

11-5 В
133

Б. Л. Гутельмахер

МЕТАБОЛИЗМ ПЛАНКТОНА
КАК ЕДИНОГО ЦЕЛОГО



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

Труды

Том 133

Б. Л. Гутельмахер

МЕТАБОЛИЗМ ПЛАНКТОНА КАК ЕДИНОГО ЦЕЛОГО

Трофометаболические взаимодействия
зоо- и фитопланктона



Ленинград
ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
Ленинградское отделение
1986

ентов водорослей от размера клетки, окончательное решение которого может быть достигнуто только в результате многих экспериментальных и полевых работ с применением разных методов.

При всей значительности материалов и выводов монографии Б. Л. Гутельмахера главная и не малая ее ценность в том, что в ней дан пример плодотворного изучения не отдельных компонентов планктона, а их законо-

мерного взаимодействия. Вполне естественно, что в книге могли быть затронуты не все, а лишь некоторые проблемы этого сложного явления. Для последующих исследований оставлены широкие возможности познания еще не изученных функций «планктона как единого целого», что необходимо для решения основных, наиболее актуальных проблем современной теоретической и прикладной экологии гидросферы.

Г. Г. Винберг

ВВЕДЕНИЕ

С самого начала формирования гидробиологии как самостоятельной науки в ней сложились две основные научные методологии, которые можно назвать аутэкологической и экосистемной. Аутэкологическая методология связана с изучением приспособленности организмов к условиям среды, которые, в частности, определяют пределы распространения отдельных видов. Наряду с изучением флоры и фауны водоемов исследовались абиотические условия как основные факторы, формирующие видовой состав и количественное развитие населения водоемов. В проводимых комплексных исследованиях вместе с биологическими показателями изучали также термические, химические и другие параметры среды. На базе такого, преимущественно аутэкологического подхода был получен большой фактический материал о видовом составе, численности, биомассе гидробионтов и проведены систематические наблюдения за сезонными изменениями температуры, растворенного в воде кислорода и других абиотических факторов, с помощью которых выясняли причины сезонных различий доминирования разных организмов в водоемах или их распределения в толще воды. Этот подход хорошо отражен в руководстве «Общая гидробиология» С. А. Зернова (1934, 1949), основные главы которого посвящены влиянию на животных и растения растворенных в воде солей и газов, активной реакции воды, ее температуры и света, и в четырехтомном руководстве «Жизнь

пресных вод СССР» (1940, 1949, 1950, 1956, 1959). Первые два тома этого издания — определители по фауне, а в двух последних изложены главным образом сведения о влиянии разных абиотических факторов на ее формирование и методы исследований. Аутэкологическая методология легла в основу и многих иностранных изданий по гидробиологии (Hutchinson, 1957, 1967; Ruttner, 1962; Dussart, 1966).

Одновременно складывалась другая, экосистемная методология, в основу которой положено представление о целостности, единстве и взаимосвязи всех процессов в водоеме. Эти идеи были высказаны уже в работах основателя гидробиологии пресных вод Фореля (Forel, 1901), который вслед за Форбсом (Forbes, 1887) рассматривал водоем как микрокосм. Однако длительное время они представляли собой скорее общенаучные соображения, чем конкретную исследовательскую программу. Даже предложенный Л. Л. Россолимо (1934) балансовый подход в изучении водоемов и его реализация на энергетической основе Г. Г. Винбергом (1934) далеко не сразу были восприняты гидробиологами. Сейчас экосистемный подход, в котором весь водоем рассматривается как целое, формирующееся на основе тесного взаимодействия абиотических и биотических факторов, круговорота вещества и потока энергии, стал главным во многих экологических концепциях и получил широкое признание. Его главную идейную и методологическую основу составил энер-

гетический принцип изучения водных экологических систем. В ходе реализации энергетического принципа получены важные данные, характеризующие скорость образования органических веществ, их трансформацию по трофическим цепям водоемов разной биологической продуктивности. Теперь известно, с какой эффективностью солнечная энергия преобразуется в водных экосистемах в энергию, заключенную, например, в теле рыб.

В настоящее время уже недостаточно изучать только энергетические связи в экосистеме. Как указывает один из создателей энергетического подхода в изучении водоемов Г. Г. Винберг (1967), чем детальнее рисуется картина превращений энергии и вещества в определенной экологической системе, тем настоятельнее возникает потребность понять механизм, благодаря которому сложились ее характерные свойства. Ответ на этот вопрос требует подробного анализа взаимоотношений между видами в тех условиях, в которых они находятся, входя в состав экосистемы определенного типа.

Лишь объединение аутэкологического и экосистемного подходов даст возможность изучить структурно-функциональные механизмы, обеспечивающие единство и целостность водных экосистем. Эти механизмы реализуются через взаимоотношения между организмами, которые обычно изучаются в рамках синэкологии. Так, при аутэкологических исследованиях питания животного изучали состав его рациона, количество потребленной пищи, но не выясняли, как этот организм влияет на формирование видового состава и на количество потребляемых объектов питания. Это уже синэкологическая задача. Поэтому следующий шаг в познании водных экосистем — изучение влияния этих взаимоотношений на всю систему водоема в целом. Не противопоставляя одну методологию другой, а используя преимущества и понимая границы применения каждой из них, можно изучить механизмы сложных взаимоотношений, формирующих видовой со-

став и определяющих количественное развитие гидробионтов и эффективность трансформации вещества и энергии. Именно такая методология должна быть господствующей в современной гидробиологии — экологии водной среды.

Естественно, было бы лучше всего уже сейчас приступить к изучению всего водоема, но в действительности большое разнообразие организмов, неравномерность их изученности, обилие методов исследования затрудняют выяснение всех связей между организмами и объединение их в пределах одного водоема. Предварительный поиск необходимого объекта изучения показал, что планктон морских и пресных вод наиболее соответствует задачам исследования.

Планктон — совокупность организмов, населяющих водную толщу, наиболее характерное сообщество гидросферы Земли. В его состав входят водоросли, животные и бактерии. В природных водах содержатся взвешенное мертвое органическое вещество автохтонного и аллохтонного происхождения (детрит), растворенные органические и минеральные вещества, часть которых представлена биогенными элементами. Все компоненты планктона находятся в определенных связях между собой и с растворенными в воде веществами (рис. 1). Фитопланктон синтезирует органическое вещество, используя энергию света и биогенные элементы. Зоопланктон потребляет водоросли, бактерии и детрит, минерализует органическое вещество пищи и выделяет в среду биогенные элементы. Мертвые фито- и зоопланктон, фекалии, экзувии переходят в детрит, оседают на дно и выпадают из планктона. В разложении детрита большую роль играют бактерии. Весь комплекс процессов, состоящих из фотосинтеза, потребления и минерализации органических веществ, в результате которых происходит трансформация веществ и энергии в водной толще, представляет собой метаболизм планктона. Именно эти главные процессы и объединяют его в единое целое.

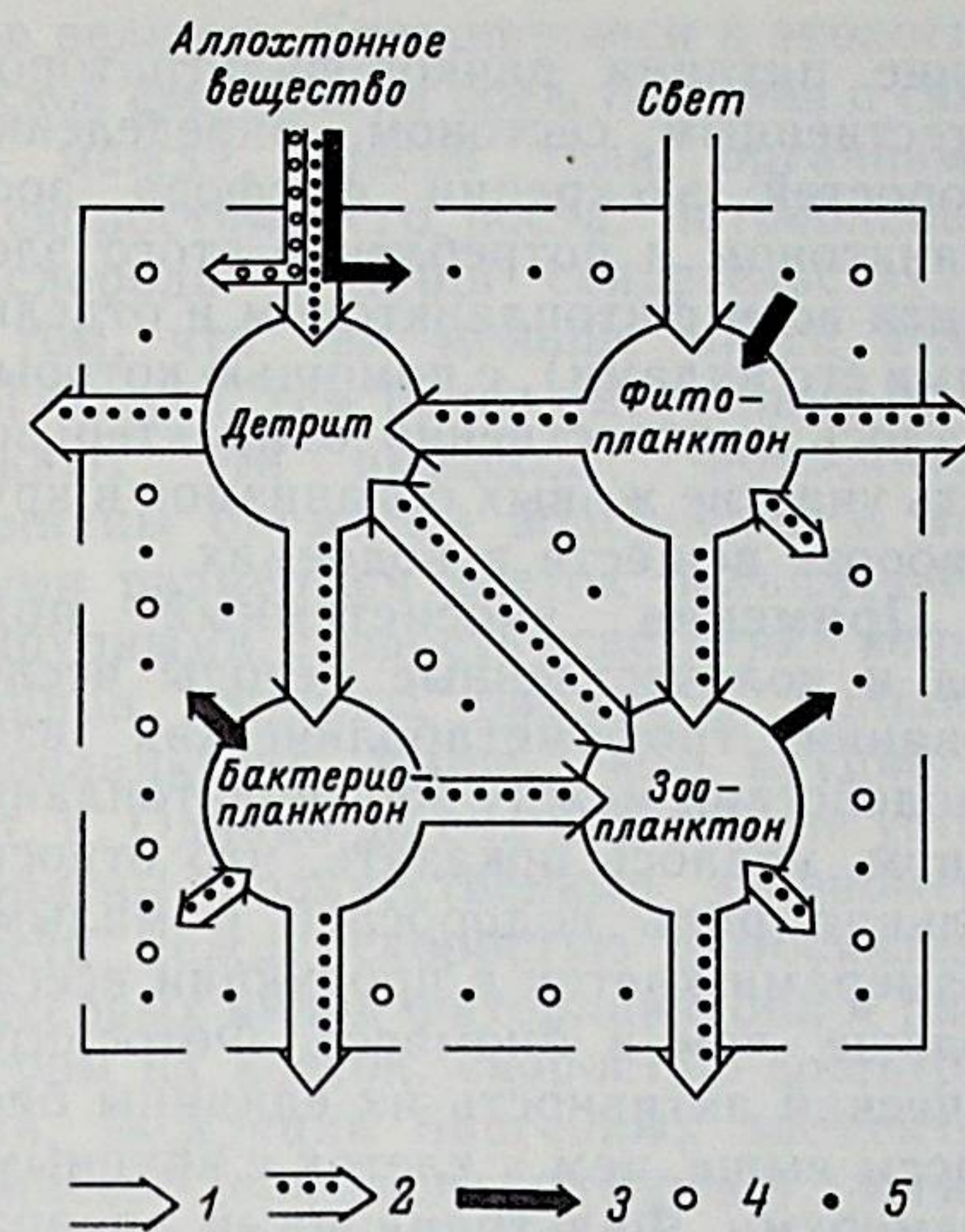


Рис. 1. Трофометаболические связи в планктонном сообществе.

1 — энергия, 2 — энергия и вещество, 3 — растворенные биогенные элементы, 4 — растворенные органические вещества, 5 — растворенные биогенные элементы.

Качественная схема трофометаболических связей в планктоне служит основой для количественного их изучения. Каждый блок или связь в этой схеме, безусловно, можно детализировать и подробно исследовать, что обычно и делается. Однако для изучения метаболизма планктона как единого целого среди всего многообразия процессов и связей, нами выделены главные: образование первичной продукции, потребление и минерализация пищи планктонными животными и включение регенерированных биогенных элементов в круговорот. Эти процессы определяют эффективность и скорость биотического круговорота.

Основываясь на балансовом принципе изучения явлений в водоемах, главное внимание мы уделили массовым видам растений и животных, которые играют ведущую роль в биотических процессах. Все виды водорослей относят к первичным продуцентам. В зоопланктоне основное значение в трансформации вещества и энергии имеют «мирные» ракообразные с фильтрационным типом питания.

На их долю в морях и океанах приходится 40—80 % от общей биомассы зоопланктона (Петипа, 1981), а в пресных водах эти показатели достигают 90 % (Иванова, 1983). Именно они в большинстве водоемов играют ведущую роль в трансформации вещества и энергии по трофической цепи от фитопланктона к рыбе. Поэтому изучение участия ракообразных в метаболизме планктона служит важнейшим средством для выяснения всей системы трофометаболических связей в водоеме.

Выбранный путь исследования водных экосистем с очевидностью показывает, что метаболизм планктона пресных и морских вод принципиально не отличается. В состав морского и пресноводного планктона входят разные по систематическому положению, но одинаковые по функциональной роли в гидросфере группы организмов. Это позволяет использовать данные, полученные на природных водах с сильно различающимся уровнем биологической продуктивности, а также результаты экспериментов с организмами, обитающими в морских и пресных водах.

На схеме (рис. 1) связи показаны одинаковыми по толщине стрелками, а фито-, зоо-, бактериопланктон и детрит — кругами одинакового диаметра. Однако в природных условиях конкретных водоемов роль одних связей может возрастать, а других уменьшаться. Например, при большом поступлении биогенных веществ с водосбора количество фитопланктона будет возрастать и основная его масса будет переходить в детрит, а роль животных в потреблении водорослей будет мала. Следовательно, необходимо знать не только скорость какого-либо процесса и уметь его количественно описать, но и выяснить его относительное значение в функционировании планктона. Это может быть достигнуто при изучении всего планктона в целом.

Целостность планктона понималась издавна, но не всегда эти представления реализовывались в конкретных исследованиях. Из-за отсутствия

количественных методов оценки влияния организмов на химизм воды или выедания водорослей зоопланктоном прямо нельзя было сопоставить результаты, получаемые на одном водоеме в одно и то же время. Только с созданием необходимых методов появилась возможность конкретного изучения взаимоотношений отдельных компонентов планктона, обуславливающих его целостность.

Для выяснения взаимоотношений в планктоне применили радиоактивные изотопы углерода (C^{14}) и фосфора (P^{33}). Это прежде всего метод автордиографии, который позволяет измерить относительное значение отдельных видов водорослей в первичной продукции и скорость их фотосинтеза. Общая величина первичной продукции, получаемая с помощью хорошо разработанных и обычно применяемых в гидробиологии скляночных методов, недостаточна, так как животные планктоны выедают только определенные виды водорослей, роль которых в фотосинтезе остается пока неизвестной. Питание зоопланктона, изучаемое разными методами, в основном проводилось на культурах водорослей или бактерий. Эти методы пришлось модернизировать таким образом, чтобы они были пригодны для анализа состава пищи животных и скорости ее потребления при питании природным сестоном. При исследовании экскреции ракообразными биогенных элементов на примере фосфора из существующих гидрохимических способов определения содержания этого элемента в воде был выбран и приспособлен для работы с живыми организмами наиболее чувствительный. Для оценки скорости потребления фосфора фитопланктоном в целом и его отдельными видами предложен оригинальный метод, основанный на измерении скорости включения P^{33} в клетки водорослей, а также на соотношении углерода и фосфора в их биомассе. Каждый этап работы мог быть выполнен благодаря разработке и применению новых разнообразных методов (измерение продукции массовых видов природного фитопланктона, исследо-

вание питания рачков-фильтраторов естественным сестоном, определение скоростей экскреции фосфора зоопланктоном и потребление этого элемента всем фитопланктоном и отдельными его видами), с помощью которых удалось количественно охарактеризовать участие живых организмов в круговороте веществ в водоемах.

Применив экосистемный подход и количественные методы исследования трофометаболических взаимодействий между зоо- и фитопланктоном, удалось показать, что относительная роль водорослей с малыми размерами клеток в продукции всегда больше, чем в биомассе. Фотосинтетическая активность их единицы биомассы выше, чем у клеток с крупными размерами. Фильтрационный аппарат веслоногих и ветвистоусых ракообразных устроен таким образом, что они потребляют клетки малых и средних размеров. Для удовлетворения энергетических потребностей рачков не всегда достаточно одного фитопланктона. Бактерии и детрит тоже служат важным объектом питания. В зависимости от биологической продуктивности водоемов животные облавливают разные объемы воды, потребляя при этом необходимое количество пищевой взвеси, вещество и энергия которой используются ими для пластического и энергетического обмена. Выделенные в среду биогенные элементы вновь вовлекаются в круговорот фитопланктоном. В естественных условиях водоемов скорости образования первичной продукции, ее потребления, минерализации рачками и обеспеченность фитопланктона биогенами за счет их экскреции животными находятся в определенном равновесии. При эвтрофировании равновесное соотношение этих скоростей нарушается.

Среди факторов, влияющих на скорость биотической трансформации вещества и энергии, большое внимание в работе уделено размеру организмов, индивидуальной массе их тела. В природных водах встречаются организмы планктона с массой от долей микрограммов до миллиграммов углерода, т. е. в диапазоне более девяти поряд-

ков величин. Сложившиеся в экологической физиологии представления о связи между массой тела организма и скоростями его роста, потребления кислорода и пищи свидетельствуют о том, что чем меньше масса тела организма, тем более интенсивно протекают эти процессы. Фотосинтез единицы биомассы водорослей с малыми размерами клеток больше, чем с крупными, скорость осветления воды, рацион единицы биомассы мелкого зоопланктона выше, чем крупного, и т. д. Однако до сих пор еще не установлены количественные закономерности между скоростью фотосинтеза массовых видов фитопланктона и размером их клеток, скоростью фильтрации, экскреции биогенных элементов и массой тела зоопланктона и другие. Эта задача приобретает еще большую значимость, когда анализируются не только какой-нибудь один частный случай или только одна сторона явления, а рассматривается влияние изменения размерного распределения на функционирование всего сообщества. Между тем выяснение зависимости между массой организма и скоростью его роста, питания, минерализации органического вещества пищи на всех этапах продукционного процесса есть необходимое условие для понимания метаболизма всего планктонного сообщества.

Предложенный экосистемный подход в решении проблемы взаимодействия между зоо- и фитопланктоном, безусловно, упрощен. В него не вошел такой важный вопрос, как роль растворенных органических соединений, значение которых, как например сигнальных факторов, источников витаминов, очень велико. Это обусловлено тем, что многие вопросы, связанные с круговоротом растворенных органических соединений, уже рассмотрены (Хайлов, 1971; Биохимическая трофодинамика. . ., 1974). Согласно сложившимся представлениям, основная роль в их потреблении принадлежит бактериям, в то время как животные ответственны за концентрацию взвешенных органических веществ. В данном исследовании в метаболизме

планктона не полностью учитывалась роль некоторых его компонентов (бактерии и детрит), но применение количественных методов для изучения трофометаболических отношений между зоо- и фитопланктоном дало возможность оценить взаимозависимость и взаимовлияние основных его частей.

Проведение комплексного исследования планктона с помощью полевых и лабораторных гидрохимических, гидробиологических и других специально разработанных методов возможно при наличии необходимого оборудования и экспериментальных баз. Поэтому изучение метаболизма планктона выполняли на водоемах, вблизи которых имелись лабораторные базы, или на научно-исследовательских судах.

Материалом для монографии послужили исследования, проведенные мною в составе экспедиций Зоологического института АН СССР, Института озероведения АН СССР, Института океанологии АН СССР, Института биологии моря ДВНЦ АН СССР и других учреждений на 10 озерах разной

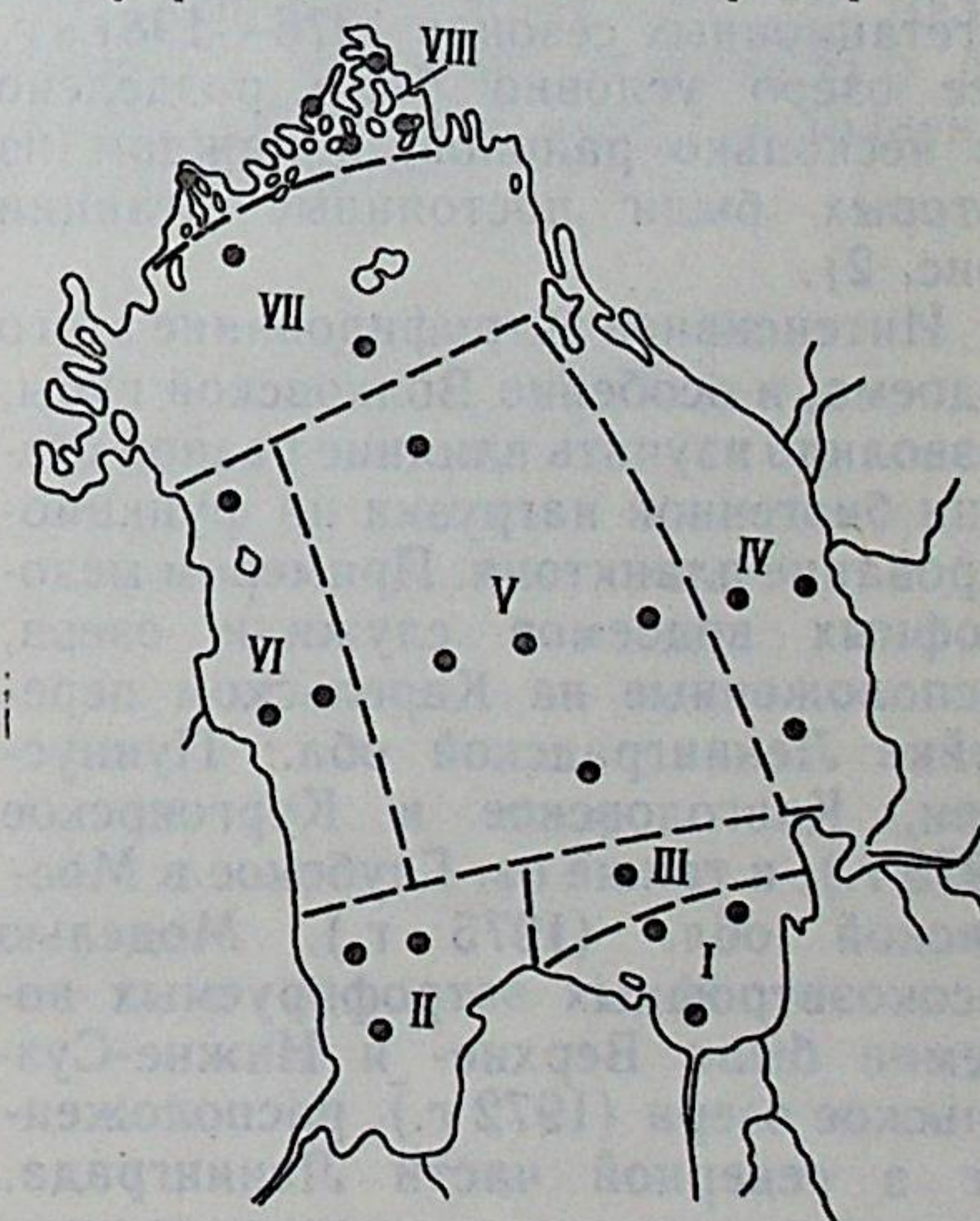


Рис. 2. Расположение станций в разных частях Ладожского озера.

I — Волховская губа, II — Губа Петрокрепость, III — Южная озерная, IV — Восточная, V — Центральная, VI — Западная, VII — Северная озерная, VIII — Северная шхерная части озера.

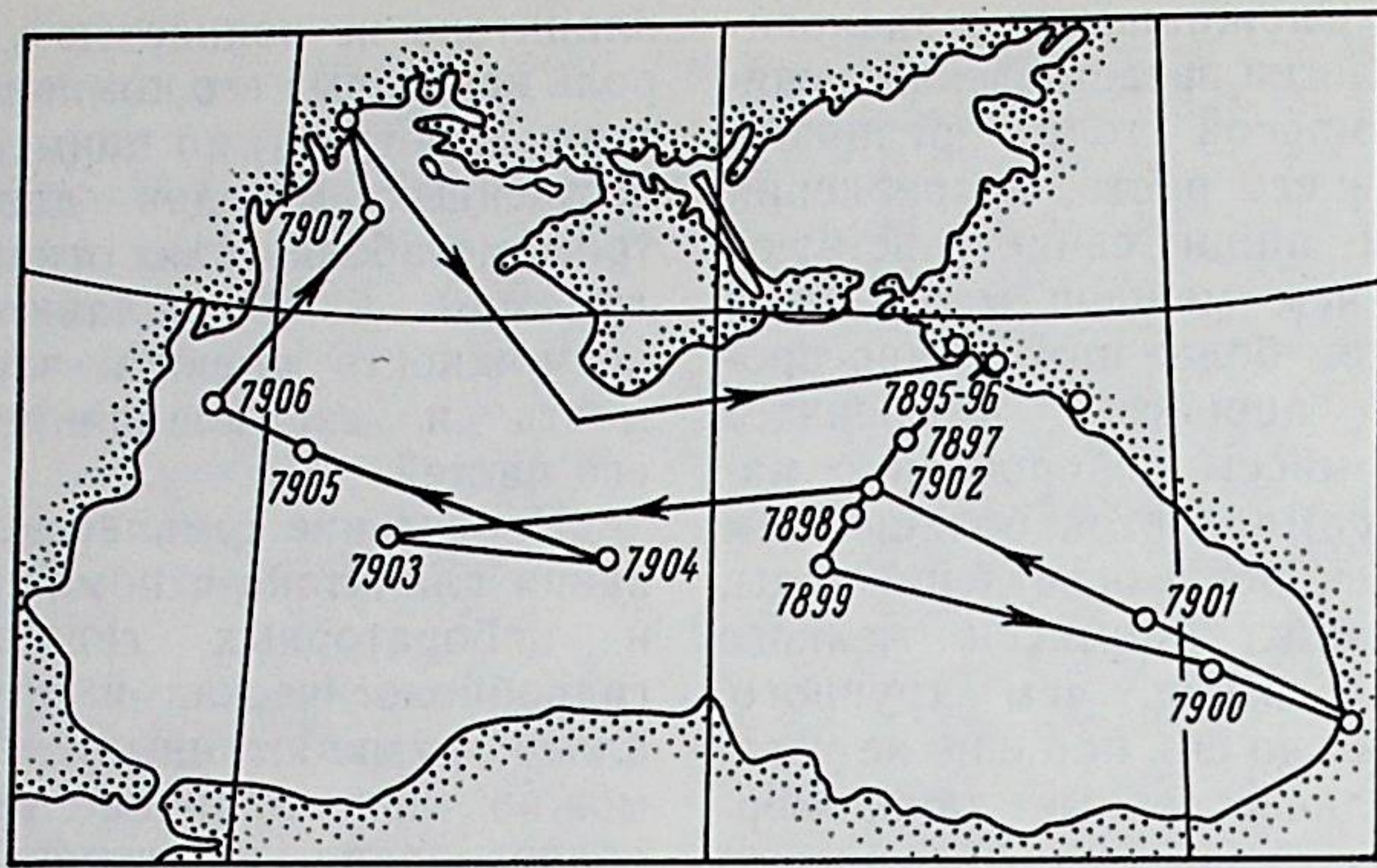


Рис. 3. Расположение станций в 64-м рейсе НИС «Витязь» в Черном море.
Цифры — номера станций.

