av sjön Norrviken. III. Avlastningens effekter. — *Scripta limnologica Upsaliensia*, 1973, coll. 333.
- Allanson B. R., Hart R. C. The primary production of Lake Sibaya, Kwa-zulu, South Africa. — *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 1975, v. 19, pt 2, p. 1426—1433.
- Allen H. L. Production and utilization of dissolved organic carbon during in situ phytoplankton photosynthesis measurements. — *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 1973, v. 58, N 6, p. 843—849.
- Allen H. L., Ocevski B. T. Limnological studies in a large, deep, oligotrophic lake (Lake Ohrid, Yugoslavia). Evaluation of nutrient availability and control of phytoplankton production through in situ radiobioassay procedures. — *Arch. Hydrobiol.*, 1976, v. 77, N 1, p. 1—21.
- Anderson G. C., Zeuschel R. P. Release of dissolved organic matter by marine phytoplankton in coastal and offshore areas of the Northeast Pacific Ocean. — *Limnol. Oceanogr.*, 1970, v. 15, N 3, p. 402—407.
- Antia N. J., McAllister C. D., Parsons T. R., Stephens K., Strickland J. D. H. Further measurements of primary production using a large-volume plastic sphere. — *Limnol. Oceanogr.*, 1963, v. 8, N 2, p. 166—183.
- Armstrong F. A., Williams P. M., Strickland J. D. H. Photooxidation of organic matter in sea water by ultraviolet radiation analytical and other applications. — *Contrib. Scripps Inst. of Oceanogr.*, 1967, v. 37, N 2138, p. 479—486.
- Arthur C. R., Rigler F. H. A possible source of error in the ^{14}C method of measuring primary productivity. — *Limnol. Oceanogr.*, 1967, v. 12, N 1, p. 121—124.
- Baudouin M. E., Ravera D. Chlorophylle-a et pheophytine et leurs relations avec les concentrations d'azote et de phosphore dans le seston du lae de Monate (Italie du Nord). — *Ann. Limnol.*, 1972, v. 8, N 1, p. 1—10.
- Baudouin M. F., Scoppa P. Fluorometric determination of chlorophyll *a* in the presence of pheopigments: effect of the half-value width of the excitation beam. — *Mar. Biol.*, 1971, v. 10, N 1, p. 66—69.
- Becacos-Kontos T., Svansson A. Relation between primary production and irradiance. — *Mar. Biol.*, 1969, v. 2, N 2, p. 140—144.
- Berman T., Holm-Hansen O. Potential sources of error in the measurement of low rates of planktonic photosynthesis and excretion. — *Nature. New Biol.*, 1972, v. 236, N 64, p. 91—92.
- Berman T., Holm-Hansen O. Release of photoassimilated carbon as dissolved organic matter by marine phytoplankton. — *Mar. Biol.*, 1975, v. 28, N 4, p. 305—310.
- Bindloss M. E. Primary productivity of phytoplankton in Loch Leven, Kinross. — *Proc. Roy. Soc. London*, 1974, ser. B, v. 74, p. 157—181.

- Bindloss M. E., Holden A. V., Bailey-Watts A. E., Smith I. R. Phytoplankton production, chemical and physical conditions in Loch Leven. — In: *Productivity problems of freshwaters*. Warszawa; Krakow, 1972, p. 639—659.
- Blumer M., Thomas D. W. Phytadienes in zooplankton. — *Science*, 1965, v. 147, N 3662, p. 1148—1149.
- Brown S. R. Absorption coefficient of chlorophyll derivatives. — *J. Fish. Res. Board Canada*, 1968, v. 25, N 3, p. 523—540.
- Brylinsky M., Mann K. H. An analysis of factors governing productivity in lakes and reservoirs. — *Limnol. Oceanogr.*, 1973, v. 18, N 1, p. 4—14.
- Caspers H. Stoffwechselfeldynamische Gesichtspunkte zur Definition der Saprobitätsstufen. — *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 1966, v. 2, pt 16, p. 801—808.
- Choi C. I. Primary production and release of dissolved organic carbon from phytoplankton in the Western Atlantic Ocean. — *Deep-Sea Res.*, 1972, v. 19, N 10, p. 731—735.
- Craigie J. S., McLachlan J. Glycerol as a photosynthetic product in *Dunaliella tertiolecta* Butcher. — *Can. J. Bot.*, 1964, v. 42, p. 777—778.
- Creitz G. I., Richards F. A. The estimation and characterization of plankton populations by pigment analysis. III. A note on the use of «millipore» membrane filters in the estimation of plankton pigments. — *J. Mar. Res.*, 1955, v. 14, N 3, p. 211—216.
- Currie R. I. Pigments in zooplankton faeces. — *Nature*, 1962, v. 143, N 4819, p. 956—957.
- Czeczuga B., Gradzki F. Primary extracellular production of phytoplankton including nannoplankton in some rivers of north-eastern Poland. — *Bull. Acad. pol. sci. Ser. sci. biol.*, 1974, v. 22, N 6, p. 399—402.
- Daley R. J. Experimental characterization of lacustrine chlorophyll diagenesis. II. Bacterial, viral and herbivore grazing effects. — *Arch. Hydrobiol.*, 1973, v. 72, N 4, p. 409—439.
- Daley R. J., Brown S. P. Experimental characterization of lacustrine chlorophyll diagenesis. I. Physiological and environmental effects. — *Arch. Hydrobiol.*, 1973, v. 72, N 3, p. 277—304.
- Daley R. J., Gray C. B., Brown S. R. A quantitative, semiroutine method for determining algal and sedimentary chlorophyll derivatives. — *J. Fish. Res. Board Canada*, 1973, v. 30, N 3, p. 345—356.
- Derenbach J. B., Williams P. J. Autotrophic and bacterial production: fractionation of plankton populations by differential filtration of samples from the English Channel. — *Mar. Biol.*, 1974, v. 25, N 4, p. 263—269.
- Dillon P. J., Rigler F. H. The phosphorus-chlorophyll relationship in lakes. — *Limnol. Oceanogr.*, 1974, v. 19, N 5, p. 767—773.
- Dillon F. J., Rigler F. H. A simple method for predicting the capacity of a lake for development based on lake trophic status. — *J. Fish. Res. Board Canada*, 1975, v. 32, N 9, p. 1512—1531.
- Edmondson W. T. Changes in Lake Washington following an increase in the nutrient income. — *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 1961, v. 14, pt 1, p. 167—175.
- Edmondson W. T. The present condition of Lake Washington. — *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 1972, v. 18, pt 1, p. 284—291.
- Eppley R. W., Sloan P. R. Carbon balance experiments with marine phytoplankton. — *J. Fish. Res. Board Canada*, 1965, v. 22, N 4, p. 1083—1097.
- Fogg G. E. Glycollic acid as an extracellular product of phytoplankton. — *Chem. Weekbl.*, 1964, v. 60, N 38, p. 515—519.
- Fogg G. E. The extracellular products of algae. — *Oceanogr. Mar. Biol.*, 1966, v. 4, p. 195—212.
- Fogg G. E. Extracellular products of phytoplankton. A manual methods for measuring primary production in aquatic environments. — *IBP, Handbook*, 1969, N 12, p. 78—79.
- Fogg G. E., Belcher J. H. Physiological studies on a planktonic « μ -alga». — *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 1961, v. 14, pt 2, p. 893—896.
- Fogg G. E., Nalewajko C. Glycollic acid as an extracellular product of phytoplankton. — *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 1964, v. 15, pt 2, p. 806—810.

- Fogg G. E., Nalewajko C., Watt W. D. Extracellular products of phytoplankton photosynthesis. — Proc. Roy. Soc. London, 1965, ser B, v. 162, N 989, p. 517—534.
- Fogg G. E., Westlake D. F. The importance of extracellular products of algae in freshwater. — Verh. Int. Verein. Limnol., 1975, v. 12, pt 1, p. 219—232.
- Forsberg G., Taube O. Extracellular organic carbon from some green algae. — Physiol. plant., 1967, v. 20, p. 200—207.
- Frey D. G., Stahl J. B. Messurments of primary production on Southampton Island in the Canadian Arctic. — Limnol. Oceanogr., 1958, v. 3, N 2, p. 215—221.
- Gächter R. Phosphorhaushalt und planktische Primärproduktion in Vierwaldstättersee (Horwer Bucht). — Schweiz. Z. Hydrobiol., 1968, Bd 30, Hf. 1, S. 1—66.
- Galhano M. H., Branco R., Machado M. M. About the productivity in reservoirs. First results obtained at Carrapatelo impoundment (River Douro). — Inst. Zool. «Dr. Augusto Nobre», Portuguesa, 1976, p. 1—58.
- Gelin C. Nutrients, biomass and primary productivity of nannoplankton in eutrophic Lake Vombsjo, Sweden. — Oikos, 1975, v. 26, N 2, p. 121—139.
- Gessner F. Hydrobotanik. Band II. Stoffhaushalt. Berlin, 1959. 701 S.
- Gieskes W. W. C., Bennekom A. J., van. Unreliability of the ¹⁴C method for estimating primary productivity in eutrophic Dutch coastal waters. — Limnol. Oceanogr., 1973, v. 18, N 3, p. 494—495.
- Glooschenko W. A. Nutrient-primary production relationships in central-Lake Erie: a simple correlation approach. — Ohio J. Sci., 1975, v. 75, N 5, p. 251—255.
- Glooschenko W. A., Moore J. E., Vollenweider R. A. The seasonal cycle of pheopigments on the role of zooplankton grazing. — Limnol. Oceanogr., 1972, v. 17, N 4, p. 597—605.
- Glooschenko W. A., Moore J. E., Vollenweider R. A. Spatial and temporal distribution of chlorophyll *a* and pheopigments in surface waters of Lake Erie. — J. Fish. Res. Board Canada, 1974, v. 31, N 3, p. 265—274.
- Goldman C. R. Primary productivity and limiting factors in three lakes of the Alaska Peninsula. — Ecol. Monogr., 1960, v. 30, p. 207—230.
- Goldman C. R. Primary productivity and limiting factors in Brooks Lake, Alaska. — Verh. Int. Verein. Limnol., 1961, v. 14, pt 1, p. 120—124.
- Goldman C. A method of studying nutrient limiting factors in situ in water columns isolated by polyethylene film. — Limnol. Oceanogr., 1962, v. 7, N 1, p. 99—100.
- Goldman C. R., Amezaga E. Spatial and temporal changes in the primary productivity of Lake Tahoe, California Nevada between 1959—1971. — Verh. Int. Verein. Limnol., 1975, v. 19, pt 2, p. 824—825.
- Goldman C. R., Armstrong R. Primary productivity studies in Lake Tahoe, California. — Verh. Int. Verein. Limnol., 1969, v. 17, pt 1, p. 49—71.
- Goldman C. R., Carter R. C. An investigation by rapid carbon-14 bioassay of factors affecting the cultural eutrophication of Lake Tahoe, California—Nevada. — J. Water Poll. Control Federation, 1965, v. 37, p. 1040—1059.
- Golterman H. L. Methods for chemical analysis of fresh waters. — IBP, Handbook, 1969, N 8, p. 114—121.
- Golterman H. L. Physiological limnology. Amsterdam; Oxford; New York, 1975. 489 p.
- Guillard R. R. L., Wangersky P. J. The production of extracellular carbohydrates by some marine flagellates. — Limnol. Oceanogr., 1958, v. 3, N 4, p. 449—454.
- Hall C. A. S., Moll R. Methods of assessing aquatic primary productivity. — Ecol. Stud., 1975, v. 14, p. 19—53.
- Hall K. J. Effect of nutrient enrichment on the heterotrophic uptake of organic solutes by microorganisms. — Verh. Int. Verein. Limnol., 1975, v. 19, pt 1, p. 280—285.
- Hallegraeff G. M. Pigment diversity in freshwater phytoplankton. I. A comparison of spectrophotometric and paper chromatographic methods. — Int. Rev. ges. Hydrobiol., 1976, v. 61, N 2, p. 149—168.