биологической продуктивности, на Черном, Белом и Японском морях. Работы проводились в летний период в Тюпском заливе оз. Иссык-Куль (1976 г.), Горской губе и зал. Большое Онего Онежского озера (1978—1979 гг.), оз. Кривом (1968—1973 гг.) (все водоемы олиготрофные). Детальные исследования планктона Ладожского озера были выполнены в течение вегетационных сезонов 1976—1981 гг. Все озеро условно было разделено на несколько районов, в каждом из которых были постоянные станции (рис. 2).

Интенсивное эвтрофирование этого водоема, и особенно Волховской губы, позволило изучить влияние разной степени биогенной нагрузки на функционирование планктона. Примером мезотрофных водоемов служили озера, расположенные на Карельском перешейке Ленинградской обл.: Пуннусярви, Кавголовское и Кургоярское (1973 г.), а также оз. Глубокое в Московской обл. (1975 г.). Моделью высокоэвтрофных эвтрофируемых водоемов были Верхне- и Нижне-Суздальское озера (1972 г.), расположенные в северной части Ленинграда. Процессы в морском планктоне изучали во время 64-го рейса НИС «Витязь» в сентябре—октябре 1978 г. на станциях, расположенных в разных районах Черного моря (рис. 3), и в бухте Витязь зал. Посьета Япон-

ского моря в сентябре 1981 г.¹ Выбранные точки отбора проб характеризовали весь водоем или исследуемый его участок.

На большинстве водоемов проводили комплекс основных работ, включающих определение видового состава, численности и биомассы фито- и зоопланктона, продукции массовых видов водорослей, изучение питания доминирующих видов ракообразных, скорости регенерации ими биогенных элементов и потребление их водорослями. На тех водоемах, где я работал самостоятельно, мне приходилось выполнять все необходимые исследования и эксперименты, а там, где работали коллективы сотрудников, я выполнял только свою часть.

Каждое звено планктонного метаболизма изучали с помощью разнообразных методов, которые детально рассмотрены в соответствующих разделах работы. Здесь мы считаем необходимым упомянуть только о способе статистической обработки данных, единицах измерений и коэффициентах их пересчета.

Статистическая обработка собранного материала в основном сводилась к расчету корреляционных связей,

¹ В бухте Витязь работа проводилась совместно с сотрудником Института биологии моря ДВНЦ АН СССР (Владивосток) В. С. Тяпкиным.

который проводили методом наименьших квадратов по программе, составленной для ЭВМ «Искра-125» и «БЭСМ-6» (Умнов, 1976). Уравнения регрессии рассчитывали в линейных или логарифмических масштабах и представляли в виде

$$y = (a \pm m_a) + (b \pm m_b) (x - \bar{x}), \quad (1)$$

где a и b — коэффициенты уравнения, m_a и m_b их ошибки при \bar{x} . По этой же программе рассчитаны доверительные интервалы оценки линии регрессии или математического ожидания средних значений функции, которые приведены на соответствующих графиках.

Величины биомассы организмов, количество взвешенного органического вещества выражали в единицах органического углерода, сырой или сухой массы в объеме воды или под единицей площади поверхности. Скорости процессов приведены в расчете на сутки. В тех случаях, когда применение коэффициентов пересчета специально не оговаривается, использованы следующие соотношения: в сырой биомассе фитопланктона содержится 10, в сырой биомассе зоопланктона 5% органического углерода. Сырую массу рачков рассчитывали по зависимости между массой животных и длиной их тела (Балушкина, Винберг, 1979).

Изучение метаболизма планктона в разных водоемах осуществлялось коллективами исследователей, в работе которых я принимал участие и постоянно ощущал их поддержку и помощь. Я искренне благодарен всем сотрудникам лаборатории пресноводной и экспериментальной гидробиологии Зоологического института АН СССР, и особенно ее заведующему чл.-кор. АН СССР Г. Г. Винбергу, за постоянную поддержку, консультации и советы, которые оказали неоценимую помощь при выполнении работы, и старшим научным сотрудникам М. Б. Ивановой и В. В. Бульону за ценные замечания, сделанные при чтении рукописи; сотрудникам северо-западной экспедиции Института озероведения АН СССР, ее научному руководителю Н. А. Петровой и сотрудникам лаборатории планктона Института океанологии АН СССР, ее заведующему чл.-кор. АН СССР М. Е. Виноградову за возможность проведения совместных исследований и детальное обсуждение их результатов; лаборанту лаборатории пресноводной и экспериментальной гидробиологии ЗИН АН СССР Т. Л. Лазаревой за большую техническую помощь, оказанную при выполнении данной работы.

РОЛЬ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ ВОДОРΟΣЛЕЙ В ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ПЛАНКТОНА

Общая величина первичной продукции планктона дает представление об уровне биологической продуктивности водоема и скорости ее образования всем сообществом планктона в целом. Очевидно, что для понимания механизма взаимоотношения между фито- и зоопланктоном недостаточно знать величину общей первичной продукции. Природный фитопланктон состоит из большого числа видов водорослей, размеры и объемы клеток которых обычно различаются на несколько порядков величин. В соответствии с размерами клеток и динамикой развития разных видов они неодинаково будут утилизироваться основными потребителями — фильтраторами зоопланктона. В зависимости от этого органическое вещество водорослей будет трансформироваться по детритной, или по пастбищной, цепи, или накапливаться в водоеме, вызывая его вторичное загрязнение. В водоемах доминируют разные виды водорослей, и их преобладание меняется в течение вегетационного процесса. Поэтому необходимо знать относительную роль видов в общем фотосинтезе планктона, которую они играют в отдельные сезоны, а также взаимосвязь скорости фотосинтеза массовых видов с их систематическим положением и размером клеток, чтобы найти общие закономерности скорости роста массовых видов водорослей в природных условиях.

Долю участия отдельных видов водорослей в природных сообществах планктона стало возможным опреде-

лять в начале семидесятых годов с помощью автордиографии.¹ В первых работах было проведено несколько опытов с морским (Watt, 1971), пресноводным фитопланктоном (Stull et al., 1973) и со смесью культур нескольких видов водорослей (Гутельмахер, 1973в). Полученные результаты были с большим интересом встречены гидробиологами. Однако автордиографический метод не нашел широкого применения из-за его значительной трудоемкости. Сейчас менее чем в десяти исследовательских коллективах мира измеряют скорость фотосинтеза отдельных видов водорослей с помощью автордиографии, и большая часть работ проводится одноразово, без детальных сезонных наблюдений.

В течение десяти лет мы измеряли продукцию отдельных видов озерного и морского фитопланктона разной биологической продуктивности: олиготрофных озер Кривое, Онежское, мезотрофных — Кавголовское, Кургоярское, Пуннус-ярви, Ладожское; эвтрофных — Верхне-Суздальское, Нижне-Суздальское; в центральной части Черного моря и в бухте Витязь Японского моря. Кроме собственных данных использованы результаты круглогодичных наблюдений на Кличавском водохранилище в Чехословакии (Desortova, 1976) и материалы Л. В. Кузьменко и Л. М. Сергеевой (1981) по фитопланктону приэкваториальных тропических районов Индийского океана.

Основные исследования пресноводного фитопланктона выполнены в летний период, когда происходило массовое развитие альгофлоры

¹ Ранее был предложен альгологический метод определения продукции отдельных видов фитопланктона. Он рассмотрен в разделах 1.1 и 1.5.

Таблица 1
Характеристика фитопланктона водоемов, в которых изучалась продукция отдельных видов водорослей

Водоем	Период исследований	Число наблюдений	Доминирующая группа водорослей	Биомасса, мг/л	Продукция, мкгС/л·сут	Источник
Озеро Верхне-Суздальское	13 VI—6 IX 1972	6	Хлорококковые, пирифитовые	2.16—11.39	225—2250	Гутельмахер, 1974а
	16 V—4 IX 1972	11	Диатомовые, пирифитовые	9.34—1.49	150—1230	Тот же
	12 VI—4 IX 1973	6	Зеленые, диатомовые	1.03—8.43	129—609	Гутельмахер, 1974б
Кавголовское	12 VI—4 IX 1973	6	Диатомовые	3.42—19.15	72—474	Тот же
	12—20 VII 1973	3	Диатомовые, пирифитовые	2.04—3.57	82—158	Наши данные
Кривое	11 VII—20 VIII 1972	8	Синезеленые, диатомовые	0.16—0.24	3.4—32.0	Никулина, Гутельмахер, 1974
Ладожское	V—XI 1976—1981	52	Диатомовые, синезеленые, желтозеленые	0.07—5.00	5.2—1000	Петрова, Гутельмахер, 1982а
Онежское	29 VII—6 X 1977	4	Диатомовые	0.11—0.66	6.8—20.8	Наши данные
Водохранилище Кличавское	IV 1972—III 1973	30	Диатомовые, зеленые, пирифитовые	0.2—4.9	30.0—318	Desortova, 1976
Море Черное	X 1978	5	Пирифитовые	0.076—0.542	6.8—18.6	Гутельмахер и др., 1980
	21 IX 1981	1	Диатомовые	0.163	8.82	Наши данные
Японское (бухта Витязь)	VI—VIII 1978	3	Диатомовые, пирифитовые	0.004—0.006	0.064—0.120	Кузьменко, Сергеева, 1981

и образование большей части первичной продукции. Работы на Ладожском озере проводились в наиболее характерные периоды сезонных фаз развития водорослей: разгар биологической весны (конец мая—начало июня), лета (конец июля—август) и осени (конец сентября—конец октября), что дало возможность определить значение отдельных видов в образовании органического вещества в разные сезоны.

Видовой состав водорослей был разнообразным и позволил охарактеризовать практически все основные систематические группы, встречающиеся в пресноводных водоемах (табл. 1). Биомасса фитопланктона и его продукция возрастала от олиготрофных к эвтрофным водоемам и различались в сотни раз соответственно от 0,007 до 11,39 мг/л и от 5,2 до 2250 мкгС/л · сут. Продукция отдельных видов морского фито-

планктона изучена значительно хуже, чем пресноводного. Имеющиеся материалы дают некоторое представление о роли наиболее массовых диатомовых и пиропитовых водорослей в суммарной продукции планктона морей (табл. 1).

Эти наблюдения, проведенные на 12 водоемах, отличающихся по величинам биологической продуктивности и видовому составу альгофлоры, послужили материалом для создания представлений об относительном значении массовых видов водорослей в общем фотосинтезе планктона в отдельные сезоны в зависимости от их видового состава, размера клеток и дали возможность выяснить общие закономерности интенсивности фотосинтеза морских и пресноводных видов фитопланктона в природных условиях.

1.1. АВТОРАДИОГРАФИЧЕСКИЙ И АЛЬГОЛОГИЧЕСКИЙ МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПРОДУКЦИИ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Продукцию массовых видов фитопланктона в их природных сообществах измеряют с помощью автордиографического и альгологического методов. Альгологический метод основан на сравнении численности отдельных видов водорослей в воде опытных сосудов в начале и в конце экспозиции. Методика постановки эксперимента проста. Воду профильтровывают через мельничный газ для удаления зоопланктона. Затем фильтрат заливают в цилиндры, объем которых подбирают в зависимости от количества фитопланктона и способа его учета, цилиндры экспонируют в водоеме, после чего подсчитывают в них количество водорослей. Т. М. Кондратьева (1961) закрывала оба конца цилиндра густым мельничным газом. Для учета скорости роста мелких видов водорослей Н. Л. Антипова и Г. Ф. Загоренко (1971) предложили закрывать концы цилиндров мембранными фильтрами. Из-за низкой чувствительности метода, которая определяется достоверностью различий численности фитопланктона за период экспозиции, время опыта составляет 1 сут или более. При экспозиции более суток резко замедляется прирост клеток (Антипова, Загоренко, 1971). Поэтому опытные сосуды обычно экспонируют не более 2 сут.

Автордиографический метод основан на определении относительной радиоактивности отдельных клеток, пропорциональной количеству фотосинтетически усвоенного углерода. Число бета-частиц учитывается по зернам серебра в фотоэмульсии. Одновременно абсолютную величину первичной продукции находят с помощью скляночной модификации радиоуглеродного метода. Высокая чувствительность радиоуглеродного метода не ограничивает выбор времени экспозиции. Другое важное преимущество автордиографического метода — это определение относительного значения отдельных видов в общей продукции, в то время как альгологический метод дает только величину прироста численности клеток, а расчет количества ассимилированного углерода осуществляется, только когда известно содержание органического вещества в клетках каждого

вида. С помощью автордиографии можно оценить роль в фотосинтезе практически всех видов, а альгологический метод дает значимые величины прироста численности только для мелких, быстро делящихся клеток. Кроме того, автордиография позволяет измерить скорость ассимиляции не только углерода, но и других элементов, имеющих радиоактивные изотопы с низкой энергией излучения, например P^{33} . С помощью автордиографии мы находили скорость фотосинтеза массовых видов фитопланктона. Этот метод сравнительно сложный. Многие его детали еще не обсуждались в гидробиологической литературе, а их подробное рассмотрение необходимо для оценки полученных результатов.

1.1.1. Теоретические основы автордиографического метода

Автордиография — один из основных количественных методов изучения метаболических процессов в клетках. Наиболее широко этот метод начал применяться в цитологии. Именно с его помощью был выяснен механизм редупликации ДНК, а также многие неизвестные ранее детали клеточного деления. В гидробиологии автордиография нашла применение в пятидесятые годы для разных целей. Так, А. Г. Родина и А. С. Трошин (1954) изучали распределение меченого фосфора в теле жабронога *Streptocephalus torvicornis* по автордиограммам, полученным на фотопластинках. В. И. Романенко и С. И. Кузнецов (1974) использовали этот метод для количественного учета автотроф-

ных бактерий. Дальнейшее развитие автордиография получила благодаря применению тонкослойных жидких и съёмных эмульсий. Особенно успешно этот метод стал использоваться для определения относительной роли отдельных видов водорослей в первичной продукции планктона и скорости потребления ими минерального фосфора.

Основные принципы и технические приемы автордиографии описаны в соответствующих руководствах (Роджерс, 1972; Елифанова и др., 1977). Однако необходимо детально изложить суть этого метода, так как он не нашел еще широкого применения в гидробиологической практике. Кроме того, исследование таких специфических гидробиологических объектов, как планктонные водоросли, потребовало разработки новых методических приемов, часто отличающихся от тех, которые применяются в цитологии.

Скорость ассимиляции углерода и фосфора изучали с помощью радиоактивных изотопов этих элементов. Радиоактивный углерод (C^{14}) характеризуется периодом полураспада, равным 5760 годам, и максимальной энергией бета-излучения 155 Кэв. Для радиоактивного фосфора (P^{33}) эти величины составляют соответственно 28 сут и 250 Кэв. Эти изотопы применяются для автордиографии благодаря низким энергиям излучения. Для регистрации бета-частиц широко используется фотографическая эмульсия. Она представляет собой взвесь микрокристаллов бромистого серебра в желатине. Для регистрации ядерных распадов в автордиографии используются специальные ядерные эмульсии, отличающиеся от обычных бóльшим содержанием микрокристаллов бромистого серебра и меньшими их размерами. Желатин служит средой, в которой размещены кристаллы бромистого серебра, отделенные друг от друга. В то же время он позволяет всем реагентам, используемым в процессе проявления и закрепления скрытого изображения, легко проникать к кристаллам бромистого серебра, а также поглощать атомы брома,

образующиеся в процессе создания и проявления скрытого изображения. При фиксации эмульсии желатин образует прочную прозрачную пленку, в которой остаются закрепленными зерна металлического серебра, возникшие в результате проявления. Желатин может переходить из геля в золь при достаточно низкой температуре, немного превышающей комнатную, что позволяет «плавить» эмульсию и применять ее в жидком виде.

При экспозиции покрытых эмульсией препаратов образуется скрытое изображение. Это связано с тем, что микрокристаллы бромистого серебра обладают некоторыми дефектами в структуре ионной решетки. В процессе приготовления эмульсии стараются искусственно создать эти дефекты, представляющие собой различные атомные и молекулярные нарушения на поверхности или внутри кристаллов, например скопление нескольких атомов серебра или молекул сульфида серебра. Подобные нарушения в структуре кристаллов получили название центров чувствительности.

Центры чувствительности способны захватывать любой электрон, выбитый со своего постоянного места в кристаллической решетке и перемещающийся в зоне проводимости кристалла. При взаимодействии бета-частицы с микрокристаллами бромистого серебра, так же как и при любом физическом или химическом процессе, дающем достаточное количество энергии, происходит высвобождение электронов из кристаллической решетки в зону проводимости. Эти электроны собираются около центров чувствительности и образуют отрицательно заряженную электростатическую оболочку, в которой медленно перемещаются ионы серебра, превращающиеся в конце концов в атомы серебра. Таким образом создаются центры скрытого изображения.

Скрытое изображение может быть проявлено, в результате чего активированные кристаллы бромистого серебра превращаются в зерна металлического серебра. Проявленное изображение следов радиоактивных распа-

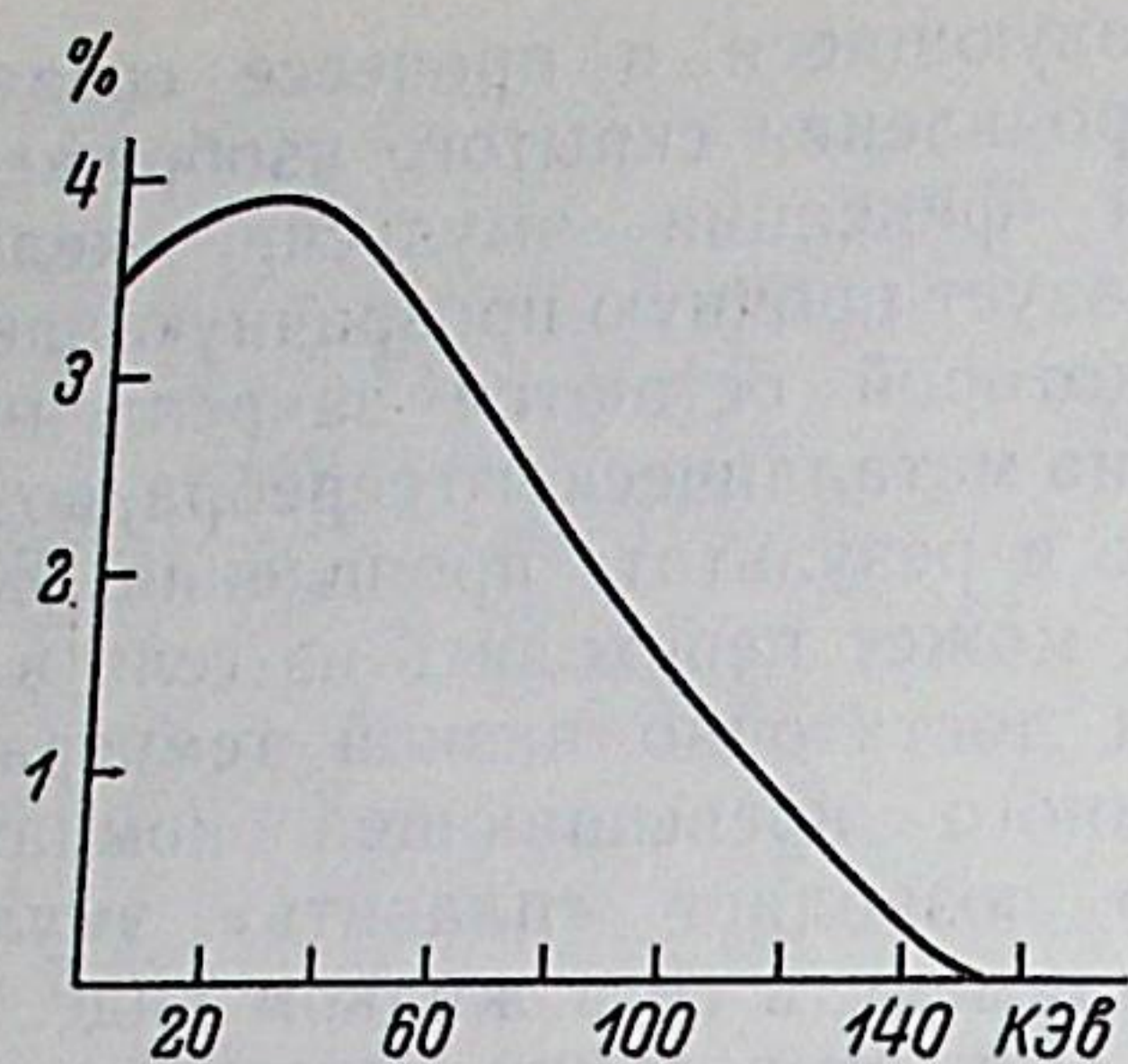


Рис. 4. Энергетический спектр бета-излучения радиоактивного углерода (Роджерс, 1972).

По оси абсцисс — энергия частиц, по оси ординат — относительная доля частиц в спектре.

дов называют радиоавтографом, или автографом. Процесс проявления состоит в восстановлении бромистого серебра до атомов серебра, которые откладываются в местах образования скрытого изображения, а атомы брома выходят из кристаллов. Отложение атомов серебра идет таким образом, что образуется рыхлый клубок, состоящий из тонких нитей и имеющий при увеличении в световом микроскопе вид отдельного черного зерна. В ядерных эмульсиях кристаллы размером 0.2 мкм в процессе проявления превращаются в зерна серебра диаметром до 1 мкм. После проявления остальные микрокристаллы бромистого серебра удаляют из эмульсии при фиксации, обычно используя для этой цели гипосульфит, быстро проникающий в эмульсию и образующий хорошо растворимый в воде комплекс с ионами серебра. Затем препараты тщательно промывают для полного удаления гипосульфита и продуктов его взаимодействия с бромистым серебром, высушивают, заключают в бальзам и под иммерсионным увеличением светового микроскопа с фазово-контрастным устройством или с обычным конденсором подсчитывают число зерен. На препарате виден исследуемый объект, содержащий радиоактивный источник, и расположенные вокруг него с разной плотностью зерна серебра. Максимальная плотность зерен наблюдается непосредственно над источником излу-

чения и уменьшается по мере удаления от него. Постепенно плотность зерен снижается до уровня фона, однако точно установить это расстояние практически невозможно. Поэтому число зерен подсчитывают над самим объектом и на таком расстоянии от него, где плотность зерен серебра уменьшается в два раза по сравнению с максимальной, что условно принимают за разрешающую способность метода (Роджерс, 1972). Обычно оно не превышает 5 мкм. Подсчитанное таким образом количество зерен серебра служит основным показателем относительной активности изучаемого объекта.

Наряду с подсчетом количества зерен серебра, или их плотностью (grain density autoradiography), используется трековая авторадиграфия (track autoradiography). Принципиальное различие этих модификаций метода заключается в разной толщине эмульсионного слоя. Для подсчета зерен используется толщина слоя не более 10 мкм, для трековой авторадиграфии C^{14} она составляет 35—50 мкм (Кпоеchel, Kalff, 1979). Проходя через толстый слой эмульсии, бета-частица оставляет след, состоящий из нескольких зерен. Бета-частицы, испускаемые C^{14} , как и P^{33} , обладают неодинаковой начальной энергией, которая изменяется от некоторой максимальной величины до нуля (рис. 4). Поэтому они оставляют следы с разным коли-

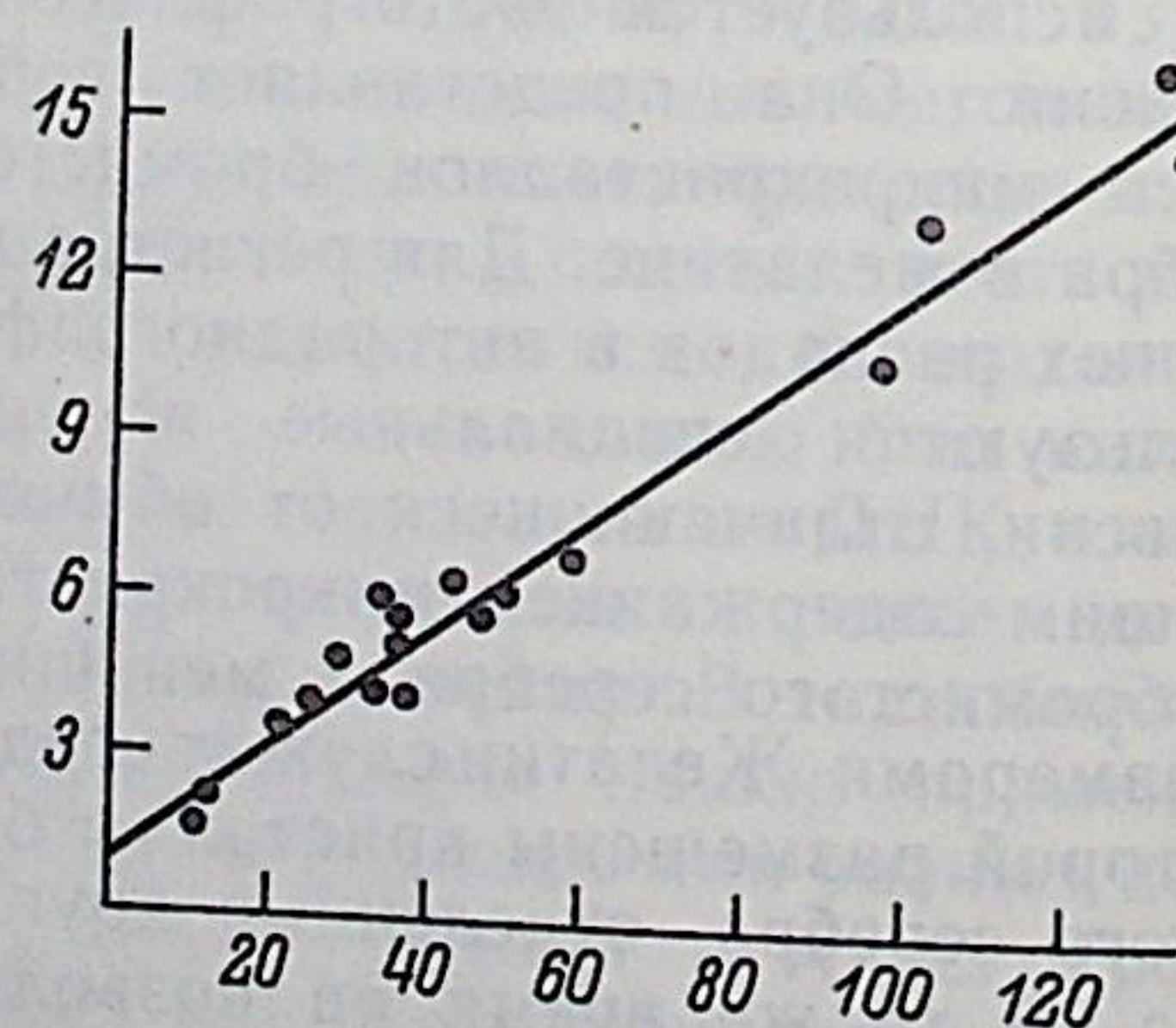


Рис. 5. Соотношение между числом треков (ось ординат) и зерен (ось абсцисс), подсчитанное над клетками 18 видов фитопланктона оз. Тэуро.