- Hallegraeff G. M. Pigment diversity in freshwater phytoplankton. II. Summer succession in three Dutch lakes with different trophic characteristics. — Int. Rev. ges. Hydrobiol., 1977, v. 62, N 1, p. 19—39.
- Hellebust J. A. Excretion of some organic compounds by marine phytoplankton. — Limnol. Oceanogr., 1965, v. 10, N 2, p. 192—206.
- Hepher B. Primary production in fishponds and its application to fertilization experiments. — Limnol. Oceanogr., 1962, v. 7, N 2, p. 131—136.
- Herbland A., Voituriez B. La production primaire dans l'upwelling mauritanien en mars 1973. — Cah. ORSTOM Oceanogr., 1974, v. 12, N 3, p. 187—201.
- Herodek S., Tamas G. The primary production of phytoplankton in Lake Balaton april—september 1972. — Ann. Inst. biol. (Tihany). Hung. acad. sci., 1973, v. 40, p. 207—218.
- Herodek S., Tamas G. Phytoplankton production in Lake Balaton. — Symp. Biol. Hung., 1975, v. 15, p. 29—34.
- Hobbie J. E. Carbon 14 measurements of primary production in two arctic Alaskan lakes. — Verh. Int. Verein. Limnol., 1964, v. 15, pt 1, p. 360—364.
- Hobbie J. E. A method for studying heterotrophic bacteria. A manual methods for measuring primary production in aquatic environments. — IBP, Handbock, 1969, N 12, p. 146—151.
- Holmgren S. K. Phytoplankton production in a lake north of the arctic circle. — Scripta limnologica Upsaliensia, 1969, col. 236.
- Holm-Hansen O., Lorenzen C. J., Holmes R. W., Strickland J. D. H. Fluorimetric determination of chlorophyll. — J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer., 1965, v. 30, N 1, p. 3—15.
- Howard H. H., Prescott G. W. Primary production in Alaskan tundra lakes. — Amer. Midland Natur., 1971, v. 85, N 1, p. 108—123.
- Hulbert E. M. Limitation of phytoplankton species in the ocean off western Africa. — Limnol. Oceanogr., 1976, v. 21, N 2, p. 193—211.
- Humphrey G. F. Seasonal variations in plankton pigments in waters of Sydney. — Austral. J. Marine Freshwater Res., 1963, v. 14, N 1, p. 24—36.
- Humphrey G. F., Wootton M. Comparison of the techniques used in the determination of phytoplankton pigments. — In: Monographs on oceanographic methodology: Determination of photosynthetic pigments in sea-water. UNESCO, 1966, p. 37—63.
- Javornicky P. Measurements of production and turnover of phytoplankton in four localities of Poland. — Ekologia Polska, 1966, v. 14, N 12, p. 203—214.
- Javornicky P. On the utilization of phosphorus and nitrogen by planktonic photosynthesis in two reservoirs. — Limnologica, 1976, v. 10, N 2, p. 307—319.
- Jones J. R., Bachmann R. W. Algal response to nutrient inputs in some Iowa lakes. — Verh. Int. Verein. Limnol., 1975, v. 19, pt 2, p. 904—910.
- Kalff J. Phytoplankton abundance and primary production rates in two arctic ponds. — Ecology, 1967, v. 48, N 4, p. 558—565.
- Kalff J. Arctic lake ecosystems. — In: Antarctic ecology. London; New York, 1970, p. 651—663.
- Kalff J., Welch H. E., Holmgren S. K. Pigment cycles in two higharctic Canadian lakes. — Verh. Int. Verein. Limnol., 1972, v. 18, pt 1, p. 250—256.
- Karbe L. Sauerstoffgehalt und Stickstoffumsatz in einem saprobiel stark belasteten Fliessgewässer. — Verh. Int. Verein. Limnol., 1972, v. 18, pt 2, p. 911—918.
- Kimmel B. L., Lind O. T. Factors affecting phytoplankton production in a eutrophic reservoir. — Arch. Hydrobiol., 1972, v. 71, N 1, p. 124—141.
- Knöpp H. Untersuchungen über das Sauerstoffproduktionspotential von Flussplankton. — Schweiz. Z. Hydrobiol., 1960, Bd 22, Hf. 1, S. 152—166.
- Knöpp H. Zum Stoffhaushalt der Donau. — Limnol. der Donau, 1966, Lief. 2, S. 47—119.
- Kristiansen J., Mathiesen H. Phytoplankton of the Tystrup-Bavelse lakes. Primary production and standing crop. — Oikos, 1964, v. 15, N 1, p. 1—43.