Каждая точка — средняя для 200 клеток каждого вида. Объемы клеток от 20 до 1250 мкм³. $r = 0.98$, $y = 0.658 + 0.107 x$ (по: Paerl, Stull, 1979).

чеством зерен. Подсчитывают треки, в которых количество зерен составляет более четырех. Применение этих модификаций авторадиграфии для изучения продукции водорослей детально обсуждалось (Кпоеchel, Kalff, 1979; Paerl, Stull, 1979), но к определенному выводу авторы не пришли. В результате дискуссии выяснилось, что число зерен на клетку пропорционально числу треков (рис. 5). Поэтому может быть применена любая модификация, а получаемые результаты вполне сравнимы. Однако измерение абсолютной радиоактивности может быть проведено лишь на основе учета треков, но толстый слой эмульсии затрудняет распознавание видов водорослей с мелкими клетками, особенно синезеленых.

1.1.2. Применение авторадиграфического метода

Практическое применение авторадиграфии сводится к нескольким основным этапам: получению препарата с мечеными водорослями, нанесению фотоэмульсии, химической ее обработке и подсчету количества зерен или треков. Скорость ассимиляции углерода и фосфора отдельными видами водорослей определялась автором по количеству зерен серебра, образовавшихся в эмульсии в результате действия радиоактивного излучения. Поэтому все практические приемы будут рассмотрены для данной модификации авторадиграфии.

Меченый фитопланктон получали с помощью радиоактивного углерода одновременно с измерением первичной продукции планктона и отбором проб для определения видового состава, численности и биомассы водорослей. Три склянки объемом 250 мл заполняли озерной водой и вносили 0.5 мл меченого по углероду карбоната натрия с активностью 0.5—1.0 МБк/мл. Одна склянка использовалась для измерения темновой ассимиляции CO_2 . После экспозиции, равной в большинстве экспериментов половине светового дня, воду в склянках фиксировали формалином. 50 мл воды из каждой склянки фильтровали через мембран-

ный фильтр с диаметром пор около 1 мкм. Остаток воды из светлых склянок сливали в высокий цилиндр и отстаивали в течение 7 сут. Затем пробу сгущали до 10 мл.

Для получения морского меченого фитопланктона, концентрация которого обычно меньше, чем в пресных водах, использовали склянки объемом в 1 л. В них вносили 5 мл изотопа с той же активностью. Сгущали фитопланктон с помощью отстаивания или обратной фильтрацией через нуклеопоровый фильтр с диаметром пор около 2 мкм (Сорокин и др., 1975; Федоров, 1979).

Ноехел и Калф (Кпоеchel, Kalff, 1976) для концентрирования водорослей применили специальное приспособление. Принцип его работы заключается в том, что в трубку, на дне которой укреплено предметное стекло, наливают воду с меченым фитопланктоном. После осаждения клеток верхний слой воды отделяют от нижнего, а предметное стекло с осевшими водорослями высушивают. В зависимости от количества водорослей в воде отстаиваемый объем пробы можно изменять. Фитопланктон также концентрируют с помощью фильтрации через мембранный фильтр, который затем помещают на предметное стекло и растворяют в парах ацетона (Desortova, 1976; Paerl, Stull, 1979). С помощью двух последних методов клетки не только концентрируют, но и наносят на предметное стекло.

Следуя предложенной нами методике, сгущенный фитопланктон переносили в маленькую пробирку, добавляли каплю белка² для приклеивания клеток к предметному стеклу. Белок смешивали с суспензией водорослей и делали мазок на тщательно вымытых и обезжиренных стеклах. Приготовленные препараты просматривали под микроскопом. В первых работах по

² Белок свежего куриного яйца хорошо взбалтывают с равным количеством химически чистого глицерина и фильтруют через фильтровальную бумагу. Раствор фильтруется медленно. Для предотвращения гниения к фильтруемой жидкости и к фильтрату сразу же прибавляют по кусочку камфоры или тимола (Ромейс, 1953).

авторадиографии (Гутельмахер, 1973в, 1974а) при малом количестве водорослей на препарате воду с предметного стекла осторожно выпаривали над пламенем спиртовки и на том же стекле делали повторный мазок. В последующих работах при низких концентрациях водорослей увеличивали объем сгущаемой пробы. Приготовленные мазки высушивали при температуре 40 °С в термостате.

Расстояние между отдельными клетками или колониями водорослей на препарате обычно составляло около 50 мкм. Это позволяло изучать скорость ассимиляции изотопа отдельными клетками, так как 75 % всех бета-частиц радиоактивного углерода пробегает в эмульсии расстояние до 20 мкм (Епифанова и др., 1977).

В наших исследованиях применялась ядерная эмульсия «М», выпускаемая ГосНИИхимфотопроектом. Все виды работ с фотографической эмульсией проводились в темной комнате. Источником света служил фонарь с желто-зеленым светофильтром и лампочкой малой мощности (не более 25 Вт). Все операции старались проводить как можно дальше от источника света, на расстоянии, позволяющем видеть лишь самое необходимое.

Перед нанесением эмульсии на препарат ее разогревали до 42 °С и разбавляли дистиллированной водой в соотношении 1 : 2 (по объему) для получения тонкого слоя эмульсии (около 5 мкм). Затем стекла погружали в жидкую эмульсию, вынимали их, давали стечь лишней эмульсии, вытирали обратную сторону препарата и помещали в горизонтальном положении на планшеты. Планшеты заворачивали в светозащитную бумагу и экспонировали необходимое время.

Примененный нами метод погружения наиболее широко используется при авторадиографических исследованиях. Никакой другой метод не дает такого тесного контакта между эмульсией и объектом. Конечно, с помощью этого метода трудно получить постоянную и воспроизводимую толщину слоя эмульсии. Вероятно, толщина слоя не одинакова даже на всей площади

одного препарата, но подсчет числа зерен автор проводил над клетками, расположенными в разных его частях и на нескольких препаратах в каждой серии. Поэтому возможные неточности, связанные с толщиной эмульсии, не могли повлиять на полученные результаты. Применение съемных эмульсий, представляющих собой слой ядерной эмульсии, нанесенный на слой желатина, устраняет выше отмеченный недостаток, но не дает плотного контакта с объектом и затрудняет распознавание видов фитопланктона.

Продолжительность экспозиции препарата с эмульсией определяли эмпирически. Обычно число зерен серебра на автографах увеличивается пропорционально длительности экспозиции. Приготовление некоторого количества контрольных препаратов для их пробного проявления давало возможность точно установить необходимый срок экспозиции. Он составлял от 3 до 7 сут в разных сериях и в основном зависел от количества включенного водорослями изотопа. Число зерен считалось достаточным, когда их количество достигало 10—20 над мелкими клетками и около сотни над крупными.

Для проявления автографов использовали амидоловый проявитель: амидола 3 г, сульфита натрия безводного 10 г, лимонной кислоты 1 г и воды 1000 г. Проявление проводили 3 мин при температуре раствора 18 °С. Затем промывали в воде и фиксировали в 40 %-ном растворе гипосульфита. Препараты промывали около часа в проточной воде, высушивали и заключали в балзам. Через несколько дней препараты были готовы для визуального подсчета зерен под иммерсионным объективом микроскопа. Число зерен подсчитывали у 15—50 клеток каждого вида водорослей, находили среднее их количество, которое использовали для расчета относительной роли данного вида фитопланктона (R_i) в общей первичной продукции планктона

$$R_i = \frac{\bar{G}_i N_i}{\sum (\bar{G}_i N_i)}, \quad (2)$$

где \bar{G}_i — среднее число зерен серебра на клетку данного вида, N_i — число клеток данного вида в единице объема.

Абсолютную продукцию каждого вида водорослей (P_i) находили по формуле

$$P_i = R_i P, \quad (3)$$

где P — общая первичная продукция, мкгС/л · сут.

Сложность авторадиографического определения продукции отдельных видов водорослей потребовала специальной проверки многих методических приемов. Поэтому была поставлена серия опытов, в которой сравнивались величины продукции и число зерен серебра в фотоэмульсии над мечеными клетками четырех видов: *Anabaena variabilis*, *Chlorella vulgaris*, *Scenedesmus quadricauda*, *Cosmarium* sp. Водоросли культивировали на модифицированной среде Прата в люминостате при 20 °С. Культуру каждого вида вносили в десять колб и в них добавляли радиоактивный изотоп углерода. После 4-часовой экспозиции одну часть меченой взвеси фильтровали через мембранный фильтр для определения продукции водорослей, а другую использовали для подсчета числа клеток и приготовления авторадиографических препара-

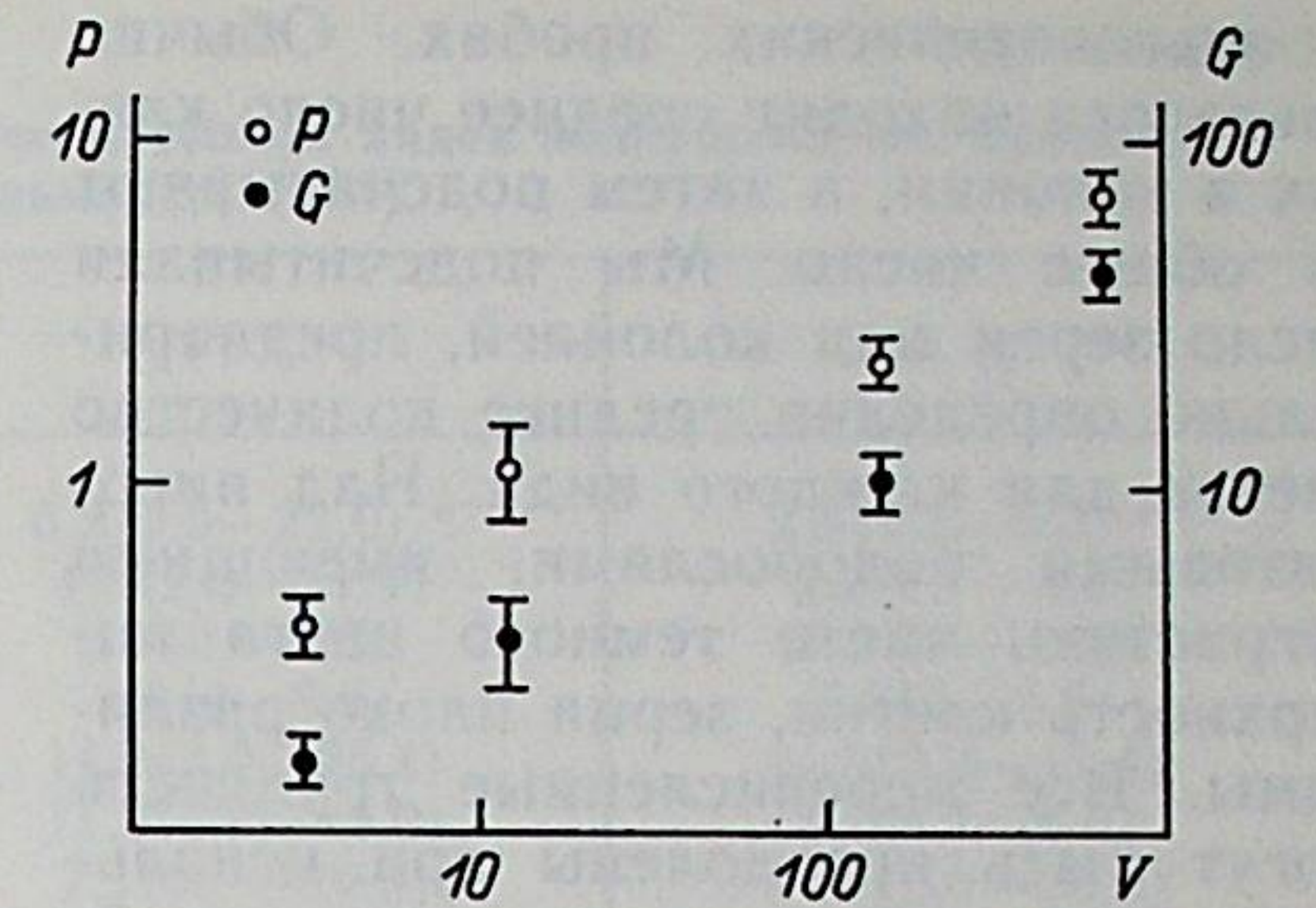


Рис. 6. Продукция (P , пгС/кл. · сут), число зерен (G , число зерен/кл.) и объем клетки (V , мкм³) у 4 видов водорослей.

Каждая точка — арифметическая средняя из 10 повторностей. Вертикальные линии — ошибки средней.

тов. Эти опыты показали, что в расчете на одну клетку с увеличением ее объема возрастают скорость фотосинтеза и число зерен (рис. 6). Причем соотношение этих показателей остается одинаковым у клеток разного объема. Одно зерно серебра в среднем для четырех культур в наших опытах соответствовало 0.23 пгС, ассимилированного за сутки клеткой. Малые пределы колебания соотношения (0.17—0.26) свидетельствуют о применимости авторадиографического метода для исследования продукции отдельных видов фитопланктона.

1.2. ОТНОСИТЕЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ МАССОВЫХ ВИДОВ ВОДОРΟΣЛЕЙ В ФОТОСИНТЕЗЕ ПЛАНКТОНА

Измерение продукции отдельных видов водорослей проводили одновременно с определением их видового состава, численности и биомассы (табл. 1). Число зерен серебра подсчитывали на препаратах у доминирующих видов, которые по биомассе составляли обычно 85—95 %. Остальные, редко встречающиеся водоросли объединяли в одну группу и считали, что их продукция пропорциональна биомассе. Число зерен серебра легче всего подсчитывать над диатомовыми, кремниевый панцирь которых хорошо сохраняется. Лишь когда между створками попадает воздух, клетка становится непрозрачной и учесть

количество зерен невозможно. Однако доля таких клеток на препаратах невелика. У хлорококковых, синезеленых и желтозеленых (*Tribonema affine*) подсчет зерен более труден, чем у диатомовых, так как в результате приготовления препаратов (проводка через спирт, ксилол) экстрагируется хлорофилл и клетки плохо видны под световым микроскопом, не контрастны и сливаются с общим фоном поля зрения. Большую сложность представляет определение числа клеток у колониальных видов, особенно синезеленых. Однако учет колониальных форм синезеленых труден не только на авторадиографических препаратах, но и

в альгологических пробах. Обычно альгологи находят среднее число клеток в колонии, а затем подсчитывают их общее число. Мы подсчитывали число зерен над колонией, предварительно определив среднее количество клеток для каждого вида. Над пиррофитовыми водорослями; имеющими бугристую, часто темного цвета поверхность клетки, зерна плохо различимы. Все перечисленные трудности могут быть преодолены при использовании фазово-контрастного устройства, которое усиливает контраст между фоном поля зрения и изучаемым объектом, а зерна серебра становятся значительно рельефнее. Кроме того, лучше видны оболочки клеток и можно подсчитать их число в колонии. Применение разных микроскопов, а также предварительное изучение альгофлоры каждой пробы дало возможность подсчитать на препаратах число зерен серебра для массовых видов и определить их значение в первичной продукции планктона.

Клетки водорослей каждого вида в озерах, в которых наблюдения проводили летом (Верхне-Суздальское, Нижне-Суздальское, Кавголовское, Кургоярское, Пуннус-ярви, Кривое, Онежское), характеризовались довольно постоянным числом зерен серебра, но среди фотосинтетически сравнительно активных клеток изредка встречались и малоактивные, с небольшим количеством зерен. Коэффициент вариации числа зерен у массовых видов в большинстве случаев был меньше 10% и редко превышал эту величину. Например, у трех наиболее массовых видов фитопланктона озера Верхне-Суздальского число зерен серебра на клетку в 6 опытах различалось незначительно, составляя в среднем для *Scenedesmus obliquus* 9.9 ± 1.5 , *Chlorella pyrenoidosa* 12.0 ± 1.9 и *Tetraedron triangulare* 24.6 ± 4.0 . У *Cyclotella kuetzingiana* и *S.comta* из оз. Кривого (тоже в 6 опытах) оно находилось в пределах 5.5—13.5 и 2.3—5.0, т. е. крайние значения различались всего в два раза. У массовых видов фитопланктона Ладоги, который исследовали весной, летом и

осенью, число зерен серебра значительно различалось в разные сезоны. Так, *Melosira islandica* subsp. *helvetica*, встречающаяся в планктоне в течение всего периода исследований, характеризовалась максимальным числом зерен весной, достигающим 50, которое затем постепенно снижалось летом и минимальным было осенью, составляя менее 10. Для другого доминанта ладожского планктона — *Tribonema affine*, как и для многих видов синезеленых, отмечено максимальное число зерен летом, которое снижалось к осени.

По количеству зерен серебра и численности каждого вида рассчитывали его относительную роль в продукции (уравнение 2). Эта величина более показательна, когда ее рассматривают, одновременно оценивая роль данного вида в биомассе. Так, в Верхне-Суздальском озере больше половины продукции образовывал *Scenedesmus obliquus*, доля которого в биомассе составляла около 40%. Значение в общем фотосинтезе *Chlorella pyrenoidosa* и *Tetraedron triangulare* было тоже большим, чем в биомассе, а у крупных клеток пиррофитовых (*Peridinium volzii*, *Glenodinium elpatiewskyi*, *G. penardii*) — наоборот. В Нижне-Суздальском озере доминирующие весной и в первую половину лета диатомовые, особенно *Synedra tenera*, синтезировали основную часть продукции. В начале июля сравнительно мелкие клетки *Chlorella pyrenoidosa* дали половину продукции, хотя их роль в биомассе была незначительной — всего 7%. Во вторую половину лета продукция доминирующей по биомассе *Ceratium hirundinella* была низкой и только благодаря развитию водорослей с мелкими клетками (*Merismopedia punctata*, *Scenedesmus obliquus*) она поддерживалась на сравнительно высоком уровне. Основную часть продукции в оз. Кавголовском составляли доминирующие виды, среди которых можно выделить в середине лета *Chlorella vulgaris* и осенью *Asterionella formosa*. В оз. Кургоярском преобладающая по биомассе крупная водоросль *Melosira granulata*

Относительная роль в продукции и в биомассе массовых видов водорослей оз. Кривого (Никулина, Гутельмахер, 1974)

Водоросли	Объем, мкм ³	P, %	B, %
<i>Coelosphaerium kuetzingianum</i>	34	6.2(2.0—22.0) *	2.6(1.2—5.5) *
<i>Dactylococcopsis acicularis</i>	157	4.5(2.0—11.4)	3.2(1.7—3.8)
<i>Ochromonas pallida</i>	158	2.9(0—12.2)	2.2(0—10.0)
<i>Gloeothece confluens</i>	180	3.8(0—8.8)	2.5(0—5.6)
<i>Cyclotella comta</i>	180	14.9(3.0—25.4)	11.3(8.3—17.4)
<i>Synechococcus aeruginosus</i>	183	11.2(5.0—15.0)	5.1(4.1—6.8)
<i>Gloeococcus schroeteri</i>	523	7.1(1.0—10.9)	11.1(6.0—20.0)
<i>Melosira islandica</i> subsp. <i>helvetica</i>	574	1.8(0.5—2.5)	2.6(4.4—7.8)
<i>Asterionella formosa</i>	636	1.2(0—3.5)	1.4(0—3.8)
<i>Oocystis borgei</i>	1077	6.2(3.0—9.9)	12.8(8.0—17.6)
<i>Dinobryon divergens</i>	2261	6.5(2.0—13.9)	20.0(13.0—35.0)
<i>Cyclotella kuetzingiana</i>	2590	6.0(1.5—9.2)	16.7(16.9—27.0)
Прочие		9.7	3.0

* В скобках даны пределы колебаний.

играла значительно меньшую роль в продукции в то время, как *Synedra tenera*, *Chlorella vulgaris* синтезировали большую часть органических веществ (Гутельмахер, 1974а). В оз. Пуннус-ярви в середине лета 1973 г. *Melosira granulata*, *Asterionella formosa* и *Ceratium hirundinella* преобладали в биомассе и синтезировали свыше 70% продукции. В Онежском озере в период наблюдений в планктоне были только диатомовые, отдельные виды которых поочередно играли главенствующую роль в продукционных процессах. Для всех 12 доминирующих видов фитопланктона оз. Кривого были получены относительные значения в общем фотосинтезе и биомассе. Одинаковый вклад в суммарный фотосинтез планктона, например *Coelosphaerium kuetzingianum* и *Oocystis borgei* (объем 34 и 1077 мкм³), достигался биомассами этих водорослей, различающимися почти в пять раз (табл. 2).

Результаты автордиографического анализа показали, что доля в общей продукции традиционного доминанта летнего планктона Ладоги — *Asterionella formosa* существенна только в центральной части озера. *Fragilaria crotonensis* и *Tribonema affine* играют значительную роль в продукционном процессе практически по всей акватории. *Diatoma elongatum* и *Stephano-*

discus binderanus, а также синезеленые (*Oscillatoria tenuis*) особенно интенсивно развиваются в южном районе. В заметно эвтрофированных заливах шхерного района очень велико значение *Oscillatoria tenuis* (табл. 3).

Наблюдений над морским фитопланктоном проведено намного меньше, но имеющиеся данные для водорослей Черного моря, собранные в течение одного месяца, показали, что число зерен серебра в расчете на одну клетку изменялось мало. Так, для *Exuviaella cordata* в среднем оно составило 50 ± 6 , а для *Ceratium tripos* 760 ± 108 . При небольших колебаниях численности массовых видов их относительное значение в продукции и био-

Таблица 3

Максимальные величины относительного значения массовых видов водорослей в первичной продукции разных районов Ладожского озера, %

Водоросли	Район		
	южный	северный (шхерная часть)	центральный
<i>Asterionella formosa</i>	4	2	10
<i>Diatoma elongatum</i>	8	1	—
<i>Fragilaria crotonensis</i>	27	12	24
<i>Stephanodiscus binderanus</i>	27	—	—
<i>Tribonema affine</i>	70	50	42
<i>Oscillatoria tenuis</i>	60	71	4

массе в октябре 1978 г. было следующим: четверть продукции и биомассы давали 3 вида рода *Ceratium* (*C. furca*, *C. fusus*, *C. tripos*), а на долю других видов водорослей меньшего размера (*Exuviaella cordata* и *E. compressa*) приходилось соответственно 68 и 36 % (рис. 7). В приэкваториальной части Индийского океана *Thalassiosira eccentrica* (объем равен 26 000 мкм³) давала до 60 % общей биомассы, тогда как ее продукция не превышала 1.3 % суммарной, в которой 73 % составляли представители родов *Gymnodinium* и *Coccolithus* с мелкими клетками (Кузьменко, Сергеева, 1981).