Lasker R., Holmes R. W. Variability in retention of marine phytoplankton by membrane filters. — *Nature*, 1957, v. 180, p. 1295—1296.

Laważ W. Substancje organiczne rozpuszczone w wodzie, ich pochodzenie i udział w krzeniu materii. — *Wiad. ekol.*, 1971, v. 17, N 2, p. 147—156.

Loftus M. E., Carpenter J. H. A fluorometric method for determining chlorophylls *a*, *b*, and *c*. — *J. Mar. Res.*, 1971, v. 29, N 3, p. 319—338.

Long E. B., Cooke G. D. A quantitative comparison of pigment extraction by membrane and glass-filters. — *Limnol. Oceanogr.*, 1971, v. 16, N 6, p. 990—992.

Lorenzen G. J. A note on the chlorophyll and phaeophytin content of the chlorophyll maximum. — *Limnol. Oceanogr.*, 1965, v. 10, N 3, p. 482—483.

Lorenzen G. J. Determination of chlorophyll and pheopigments: spectrophotometric equations. — *Limnol. Oceanogr.*, 1967, v. 12, N 2, p. 343—346.

Malueg K. W., Tilstra J. R., Schults D. W., Powers C. F. Limnological observations on an ultra-oligotrophic lake in Oregon, USA. — *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 1972, v. 18, pt 1, p. 292—302.

Margaleff R. Correlations entre certains caracteres synthetiques des populations de phytoplankton. — *Hydrobiologia*, 1961, v. 18, N 1—2, p. 155—164.

Margaleff R. Correspondence between the classic types of lakes and the structural and dynamic properties of their populations. — *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 1964, v. 15, pt 1, p. 169—175.

Marker A. F. H. Extracellular carbohydrate liberation in the flagellates *Isocryptis galbana* and *Prymnesium parvum*. — *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 1965, v. 45, N 3, p. 755—772.

McAllister C. D. Decontamination of filters in the ¹⁴C method of measuring marine photosynthesis. — *Limnol. Oceanogr.*, 1961, v. 6, N 4, p. 447—450.

McMahon J. W. Membrane filter retention — a source of error in the ¹⁴C method of measuring primary production. — *Limnol. Oceanogr.*, 1973, v. 18, N 2, p. 319—324.

Michalski M. F. P., Nicolls K. H., Johnson M. G. Phosphorus removal and water quality improvements in Gravenhurst Bay, Ontario. — *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 1975, v. 19, pt 1, p. 644—659.

Milbrink G. On the limnology of two alkaline lakes (Nakuru and Naiwasha) in the East Rift Valley System in Kenya. — *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 1977, v. 62, N 1, p. 1—17.

Moll R. A. Phytoplankton in a temperature — zone salt marsh: net production and exchanges with coastal waters. — *Mar. Biol.*, 1977, v. 42, N 2, p. 109—118.

Moore B. G., Tischer R. G. Extracellular polysaccharides of algae: effects on life-support systems. — *Science*, 1964, v. 145, p. 586—587.

Moreth C. M., Yentsch C. S. The role of chlorophyllase and light in the chlorophyll from marine phytoplankton. — *J. Exp. Mar. Biol.*, 1970, v. 4, N 3, p. 238—249.

Moss B. A spectrophotometric method for the estimation of percentage degradation of chlorophylls to pheopigments in extracts of algae. — *Limnol. Oceanogr.*, 1967a, v. 12, N 2, p. 335—340.

Moss B. Note on the estimation of chlorophyll *a* in freshwater algal communities. — *Limnol. Oceanogr.*, 1967b, v. 12, N 2, p. 340—342.

Moss B. Seston composition in two freshwater pools. — *Limnol. Oceanogr.*, 1970, v. 15, N 4, p. 504—513.

Moss B. The influence of environmental factors on the distribution of freshwater algae: an experimental study. IV. Growth of test species in natural lake waters, and conclusion. — *J. Ecol.*, 1973, v. 61, N 1, p. 193—211.

Nakamura K., Gowans C. S. Nicotinic acid-excreting mutants in *Chlamydomonas*. — *Nature*, 1964, v. 202, N 4934, p. 826—827.

Nalewajko C. Photosynthesis and excretion in various planktonic algae. — *Limnol. Oceanogr.*, 1966, v. 11, N 1, p. 1—10.

Nalewajko C., Lean D. R. S. Retention of dissolved compounds by membrane filters as an error in the ¹⁴C method of primary production measurement. — *J. Phycol.*, 1972, v. 8, N 1, p. 37—43.

Nalewajko C., Marin L. Extracellular production in relation to

planktonic algae of phytoplankton populations from Lake Ontario. — *Can. J. Bot.*, 1969, v. 47, p. 405—413.

Nalewajko C., Schindler D. W. Primary production, extracellular release, and heterotrophy in two lakes in the ELA, northwestern Ontario. — *J. Fish. Res. Board Canada*, 1976, v. 33, N 2, p. 219—226.

Nauwerck A. Die Beziehungen zwischen zooplankton und phytoplankton in see Erken. — *Symb. Bot. Upsal.*, 1963, v. 17, N 5, p. 1—163.

Odum H. T. Primary production in flowing waters. — *Limnol. Oceanogr.*, 1956, v. 1, N 2, p. 102—117.