Таким образом, относительное значение водорослей с малыми размерами клеток всегда было выше в продук-

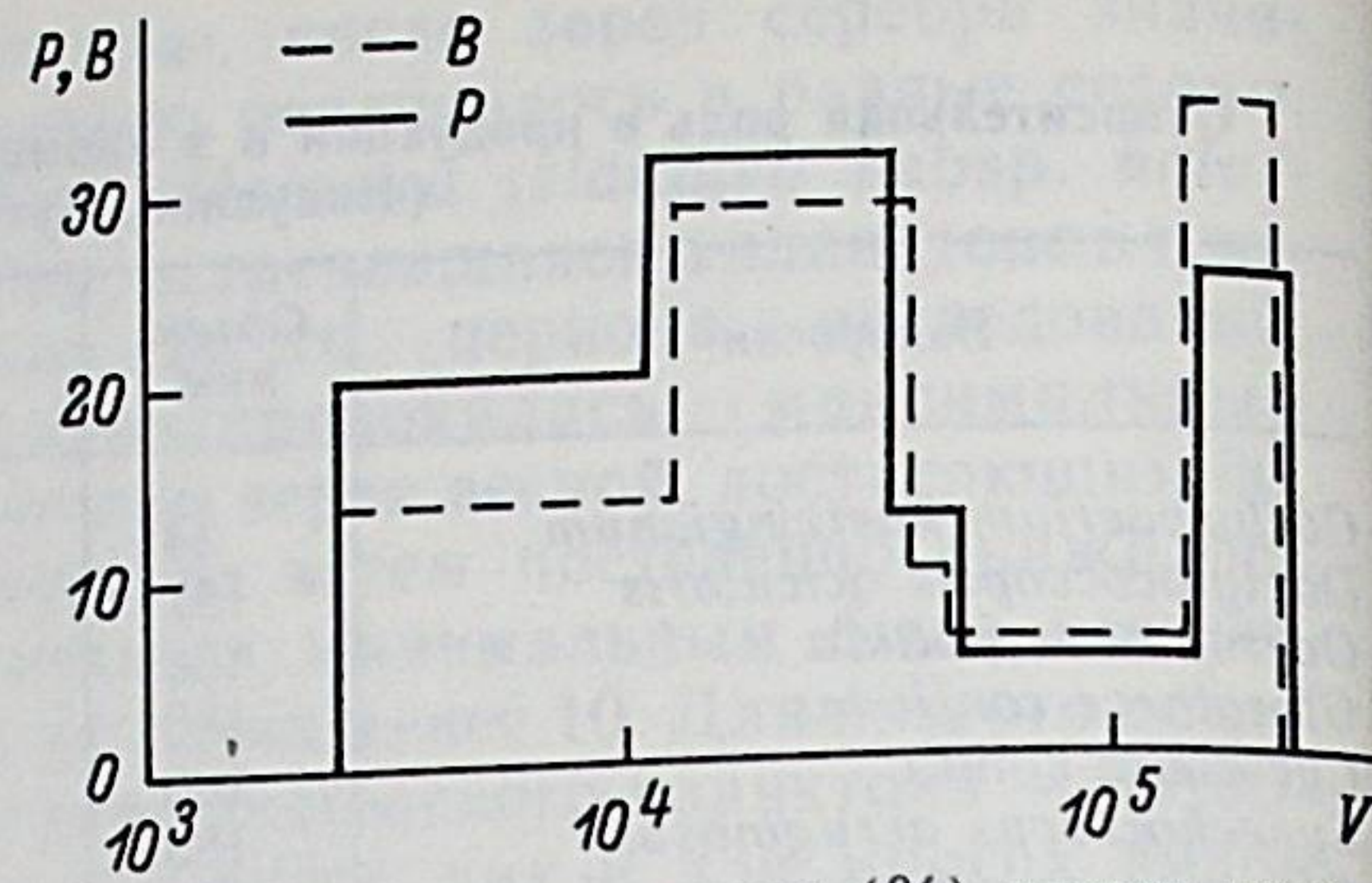


Рис. 7. Относительная доля (%) клеток водорослей разных размеров (V , мкм³) в биомассе (B) и продукции (P) планктона Черного моря.

ции, чем в биомассе, а с крупными — наоборот, что указывает на разную скорость и интенсивность продуцирования органического вещества.

1.3. СКОРОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА МАССОВЫХ ВИДОВ ПРИРОДНОГО ФИТОПЛАНКТОНА В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ИХ СИСТЕМАТИЧЕСКОГО ПОЛОЖЕНИЯ И РАЗМЕРА КЛЕТОК

Скорость фотосинтеза — это количество ассимилированного клеткой минерального углерода в единицу времени. Размерность этого показателя при условии, что величины выражены, например, в пикограммах (10^{-12} г) углерода за сутки, будет пгС/кл. · сут.

Скорость фотосинтеза измерена автором у 70 видов пресноводного и у 14 видов морского фитопланктона (табл. 4). Среди пресноводных водорослей хлорококковые и диатомовые составляют больше половины видов. Далее в порядке убывания следуют синезеленые (13 видов), золотистые (7), эвгленовые (3), пирифитовые (4) и желтозеленые (1). Морские водоросли представлены поровну диатомовыми и пирифитовыми.

Соотношение видов, для которых измерена скорость фотосинтеза, отражает их участие в продукционных процессах исследованных водоемов. Так, диатомовые водоросли были встречены во всех озерах, но доминировали в Онежском, Ладожском, Кургоярском и Пуннус-ярви. Зеленые преобладали в планктоне Верхне-, Нижне-Суздальского и Кавголовского озер. Синезеленые играли большую

роль в продукции и биомассе фитопланктона Ладожского озера.

Различия в размерах клеток морского и пресноводного фитопланктона очень велики. Их объем³ находится в пределах от двух до десятков и сотен тысяч кубических микрометров и отражает практически весь возможный диапазон, встречаемый у водорослей в природных водах. Так, самые мелкие водоросли представлены видами рода *Microcystis*, а самые крупные — морскими и пресноводными представителями рода *Ceratium*. Скорость фотосинтеза у мелких клеток была в сотни раз меньше, чем у крупных (табл. 4).

Количество измерений скорости фотосинтеза у отдельных видов водорослей было разным. Некоторые величины получены по одному, двум, а многие на основе нескольких десятков измерений. Так, продукцию *Asterionella formosa* измеряли 49 раз на шести озерах. Для видов рода *Melosira* проведено 73 измерения, причем

³ Массу клеток находили с помощью метода «истинных» объемов (Киселев, 1969). Принимали, что 1 мкм³ соответствует 10^{-10} мг углерода фитопланктона.

Продукционные характеристики планктонных водорослей (V — объем, P — продукция, n — число наблюдений)

Номер п/п	Водоросли	Водоем	V , мкм ³	P , пгС/кл · сут		P/B , сут ⁻¹	n
				средняя	пределы		
Пресноводные							
Cyanophyta							
1.	<i>Synechococcus aeruginosus</i> Näg.	Кр.	183	41	15—75	2.2	6
2.	<i>Dactylococcopsis acicularis</i> Lemm.	»	157	22	9—60	1.4	6
3.	<i>Microcystis aeruginosa</i> Kütz. emend. Elenk., <i>M. pulverea</i> (Wood) Forti emend. Elenk.	Кавг.	5	3	2—4	6.0	2
4.	Те же виды.	П.-я.	30	11	—	3.7	1
5.	»	Л.	6	26	10—58	43.3	4
6.	<i>Microcystis pulverea</i> (Wood) Forti emend. Elenk.	Кр.	2	4	1—6	20.0	5
7.	Тот же вид.	В.-С.	6	7	2—15	11.4	6
8.	<i>Gloeocapsa turgida</i> (Kütz.) Hollerb.	Н.-С.	49	17	8—24	3.4	5
9.	<i>Gloeothece confuens</i> Näg.	Кр.	180	27	11—48	1.5	3
10.	<i>Coelosphaerium kuetzingianum</i> Näg.	»	34	8	2—20	2.4	6
11.	<i>Gomphosphaeria lacustris</i> Chod.	Н.-С.	34	48	27—75	14.0	4
12.	Тот же вид.	Кавг.	6	13	12—14	21.7	2
13.	<i>Anabaena scheremetievi</i> Elenk.	П.-я.	43	42	—	9.8	1
14.	<i>A. hassalii</i> (Kütz.) Wittr.	Л.	365	75	28—141	2.1	6
15.	<i>Oscillatoria tenuis</i> Ag.	»	85	92	32—253	10.8	13
16.	<i>Oscillatoria</i> sp.	Н.-С.	112	104	92—115	9.2	2
Chrysochyta							
17.	<i>Stenokalyx densata</i> Schmid.	»	117	24	9—48	2.1	5
18.	Тот же вид.	Кавг.	90	31	15—47	3.4	2
19.	<i>Mallomonas caudata</i> Iwan.	П.-я.	5880	300	—	0.5	1
20.	<i>M. acaroides</i> Perty	Л.	4000	200	—	0.5	1
21.	<i>M. radiata</i> Grun.	Н.-С.	10000	687	538—1000	0.7	4
22.	<i>Mallomonas</i> sp.	Кавг.	4600	96	72—120	0.2	2
23.	<i>Ochromonas pallida</i> Korsch.	Кр.	180	20	15—25	1.3	2
24.	<i>Dinobryon divergens</i> Imh.	Кавг.	100	64	39—81	0.6	4
25.	Тот же вид.	Кр.	2260	72	62—174	0.3	6
Bacillariophyta							
26.	<i>Melosira islandica</i> subsp. <i>helvetica</i> O. Müll.	»	570	39	12—66	0.7	6
27.	Тот же подвид.	Л.	4000	187	5—628	0.4	27
28.	»	Он.	4900	192	82—303	0.4	2
29.	<i>M. distans</i> var. <i>alpigena</i> Grun.	Л.	770	52	31—66	0.6	6
30.	Тот же вид.	Он.	700	100	50—220	1.4	3
31.	<i>M. granulata</i> (Ehr.) Ralfs.	П.-я.	3750	142	133—151	0.4	3
32.	Тот же вид.	Кавг.	1600	167	21—450	1.0	5
33.	»	Кург.	1600	21	9—30	0.1	6
34.	<i>M. g.</i> var. <i>angustissima</i> (Müll.) Hust.	П.-я.	1170	46	45—46	0.4	2
35.	<i>M. italica</i> (Ehr.) Kütz.	Он.	360	136	—	3.8	1
36.	Тот же вид.	Л.	760	86	37—104	1.1	6
37.	<i>M. ambigua</i> (Grun.) O. Müll.	»	770	128	106—150	1.7	2
38.	Тот же вид.	Он.	490	150	—	3.1	1

Таблица 4 (продолжение)

Номер п/п	Водоросли	Водоем	V, мкм ³	P, $\frac{\text{пгС}}{\text{кл.} \cdot \text{сут}}$		P/B, сут ⁻¹	n
				средняя	пределы		
39.	<i>Cyclotella kuetzingiana</i> Thw.	Кр.	2590	72	28—148	0.3	6
40.	<i>C. comta</i> (Ehr.) Kütz.	Л.	400	119	100—139	3.0	2
41.	<i>C. c. var. oligactis</i> (Ehr.) Grun.	Кр.	180	24	10—54	1.3	6
42.	<i>Stephanodiscus astraea</i> (Ehr.) Grun.	П.-я.	4070	204	—	0.5	1
43.	Тот же вид.	Л.	5670	459	139—738	0.8	3
44.	<i>S. astraea</i> var. <i>minutulus</i> (Kütz.) Grun.	»	830	97	49—139	1.2	4
45.	<i>S. binderanus</i> (Kütz.) Krig.	»	1260	164	30—480	1.3	5
46.	<i>Attheye zachariasii</i> Brun.	П.-я.	6830	300	—	0.4	1
47.	<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngb.) Kütz.	Кавг.	3000	150	—	0.5	1
48.	Тот же вид.	Он.	3200	234	37—375	0.7	4
49.	»	Л.	3200	452	195—1500	1.4	11
50.	<i>Diatoma elongatum</i> (Lyngb.) Ag.	Н.-С.	640	58	42—90	0.9	4
51.	Тот же вид.	Л.	640	391	66—1468	6.1	12
52.	<i>Fragilaria crotonensis</i> Kitt.	В.-С.	400	30	9—53	0.8	6
53.	Тот же вид.	Н.-С.	400	267	52—351	6.7	5
54.	»	П.-я.	920	138	116—180	1.5	3
55.	»	Л.	1590	254	62—910	1.6	5
56.	<i>Synedra vaucheriae</i> Kütz.	Н.-С.	173	46	23—106	2.7	8
57.	<i>S. ulna</i> (Nitzsch.) Ehr.	П.-я.	980	300	—	3.1	1
58.	Тот же вид.	Кавг.	1200	126	—	1.0	1
59.	»	Н.-С.	1760	586	180—808	3.3	6
60.	<i>S. tenera</i> W. Sm.	»	500	103	47—178	2.1	10
61.	Тот же вид.	Кавг.	300	94	24—165	3.2	2
62.	»	Кург.	350	30	26—33	0.9	2
63.	<i>Asterionella formosa</i> Hass.	В.-С.	300	207	87—315	6.9	3
64.	Тот же вид.	П.-я.	520	159	138—200	3.1	3
65.	»	Кавг.	350	33	—	0.9	1
66.	»	Кр.	640	54	24—64	0.8	3
67.	»	Л.	1010	208	15—790	2.1	35
68.	»	Он.	770	150	78—184	1.9	4
Chlorophyta							
69.	<i>Pandorina morum</i> (Müll.) Bory.	Л.	180	77	—	4.3	1
70.	<i>Eudorina elegans</i> Ehr.	»	2050	264	88—550	1.3	3
71.	<i>Tetraëdron triangulare</i> Korschik.	В.-С.	270	49	21—75	1.8	6
72.	<i>T. minimum</i> (A. Br.) Hansg.	»	512	70	24—103	1.4	5
73.	<i>Gloeoococcus schroeteri</i> Lemm.	Кр.	520	33	16—68	0.6	5
74.	<i>Chlorella vulgaris</i> Beyer.	Н.-С.	240	89	25—165	3.7	7
75.	<i>C. pyrenoidosa</i> Chick.	Кург.	50	16	12—21	3.3	2
76.	Тот же вид.	Кавг.	50	20	13—27	4.0	3
77.	»	В.-С.	113	23	12—39	2.0	6
78.	<i>Oocystis borgei</i> Snow	Кр.	1080	52	26—99	0.5	6
79.	<i>Ankistrodesmus arcuatus</i> Korschik.	Н.-С.	570	197	—	3.5	1
80.	<i>Scenedesmus obliquus</i> (Turp.) Kütz.	В.-С.	47	20	9—33	4.2	6
81.	Тот же вид.	Н.-С.	400	82	18—175	18.2	8
82.	»	Кавг.	75	20	12—27	4.2	2
83.	»	Кург.	50	15	—	3.0	1
84.	<i>S. acuminatus</i> (Lagerh.) Chod.	Кавг.	260	49	36—75	1.9	3
85.	<i>S. bijugatus</i> (Turp.) Kütz.	Л.	420	448	30—867	10.6	2
86.	<i>S. quadricauda</i> (Turg.) Bréb.	В.-С.	50	77	41—165	15.4	5

Таблица 4 (продолжение)

Номер п/п	Водоросли	Водоем	V, мкм ³	P, $\frac{\text{пгС}}{\text{кл.} \cdot \text{сут}}$		P/B, сут ⁻¹	n
				средняя	пределы		
87.	Тот же вид.	Л.	109	393	187—620	35.7	3
88.	»	Кавг.	164	33	—	2.0	1
89.	<i>Pediastrum borianum</i> (Turp.) Menegh.	Л.	510	143	90—250	2.8	3
90.	<i>P. duplex</i> Meyen	Кавг.	520	40	27—54	0.8	4
91.	Тот же вид.	Н.-С.	435	151	45—229	3.5	4
92.	<i>Cosmarium</i> sp.	Кавг.	10000	260	120—400	0.8	2
93.	<i>Staurastrum</i> sp.	Кург.	1800	135	120—150	0.8	2
94.	Тот же вид.	Кавг.	1800	158	90—200	0.9	4
95.	»	Н.-С.	15000	1080	750—1500	0.7	6
96.	»	В.-С.	15000	225	—	0.2	1
Euglenophyta							
97.	<i>Trachelomonas volvocina</i> Ehr.	П.-я.	2050	433	—	2.1	1
98.	<i>T. ornata</i> (Swiz.) Skv.	Кавг.	3050	100	63—138	0.3	2
99.	Тот же вид.	Кург.	2650	60	—	0.2	4
100.	<i>T. planctonica</i> Swiz.	Н.-С.	6370	142	26—306	0.2	9
Xanthophyta							
101.	<i>Tribonema affine</i> West	Л.	250	426	60—1660	17.4	14
Pyrrhophyta							
102.	<i>Cryptomonas ovata</i> Ehr.	Л.	352	76	—	2.2	1
103.	<i>Peridinium</i> sp.	В.-С.	6370	129	90—204	0.2	5
104.	Тот же вид.	Кавг.	16850	630	—	0.4	1
105.	<i>Ceratium hirundinella</i> (O. F. M.) Bergh.	Н.-С.	90000	2795	1700—3828	0.3	5
106.	Тот же вид.	П.-я.	60000	1509	958—2070	0.3	3
107.	»	Кавг.	60000	2250	—	0.4	1
Морские Bacillariophyta							
108.	<i>Chaetoceros affinis</i> (Grun.) Hist.	Яп. м.	4200	900	—	2.1	1
109.	<i>Ch. decipiens</i> Cl.	»	3600	105	—	0.3	1
110.	<i>Ch. compressus</i> Lauder	»	2500	78	—	0.3	1
111.	<i>Skeletonema costatum</i> (Grev.) Cl.	»	380	39	—	1.0	1
112.	<i>Bacteriastrum delicatulum</i> Cl.	»	3600	99	—	0.3	1
113.	<i>Hemiaulus hauckii</i> Grun.	»	9300	188	—	0.2	1
114.	<i>Dactyliosolen mediterraneus</i> Perag	»	36100	410	—	0.1	1
Pyrrhophyta							
115.	<i>Ceratium tripos</i> Nitzsch.	Ч. м.	154000	6128	3337—10800	0.4	4
116.	<i>C. fusus</i> Dujardin	»	50000	2943	1138—4602	0.6	3
117.	<i>C. furca</i> Clap et Lachm.	»	40000	3722	1979—7301	0.9	5
118.	<i>Exuviaella cordata</i> Ostenf.	»	3000	430	280—710	1.4	5
119.	<i>E. compressa</i> Ostenf.	»	14000	888	452—1387	0.7	5
120.	<i>Peridinium steinii</i> Jörg.	»	17500	1472	1143—1800	0.8	2
121.	<i>Prorocentrum micans</i> Ehr.	»	19000	1263	467—1540	0.7	3

Примечание. Кр. — Кривое, Кавг. — Кавголовское, П.-я. — Пуннус-ярви, Л. — Ладожское, В.-С. — Верхне-Суздальское, Н.-С. — Нижне-Суздальское, Кург. — Кургоярское, Он. — Онежское озеро; Яп. м. — Японское, Ч. м. — Черное моря.

27 из них относятся к доминанту планктона Ладоги *M. islandica* subsp. *helvetica*. Продукция 4 видов рода *Scenedesmus* была определена 31 раз в пяти озерах. Скорость фотосинтеза водорослей, стимулируемых антропогенным эвтрофированием (микроцистис, осциллятория и трибонема), была измерена соответственно 18, 15 и 14 раз.

К сожалению, большого ряда наблюдений над морским фитопланктоном получить не удалось. Для доминирующих видов планктона Черного моря проведено от 2 до 5 наблюдений, а в бухте Витязь (Японское море) — по одному. Всего для 84 массовых видов фитопланктона получено более 500 значений величин их продукции.

Большая часть измерений продукции водорослей была выполнена на представителях трех наиболее часто встречающихся в пресных водах систематических групп фитопланктона: диатомовых, хлорококковых и синезеленых. Для оценки продуктивности каждой группы с помощью метода наименьших квадратов рассчитана зависимость между скоростью фотосинтеза клеток и их объемом, которую выражали уравнением

$$P = aV^b, \quad (4)$$

где P — продукция данного вида фитопланктона, $\mu\text{гС/кл.} \cdot \text{сут}$, V — объем его клетки, мкм^3 .

В расчет уравнения для диатомовых вошли 174 пары значений. 47 пар значений, относящихся к 3 видам этого отдела, не были использованы при статистической обработке по ряду причин: у *Melosira islandica* subsp. *helvetica* из Ладожского озера и *M. granulata* из оз. Кургоярского фотосинтез был в 5—10 раз ниже, а ладожская *Diatoma elongatum* характеризовалась величинами продукции на порядок выше, чем у других видов с близким объемом клеток. Найденная зависимость выражалась уравнением

$$\lg P = (10.01 \pm 0.51) + (0.618 \pm 0.140) (\lg V - 2.945)$$

или

$$P = 1.51V^{0.618} \quad (r = 0.495). \quad (5)$$

Уравнение зависимости продукции клетки от ее объема для хлорококковых было получено по 69 измерениям, в которое не были включены две пары значений для *Scenedesmus bijugatus*, различающихся между собой в 30 раз, и очень низкие величины скоростей фотосинтеза двух видов из оз. Кривого:

$$\lg P = (6.90 \pm 0.75) + (0.470 \pm 0.186) (\lg V - 2.247)$$

или

$$P = 4.30V^{0.470} \quad (r = 0.464). \quad (6)$$

Сходное уравнение получено для синезеленых:

$$\lg P = (3.40 \pm 0.85) + (0.420 \pm 0.115) (\lg V - 1.748)$$

или

$$P = 4.04V^{0.420} \quad (n = 68, r = 0.582). \quad (7)$$

Коэффициенты корреляции всех найденных зависимостей достоверны.

Уравнение 5 охватывает небольшой диапазон объемов клеток диатомовых от 170 до 6830 мкм^3 . Некоторые показатели⁴ скоростей фотосинтеза отдельных видов значительно удалены от линии регрессии (рис. 8). Ниже линии расположены данные, полученные на оз. Кривом. Забегая вперед, необходимо отметить, что и значения для синезеленых из оз. Кривого тоже лежали ниже линии регрессии. Продукция хлорококковых из этого водоема вообще не была включена в статистическую обработку из-за низких значений. Для данных, полученных на этом водоеме, было рассчитано отдельное уравнение. Выше линии регрессии расположены величины скорости фотосинтеза *Asterionella formosa* и *Fragilaria crotonensis* из озер Верхне- и Нижне-Суздальского. Сравнение продукции ладожской *Diatoma elongatum* со средним уровнем фотосинтеза для отдела диатомовых показало, что ее значения максимально удалены от линии регрессии (рис. 8). Этот вид, не входивший прежде в состав массовых организмов планктона, сейчас интенсивно развивается и стал одним из основных доминантов. По-видимому, это могло быть достигнуто благодаря высоким скоростям фотосинтеза, обеспечиваемым значительным притоком биогенных элементов. Однако такие резкие отличия величин продукции в условиях одного озера, как были получены у *D. elongatum* и *Melosira islandica* subsp. *helvetica*, должны быть дополнительно исследованы не только в Ладоге, но и в других водоемах для получения более полного представления о функционировании этих двух видов со столь разными продукционными возможностями.

⁴ Все точки нанести на рисунок при данном масштабе невозможно, так как они совместятся. Поэтому приведены только средние арифметические.

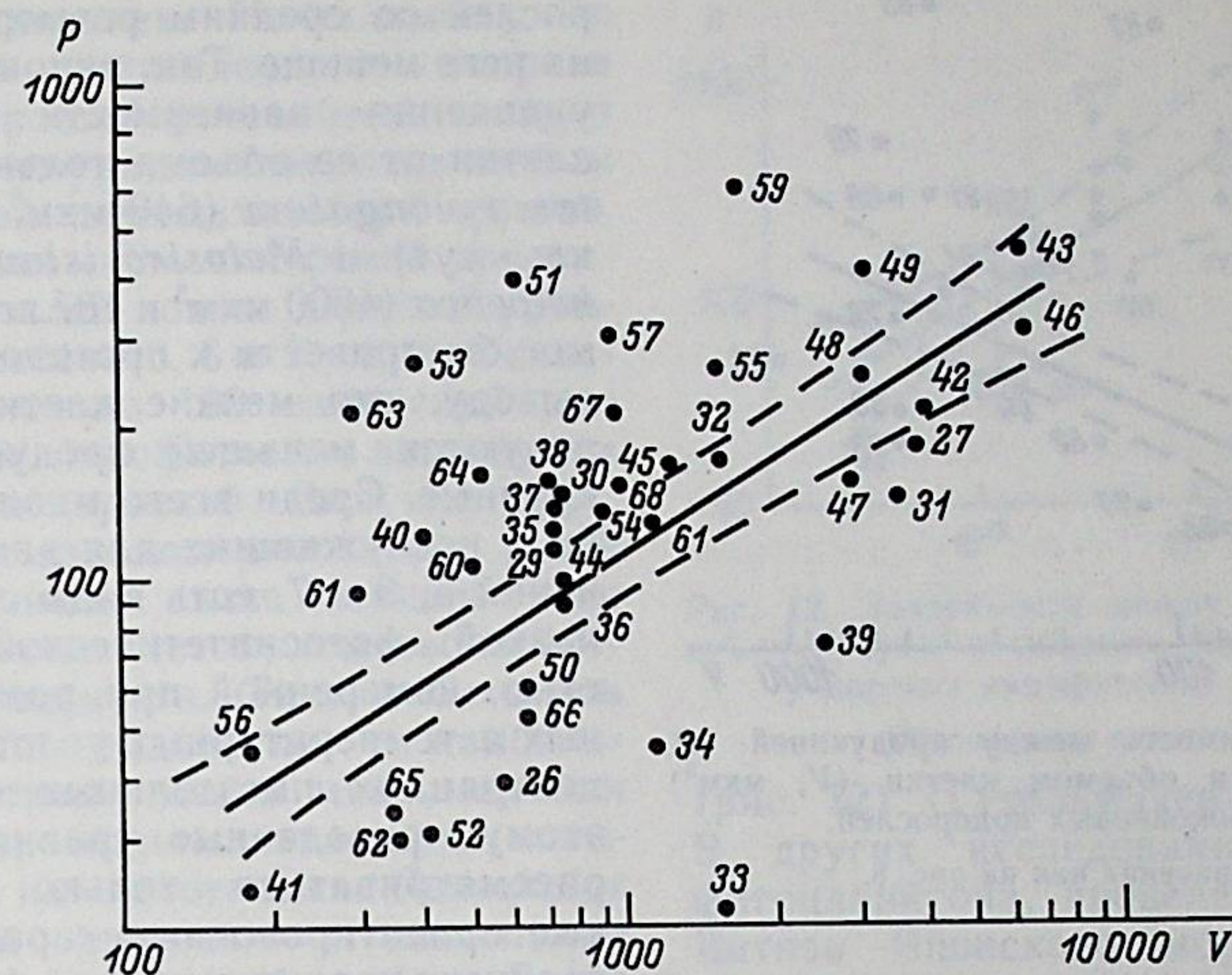


Рис. 8. Зависимость между продукцией (P , $\mu\text{гС/кл.} \cdot \text{сут}$) и объемом клетки (V , мкм^3) у диатомовых водорослей.