Ohle W. Interstitiallösungen der Sedimente, Nährstoffgehalt des Wassers und Primärproduktion des Phytoplanktons in Seen. — *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, 1964, Bd 10, N 1—4, S. 411—429.

Ostrofsky M. L., Duthie H. C. Primary productivity and phytoplankton of lakes on the Eastern Canadian Shield. — *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 1975a, v. 19, pt 1, p. 732—738.

Ostrofsky M. L., Duthie H. C. Primary productivity, phytoplankton and limiting Nutrient factors in Labrador lakes. — *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 1975b, v. 60, N 2, p. 146—158.

Paerl H. W., Goldman C. R. Heterotrophic assays in the detection of water masses of Lake Tahoe, California. — *Limnol. Oceanogr.*, 1973, v. 17, N 1, p. 145—148.

Parker R. R., Sibert J. Responses of phytoplankton to renewed solar radiation in a stratified inlet. — *Water Res.*, 1976, v. 10, N 2, p. 123—128.

Parsons T. R. On the pigment composition of eleven species of marine phytoplankters. — *J. Fish. Res. Board Canada*, 1961, v. 18, N 6, p. 1017—1025.

Parsons T. R. A new method for the microdetermination of chlorophyll *c* in sea water. — *J. Mar. Res.*, 1963, v. 21, N 3, p. 164—171.

Parsons T. R. The determination of photosynthetic pigments in sea-water. A survey of methods. — In: *Monographs on oceanographic methodology: Determination of photosynthetic pigments in sea-water*. UNESCO, 1966, p. 19—31.

Parsons T. R., Stephens K., Strickland J. D. H. On the chemical composition of eleven species of marine phytoplankters. — *J. Fish. Res. Board Canada*, 1961, v. 18, N 6, p. 1001—1016.

Parsons T. R., Strickland J. D. H. Discussion of spectrophotometric determination of marine-plant pigments with revised equations for ascertaining chlorophylls and carotinoides. — *J. Mar. Res.*, 1963, v. 21, p. 155—163.

Patterson J., Parsons T. R. Distribution of chlorophyll *a* and degradation products in various marine materials. — *Limnol. Oceanogr.*, 1963, v. 8, N 3, p. 355—356.

Peukert V. Die Primärproduktion der Elbe in Abhängigkeit von Globalstrahlung, Lichtklima und Temperatur. — *Limnologica*, 1976, v. 10, N 2, p. 357—368.

Poole H. H., Atkins W. R. Photoelectric measurement of submarine illumination throughout the year. — *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 1929, v. 16, p. 297—324.

Porter K. G. A method for the in situ study of zooplankton grazing effects on algal species composition and standing crop. — *Limnol. Oceanogr.*, 1972, v. 17, N 6, p. 913—917.

Porter K. G. Selective grazing and differential digestion of algal by zooplankton. — *Nature*, 1973, v. 244, N 5412, p. 179—180.

Pritchard J. J., Griffin W. J., Whittingham C. P. The effect of carbon dioxide concentration, light intensity and isonicotinylnyl hydrazide on the photosynthetic production of glycollic acid by *Chlorella*. — *J. Exp. Bot.*, 1962, v. 13, p. 176—184.

Pugh P. R. An evaluation of liquid scintillation counting techniques for use in aquatic primary production studies. — *Limnol. Oceanogr.*, 1973, v. 18, N 2, p. 310—319.

Rai H. Pigment cycle in a north German lake. — *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 1975, v. 19, pt 2, p. 1220—1228.

- Report of SCOR-UNESCO working group 17 on determination of photosynthetic pigments, June 4-6, 1964. UNESCO, Paris, 1964. 12 p.
- Report of SCOR-UNESCO working group 17. Determination of photosynthetic pigments. — In: Monographs on oceanographic methodology: Determination of photosynthetic pigments in seawater. UNESCO, 1966, p. 9-18.
- Richards F. A., Thompson T. G. The estimation and characterization of plankton population by pigment analysis. II. A spectrophotometric method for the estimation of plankton pigments. — *J. Mar. Res.*, 1952, v. 11, p. 156-172.
- Richardson J. L., Jin L. T. Algal productivity of natural and artificially enriched fresh waters in Malaya. — *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 1975, v. 19, pt 2, p. 1383-1389.
- Rigler F. H. The Char lake project: an introduction to Limnology in the Canadian Arctic. — In: Energy flow—its biological dimensions. A summary of the IBP in Canada. 1975, p. 172-198.
- Roberts R. D., Southall G. Nutrient limitation of phytoplankton growth in seven tropical man-made lakes, with special reference to lake Mcllwaine, Rhodesia. — *Arch. Hydrobiol.*, 1977, v. 79, N 1, p. 1-35.
- Ross P. E., Kalff J. Phytoplankton production in lake Memphremagog, Quebec (Canada)—Vermont (U. S. A.). — *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 1975, v. 19, pt 2, p. 760-769.
- Ryther J. H., Menzel D. W., Hulburt E. M., Lorenzen C. J., Corwin N. Production and utilization of organic matter in the Peru coastal current. — *Inv. pesq.*, 1971, v. 35, N 1, p. 43-52.
- Saijo Y., Ichimura S. Primary production in the Northwestern Pacific Ocean. — *J. Oceanogr. Soc. Japan*, 1960, v. 16, p. 29-35.
- Saijo Y., Mitamura O., Ogiyama K. Chemical composition of surface film in the coastal. — *Jap. J. Limnol.*, 1974, v. 35, N 3, p. 110-116.
- Saijo Y., Nishizawa S. Excitation spectra in fluorometric determination of chlorophyll *a* and phaeophytin *a*. — *Mar. Biol.*, 1969, v. 2, N 2, p. 135-136.
- Sakamoto M. Chemical factors involved in the control of phytoplankton production in the Experimental Lakes Area, northwestern Ontario. — *J. Fish. Res. Board Canada*, 1971, v. 28, N 2, p. 203-213.
- Samuel S., Shah N. M., Fogg G. E. Liberation of extracellular products of photosynthesis by tropical phytoplankton. — *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 1971, v. 51, N 4, p. 793-798.
- Saunders G. W. The kinetics of extracellular release of soluble organic matter by plankton. — *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 1972, v. 18, pt 1, p. 140-146.
- Schelske C. L., Simmons M. S., Feldt L. E. Phytoplankton responses to phosphorus and silica enrichments in Lake Michigan. — *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 1975, v. 19, pt 2, p. 911-921.
- Schelske C. L., Stoermer E. F. Eutrophication, silica depletion, and predicted changes in algal quality in lake Michigan. — *Science*, 1971, v. 173, N 3995, p. 423-424.
- Schindler D. W. Production of phytoplankton and zooplankton in Canadian Shield Lakes. — In: Productivity problems of freshwaters. Warszawa; Krakov, 1972, p. 311-331.
- Schindler D. W., Holmgren S. K. Primary production and phytoplankton in the Experimental Lake Area, northwestern Ontario and other low-carbonate waters, and a liquid scintillation method for determining ¹⁴C activity in photosynthesis. — *J. Fish. Res. Board Canada*, 1971, v. 28, N 2, p. 189-201.
- Schindler D. W., Schmidt R. V., Reid R. A. Acidification and bubbling as an alternative to filtration in determining phytoplankton production by the ¹⁴C method. — *J. Fish. Res. Board Canada*, 1972, v. 29, N 11, p. 1627-1631.
- Schinkowski B. Untersuchung über den Einfluss einiger Produktion biologischer Parameter auf die Sichttiefe im Meere. — *Kiel. Meeresforsch.*, 1971, Bd 27, N 1, S. 4-19.
- Schnitzler H. Düngeversuche an der Riveristalsperre. — *Hydrobiologia*, 1972, v. 39, N 3, p. 383-404.
- Small L. F., Curl H., Glooschenko W. A. Estimates of primary production

- off Oregon using an improved chlorophyll-light technique. — *J. Fish. Res. Board Canada*, 1972, v. 29, N 9, p. 1261-1267.
- Smith W. V. J. The extracellular release of glycolic acid by marine diatom. — *J. Phycol.*, 1974, v. 10, p. 30-33.
- Spence C., Steven D. M. Seasonal variation of the chlorophyll *a*: pheopigment ratio in the Gulf of St. Lawrence. — *J. Fish. Res. Board Canada*, 1974, v. 31, N 7, p. 1263-1268.
- Sreenivasan A. Energy transformations through primary productivity and fish production in some tropical freshwater impoundments and ponds. — In: Productivity problems of freshwaters. Warszawa; Krakow, 1972, p. 505-514.
- Stadelmann P., Moore J. E., Pickett E. Primary production in relation to temperature structure, biomass concentration, and light conditions at an inshore and offshore station in Lake Ontario. — *J. Fish. Res. Board Canada*, 1974, v. 31, N 7, p. 1215-1232.
- Steele J. H. Environmental control of photosynthesis in the sea. — *Limnol. Oceanogr.*, 1962, v. 7, N 1, p. 137-150.
- Steele J. H., Baird I. E. Further relations between primary production, chlorophyll and particulate carbon. — *Limnol. Oceanogr.*, 1962, v. 7, N 1, p. 42-47.
- Stemann Nielsen E. The use of radio-active carbon (¹⁴C) for measuring organic production in the sea. — *J. Con. Perm. Int. Explor. Mer.*, 1952, v. 18, p. 117-140.
- Stockner J. G., Shortreed K. R. S. Phytoplankton succession and primary production in Babine Lake, British Columbia. — *J. Fish. Res. Board Canada*, 1975, v. 32, N 12, p. 2413-2427.
- Storch T. A., Saunders G. W. Estimating daily rates of extracellular dissolved organic carbon release by phytoplankton populations. — *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 1975, v. 19, pt 2, p. 952-957.
- Stout V. M. Plankton composition in relation to nutrient inflow in a small New Zealand lake. — *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 1972, v. 2, pt 1, p. 605-612.
- Strickland J. D. H. Measuring the production of marine phytoplankton. — *Bull. Fish. Res. Board Canada*, 1960, v. 122, p. 1-172.
- Strickland J. D. H., Parsons T. R. A manual of sea water analysis. — *Bull. Fish. Res. Board Canada*, 1960, v. 125, p. 1-185.
- Strickland J. D. H., Parsons T. R. A practical handbook of seawater analyses. — *Bull. Fish. Res. Board Canada*, 1968, v. 167, p. 1-311.
- Talling J. F. Comparative laboratory and field studies of photosynthesis by a marine planktonic diatom. — *Limnol. Oceanogr.*, 1960, v. 5, N 1, p. 62-77.
- Talling J. F. The photosynthetic activity of plankton in East African lakes. — *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 1965, v. 50, N 1, p. 1-32.
- Talling J. F. General outline of spectrophotometric methods. A manual methods for measuring primary production in aquatic environments. — *IBP, Handbook*, 1969, N 12, p. 22-25.
- Tanaka N., Nakanishi M., Kadota H. The excretion of photosynthetic product by natural phytoplankton population in Lake Biwa. — *Jap. J. Limnol.*, 1974, v. 35, N 3, p. 91-98.
- Taniguchi A. Geographical variation of primary production in the Western Pacific Ocean and adjacent seas with reference to the inter-relations between various parameters of primary production. — *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.*, 1972, v. 19, N 1/2, p. 1-33.
- Thomas J. P. Release of dissolved organic matter from natural populations of marine phytoplankton. — *Mar. Biol.*, 1971, v. 11, N 4, p. 311-323.
- Tilzer M. Dynamik und Produktivität von Phytoplankton und pelagischen Bakterien in einem Hochgebirgsee (Vorderer Finstertaler See, Österreich). — *Arch. Hydrobiol.*, 1972, Bd 40, N 3, p. 201-273.
- Tilzer M. Diurnal periodicity in the phytoplankton assemblage of a high mountain lake. — *Limnol. Oceanogr.*, 1973, v. 18, N 1, p. 15-30.