Цифра соответствует номеру вида в табл. 4. Приведены доверительные интервалы оценки линии регрессии или математического ожидания средних значений продукции при 95%-ном уровне значимости.

Для них имеется всего 2—3 измерения. Будущие исследования покажут, насколько велики различия скоростей фотосинтеза у хлорококковых при разных природных условиях.

Наибольший диапазон размеров, превышающий два порядка величин, был у синезеленых (2—365 мкм^3) (рис. 10). Намного ниже линии регрессии расположены значения для *Coelosphaerium kuetzingianum* из оз. Кривого, а выше — в основном для ладожских видов.

Биологический смысл рассчитанных уравнений 5, 6 и 7 состоит в том, что скорость продуцирования органического вещества водорослями возрастает с увеличением объема их клеток. Коэффициент пропорциональности a в уравнениях для хлорококковых и синезеленых был очень близок — 4.30—4.04, а для диатомовых в три раза ниже — 1.51. Коэффициент b , показывающий, как продукция клетки зависит от ее объема, изменялся от 0.420 до 0.618 и в среднем равнялся 0.500. Наклон линии регрессии особенно сильно зависит от скорости фотосинтеза у мелких или у крупных клеток, а величины продукций водо-

Диапазон объемов клеток хлорококковых был в пределах от 47 до 570 мкм^3 (рис. 9). Ладожские *Scenedesmus bijugatus* и *S. quadricauda* имели очень высокую фотосинтетическую активность, на порядок превышающую средний уровень для этого класса. Эти водоросли развивались в летний период в Волховской губе, в которой обычно отмечаются высокие концентрации биогенных элементов.

Для них имеется всего 2—3 измерения. Будущие исследования покажут, насколько велики различия скоростей фотосинтеза у хлорококковых при разных природных условиях.

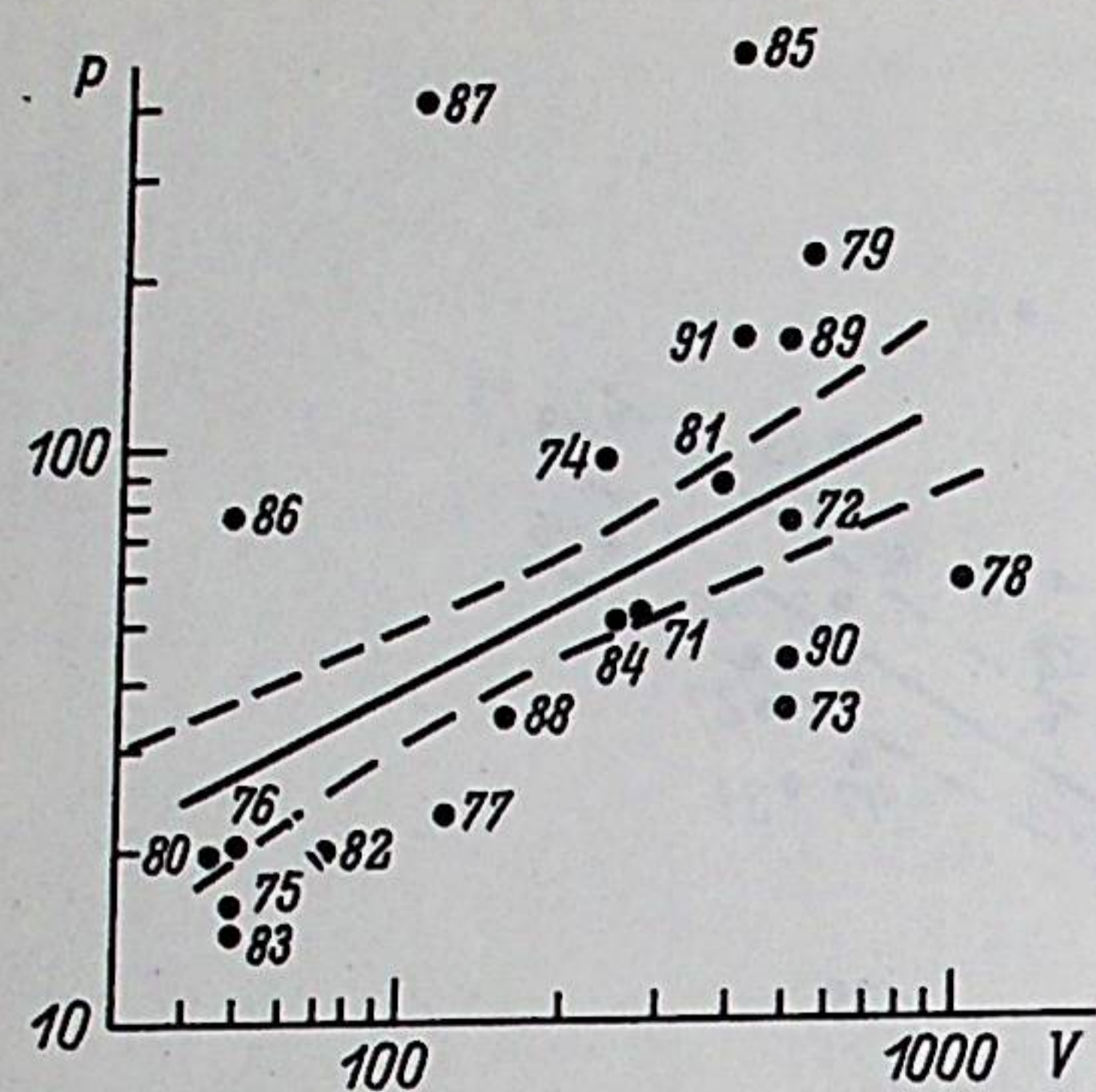


Рис. 9. Зависимость между продукцией (P , $\mu\text{гС/кл.} \cdot \text{сут}$) и объемом клетки (V , $\mu\text{м}^3$) у хлорококковых водорослей.

Обозначения как на рис. 8.

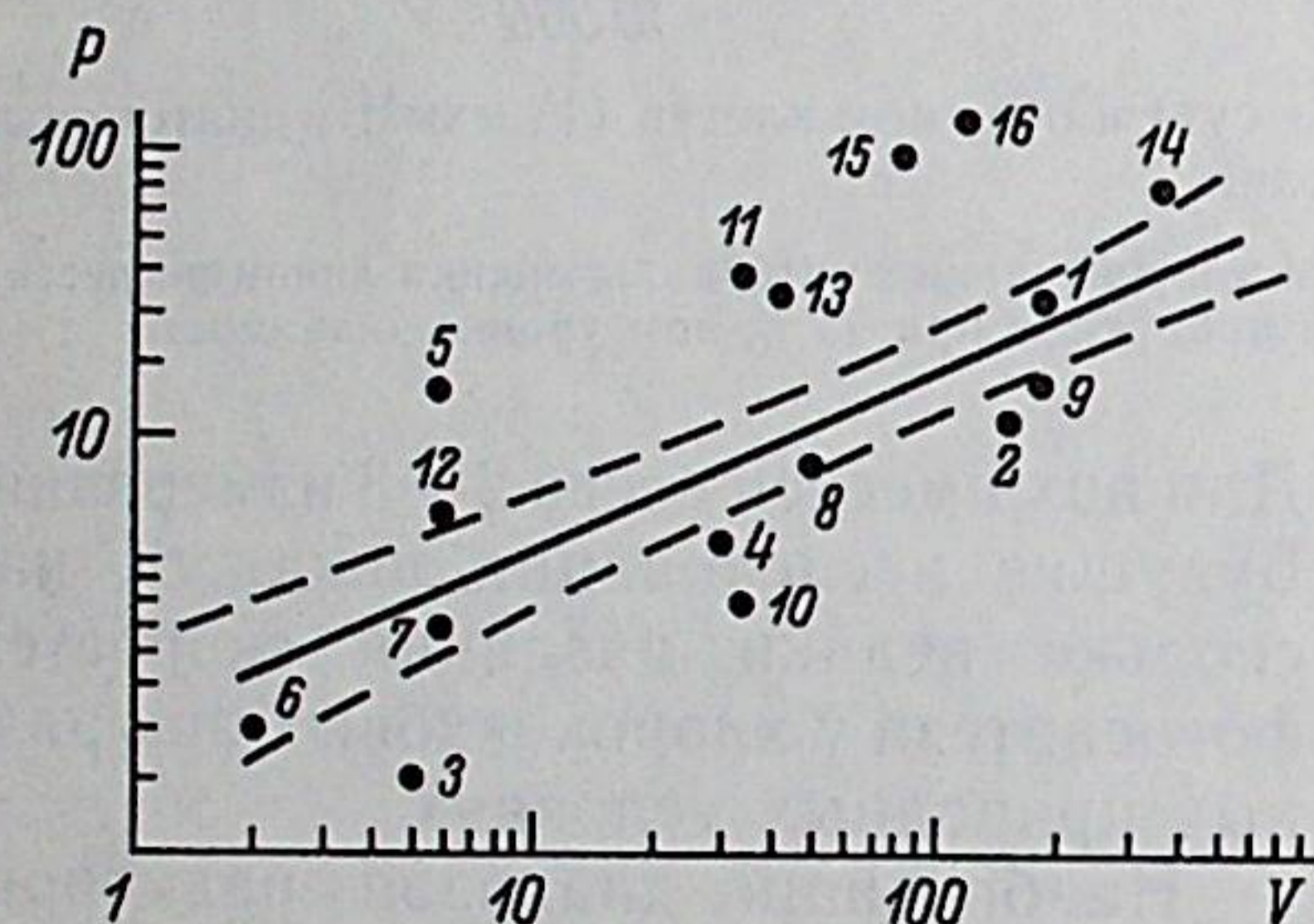


Рис. 10. Зависимость между продукцией (P , $\mu\text{гС/кл.} \cdot \text{сут}$) и объемом клетки (V , $\mu\text{м}^3$) у синезеленых водорослей.

Обозначения как на рис. 8.

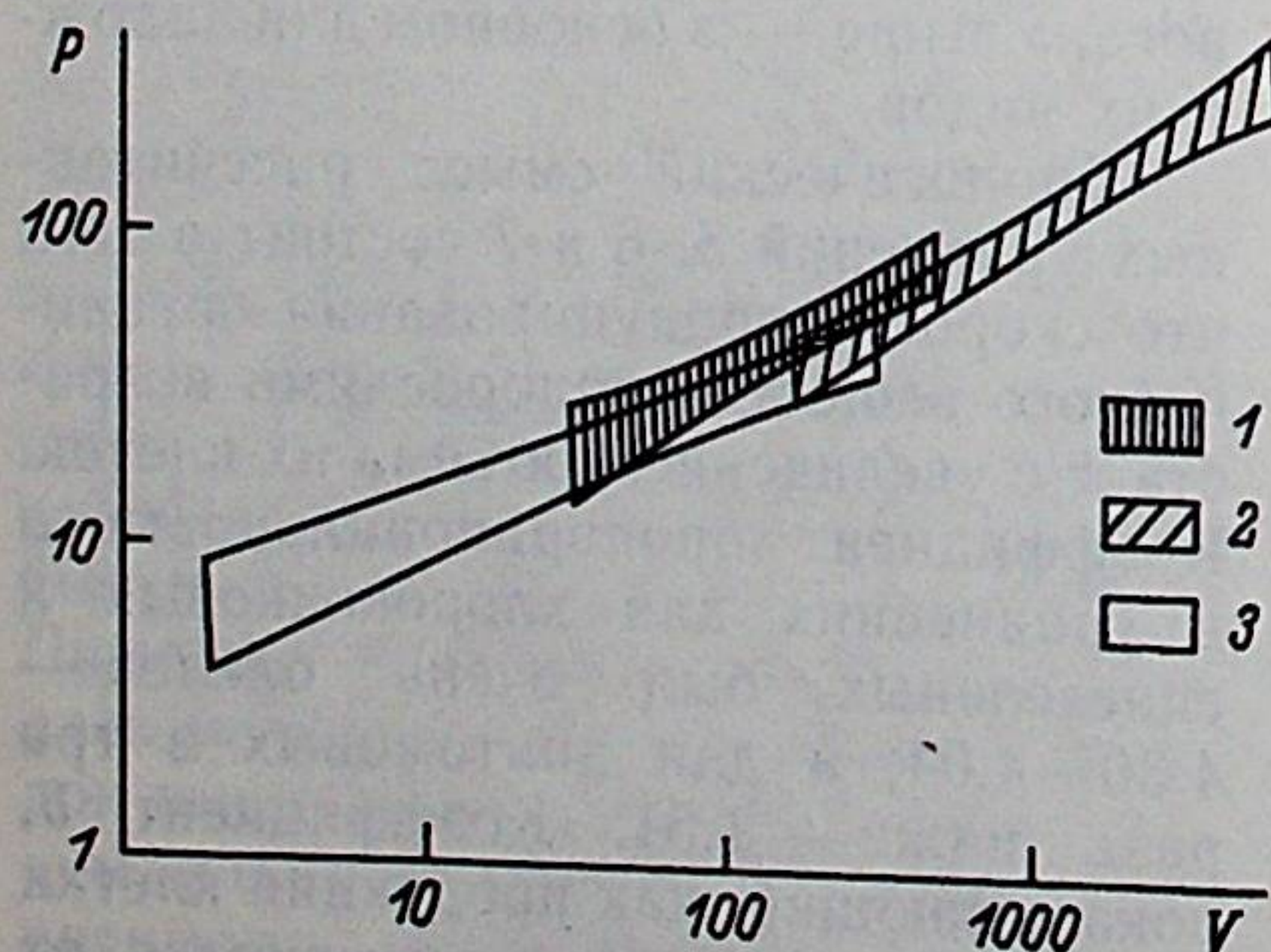


Рис. 11. Зависимость между продукцией (P , $\mu\text{гС/кл.} \cdot \text{сут}$) и объемом клеток (V , $\mu\text{м}^3$) у хлорококковых (1), диатомовых (2), синезеленых (3) водорослей.

Для зависимостей приведены доверительные интервалы оценки линий регрессии.

рослей со средним размером влияют на него меньше. Так, например, расчет уравнения зависимости продукции клетки от ее объема только для *Diatoma elongatum* ($640 \mu\text{м}^3$ и $391 \mu\text{гС/кл.} \cdot \text{сут}$) и *Melosira islandica* subsp. *helvetica* ($4000 \mu\text{м}^3$ и $187 \mu\text{гС/кл.} \cdot \text{сут}$) мог бы привести к противоположному выводу, что мелкие клетки характеризуются меньшей продукцией, чем крупные. Среди всего множества данных, послуживших для расчета уравнений 5, 6 и 7, есть виды с высокой и низкой фотосинтетической активностью, измеренной при разных погодных и температурных условиях и концентрациях питательных солей. Поэтому приведенные уравнения могут рассматриваться только как первые ориентировочные характеристики среднего уровня скорости фотосинтеза пресноводных водорослей трех основных систематических групп.

Сравнить среднюю скорость фотосинтеза хлорококковых, синезеленых и диатомовых оказалось довольно сложно, так как синезеленые в основном имеют клетки малых размеров, диатомовые, наоборот, больших, а хлорококковые занимают среднее положение (рис. 11). В данном случае крупные синезеленые были представлены 2, а мелкие диатомовые 5 видами. Для них было получено соответственно всего 12 и 20 измерений. Кроме того, в этих уравнениях крайние значения переменных имеют наибольшие доверительные интервалы и оцениваются менее точно, чем величины, близкие к средним для данного ряда наблюдений. Легко рассчитать, что, например, для клеток объемом в $200 \mu\text{м}^3$, т. е. при тех значениях независимого переменного, когда доверительные интервалы всех трех уравнений перекрываются, скорости фотосинтеза синезеленых, хлорококковых и диатомовых очень близки — соответственно 37.4, 51.9, 40.3 $\mu\text{гС/кл.} \cdot \text{сут}$. По мере удаления в обе стороны от предела размеров клеток, к которому относятся измерения в каждой группе, различия в скоростях фотосинтеза будут возрастать. Пока остается неясным, можно ли все три зависимости выразить

одним уравнением. По-видимому, до выяснения поставленного вопроса расчет скоростей фотосинтеза следует проводить по уравнениям, полученным для каждой систематической группы.

Основная часть измерений продукции водорослей вошла в расчет уравнений регрессии 5, 6 и 7, однако осталось еще около 100 измерений для золотистых, пиррофитовых, эвгленовых и других водорослей. Для них отмечена та же закономерность, что и для рассмотренных выше видов: чем больше объем клеток, тем выше скорость фотосинтеза. Так, у *Ceratium hirundinella*, водоросли с наибольшими клетками, была максимальная продукция, минимальная — у наименьших из золотистых *Stenokalyx densata* и средняя — у эвгленовых и десмидиевых (табл. 4). Легко убедиться, что зависимость между скоростью фотосинтеза и объемом клетки для этих видов может быть аппроксимирована уравнением для диатомовых. Только продукция сравнительно мелкой желтозеленой водоросли *Tribonema affine* (объем $250 \mu\text{м}^3$) была почти на порядок выше, чем у остальных клеток близкого объема. Этот высокопродуктивный вид сейчас играет основную роль в продукции фитопланктона Ладожского озера. За последние 20 лет его численность возросла почти в 10 раз. По-видимому, *T. affine* обладает высокой скоростью фотосинтеза, но полученные величины нуждаются в дополнительной проверке. Имеются данные, что в оз. Эри другой вид этого рода *T. utriculosum* способен к интенсивному развитию и даже вызывает цветение воды (Burns, Ross, 1971).

Для черноморских перидиней форма зависимости скорости фотосинтеза от объема клеток и параметры уравнений были очень близки к (4), (5), (6):

$$\lg P = (21.83 \pm 1.48) + (0.598 \pm 0.281) (\lg V - 4.344)$$

или

$$P = 3.85V^{0.598} \quad (8)$$

Коэффициент корреляции достоверен и равен 0.641, число пар значений 27

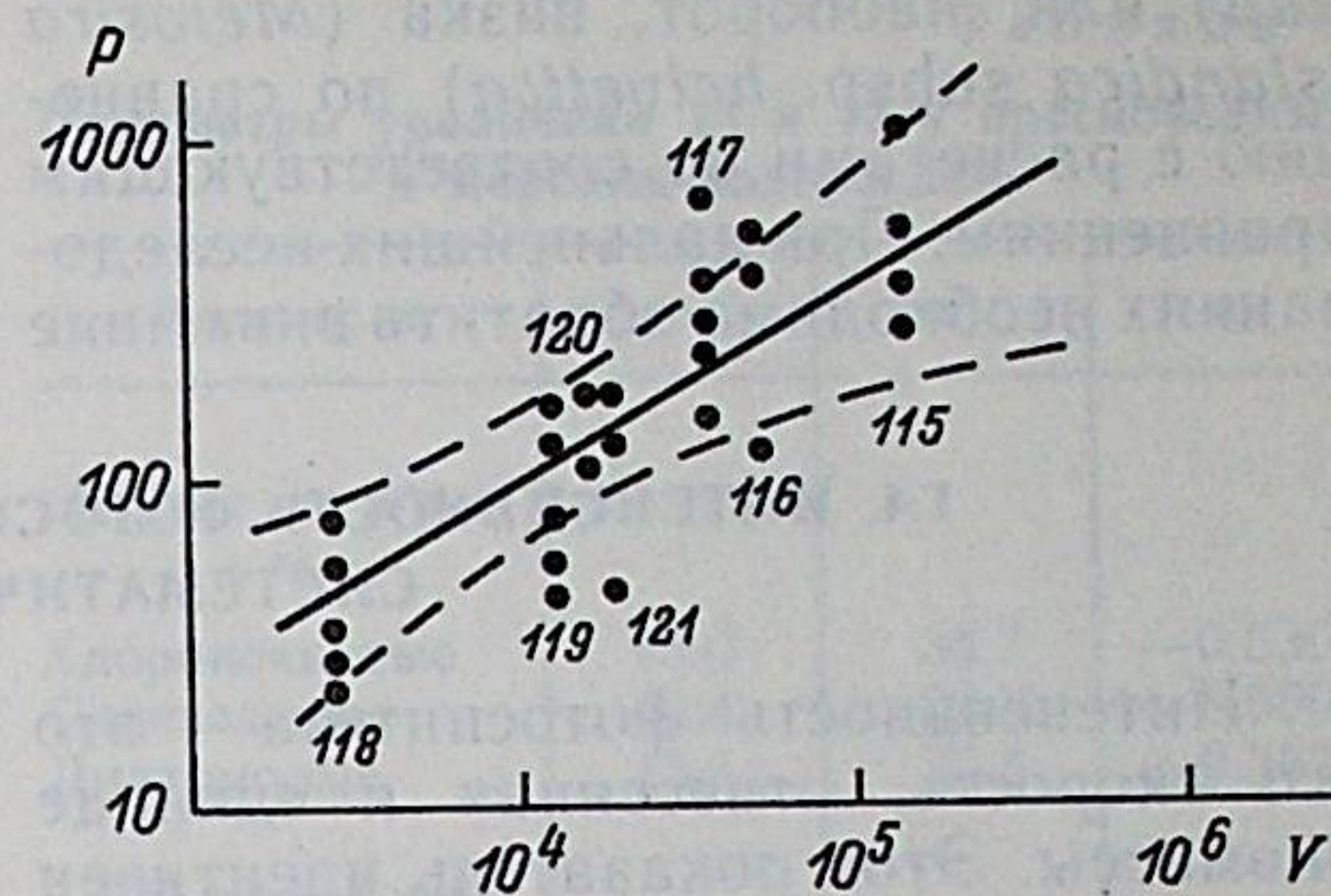


Рис. 12. Зависимость между продукцией (P , $\mu\text{гС/кл.} \cdot \text{сут}$) и объемом клетки (V , $\mu\text{м}^3$) у морских пиррофитовых водорослей.

Обозначения как на рис. 8.

(рис. 12) (Гутельмахер и др., 1980). В других исследованиях морского фитопланктона, проведенных в бухте Витязь Японского моря в период малых концентраций водорослей и низкой их фотосинтетической активности, была измерена продукция 7 видов диатомовых. У 6 из них скорость фотосинтеза возрастала пропорционально увеличению их объемов. Только продукция *Chaetoceros affinis* характеризовалась очень высокой величиной, на порядок выше, чем у близких по размеру видов. Поэтому для расчета параметров уравнения были использованы данные только для 6 видов:

$$\lg P = (10.64 \pm 0.48) + (0.528 \pm 0.081) (\lg V - 3.604)$$

или

$$P = 1.45V^{0.528} \quad (r = 0.989, n = 6). \quad (9)$$

Параметры уравнения 9, как и 5, передающего эту же зависимость для пресноводных диатомовых, оказались очень близки.

Таким образом, проведенные исследования дали возможность получить уравнения связи между продукцией и объемом клетки для хлорококковых, синезеленых, диатомовых водорослей пресных и пиррофитовых, диатомовых морских вод. Скорость фотосинтеза большинства видов хорошо характеризуется найденными зависимостями. Однако выявлен ряд видов, у которых продукция очень высока (*Diatoma elongatum*, *Tribonema affine*, *Scenedesmus bijugatus*, *S. quadricar-*

uda) или, наоборот, низка (*Melosira islandica* subsp. *helvetica*) по сравнению с расчетами по соответствующим уравнениям. При дальнейших исследованиях необходимо обратить внимание

1.4. ИНТЕНСИВНОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА ВОДОРΟΣЛЕЙ РАЗНЫХ СИСТЕМАТИЧЕСКИХ ГРУПП

Интенсивность фотосинтеза — это его скорость, отнесенная к единице биомассы. Этот показатель идентичен терминам «*P/V*-коэффициент» за единицу времени и «удельная продукция клетки» данного вида водоросли.

Полученные уравнения связи между скоростью фотосинтеза и объемом клетки для основных систематических групп фитопланктона вида $P = aV^b$ легко могут быть преобразованы в зависимость между интенсивностью продуцирования органического вещества и объемом клетки

$$P/V = aV^{b-1}. \quad (10)$$

Такое преобразование не представляет никаких затруднений. Однако чтобы P/V или P/V имели размерность сут^{-1} , продукция должна быть выражена в $\text{пгС/кл.} \cdot \text{сут}$, а объем клетки — в количестве содержащегося в ней органического углерода — пгС/кл. . Определение содержания углерода в клетках каждого данного вида фитопланктона в природных условиях представляет значительные трудности, так как одновременно в водоеме встречается большое число видов, разделить которые практически невозможно. Кроме того, эти определения должны проводиться вместе с измерениями продукции вида. В литературе имеются разрозненные и, к сожалению, еще недостаточно обобщенные сведения о содержании органического углерода в клетках водорослей, выращенных в культурах при разных условиях. Можно ли такие данные переносить на природные популяции тех же видов, пока неясно. Стрикланд (Strickland, 1960) обобщил небольшой, имевшийся в то время экспериментальный материал и пришел к выводу, что в сырой биомассе

на эти виды и на соотношение скоростей фотосинтеза хлорококковых, синезеленых и диатомовых водорослей, у которых объемы клеток близки.

фитопланктона содержится 9—15% органического углерода. В работах по Международной биологической программе принималось, что миллиграмм сырой биомассы водорослей равен 1 калории, или, по соответствующим коэффициентам пересчета, 0.094 мгС, что составляет около 10%. В литературе часто цитируется и принимается для расчетов зависимость между содержанием углерода в культурах морских водорослей и их объемом (Strathmann, 1967): для пиропитовых

$$C = 0.346V^{0.866}, \quad (11)$$

для диатомовых

$$C = 0.378V^{0.758}, \quad (12)$$

где C — содержание углерода в клетке, пг , V — ее объем, мкм^3 . Очень близкое уравнение получено для 7 видов морских диатомовых, культивируемых в лабораторных условиях:

$$C = 0.263V^{0.740 \pm 0.007} \quad (\text{Taguchi, 1976}). \quad (13)$$

Объемы клеток различались на пять порядков величин.