- Tilzer M. M., Goldman C. R., Richards R. G., Wrigley R. C. Influence of sediment inflow on phytoplankton primary productivity in Lake Tahoe (California—Nevada). — *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 1976, v. 61, N 2, p. 169—182.
- Tominaga H. Chlorophyll a and phaeophytin contents in the surface water of the Antarctic Ocean through the Indian Ocean. — In: *Antarctic record*. Tokyo, 1971, N 42, p. 124—134.
- Venugopalan V. K. The particulate matter of the Vellar estuary. — *J. Mar. Biol. Assoc. India*, 1971, v. 13, N 1—2, p. 258—261.
- Vollenweider R. A. Beitrage zur Kenntnis optischer Eigenschaften der Gewässer und Primärproduktion. — *Mem. Inst. Ital. Idrobiol.*, 1960, v. 12, p. 201—244.
- Vollenweider R. A. Photosynthetic pigments. A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments. — *IBP, Handbook*, 1969a, N 12, p. 21—25.
- Vollenweider R. A. Methods for measuring production rates. A manual methods for measuring primary production in aquatic environments. — *IBP, Handbook*, 1969b, N 12, p. 41—62.
- Vollenweider R. A. Calculation of day rates per unit of lake surface. A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments. — *IBP, Handbook*, 1969c, N 12, p. 117—123.
- Vollenweider R. A., Nauwerk A. Some observations on the ^{14}C method for measuring primary production. — *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 1961, v. 14, pt 1, p. 134—139.
- Waite D. T., Duthie H. C. An analysis of the nutrient contribution by phytoplankton primary production to the food web of a small lake. — *Int. Rev. ges. Hydrobiol.*, 1974, v. 59, N 6, p. 783—800.
- Waite D. T., Duthie H. C. Heterotrophic utilization of phytoplankton metabolites by the microbiota of Sunfish Lake, Ontario. — *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 1975, v. 19, pt 1, p. 672—680.
- Wallen D. G., Geen G. H. Light quality and concentration of proteins, RNA, DNA u photosynthetic pigments in two species of marine plankton algae. — *Mar. Biol.*, 1971a, v. 10, N 1, p. 44—51.
- Wallen D. G., Geen G. H. The nature of the photosynthetic in natural phytoplankton populations in relation to light quality. — *Mar. Biol.*, 1971b, v. 10, N 2, p. 157—168.
- Ward F. J., Nakanishi M. A comparison of Geiger-Mueller and liquid scintillation counting methods in estimating primary productivity. — *Limnol. Oceanogr.*, 1971, v. 16, N 3, p. 560—563.
- Watt W. D. Release of dissolved organic matter from the cells of phytoplankton populations. — *Proc. Roy. Soc. London*, 1966, ser. B, v. 164, N 997, p. 521—551.
- Wetzel R. G. Primary production. — In: *River Ecology*. Oxford, 1975, p. 230—247.
- Wetzel R. G., Westlake D. F. Periphyton. A manual methods for measuring primary production in aquatic environments. — *IBP, Handbook*, 1969, N 12, p. 33—40.
- Whittingham C. P., Pritchard G. G. The production of glycollate during photosynthesis in chlorella. — *Proc. Roy. Soc. London*, 1963, ser. B, v. 157, N 968, p. 366—380.
- Williams P. M. The determination of dissolved organic carbon in seawater: A comparison of two methods. — *Limnol. Oceanogr.*, 1969, v. 14, N 2, p. 297—298.
- Winter D. F., Banse K., Anderson G. G. The dynamics of phytoplankton blooms in Puget Sound a fjord in the northwestern United States. — *Mar. Biol.*, 1975, v. 29, N 2, p. 139—176.
- Wood K. G. Self-absorption corrections for the ^{14}C method with BaCO_3 for measurement of primary productivity. — *Ecology*, 1971, v. 52, N 3, p. 491—498.
- Wright R. T., Hobbie I. E. Use of glucose and acetate by bacteria and algae in aquatic ecosystems. — *Ecology*, 1966, v. 47, N 3, p. 447—464.
- Wrobel S. Comparison of some methods of determining the primary production of phytoplankton in ponds. — In: *Productivity problems of freshwaters*. Warszawa; Krakow, 1972, p. 733—737.
- Yentsch C. S. Measurement of visible light absorption by particulate matter in the ocean. — *Limnol. Oceanogr.*, 1962, v. 7, N 2, p. 207—217.
- Yentsch C. S. Distribution of chlorophyll and phaeophytin in the open ocean. — *Deep-Sea Res.*, 1965, v. 12, N 5, p. 653—666.
- Yentsch C. S., Menzel D. W. A method for determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. — *Deep-Sea Res.*, 1963, v. 10, N 3, p. 221—231.
- Yentsch C. S., Ryther J. H. Short term variation in phytoplankton chlorophyll and their significance. — *Limnol. Oceanogr.*, 1957, v. 2, N 2, p. 140—142.
- Yentsch C. S., Ryther J. H. Absorption curves of acetone extracts of deep water particulate matter. — *Deep-Sea Res.*, 1959, v. 6, N 1, p. 72—74.
- Zsolnay A. Total labile carbon in the euphotic zone of the Baltic Sea as measured by BOD. — *Mar. Biol.*, 1975, v. 29, N 2, p. 125—128.