Из этих уравнений видно, что содержание углерода в клетке возрастает с увеличением ее объема, но на единицу биомассы немного снижается. Например, в клетках перидиней с объемами 10^3 , 10^4 и 10^5 мкм^3 , которые часто встречаются в морских водах, содержится соответственно 128, 1009 и 7413 пгС/кл. , а в единице биомассы — 12.8, 10.1 и 7.4% углерода, а у диатомовых с объемами 10^2 , 10^3 и 10^4 — соответственно 12, 71 и 408 пгС/кл. , или 12.0, 7.1 и 4.1% углерода. Приведенные расчеты показывают, что для наиболее часто встречающихся размеров клеток водорослей относительное содержание в их

биомассе органического углерода близко к 10%, но у крупных клеток оно значительно ниже. Аналогичные выводы получили Т. В. Павловская и Т. М. Кондратьева (1981), которые измеряли содержание углерода в клетках 17 видов диатомовых и динофлагеллят. Рассчитанные ими уравнения, по-видимому, достоверно не будут отличаться от (11) и (12).

Потребность в точной оценке содержания органического углерода в клетках массовых видов возникла из-за необходимости изучения продукции отдельных видов водорослей, но эта задача была поставлена недавно. Имеется очень мало данных по содержанию углерода в клетках определенных видов. Поэтому по примеру многих авторов пришлось принять содержание органического углерода в сырой биомассе водорослей равным 10%.

При этом условии зависимость между суточной интенсивностью фотосинтеза, или P/V -коэффициентом, и объемом клетки у основных систематических групп пресноводного и морского фитопланктона имеет вид

$$P/V = mV^n. \quad (14)$$

Коэффициенты уравнения представлены в табл. 5. Для сравнения величин m в этих уравнениях они были рассчитаны при среднем из всех значений показателя степени, равно -0.5 , с учетом среднего объема клетки каждой выборки. Тогда уравнение 14 выразится более простой зависимостью

$$P/V = m_1/\sqrt{V}. \quad (15)$$

Кажущиеся различия в коэффициенте m в уравнениях для пресноводных водорослей стали незначительными. Наибольший коэффициент m_1 получен для черноморских перидиней, опыты с которыми проводили в ясную солнечную погоду при температуре воды около 20 °С. Далее следуют тропические диатомовые, измерения продукции которых проводили при высоких показателях естественной освещенности (0.45—0.98 $\text{кал/см}^2 \cdot \text{мин}$) и температуры. Самый низкий коэффициент пропорциональности был у диа-

Таблица 5

Параметры уравнения 14 и 15 у пресноводных и морских водорослей

Водоросли	m	m_1	n
Пресноводные			
Хлорококковые	43.0	36.7	-0.530
Синезеленые	40.4	29.3	-0.580
Диатомовые	15.1	33.6	-0.382
Морские			
Пиропитовые	38.5	102.2	-0.402
Диатомовые	14.5	18.3	-0.472
Диатомовые ¹	98.2	73.7	-0.536

¹ Параметры уравнения рассчитаны по данным Л. В. Кузьменко и Л. М. Сергеевой (1981).

томовых из бухты Витязь. По-видимому, их интенсивность продуцирования ограничивалась низкой концентрацией биогенных элементов.

Кроме найденных зависимостей имеются аналогичные уравнения связи интенсивности фотосинтеза с объемом клетки для фитопланктона озер Кривого (Никулина, Гутельмахер, 1974), Ладожского (Гутельмахер, Петрова, 1982а) и Кличавского водохранилища (Desortova, 1976). Фитопланктон Ладоги был разделен на 3 группы: в первую вошли диатомовые, кроме *Melosira islandica* subsp. *helvetica* и *Diatoma elongatum*, для которых

$$P/V = 71/\sqrt{V}, \quad (16)$$

во вторую все синезеленые, зеленые и желтозеленые:

$$P/V = 104/\sqrt{V} \quad (17)$$

и в третью особо фотосинтетически активные виды — *Pediastrum boryanum*, *Scenedesmus bijugatus*, *Tribonema affine*, *Oscillatoria tenuis* и *Microcystis* sp.:

$$P/V = 118/\sqrt{V}. \quad (18)$$

В этих уравнениях m_1 в 2—4 раза выше, чем у других пресноводных водорослей. Эти различия могли бы быть еще больше, если бы из общих уравнений исключить ладожские виды. По-видимому, высокая интенсивность фотосинтеза в Ладоге объясняется происходящей значительной перест-

ройкой планктона в процессе эвтрофирования этого водоема.

Для фитопланктона олиготрофного оз. Кривого получили

$$P/B = 22.0V^{-0.52}, \text{ или } P/B = 19.5/\sqrt{V}. \quad (19)$$

Видно, что коэффициент пропорциональности в (19) наименьший. Низкая обеспеченность биогенными элементами и особенно фосфором (Озерцовская, 1975), вероятно, ограничивала скорость роста водорослей. Поэтому она была в 2 раза ниже среднего уровня и в 5—6 раз меньше, чем у ладожских форм. Дезортова (Desortova, 1976) по результатам своих опытов рассчитала уравнение для 20 видов

$$P/B = 108.6V^{-0.64}, \text{ или } P/B = 44.1/\sqrt{V}, \quad (20)$$

что довольно близко к найденным нами зависимостям.

Сравнение коэффициента пропорциональности в рассмотренных выше уравнениях свидетельствует о том, что его величина зависит от освещенности, обеспеченности биогенами и других факторов. Коэффициент n показывает, как изменение объема клетки влияет на интенсивность ее продуцирования. Так, если объем клетки возрастает в 100 раз, то ее P/B -коэффициент при $n = -0.5$ уменьшается в 10 раз, если в 1000 раз — то в 32 раза и так далее. Конечно, с увеличением объема происходит довольно резкое снижение интенсивности фотосинтеза. В уравнениях связи удельной продукции животных многих систематических групп и их массы при W стоит показатель степени, близкий к -0.25 (Винберг, 1966; Заика, 1972). Такие большие различия в показателях сте-

пени в подобных уравнениях для животных и растений скорее всего связаны с ориентировочно принятым нами одинаковым удельным содержанием углерода в клетках фитопланктона. При обработке результатов опытов с планктоном Черного моря мы воспользовались уравнением Стратмана (11) и получили зависимость (Гутельмахер и др., 1980)

$$P/B = 11.2V^{-0.266}. \quad (21)$$

Этот показатель степени очень близок к -0.25 и, следовательно, при увеличении объема клетки, например в 1000 раз, P/B -коэффициент снижается всего в 5.6 раза. Приходится еще раз повторить, что уравнения связи между содержанием углерода в водорослях и их объемом имеются только для культур морских диатомовых и пиррифитовых. Однако уже полученные данные показывают, что его относительное содержание в биомассе не постоянно. Оно ниже у крупных клеток, чем у мелких. Дальнейшее уточнение этого показателя, вероятно, устраним имеющиеся различия в наклонах линий регрессии уравнений связи между интенсивностью продуцирования и размерами животных и растений.

Независимо от нас к аналогичным выводам пришел Банзе (Banse, 1976), который считает, что для оценки скорости роста водорослей необходимо использовать массу клетки, выраженную не в величинах ее объема, а в содержании углерода. Проведя анализ 4 работ, в которых измерялась скорость роста клеток, имеющих разные объемы, он рассчитал такие же по форме уравнения, как и 4, но V выра-

зил в органическом углероде. Показатель степени находился в пределах от 0.75 до 0.94 (табл. 6). Однако доверительные интервалы этого коэффициента во всех уравнениях перекрывались и достоверно не отличались от 0.75. Разный наклон линий, по мнению этого автора, отражал неодинаковые условия культивирования видов и стадии роста. Поэтому он считает, что в уравнении связи между скоростью роста водорослей и их массой показатель степени должен быть 0.75, а в зависимости между удельной скоростью роста и массой клетки -0.25 .

В подтверждение вышеизложенных соображений можно привести экспериментальные данные Тагуши (Taguchi, 1976), который измерил скорость фотосинтеза у культур видов диатомовых и получил показатель степени в уравнении 4, равный 0.49 ± 0.08 . Для этих же видов он приводит содержание углерода (уравнение 13). Легко убедиться, что в уравнении удельной скорости роста показатель степени будет равен $0.49 - 0.74 = -0.25$. Следовательно, при расчете индивидуальной массы клеток, выраженной в органическом углероде, для двух основных систематических групп морского фитопланктона диатомовых и пиррифитовых получены зависимости между интенсивностью продуцирования и массой клетки, в которых показатель степени близок -0.25 .

Не вызывает никаких сомнений, что единица биомассы мелких видов значительно продуктивнее, чем крупных. Нам не удалось выделить систематические группы, обладающие высокой или низкой скоростью фотосинтеза. Напротив, среди всех систематических групп были виды с очень высокими P/B -коэффициентами: *Diatoma elongatum*, *Tribonema affine*, *Oscillatoria tenuis*, *Scenedesmus bijugatus* и другие. Независимо от систематического положения интенсивность фотосинтеза будет возрастать с уменьшением размера клеток (рис. 13). Однако синезеленые обычно имеют мелкие клетки, диатомовые — крупные, а хлорококковые занимают промежуточное положение. Поэтому единица

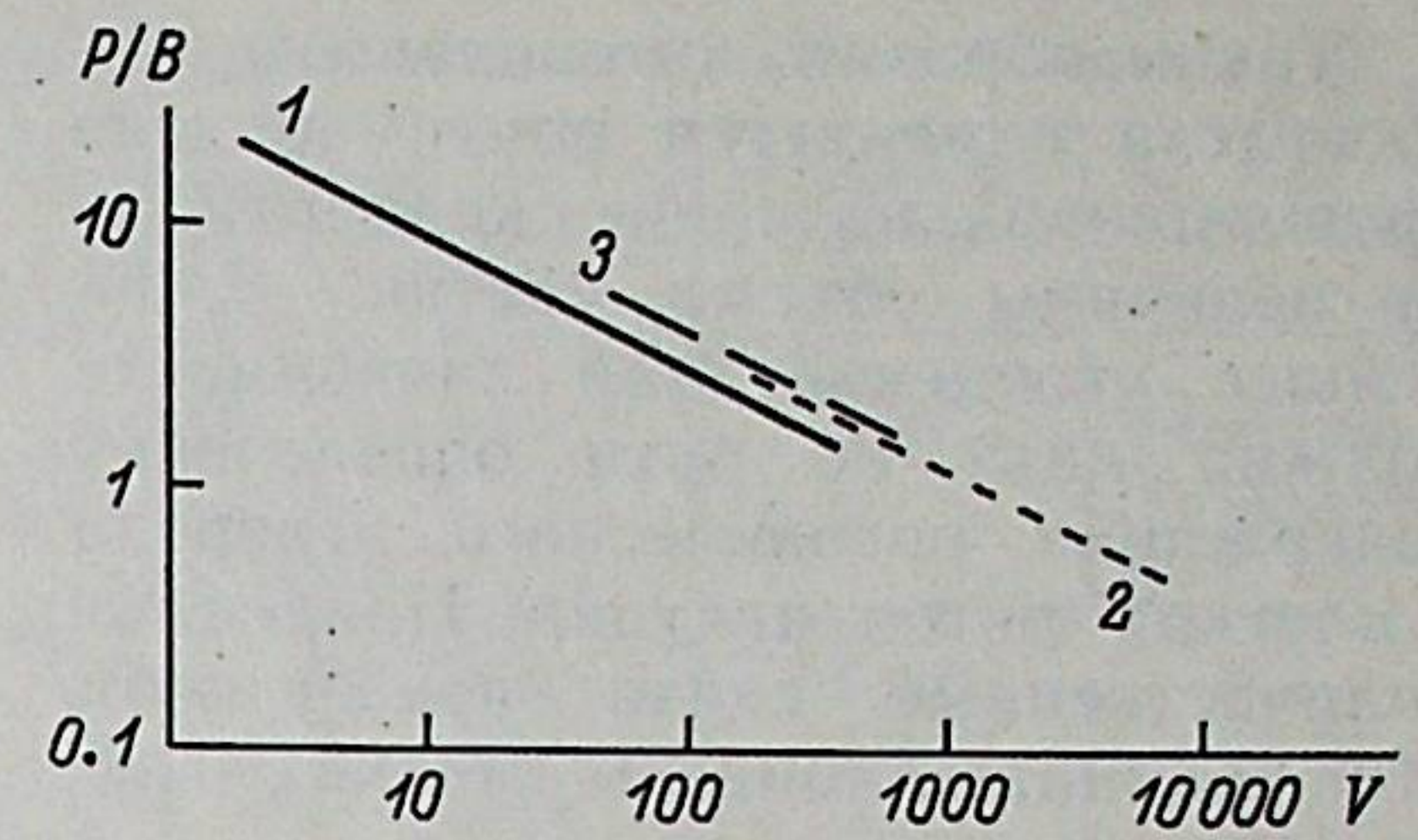


Рис. 13. Зависимость между суточным P/B -коэффициентом и объемом клеток (V , мкм^3) у синезеленых (1), диатомовых (2) и хлорококковых (3) водорослей.

биомассы синезеленых будет синтезировать значительно больше органического вещества, чем диатомовых. Это имеет большое значение при прогнозировании возможных изменений биопродуктивности водоема под влиянием антропогенного эвтрофирования.

Обычно при эвтрофировании в планктоне происходит постепенная смена крупных диатомовых на мелкие синезеленые. Диатомовые и синезеленые одинаковой биомассы со средним объемом клетки порядка 1000 или 50 мкм^3 по интенсивности продуцирования будут различаться почти в 5 раз. Такое явление мы наблюдали на Ладожском озере, в котором происходит вытеснение крупных диатомовых мелкими синезелеными и желтозелеными. Так, в 4 наиболее характерных раннелетних альгологических комплексах, названных по доминирующим видам, величины биомассы были довольно близки, а продукция различалась почти в 10 раз (табл. 7) (Петрова, Гутельмахер, 1982а). Причем наиболее продуктивными были комплексы с преобладанием мелких клеток.

Таблица 7

Биомасса (B , мкг/л) и продукция (P , $\text{мкгС/л} \cdot \text{сут}$) раннелетних комплексов планктона Ладожского озера

Комплекс	B	P
<i>Melosira italica</i> — <i>Asterionella</i>	320	39
<i>Asterionella</i>	650	84
<i>Oscillatoria</i>	200	214
<i>Tribonema</i> — <i>Asterionella</i> — <i>Diatoma</i>	430	694

Таблица 6
Параметры уравнения $\lg P = -\lg a + b \lg W$, где P — продукция, $\text{мгС/кл} \cdot \text{ч}$, W — масса, мгС/кл , $t = 20^\circ \text{C}$ (Banse, 1976)

Число наблюдений	Число видов	Пределы размеров, мгС	$\lg a$	b	Доверительный интервал b	Коэффициент корреляции	Источник
11	8	4—1270	—1.25	0.94	0.72—1.16	0.954	Eppley, Sloan, 1965
9	9	4—10200	—1.08	0.87	0.77—0.96	0.993	
11	11	0.4—13400	—1.19	0.94	0.83—1.05	0.988	Parsons et al., 1961
14	14	3—1200	—0.91	0.75	0.65—0.85	0.960	

Скорость роста планктонных водорослей, измеренная альгологическим методом

Водоросли	Число наблюдений	Число делений, сут ⁻¹		P/B-коэффициент, сут ⁻¹	Источник
		пределы	среднее		
<i>Melosira baicalensis</i>	4	0.57—0.80	0.71	0.49	Антипова, Загоренко, 1971
<i>M. islandica</i>	4	0.26—1.09	0.55	0.38	Тот же
<i>Stephanodiscus binderanus</i>	1	—	0.44	0.30	»
<i>Synedra acus</i>	5	0.58—1.20	0.80	0.55	»
<i>Peridinium baicalense</i>	2	0.31—0.47	0.39	0.27	»
<i>Gymnodinium baicalense</i> var. <i>minor</i>	3	1.41—1.85	1.57	1.08	»
<i>Stephanodiscus tenuis</i>	2	0.3—0.7	0.50	0.34	Елизарова, 1981
<i>S. binderanus</i>	2	0.3—1.0	0.65	0.45	Тот же
<i>Diatoma elongatum</i>	2	0.9—1.2	1.05	0.72	»
<i>Asterionella formosa</i>	1	—	1.00	0.69	»
<i>Skeletonema subsalsum</i>	1	—	1.70	1.55	»

Таблица 9

Объем клеток, суточный P/B-коэффициент и число делений у исследованных видов фитопланктона

Водоросли	Объем клеток, мкм ³	Суточный P/B-коэффициент	I	II
<i>Exuviaella cordata</i>	3000	1.34	1.93	2.4
<i>E. compressa</i>	14000	0.89	1.29	—
<i>Peridinium steinii</i>	17500	0.83	1.20	1.6
<i>Prorocentrum micans</i>	19000	0.82	1.19	2.5
<i>Ceratium furca</i>	40000	0.67	0.97	0.5
<i>C. fusus</i>	50000	0.63	0.91	1.0
<i>C. tripos</i>	154000	0.47	0.68	—

Примечание. I — число делений, рассчитанное на основании полученных P/B-коэффициентов; II — число делений, рассчитанное по максимальной скорости деления водорослей в культурах (Ланская, 1971).

Таким образом, интенсивность фотосинтеза изменяется почти обратно пропорционально корню квадратному из величины объема клетки. Дальнейшее уточнение этой зависимости должно идти по пути определения содержания органического углерода в клетках фитопланктона. Найденные количественные связи показывают, что единица биомассы мелких кле-

ток значительно продуктивнее, чем крупных.

Поэтому синезеленые и зеленые водоросли с мелкими клетками имеют более высокие P/B-коэффициенты, чем крупные диатомовые и пиррофитовые. Это необходимо учитывать для оценки биологической продуктивности водоема при смене видового состава фитопланктона.

1.5. СРАВНЕНИЕ СКОРОСТЕЙ РОСТА ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ ВОДОРΟΣЛЕЙ, ИЗМЕРЕННЫХ РАЗНЫМИ МЕТОДАМИ

Продукцию отдельных видов фитопланктона в естественных условиях в основном измеряют с помощью автордиографического и альгологического методов. Применяя первый способ, находят продукцию данного вида, его P/B-коэффициент. С помощью второго метода чаще всего определяют прирост водорослей за время экспозиции, который затем используют для расчета числа клеточных делений за сутки, или времени генерации. При делении клетки пополам ее P/B-коэффициент за сутки равен

$$P/B = k \ln 2, \text{ или } P/B = 0.69k, \quad (22)$$

где k — число делений за сутки. Тогда

$$k = \frac{P}{B} \cdot \frac{1}{\ln 2},$$

или:

$$k = 1.44 P/B \text{ (Занка, 1983)}. \quad (23)$$

При делении клетки на четыре части эти уравнения будут иметь вид

$$P/B = k \ln 4,$$

$$k = \frac{P}{B} \cdot \frac{1}{\ln 4}, \text{ или } k = 0.72 P/B. \quad (24)$$

Расчет по этим уравнениям показывает, что для получения суточных P/B-коэффициентов от 1 до 10 клетка должна делиться на две части от 1.4 до 14.4 раза в сутки или от 0.72 до 7.2 при делении на четыре дочерние особи и дорости до размера материнской клетки. Используя уравнения 22—24, попытаемся сравнить результаты, полученные разными методами

для отдельных видов фитопланктона морских и пресных вод.

Изучение продукции отдельных видов альгологическим методом проведено на Байкале (Антипова, Загоренко, 1971) и на Рыбинском водохранилище (Елизарова, 1981). В обоих случаях в основном исследовались диатомовые. На Байкале опыты проводили в марте—апреле при температуре воды 0.7 °С, на водохранилище весной, летом и осенью. Больших различий между нашими данными (табл. 4) и результатами, полученными альгологическим методом, не обнаружено (табл. 8). Напротив, P/B-коэффициенты *Melosira islandica* в Байкале и в Ладоге полностью совпали, что еще раз свидетельствует о низкой продуктивности этого характерного обитателя холодноводных глубоких водоемов. Скорость роста других видов была в Ладоге в 1.5—2.0 раза выше, чем в этих двух водоемах. Например, для *Asterionella formosa* по нашим 35 наблюдениям получен средний P/B-коэффициент 2.1, В. А. Елизарова (1981) приводит величину 0.69. Однако эта водоросль способна размножаться значительно быстрее — 2.2—2.4 деления в сутки (Lund, 1950), что соответствует P/B-коэффициенту, равному 1.52—1.66. Для протококковых и синезеленых скорость роста значительно выше, но если принять во внимание, что сценедесмус делится на четыре части, то при суточном P/B-коэффициенте 10—40 ему необходимо делиться 7.2—28.8 раза,

что вряд ли может быть реальным. Конечно, эти величины были получены в короткие промежутки времени, в период штиля на Ладоге. Насколько они реальны, предстоит еще исследовать.

Для морского фитопланктона имеется много данных, полученных альгологическим методом (Кондратьева, 1961, 1977; Сеничева, Роухияйнен, 1978). В зависимости от конкретных условий в море, размерного состава видов число их делений за сутки составляет от 0.6 до 4. В некоторых случаях для *Gyrodinium pusillum* и *Glenodinium paululum* (объем клеток около 1000 мкм³) приводятся величины, равные 7 (Кондратьева, 1977), что соответствует P/B-коэф-

фициенту 4.8. Конечно, осуществляемый по формулам расчет правомерен при условии, что содержание органического вещества в материнской клетке и в дочерних в конце экспозиции одинаково. Необходимо отметить, что для очень крупных, медленно делящихся клеток, например *Ceratium*, с помощью альгологического метода данные не были получены. Поэтому мы сравнили скорость роста черноморских перидиней, измеренную в 64-м рейсе «Витязя», с максимальным числом делений в культурах при естественной освещенности (Ланская, 1971). Скорость деления в культурах по сравнению с природными условиями для *Prorocentrum micans* была в 2 раза больше, а для остальных видов

расхождения были незначительными (табл. 9).

Даже рассмотрение небольшого количества данных, полученных автордиографическим и альгологическим методами, показывает, что они дают сравнимые результаты, которые могут быть использованы для оценки

1.6. ОБЩИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ФОТОСИНТЕЗЕ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ ВОДОРΟΣЛЕЙ В ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЯХ

Полученные с помощью автордиографического метода величины продукции почти для 100 массовых видов пресноводного и морского фитопланктона и рассчитанные на их основе количественные зависимости между интенсивностью фотосинтеза и объемом клетки дают возможность оценить роль доминирующих видов водорослей в синтезе органического вещества. Теперь, используя найденные закономерности, можно рассчитать, как изменение среднего размера клетки фитопланктона влияет на его P/B -коэффициент. Например, при диаметре шаровидных клеток 5, 25, 50 и 75 мкм (объем 65, 8200, 65000 и 221000 мкм³) их суточная интенсивность фотосинтеза равна 4, 0.4, 0.1 и 0.07 (уравнение 15). Выбранные размеры водорослей не случайны. Организмы меньше 5 мкм относятся к ультрапланктону, от 5 до 25 или до 50 — к наннопланктону и оставшуюся размерную группу — к микропланктону, или сетному планктону (Киселев, 1969). Видно, что скорость роста единицы биомассы ультрафитопланктона почти в 10 раз выше, чем у наннофитопланктона, и более чем в 50 раз выше, чем у микропланктонных водорослей. Поэтому доля мелких водорослей в общей продукции более значима, чем в биомассе. При равном относительном значении в продукции ультра- и микроводорослей различия их в биомассе могут достигать 50 раз. В литературе неоднократно высказывалось мнение, что мелкий фитопланктон характеризуется гораздо большей интенсивностью продуцирования, чем крупный. Это мнение осно-

роли отдельных видов водорослей в первичной продукции планктона. Однако одновременно измерить скорость размножения всего природного сообщества, состоящего из быстрых и медленно делящихся клеток, с помощью альгологического метода не всегда удается.

вано на экспериментах, в которых природную воду фильтровали через набор специальных нейлоновых газовых фильтров с разным диаметром отверстий и измеряли первичную продукцию и биомассу планктона в каждой размерной фракции. Так, в озерах Новой Зеландии ультрапланктон по биомассе составлял 11—35 %, а по скорости фотосинтеза 33—76 % от общей величины (Paerl, 1977). В небольшом эвтрофном оз. Гертель, расположенном около Монреаля, водоросли объемом меньше 64 мкм синтезировали в течение года 75—79 % продукции, почти половина суммарного фотосинтеза приходилась на долю организмов с объемом меньше 20 мкм. Сетной планктон (объем > 64 мкм) всегда составлял более половины биомассы всего фитопланктона, но никогда не создавал и половины продукции (Kalf, 1972). Наннопланктон в морских водах играет еще большую роль. В Каштелянском заливе Адриатического моря на его долю приходилось 68 % годовой продукции и 58 % биомассы (Pucher-Petkovic Nomen, 1979), в водах Канарского течения при круглогодичных исследованиях — до 97 % (Braun, Real, 1981), в летний период в нижней части эстуария реки Гудзон — 92 % от всей первичной продукции (Malome, 1977). Соответственно величины P/B -коэффициентов у водорослей малых размеров в этих исследованиях были выше. Может создаться впечатление, что, применяя менее трудоемкие методы, можно получить верное представление о продуктивности отдельных размерных групп

фитопланктона. Однако если учесть, что колониальные водоросли, особенно синезеленые, имеют очень мелкие клетки, но крупные колонии, то при фильтрации они попадут в крупные фракции, хотя их клетки имеют очень малые размеры, что даст неверное представление о их роли в фотосинтезе планктона.

Доля наннофитопланктона в биомассе олиготрофных озер выше, чем в более продуктивных водоемах (Gliwicz, 1969; Wojciechowska, 1976), но значительных различий в интенсивности фотосинтеза фитопланктона обычно не наблюдается. Напротив, значения суточных P/B -коэффициентов водорослей низкопродуктивных водоемов ниже из-за недостаточной обеспеченности биогенными элементами. Большой опыт удобрения водоемов (Винберг, Ляхнович, 1965) наглядно показывает, что скорость роста альгофлоры возрастает с добавлением в воду минеральных солей. Поэтому только одно наличие мелкого фитопланктона еще не свидетельствует о высокой фотосинтетической активности планктона.

Другой важный вопрос связан с зависимостью фотосинтеза от видового состава фитопланктона. В результате исследований нами было показано, что единица биомассы мелких синезеленых значительно продуктивнее зеленых и диатомовых, которые обычно имеют более крупные размеры. Однако, обобщив большой литературный материал и собственные результаты, Т. М. Михеева (1970, 1977) пришла к выводу, что величины фотосинтетической активности водорослей разного систематического положения в среднем близки. Но если даже рассмотреть ее данные с нашей точки зрения, то в тех случаях, когда синезеленые составляли более 50 % от общей биомассы, а диатомовые около 10 %, интенсивность продуцирования всего планктона была выше. В наших исследованиях на Ладожском озере (Петрова, Гутельмахер, 1982а) комплексы с преобладанием синезеленых всегда имели значительно большую фотосинтетическую актив-

ность, чем при доминировании диатомовых.

Весьма интересно сравнить фотосинтетическую активность отдельных видов морского и пресноводного фитопланктона. Однако при таком сравнении необходимо помнить, что основная часть измерений первичной продукции озерного планктона проведена на водоемах северо-запада, а морского — на юге СССР или даже в тропиках (Кузьменко, Сергеева, 1981). Кроме того, таких измерений имеется значительно больше для пресноводного, чем для морского планктона, и на озерах они проводились в течение почти всего вегетационного сезона. Самая большая величина коэффициента пропорциональности m , в уравнении 15 получена для морских пиропитовых. Действительно, *Ceratium fusus*, *C. tripos*, *C. furca* имели P/B -коэффициенты в 2 раза больше, чем пресноводный вид этого же рода. Однако интенсивность продуцирования диатомовых Ладожского озера (уравнение 16) и тропической части Индийского океана (табл. 5) характеризовалась одинаковыми уравнениями. По-видимому, в одном случае хорошая обеспеченность биогенными элементами, а в другом — высокая естественная освещенность и температура создавали благоприятные условия для роста фитопланктона. Имеющийся материал еще не достаточно для определенных выводов, но важно, что резких различий в интенсивности продуцирования морских и пресноводных водорослей пока обнаружить не удалось.

Кратко резюмируя основные результаты, полученные нами, необходимо отметить, что впервые найдены количественные зависимости между скоростью фотосинтеза и объемом клеток хлорококковых, синезеленых и диатомовых пресных вод, пиропитовых и диатомовых морских вод. Выявлены виды, продукция которых очень высока (*Diatoma elongatum*, *Tribonema affine*, *Scenedesmus bijugatus*, *S. quadricauda*) или, наоборот, низка (*Melosira islandica* subsp. *helvetica*) по сравнению с расчетами по соответ-

ствующим уравнениям. Интенсивность фотосинтеза изменяется почти обратно пропорционально корню квадратному из величины объема клетки. Дальнейшее уточнение этой связи должно идти по пути определения содержания органического углерода в клетках фитопланктона. Рассмотренные выше примеры свидетельствуют о том, что показатель степени в уравнениях удельной скорости продуцирования и массы клетки морских диатомовых и пиррофитовых водорослей, выраженной в органическом углероде, имеет вели-

чину, близкую к -0.25 . Найденные количественные связи показывают, что единица биомассы водорослей с малыми размерами клеток значительно продуктивнее, чем с крупными, независимо от их видовой принадлежности.

Поэтому синезеленые и хлорококковые с мелкими размерами клеток имеют более высокие P/V -коэффициенты, чем крупные диатомовые и пиррофитовые. Следовательно, их роль в трансформации вещества и энергии в экосистеме водоемов более значима

ВЫЕДАНИЕ ПИЩЕВОЙ ВЗВЕСИ, ОСНОВНЫЕ КОМПОНЕНТЫ РАЦИОНА И ИЗБИРАНИЕ ПИЩИ ПЛАНКТОННЫМИ РАКООБРАЗНЫМИ

Взвешенное органическое вещество морских и пресных вод, служащее пищей зоопланктону, состоит из водорослей, бактерий и детрита. Среди природного фитопланктона есть виды разных размеров и формы, колониальные и одиночные. Неодинаковой морфологией и химическим составом характеризуются бактериальные клетки и частицы детрита. Что входит в рацион рачков? Какие закономерности лежат в основе избирательности их питания? Решение этих задач необходимо для понимания взаимоотношений между ракообразными и источниками их питания и всего метаболизма планктона в целом.

При доминировании водорослей в рационе рачков в водоеме будет преобладать пастбищная пищевая цепь, т. е. энергия будет трансформироваться наиболее эффективно: от продуцентов к первичным консументам. При развитии непотребляемых видов фитопланктона их органическое вещество будет превращаться в детрит и бактериальную биомассу и только после этого станет доступным фильтраторам зоопланктона. Кроме того, соотношение отдельных видов водорослей в планктоне, их количество, как и бактерий и детрита, зависят от выедания. Поэтому становится очевидной необходимость выяснения состава рациона и тех закономерностей, на основе которых происходит его формирование в природных условиях.

Исследование питания рачков в природных условиях начато еще

Науманном (Naumann, 1918, 1921) и В. М. Рыловым (1930). Они показали, что в рацион животных входят основные компоненты взвешенного органического вещества. Однако из-за большого разнообразия видового состава фитопланктона и сложности количественного учета частиц детрита и микроорганизмов в естественных условиях изучение питания планктонных животных долгое время проводили на культурах водорослей, бактерий и на других потребляемых рачками объектах. Благодаря многочисленным лабораторным экспериментам были детально разработаны главные методические приемы, которые затем применяли или усовершенствовали для анализа питания животных в естественных условиях. Питание зоопланктона изучается более 50 лет. Накоплен большой материал, включающий результаты исследований, которые были проведены в основном на культурах животных и потребляемых ими водорослей; этот материал уже обобщен в обзорах и сводках (Гутельмахер, 1974в; Сушня, 1975; Монаков, 1976; Copover, 1978b). Однако количество новых данных, полученных в близких к природным условиям с использованием современной техники и новых оригинальных приемов, увеличивается из года в год. Поэтому необходимо знать и критически рассмотреть методы изучения питания, состав пищи и ее избирательность, чтобы выяснить общие закономерности потребления взвеси планктонными ракообразными в природных условиях.

2.1. МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ФИЛЬТРАЦИОННОГО ПИТАНИЯ

Рассматриваемые способы исследования состава рациона и скорости потребления пищи применяются не только для изучения питания рачков-фильтраторов, но и для других беспозвоночных: губок (Frost, 1980), коловраток (Эрман, 1956; Кутикова, Гутельмахер, 1978), циклопов (Вардапетян, 1972; Иванова, Гутельмахер, 1977), моллюсков (Гутельмахер, Алимов, 1979). Следовательно, методические вопросы важны при изучении питания водных животных многих систематических групп, что придает им более общее значение.

Лабораторные методы исследования детально обсуждены в соответствующих обзорах (Гутельмахер, 1974в; Сущеня, 1975; Монаков, 1976; Петипа, 1981). Поэтому остановимся только на основных выводах, полученных в этих работах, и подробно рассмотрим способы изучения питания в природных или в близких к ним условиях.

Все методы можно разделить на несколько основных групп: анализ содержимого кишечника рачков, нахождение концентрации частиц в среде до и после того, как в ней находились опытные животные, использование пищи, меченой радиоактивными изотопами, и расчетный метод, основанный на использовании балансового равенства.

Представление об источниках питания в естественных условиях можно получить из анализа содержимого кишечника рачков. Для этого животных выбирают из планктонных проб, тщательно промывают от водорослей, часто прилипающих к покровам тела, конечностям и антеннам, и кладут на предметное стекло. Препарат покрывают покровным стеклом и слегка на него надавливают. Содержимое кишечника анализируют при 100- или 400-кратном увеличении микроскопа. Животные становятся более прозрачными при добавлении нескольких капель 1—6 %-ного раствора гипохлорида натрия (Infante, 1978a). Непрозрачные хитиновые

покровы крупных копепод мы просветляли жидкостью Фора, состоящей из дистиллированной воды (50 г), хлоралгидрата (200), глицерина (20), сухого гуммиарабика (30). Сначала гуммиарабик растворяют в воде, затем добавляют глицерин и хлоралгидрат. Эту смесь в банке с притертой пробкой ставят в термостат с температурой около 60 °С. После того как содержимое банки растворится, смесь фильтруют в термостате через стекловату. Хранят эту смесь в плотно закрытой банке, в темноте (Панкратова, 1970). Для просветления 10 взрослых особей *Calanus helgolandicus* 1—2 капли жидкости наносили на предметное стекло и в нее помещали рачков. Просмотр содержимого кишечника проводили через 4—10 ч, как описано выше. Просветление мелких рачков происходит значительно быстрее — за 20—30 мин.

По хорошо сохранившимся фрагментам или целым клеткам водорослей можно определить их видовую принадлежность и установить размер потребляемых ими частиц. Когда в воде основная часть взвешенного органического вещества представлена детритом или водорослями, плохо сохраняющимися в кишечнике, размер потребляемых рачками пищевых объектов можно установить, сравнивая размерное распределение искусственных частиц в среде и в кишечнике рачка. В опытах с *Calanus helgolandicus* в 64-м рейсе НИС «Витязь» искусственными частицами служили зерна картофельного и кукурузного крахмала, которые в течение суток до использования их в опыте хранили в холодильнике в профильтрованной воде для набухания. Затем эту суспензию определенной концентрации ($5 \cdot 10^5$ зерен/мл) разливали по склянкам и помещали туда животных. Крахмальные зерна быстро оседают. Поэтому каждые 5 мин экспериментальные сосуды переворачивали на 180°. После 2-часовой экспозиции рачков фиксировали раствором Люголя. Благодаря тому что этот фик-

сатор содержит иод, крахмальные зерна синели и после просветления рачков были хорошо видны (Heegkloss, Gutelmacher, 1980).

Анализ уже образовавшихся у копепод фекальных комков, находящихся в кишечнике или только что выброшенных из него, тоже позволяет определить состав съеденной пищи. Подробно этот вопрос рассмотрен Т. С. Петипа (1981).

Второй, широко распространенный в настоящее время метод основан на измерении разности начальной и конечной концентраций пищи в опыте. В литературе он называется «счетным» (Монаков, 1976), так как концентрация потребляемых рачками частиц подсчитывается визуально. Сейчас ее часто находят с помощью разных приборов, что значительно облегчает трудоемкость проведения экспериментов. Весьма важно, что с помощью этого метода определяют состав потребляемых пищевых объектов и скорость их потребления. Рассматриваемый метод применяется около 50 лет (Fuller, Clarke, 1936; Lucas, 1936) и относится к наиболее распространенному при исследовании питания животных в лабораторных и природных условиях. Основные методические приемы, разработанные при кормлении животных культурами пищевых организмов, остаются при использовании этого метода в природных условиях. Среди них необходимо выделить следующие: объем экспериментального сосуда, оседание взвеси, время экспозиции и формулы расчета.

Объем экспериментального сосуда или объем воды, приходящейся на одно животное в опыте, имеют важное значение. Необходимо, чтобы количество предложенной пищи обеспечивало рационы рачков в эксперименте и не ограничивало их движений. Имеются данные, что *Calanus finmarchicus* изменяет скорость фильтрации, когда на одного рачка приходится меньше 70—100 мл воды. Дальнейшее увеличение объема даже до 1 л не приводит к ее изменению (Marshall, Ogg, 1962). Увеличивать

объем воды, приходящейся на одно животное, до природных величин невозможно, поскольку в этом случае не удастся получить заметной разницы в концентрации потребляемых частиц. Желательно в условиях олиготрофных водоемов применять литровые сосуды, а в эвтрофных 250-миллилитровые. Статистически достоверное снижение концентрации разных видов водорослей, потребляемых рачками, достигается в тех случаях, когда биомасса животных в опыте в 2—4 раза превышает природную (Гутельмахер, Никулина, 1977).

Для предупреждения оседания пищевых частиц экспериментальные склянки медленно вращают. Л. М. Сущеня (1975) использовал для этой цели обычный физиологический электрокимограф, оборудованный дополнительным барабаном большого диаметра со специальными гнездами для закрепления сосудов. Мною (Гутельмахер, 1973a) был применен аппарат для культивирования тканей со скоростью вращения барабанов 10—12 об./ч.

При выборе времени экспозиции можно полностью согласиться с мнением Т. С. Петипа (1981), которая считает, что в качестве основной временной единицы лучше всего использовать сутки, так как это наименьший период, в течение которого осуществляются естественные колебания большинства биологических процессов. Поэтому, если отсутствует возможность круглосуточных наблюдений, важно определить точную ритмику питания и в дальнейшем использовать эти данные для перевода получаемых в разное время и за более короткий срок показателей на суточный период.

Расчет скорости питания и объема осветленной воды может быть основан на одном из двух допущений: 1) рацион постоянен и не зависит от концентрации пищи, обратно пропорционально которой изменяется скорость фильтрации; 2) скорость фильтрации постоянна и не зависит от концентрации пищи, прямо пропорционально которой изменяется рацион.

Очевидно, что при первом допущении рацион может быть рассчитан по формуле

$$C = \frac{V}{nt} (q_0 - q_t), \quad (25)$$

где q_0 и q_t — начальная и конечная концентрации пищи, мг/л, V — объем опытного сосуда, мл, n — число животных в опыте, t — время экспозиции, сут. С учетом этого скорость фильтрации (F , мл/экз. · сут) будет

$$F = \frac{V}{nt} \left(\frac{q_0 - q_t}{q} \right), \quad (26)$$

При втором допущении облавливаемый объем будет выражен формулой

$$F = \frac{V}{nt} \left(\frac{\lg q_0 - \lg q_t}{0.4343} \right), \quad (27)$$

которая широко известна как формула Голда (Gauld, 1951), или Фуллера и Кларка (Fuller, Clarke, 1936). В этом случае рацион может быть рассчитан по уравнению $C = F\bar{q}$. Нетрудно убедиться, что если за время опыта начальная концентрация пищи снижается не более чем на 20 %, то формулы 26 и 27 дают близкие результаты. При больших различиях q_0 и q_t применение формулы 27 для расчета рационов неоправдано.

Формулы 26 и 27 могут быть успешно использованы для определения рационов животных, когда в опытных и контрольных сосудах за время экспозиции не происходит заметного размножения или оседания организмов и частиц, служащих им пищей. Если же за время опыта концентрация взвешенных частиц в контрольных склянках заметно изменяется, необходимо вносить соответствующие поправки (Гутельмахер, 1974в). Границы применимости этих формул и пути повышения точности расчета скорости фильтрации и рациона детально рассмотрены А. А. Умновым (1983).

Таким образом, длительное применение и детальная разработка счетного метода в лаборатории дали возможность найти необходимые объемы

экспериментальных сосудов, способ предотвращающие оседание взвесей, выбрать оптимальное время экспозиции и формулы расчета, что создаст все предпосылки для его использования в природных условиях.

Модификацию счетного метода позволяющую максимально приблизить условия опыта к естественным предложил Гливич (Gliwicz, 1968). Он использовал трехлитровые батометры из органического стекла, помещаемые в водоем на определенную глубину. В контрольном батометре в момент закрытия его разбивалась ампула с анестезирующим веществом (физостигмин), которое парализует животных, но, согласно Гливичу, не влияет на скорость роста бактерий и водорослей. О количестве потребленных планктонными рачками бактерий, водорослей и частиц детрита судят по разности их численности в контрольных и опытных батометрах.

В последнее время выяснилось, что при высокой интенсивности света физостигмин оказывает влияние и на жизнедеятельность водорослей. При освещенности 20 клк (поверхностные слои воды) фотосинтез озерной фитопланктона снижается на 41 %. При слабой освещенности, как в опытах Гливича (2.5 клк), анестезирующее вещество не влияет на скорость фотосинтеза (Wium-Anderse 1975). Все же идентичность условий в опытном и контрольном сосудах труднодостижима, и это может влиять на результаты эксперимента особенно когда размножение объектов питания в опытном батометре идет с большей скоростью, чем в контрольном.

Еще более приблизиться в своих опытах к естественным условиям водоема удалось Портеру (Porter 1972), которая использовала полиэтиленовые мешки емкостью 0.5 м наполненные озерной водой. Контролем служили мешки с водой, профильтрованной через сито с ячейками 125 мкм для удаления крупных животных. В другой модификации этого опыта еще использовали мешок с восьмикратно сконцентрированным сетью

планктоном (Porter, 1973). После 4-суточной экспозиции подсчитывали концентрацию клеток отдельных видов фитопланктона. Упомянутые методы позволяют рассчитывать количество пищи, потребленное зоопланктоном в целом.

Для исследования питания отдельных доминирующих видов рачков-фильтраторов был использован метод, основанный на сопоставлении концентраций пищевых частиц в сосудах с естественной водой и с водой, в которую добавлено известное число особей определенного вида (Гутельмахер, 1973а, 1975в; Никулина, 1977). Обычно использовали склянки или банки с завинчивающимися крышками объемом 0.25—1.0 л. В части склянок без добавленных рачков воду фиксировали в начале (начальный контроль), в остальных — в конце опыта (конечный контроль). В другие склянки вносили определенное количество особей изучаемого вида. Экспозицию в опытах выбирали равной 24 ч для исключения возможного влияния суточной ритмики фильтрации у рачков. Для предотвращения оседания сестона во время экспозиции сосуды каждый час переворачивали или укрепляли на вращающемся диске. При использовании этого метода необходимо получить равномерное распределение клеток отдельных видов фитопланктона при разливе озерной воды по склянкам. Это может быть достигнуто путем перемешивания воды в емкости, из которой она разливается в опытные сосуды, что обеспечивает равномерность распределения сестона по экспериментальным склянкам. Имея определенный навык, можно добиться почти одинаковой концентрации взвеси в воде склянок. Например, при заполнении 14 склянок водой из оз. Глубокого средняя биомасса *Ceratium hirundinella* равнялась 0.970 ± 0.005 , *Peridinium cinctum* 0.280 ± 0.016 и *Aphanizomenon flos-aquae* 0.959 ± 0.020 мг/л. Коэффициенты вариации соответственно составляли 5.2, 5.7 и 2.1 %. Такая точность вполне достаточна для определения

потребления отдельных видов фитопланктона рачками (Гутельмахер, 1976б).

Для учета изменения концентрации водорослей в контрольных и опытных сосудах их концентрируют осадочным методом или с помощью обратной фильтрации (см. раздел 1.1.2). Затем пипеткой с широким носиком или стеклянной трубкой заполняют счетную камеру. Обычно используют камеру Нажотта объемом 0.05 мл (Киселев, 1969), в которой можно одновременно учитывать крупные и мелкие клетки. Камеры Горяева (0.01 мл) и Фукса-Розенталя (0.0032 мл) практически непригодны для подсчета природного фитопланктона, содержащего крупные клетки водорослей.

Одновременно с изучением водорослевого питания можно проводить учет потребления зоопланктонами бактерий. Количество микроорганизмов находят в опытных и контрольных склянках методом прямого счета (Родина, 1965). В последнее время для определения числа бактерий воду фильтруют через нуклеопоровый фильтр с диаметром пор 0.2 мкм, окрашивают акридин оранжем и подсчитывают под люминесцентным микроскопом (Wood, 1972; Peterson et al., 1978). Этот метод дает возможность учитывать не только свободноживущие, но и ассоциированные с органическими и минеральными частицами микроорганизмы.

При рассматриваемой методике условия в опытных и контрольных сосудах оказываются более идентичными, чем при использовании метода Гливича. Так, например, Портер (Porter, 1972) не обнаружила разницы численности в контрольных и экспериментальных мешках не потребляемых зоопланктоном крупных клеток. Также и в наших опытах концентрация не используемых рачками видов фитопланктона оказывалась одинаковой в опытных склянках начального и конечного контроля. Однако полной идентичности условий в опыте и контроле в таких экспериментах теоретически достичь невозможно, так как

дополнительно внесенные в опытную склянку животные благодаря выделению метаболитов могут стимулировать рост водорослей. Поэтому было предложено в опытные и контрольные сосуды вносить избыток биогенных элементов (Roman, Parke, 1980).

По-видимому, из-за большой трудоемкости счетный метод редко применяют, однако использование электронного счетчика частиц (Coulter counter) может способствовать его более широкому распространению при изучении питания гидробионтов. Счетчик Калтера — сложный электронный прибор, состоящий из специального датчика и регистрирующего устройства. Внутри трубки датчика имеются электроды, между которыми проходит электрический ток. Магнитная мешалка создает в пробе ток воды. Каждое попадание частицы между электродами изменяет силу тока, что фиксируется регистратором. По изменению силы тока учитываются число частиц и их размер, который приравнивается к шаровидному. Для точного определения количества частиц данного размера применяют датчики с отверстием капилляра от 1—12 до 132—144 мкм. Даже такое краткое описание этого прибора показывает, что с его помощью можно подсчитать концентрацию взвеси 12 размерных классов, в которую входят клетки водорослей и частиц детрита. Благодаря простоте определения начальной и конечной концентраций взвеси разных размерных классов подсчет частиц с помощью счетчика Калтера стал одним из основных при изучении питания планктонных ракообразных. Использование этого счетчика для измерений концентраций и размеров природных взвесей не всегда оправдано, так как размер частиц приравнивается счетчиком к диаметру шара, что часто не соответствует реальным клеткам. Различие тем больше, чем сильнее форма клетки отличается от шаровидной. Другие артефакты связаны с подсчетом прибором фекалий, поврежденных клеток и их обломков (Harbison, McAlister, 1980).

Принципиальную возможность одновременной оценки роли водорослей и остальной части сестона в рационе рачков дает метод, предложенный Даггом и Гриллом (Dagg, Grill, 1980). В 500-миллилитровые склянки, заполненные природной водой, добавляли по 2 самки *Centropages typicus*. Через сутки находили разность концентраций взвеси в контрольных и опытных сосудах с помощью счетчика Калтера. Для определения количества фитопланктона, потребленного животными, рачков отлавливали через каждые 4 ч в течение суток, промывали их и сразу готовили экстракты для измерения содержания хлорофилла и феофорбида в кишечниках флуориметрическим методом. Одновременно было определено, что скорость прохождения пищи по кишечнику рачка составляет 1.5 ч. Принимали, что отношение органического углерода и пигментов к единице массы фитопланктона равно 50, а в 1 мг взвеси содержится в среднем 80.6 мкгС. Зная величину рациона по общей взвеси и по водорослям, можно сравнить их значение в питании животного.

Способ оценки доли мертвых органических частиц в питании гидробионтов предложен Пуле (Poulet, 1976). Он основан на определении в начале и в конце экспозиции общего содержания органического углерода во взвеси и части в ней живых компонентов, находимой по измерению АТФ.

Оригинальный способ изучения суточной ритмики питания применили Мак-Кас и Борер (MacKas, Bohrer, 1976). Отловленных в разное время суток рачков замораживали, гомогенизировали и содержащиеся в их кишечниках пигменты водорослей экстрагировали ацетоном. Измерив содержание пигментов по флуоресценции экстрактов, судили об относительной интенсивности потребления фитопланктона рачками.

Использование радиоактивных изотопов для изучения питания гидробионтов сыграло важную роль в формировании представлений о составе пищи и скорости ее потребления.

Первые исследования, выполненные с меченым фосфором P^{32} (Marshall, Ogg, 1952, 1955; Родина, Трошин, 1954) показали возможность их применения. Затем Ю. И. Сорокин детально разработал и многократно применял методы, основанные на использовании радиоактивного изотопа углерода (Маловицкая, Сорокин, 1961; Монаков, Сорокин, 1961, 1971; Сорокин, 1966; Павлова, Сорокин, 1970; Петипа и др., 1970; Павлова и др., 1971; Петипа и др., 1974). С начала 60-х и до середины 70-х гг. основная часть работ по питанию ракообразных проводилась с помощью C^{14} , до тех пор пока в практику исследований не был введен электронный счетчик частиц.

Значительных успехов в изучении питания с помощью радиоактивных изотопов в природных условиях пока не достигнуто, поскольку основные результаты получены в основном на лабораторных культурах водорослей, бактерий, природного сестона или его размерных фракций, меченных C^{14} и служащих пищей рачкам. Особенно широко вошли в практику метод, предложенный Ю. И. Сорокиным (1966), с помощью которого скорость фильтрации находят по измерению радиоактивности взвеси в начале и конце опыта по аналогии со счетным методом, и метод Науверка (Nauwerck, 1959), заключающийся в том, что животные питаются мечеными водорослями или бактериями в течение некоторого промежутка времени (5—30 мин), достаточного для заполнения кишечника. Скорость фильтрации определяется как

$$F = E \frac{R \cdot 24}{R_1 t}, \quad (28)$$

где F — скорость фильтрации, мл/экз. · сут, R — радиоактивность одной особи, питавшейся t часов, R_1 — радиоактивность 1 мл суспензии пищи, E — коэффициент самопоглощения.

В последнее время метод Науверка был значительно модифицирован. Ханей (Haney, 1971) в качестве экспериментальных сосудов использо-

вал батометры Гливича, которые опускали в водоем на определенную глубину, где их закрывали. При этом внутри батометра разбивали ампулу с мечеными P^{32} дрожжами. По окончании времени экспозиции, которое должно быть меньше, чем время прохождения пищи через кишечник у основных видов фильтраторов зоопланктона, батометры поднимали и пробу фиксировали. Богдан и Мак-Наут (Bogdan, McNaught, 1975) добавляли в озерную воду $NaHC^{14}O_3$ и после 4—5-часовой экспозиции меченный этим изотопом фитопланктон фильтрацией разделяли на нанно (>22 мкм) и сетной (<22) планктон. Затем к меченому наннопланктону добавляли немеченный сетной планктон и наоборот. Этим достигался естественный состав альгофлоры. По радиоактивности рачков можно было судить об избирательном выедании ими каждой размерной группы. Применение специального сцинтилляционного счетчика, способного в смеси пищевых объектов, меченных разными изотопами, отдельно измерять их радиоактивность, позволило Ламперту (Lampert, 1974) и Гофену с соавторами (Gorhen et al., 1974) найти скорость потребления планктонными животными бактерий и водорослей.