| | Стр. |
|---|------|
| Предисловие | 3 |
| Введение | 5 |
| Глава 1. Определение первичной продукции планктона | 9 |
| Глава 2. Некоторые общие закономерности образования первичной продукции водоемов | 20 |
| Соотношение между ΣA и A_{\max} | 20 |
| Годовые величины первичной продукции планктона | 24 |
| Соотношение между первичной продукцией и деструкцией органических веществ планктоном | 29 |
| Глава 3. Первичная продукция олиготрофных озер | 32 |
| Северные озера | 32 |
| Продукция фитопланктона | 33 |
| Биотический баланс | 42 |
| Озеро Байкал | 47 |
| Состояние изученности первичной продукции | 47 |
| Результаты наблюдений 1973—1975 гг. | 51 |
| Озеро Иссык-Куль | 61 |
| Глава 4. Внеклеточная продукция фитопланктона | 68 |
| Методы определения внеклеточной продукции фитопланктона | 69 |
| Величины внеклеточной продукции морского и пресноводного фитопланктона | 73 |
| Факторы, определяющие уровень внеклеточной продукции | 78 |
| Химический состав и экологическая роль внеклеточных продуктов фотосинтеза | 80 |
| Ошибки измерения внеклеточной продукции | 82 |
| Глава 5. Содержание и фотосинтетическая активность растительных пигментов в планктоне | 86 |
| Определение содержания хлорофилла <i>a</i> и органического вещества в сестоне | 86 |
| Северные озера | 91 |
| Озеро Байкал | 92 |
| Озеро Иссык-Куль | 93 |
| Связь между содержанием хлорофилла <i>a</i> в планктоне и прозрачностью воды | 95 |
| Относительное содержание хлорофилла <i>a</i> в сырой биомассе фитопланктона | 103 |
| Соотношение между скоростью фотосинтеза планктона и содержанием хлорофилла <i>a</i> | 105 |
| Содержание в планктоне желтых пигментов | 108 |
| Содержание феопигментов в планктоне | 114 |
| Методы определения концентрации феопигментов | 115 |
| Содержание феопигментов в природных водах | 118 |
| Литература | 128 |

КНИГИ ИЗДАТЕЛЬСТВА «НАУКА»
МОЖНО ПРЕДВАРИТЕЛЬНО ЗАКАЗАТЬ
В МАГАЗИНАХ КОНТОРЫ «АКАДЕМКНИГА».

*Для получения книг почтой
заказы просим направлять по адресу:*

117192 Москва, В-192, Мичуринский пр., 12.
Магазин «Книга — почтой»
Центральной конторы «Академкнига»;

197345 Ленинград, П-345, Петрозаводская ул., 7.
Магазин «Книга — почтой»
Северо-Западной конторы «Академкнига»;

480091 Алма-Ата, ул. Фурманова, 91/97 («Книга — почтой»);
370005 Баку, ул. Джапаридзе, 13;
320093 Днепронетровск, пр. Гагарина, 24 («Книга — почтой»);
734001 Душанбе, пр. Ленина, 95 («Книга — почтой»);
375002 Ереван, ул. Туманяна, 31;
664033 Иркутск, ул. Лермонтова, 289;
252030 Киев, ул. Ленина, 42;
252030 Киев, ул. Пирогова, 2;
252142 Киев, пр. Вернадского, 79;
252030 Киев, ул. Пирогова, 4 («Книга — почтой»);
277012 Кишинев, пр. Ленина, 148 («Книга — почтой»);
343900 Краматорск Донецкой обл., ул. Марата, 1;
660049 Красноярск, пр. Мира, 84;
443002 Куйбышев, пр. Ленина, 2 («Книга — почтой»);
191104 Ленинград, Литейный пр., 57;
199164 Ленинград, Таможенный пер., 2;
199034 Ленинград, 9 линия, 16;
220012 Минск, Ленинский пр., 72 («Книга — почтой»);
103009 Москва, ул. Горького, 8;
117312 Москва, ул. Вавилова, 55/7;
630076 Новосибирск, Красный пр., 51;
630090 Новосибирск, Академгородок, Морской пр., 22 («Книга — почтой»);
142292 Пушкино Московской обл., МР «В», 1;

620151 Свердловск, ул. Мамина-Сибиряка, 137 («Книга — почтой»);
700029 Ташкент, ул. Ленина, 73;
700100 Ташкент, ул. Шота Руставели, 43;
700187 Ташкент, ул. Дружбы народов, 6 («Книга — почтой»);
634050 Томск, наб. реки Ушайки, 18;
450059 Уфа, ул. Р. Зорге, 10 («Книга — почтой»);
450025 Уфа, Коммунистическая ул., 49;
720001 Фрунзе, бульв. Дзержинского, 42 («Книга — почтой»);
310078 Харьков, ул. Чернышевского, 87 («Книга — почтой»).