П. И. Крылов (1980), детально проанализировав многочисленные литературные данные и проведя собственные исследования питания водных беспозвоночных с помощью радиоизотопов, указал на ряд недостатков этих методов. При изучении питания по изменению радиоактивности корма необходимо иметь в виду, что размножение водорослей в отсутствие в воде меченого минерального углерода может приводить к непропорциональному изменению радиоактивности (будет происходить «разбавление» метки). Чтобы избежать этого, опыты ставят в темноте или в качестве корма используют убитые, не способные к фотосинтезу водоросли. Выделяемые животными радиоактивные фекалии остаются во взвеси, и конечная радиоактив-

ность частиц завышается, а рассчитанное потребление занижается. К источникам ошибок при определении скорости питания по накоплению животными метки в коротких опытах относятся: возможность выделения в среду накопленной за время опыта метки в виде CO_2 и жидких экскретов; способность ряда планктонных животных выбрасывать часть сразу захваченного корма при его высокой концентрации в среде; влияние пересадки животных и добавление меченого корма на скорость их питания, что очень важно, поскольку длительность опытов часто составляет всего 5 мин. Последнее замечание — самое серьезное, так как во всех модификациях метода Науверка основной его недостаток — краткосрочность экспозиции — остается неустранимым. Поэтому трудно сказать, можно ли данные, полученные в столь кратковременных опытах, безоговорочно относить к природным условиям.

Создается впечатление, что усовершенствование методов для изучения потребления водорослей и детрита в природных условиях с помощью изотопов после середины 70-х гг. было приостановлено, так как основные усилия направили на использование электронного счетчика частиц. С другой стороны, для оценки роли бактерий в питании, размеры которых не позволяют этому прибору измерить их концентрацию, радиоактивные изотопы применяют и методы исследований совершенствуют. Так, недавно предложен метод мечения естественного бактериопланктона H^3 -тимидином (Hollibaugh et al., 1980). Предварительно авторы исследовали скорость включения и выделения этой аминокислоты из белков, ДНК и других структур бактериальных клеток, что важно для сохранения постоянной удельной активности в течение опыта. 250 мл природной воды фильтровали через нуклеопоровый фильтр с диаметром отверстий 3 мкм. В фильтрат вносили 4—40 кБк/мл изотопа и экспонировали 2—20 ч при тусклом свете в холодной комнате. За 2 ч до внесения животных воду фильтро-

вали для сбора частиц через нуклеопоровый фильтр с отверстиями пор 0.2 мкм. Собранные частицы промывали три раза 10 мл холодной, предварительно профильтрованной воды. Для выделения способных к растворению радиоактивных веществ к взвеси добавляли 50 мл воды и оставляли на час. Затем взвесь концентрировали и промывали 2—3 раза, как ранее, и переводили в суспензию струей воды. За 30 мин до внесения подопытных животных в пробу добавляли немеченный тимидин в концентрации 1 мкмоль. По-видимому, только такая тщательная подготовка пищевой взвеси, основанная на знании биохимических процессов включения метки, может дать хорошие результаты, но насколько полученные с помощью этого метода меченые частицы далеки или близки к природным по форме, размерам, концентрации, после многократной фильтрации остается неясным.

В опытах по питанию зоопланктона мы использовали для сравнения две фракции сестона с размером частиц менее 20 мкм и менее 4 мкм. Доля микроорганизмов во второй фракции была значительно больше, чем в первой. Фракция с размером частиц менее 20 мкм была получена фильтрацией воды через специальный нейлоновый газ, а менее 4 мкм — через соответствующий мембранный фильтр. Слянки объемом 340 мл заполняли фильтратом и в каждую из них вносили 2- C^{14} -ацетат в количестве 50 мкг, что соответствовало 100 кБк. Время инкубации с изотопом составляло в среднем 12 ч, что было вполне достаточно для включения внесенного субстрата в тела микрогетеротрофов и получения высокой метки. По окончании инкубации в склянки добавляли определенные виды планктонных ракообразных и находили скорость фильтрации по методу Науверка.

При такой постановке опыта оставшиеся в воде растворенные радиоактивные вещества могут удерживаться покровами тела, тем самым завышая радиоактивность животных и рассчитанную по ней скорость

фильтрации. В других опытах это предположение было проверено. Радиоактивность особей *Calanus glacialis*, которые активно питались агрегатами бактерий, мечеными глюкозой- C^{14} , была в десятки раз выше, чем у мертвых рачков (Вышварцева, Гутельмахер, 1971), что указывает на незначительную методическую ошибку.

Применение разных методов для исследования питания может привести к несопоставимости полученных результатов. Имеются работы, в которых проведено сравнение нескольких способов. Так, Адамс и Стил (Adams, Steele, 1966) измеряли скорость фильтрации у *Calanus helgolandicus* по снижению количества хлорофилла «а» и радиоактивности меченых водорослей в опытных сосудах. Ричман и Роджерс (Richman, Rogers, 1969) находили для этого же вида величины облавливаемых объемов воды по разности концентраций клеток *Ditylum brightwelli* и по накоплению в теле калянусов радиоактивности при питании этой же водорослью, меченой P^{32} . Скорости осветления воды *Daphnia middendorffiana* одновременно находили по падению количества клеток дрожжей в опытных склянках (прямой подсчет клеток на фильтрах) и по накоплению меченых P^{32} дрожжей (Peterson et al., 1978), по уменьшению радиоактивности водорослей в среде и накоплению C^{14} в теле *Daphnia similis* (Narita, Ward, 1972) и *D. pulex* (Крылов, 1980). Во всех этих экспериментах с калянусами и дафниями отдельные измерения значительно колебались независимо от применяемого метода. Различия средних величин скоростей фильтрации были недостоверны. Для примера более подробно можно остановиться на работе Харгиса (Hargis, 1977), который изучал питание *Acartia clausi* естественным сестоном по накоплению метки в теле, по изменению концентрации взвеси, измеряемую с помощью счетчика частиц, и по уменьшению количества хлорофилла «а» в опытных склянках при 2, 4 и 6-часовой экспозиции (табл. 10). Харгис считает, что

Таблица 10

Скорость фильтрации *Acartia clausi* (мл/экз. · ч), измеренная по изменению концентрации частиц с помощью счетчика Калтера (1), хлорофилла «а» (2) и накоплению C^{14} (3) при экспозиции 2,4 и 6 ч (Hargis, 1977)

Время экспозиции, ч	Метод измерения		
	1	2	3
2	0.05	0.15	0.07
	0.26	0.17	0.10
4	0.09	0.16	0.06
	0.18	0.14	0.14
6	0.12	0.16	0.14
	0.11	0.12	0.13

все три метода дают одинаковые результаты, так как при 95 %-ном уровне вероятности не обнаружено достоверных различий в измеряемых параметрах. В других исследованиях (Roman, Parke, 1980) скорость потребления *Acartia tonsa* пищевой взвеси измеряли по снижению концентрации хлорофилла «а», АТФ и с помощью счетчика Калтера. Она снижалась наполовину после первых 3 ч экспозиции, а затем в течение 24 и 48 ч оставалась постоянной. Поэтому было высказано опасение, что результаты краткосрочных опытов не всегда характеризуют реальную скорость питания.

Часто, когда специальных исследований питания животных не проводят (см., например, работы советских авторов по Международной биологической программе, обобщенные Г. Г. Винбергом (1975), М. Б. Ивановой (1975), А. Ф. Алимовым (1975)), их роль в потреблении взвешенного органического вещества рассчитывают по балансовому равенству, все слагаемые которого выражаются в энергетических единицах

$$C = \frac{1}{a}(P + R), \quad (29)$$

где C — рацион, P — продукция, R — дыхание и a — усвояемость пищи.

В такой форме это уравнение для расчета рациона используется редко. Обычно в своих исследованиях мы принимали, что усвояемость природного сестона равна 0.6, коэффициент использования усвоенной пищи на

рост (K_2) для ветвистоусых равен 0.35 и для веслоногих 0.15 (Иванова, 1973). Тогда для ветвистоусых

$$C = 2.57 R, \quad (30)$$

для веслоногих

$$C = 1.97 R. \quad (31)$$

Скорость потребления кислорода находится по соответствующим уравнениям (Сушня, 1972). Зная рацион, можно определить скорость фильтрации

$$F = C/q, \quad (32)$$

где q — концентрация взвеси. Однако в последнее время (Гутельмахер и др., 1981) было предложено величину рациона в этом уравнении делить не на всю концентрацию взвеси, а только на ту ее часть, которая потребляется животными. Для этого природный сестон делили на размерные фракции (см. раздел 2.2.3) и принимали, что частицы меньше 40 мкм потребляются фильтраторами пресноводного зоопланктона. Этот метод может быть применен, когда в фитопланктоне мала доля мелких, потребляемых рачками водорослей и их кишечник заполнен детритной массой.

Иногда предпринимаются попытки выяснить, за счет каких составляющих природного сестона удовлетворяется рацион, рассчитанный по балансовому равенству. В таких случаях состав пищи определяют по содержанию кишечников (Загородняя, 1974, 1977) и затем находят, какую часть природных популяций, например водорослей, потребляет рачок. При этом способе изучения питания должна быть полная уверенность в том, что известны все источники пищи, иначе роль только учтенных будет сильно завышена.

Даже краткое рассмотрение всех методов показывает, что с их помощью можно исследовать питание планктонных рачков, но рекомендовать какой-нибудь один метод, по-видимому, нельзя. Желательно одновременно применять несколько методов, как, например, при оценке естественной скорости питания самок *Centropages ty-*

picus (Dagg, Grill, 1980) или при исследовании питания *Calanus finmarchicus* в Черном море (Гутельмахер, 1980). Последняя работа состояла из трех этапов: выяснения состава пищи по содержанию пищеварительного тракта, изучения суточной ритмики питания и исследования количественных показателей питания.

Для выяснения состава пищи калянусов отлавливали поздно вечером или ночью (в 22—24 ч) в слое 15—0 м и сразу же фиксировали формалином. Затем из фиксированной пробы отбирали 10 рачков, размещали их на предметном стекле и просветляли жидкостью Фора. Через 10—12 ч (время, необходимое для просветления) подсчитывали под микроскопом количество водорослей каждого вида и других объектов питания в пищеварительном тракте животных.

Для изучения суточной ритмики питания рачков отлавливали сетью Джом на ст. 7898 в 19, 21, 22.30 и 24 ч и на ст. 7899 в 18, 24, 2, 5 и 8 ч. В соответствии с термическим режимом в каждый период времени отбор проб проводили в трех слоях: над термоклином (0—16 м), в термоклине (16—38) и под ним (38—65). О суточной ритмике судили по среднему количеству водорослей в пищеварительном тракте у 10 калянусов.

Скорость потребления массовых видов фитопланктона измеряли экспериментально. Для этого батометром из верхнего слоя (обычно 7—12 м) ночью отбирали пробу воды, которую разливали в банки из темного стекла с завинчивающимися крышками объемом 280 мл. Калянусов отлавливали сетью в слое 0—15 м сразу же перед началом эксперимента. Вода в 2 банках служила начальным и в 2 — конечным контролем. В 5 опытных банок добавляли по 5 рачков. Банки экспонировали в темноте с 22 ч вечера до 10 ч утра и каждые 2—3 ч воду в банках перемешивали для предотвращения оседания сестона во время опыта. Потребление водорослей находили по разности их концентраций в контрольных и опытных сосудах в конце экспозиции. Видовой состав и количество

фитопланктона определяли в пробах, сконцентрированных с помощью обратнотной фильтрации через ядерный фильтр (диаметр пор 1 мкм) и затем фиксированных раствором Люголя.

Таким образом, сложный процесс питания ракообразных изучают многими методами, но в настоящее время распространенными и широко применяемыми остаются анализ содержимого пищеварительного тракта животных и «счетный» метод в их современ-

2.2. ОСНОВНЫЕ КОМПОНЕНТЫ РАЦИОНА РАКООБРАЗНЫХ

В предыдущей главе была показана роль отдельных видов водорослей в первичной продукции планктона. Теперь необходимо выяснить, какие виды фитопланктона потребляют ракообразные с фильтрационным типом питания, способны ли они питаться бактериопланктоном и детритом.

2.2.1. Водоросли

Планктонные ракообразные потребляют разные виды водорослей. Л. М. Сушня (1963), по данным своих исследований и материалам других авторов, указал 42 вида пресноводного фитопланктона. Почти через 10 лет благодаря возросшему числу наблюдений, проводимых с естественным планктоном, список потребляемых видов увеличился более чем в 3 раза и включил 131 вид (Гутельмахер, 1974в). Такой список можно было бы и продолжить, но это не имеет большого смысла, так как в число потребляемых видов входят многие массовые представители фитопланктона. Так, при анализе содержимого кишечников рачков из рыбоводных прудов было установлено, что они питаются всеми видами водорослей, встречающимися в планктоне, но преимущественно потребляют протококковые (Васильева, 1959; Богатова, 1965, 1966, 1967, 1969, 1971; Комарова, 1966). О. М. Кожова (1953, 1956) в кишечнике *Epischura baicalensis* — важнейшего представителя зоопланктона оз. Байкал — обнаружила преобладающие в планктоне

ных модификациях. Радиоизотопные методы применяют сейчас для исследования бактериального питания. Новые способы исследования, пока еще не вошедшие в число общепринятых, рассмотрены в данной работе. Мы хотели показать, что раздел гидробиологии, изучающий питание планктонных животных, располагает большим арсеналом разнородных прогрессивных методов, с помощью которых можно решать поставленные задачи.

диатомовые водоросли *Cyclotella baicalensis*, *Melosira binderana*, *Cyclotella minuta*, а также виды родов *Synedra*, *Gomphonema*, *Navicula*, *Cocconeis*, *Cymbella*. Согласно Т. М. Мешковой (1951), в оз. Севан потребляются те водоросли, которые доминируют в данный момент, включая протококковые и диатомовые. По содержанию кишечников *Bosmina coregoni* из Рыбинского водохранилища Л. М. Семенова (1974) установила, что весной потребляются преобладающие в планктоне диатомовые *Melosira*, *Stephanodiscus*, *Rhizosolenia*, а летом и осенью — отдельные клетки синезеленых *Anabaena*, *Microcystis*, *Aphanizomenon*. Гливич (Gliwicz, 1969) в пищевом тракте планктонных животных обнаружил колонии и отдельные клетки разных видов Chlogophyta, пеннотатные и центрические формы Bacillariophyta, а также фрагменты Cyanophyta. В водоемах Нижнего Дона синезеленые водоросли *Aphanizomenon flos-aquae*, *Pseudoanabaena catenata*, *Microcystis aeruginosa*, развивающиеся в массе, неизменно имели важное значение в питании дафний (Аксенова и др., 1969). По данным И. Б. Богатовой (1971), в кишечниках *Daphnia longispina* содержание *Aphanizomenon flos-aquae* составляло до 79.7 % от общего пищевого комка. Круглогодичное исследование содержимого кишечников *Notodiptomus venezolanus*, *Thermocyclops hyalinus*, *Ceriodaphnia cornuta*, *Moina micrura* и *Diaphanosoma* sp. из оз. Валенсия (Венесуэла) показало,

что рачки потребляют 21 вид фитопланктона, которые относятся к синезеленым, зеленым и диатомовым (Infante, 1978b). Кроме широко распространенных, часто встречающихся в воде водоемов и в рационах животных водорослей были обнаружены *Spirulina* sp., *Treubaria triappendiculata*, *Chodatella ciliata*, *Nitzschia amphibia*, *N. palea*. Доминирующие в планктоне виды были отмечены и в рационе рачков. Три вида дафний (*D. magna*, *D. pulex*, *D. hyalina*) в 2 водохранилищах Темзы потребляли 17 видов водорослей, и состав их пищевого комка в значительной степени отражал сезонные изменения видового состава фитопланктона (Nadin-Hurley, Dupan, 1976).

На 5 озерах Ленинградской обл. (Верхне-Суздальское, Нижне-Суздальское, Кавголовское, Кургоярское и Пуннус-ярви) с июня по сентябрь каждые 10 дней нами проводились эксперименты, в которых в склянки с озерной водой добавляли определенные виды рачков. После суточной экспозиции по снижению концентрации водорослей в опытных сосудах находили потребляемые виды. Эти опыты показали, что доминирующие виды рачкового планктона *Limnosa frontosa*, *Holopedium gibberum*, *Dia-*

phanosoma brachyurum, *Daphnia longispina*, *D. cucullata*, *Ceriodaphnia cornuta*, *Chydorus sphaericus*, *Bosmina coregoni*, *B. crassicornis*, *Eudiaptomus gracilis* использовали в пищу *Chlorella pyrenoidosa*, *C. vulgaris*, *Scenedesmus obliquus*, *S. denticornis*, *S. quadricauda*, *Tetraedron triangulare*, *Ankistrodesmus pseudomirabilis*, *Synechocystis aquatilis*, *Microcystis pulvereus*, *Merismopedia punctata*, *Trachelomonas ornata*, *T. planctonica*, *Mallomonas radiata*, *Stenokalyx densata*, *Dinobryon divergens*, *Synedra tenera*, *S. vausharia*, *Stephanodiscus astraea*, *Cyclotella comta*, *Melosira granulata*. Потребляемые водоросли представлены широко распространенными и часто встречающимися в озерах видами: 7 видов относятся к хлорококковым, 5 — к диатомовым, по 3 — к синезеленым и золотистым и 2 — к эвгленовым (Гутельмахер, 1974б). В Тюпском заливе оз. Иссык-Куль основной представитель зоопланктона *Arctodiaptomus salinus* питался доминирующими в водоеме водорослями (Гутельмахер, Никулина, 1977). При очень низкой биомассе фитопланктона этого ультраолиготрофного озера (130 мкг/л) с помощью «счетного» метода в рационе животного удалось обнаружить 10 видов альгофлоры (табл. 11). Причи-

Таблица

Потребление *Arctodiaptomus salinus* доминирующих видов водорослей

Водоросли	Биомасса, мкг/л		Рацион, мкг/мг · сут	Скорость фильтрации, мл/мг · сут	Критерий достоверности
	контроль	опыт			
<i>Dactylococcopsis raphidioides</i>	1.60 ± 0.34	0.26 ± 0.03	0.75	805	3.93
<i>Merismopedia tenuissima</i>	7.08 ± 1.56	2.16 ± 0.24	2.76	595	9.84
<i>Gloecapsa minuta</i>	8.87 ± 1.19	2.36 ± 0.48	0.45	584	4.15
<i>Coelosphaerium kuetzingianum</i>	6.58 ± 1.38	1.60 ± 0.40	2.80	683	3.48
<i>Cyclotella caspia</i>	1.00 ± 0.20	0.36 ± 0.11	0.36	526	2.81
<i>Cocconeis placentula</i>	19.27 ± 8.50	16.07 ± 2.16	—	—	0.36
Мелкие клетки из класса Pennatae	1.92 ± 0.20	1.24 ± 0.24	0.38	226	2.17
<i>Oocystis submarina</i>	3.29 ± 1.29	0.80 ± 0.24	1.39	680	1.87
<i>O. parva</i>	1.60 ± 0.44	0.51 ± 0.10	0.61	577	2.48
<i>Scenedesmus quadricauda</i>	0.25 ± 0.03	0.11 ± 0.03	0.13	745	2.80
<i>Binuclearia lauterbornii</i>	4.48 ± 1.60	3.73 ± 0.66	—	—	0.43
<i>Kephyrion spirale</i>	0.56 ± 0.10	0.09 ± 0.03	0.26	808	4.52
<i>Peridinium aciculiferum</i>	55.10 ± 34.47	88.85 ± 13.12	—	—	0.91
Прочие	15.26	—	—	—	—
Всего	130	—	9.89	—	—

Таблица 12

Биомасса фитопланктона в разных размерных фракциях сестона, мкм, Горской губы Онежского озера 7.08.79 г.

Водоросли	Биомасса фитопланктона, мкг/л			
	100	100—40	40—20	20
<i>Dinobryon divergens</i>	17.3	12.6	4.7	13.2
<i>Tabelaria fenestrata</i>	72.0	15.0	6.0	4.2
Колонии синезеленых	200.0	—	—	—
<i>Ceratium hirundinella</i>	20.0	20.0	—	—
<i>Pediastrum duplex</i>	1.8	—	—	—
<i>Anabaena</i> sp.	0.9	0.5	—	—
<i>Fragillaria crotonensis</i>	—	9.4	4.5	—
<i>Trachelomonas</i> sp.	—	—	5.6	—
<i>Cyclotella</i> sp., <i>Stephanodiscus</i> sp.	—	—	—	10.7

разность средних биомасс в контрольных и опытных сосудах была достоверна при 0.999 уровне значимости для *Merismopedia punctata*, *Kephyrion spirale*, *Gloecapsa minima*, 0.99 для *Dactylococcopsis raphidioides*, *Coelosphaerium kuetzingianum* и при 0.95 для *Oocystis parva*, Pennatae, *Cyclotella caspia*, *Scenedesmus quadricauda*. Концентрация *Oocystis submarina*, хотя и снизилась в 4 раза, но достоверность разности была немного ниже уровня значимости 0.95. Рачки не потребляли *Binuclearia lauterbornii*, *Peridinium aciculiformis*. Остальные виды водорослей, представленные в табл. 12, малочисленны, и их учет затруднен. Кроме того, *Cocconeis placentula* и другие Pennatae — случайные формы в планктоне, характерные для флоры обрастаний и бентоса.

Используя «счетный» метод, В. Н. Никулина (1977) детально исследовала питание *Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Eudiaptomus graciloides* в оз. Кривом. Она установила, что все водоросли, составляющие большую часть биомассы, входили в рацион рачков. Они потребляли синезеленые одноклеточные *Synechococcus aeruginosus*, колониальные *Coelosphaerium kuetzingianum*. Из диатомовых наибольшую массу в рационе животных имели также доминирующие в планктоне *Cyclotella kuetzingiana*, *C. comta* var. *oligactis*, *Melosira islandica* subsp. *helvetica*. Цепочки мелозиры чаще всего состояли из 2—3, реже 4 клеток, что делало их доступ-

ными для питания рачков. Из зеленых в биомассе фитопланктона преобладали протококковые колониальные формы *Sphaerocystis Schroeteri*, *Oocystis borgei*, на долю которых приходилось приблизительно 10—15 % рациона рачков. Появившийся в планктоне в середине августа представитель жгутиковых золотистых водорослей *Ochromonas pallida* также составлял значительную часть рациона. В опытах с планктоном мезотрофного водохранилища Гатун (Панама) в присутствии *Ceriodaphnia cornuta*, *Diaptomus gatunensis* количество клеток *Oocystis lacustris*, *Scenedesmus bijugatus*, *Chroomonas* sp., *Cyclotella stelligera*, *Synechocystis* sp., *Dactylococcopsis irregularis* значительно снизилось по сравнению с контролем (Weeg, Zaret, 1975).

Проведенные исследования питания планктонных ракообразных в водоемах разной биологической продуктивности позволили установить, что они потребляют те водоросли, которые преобладают в планктоне. Потребляемые виды представлены основными систематическими группами пресноводной альгофлоры: хлорококковыми, синезелеными, диатомовыми, золотистыми и другими, колониальными и одноклеточными формами. Сезонные изменения видового состава фитопланктона всегда отражаются в рационе рачков-фильтраторов.

Результаты изучения питания морских планктонных ракообразных полностью подтверждают выводы, полученные для пресноводных рачков, ко-

торые заключаются в том, что животные потребляют преобладающие виды фитопланктона и, следовательно, сезонные изменения его видового состава отражаются в рационе зоопланктона. Уже в первых работах по кормлению калянуса, акартии и псевдокалянуса разными культурами водорослей (см. сводки: Сушеня, 1975; Соповег, 1978b) приведены списки видов, клетки которых активно потреблялись рачками. К ним относятся в основном часто доминирующие в морских водах представители отдельных родов диатомовых, пиропитовых, а также других жгутиковых: *Thalassiosira*, *Ditylum*, *Chaetoceros*, *Coscinodiscus*, *Skeletonema*, *Nitzschia*, *Asterionella*, *Biddulphia*, *Syracosphaera*, *Prorocentrum*, *Lauderia*, *Chlamydomonas*.

При исследовании питания массовых видов растительноядных copepod *Calanoides acutus*, *Calanus propinquus*, *Rhincalanus gigas*, *Metridia gerlachei*. Антарктики в содержимом их кишечника был найден 31 вид водорослей (Воронина, Суханова, 1976). Полученный список включал очень большое разнообразие форм и позволял считать, что практически все виды диатомовых могут служить им пищей. Поэтому, описывая питание отдельных фитофагов, авторы не составляли списки встреченных в их кишечниках водорослей, которые отразили бы лишь состав фитопланктона на разных станциях, а оценивали относительное значение отдельных размерных и морфологических групп, так как при наличии избирательности в питании она должна определяться именно этими качествами клеток. В кишечниках всех возрастных стадий *Calanus finmarchicus* из Северного моря обнаружен 41 вид водорослей, 18 из которых относятся к диатомовым и 15 к пиропитовым. Состав пищи самок *Acartia clausi* и *Pseudocalanus elongatus* значительно беднее, чем у самок калянуса, так как в содержимом их кишечника не обнаружены крупные клетки. Однако все рачки потребляли массовые виды водорослей (Волошина, 1978). Содержимое кишечника старших воз-

растных стадий *Calanus helgolandicus* в Черном море отражало состав фитопланктона. Так, в период исследований половина всей численности и биомассы фитопланктона приходилась на *Exuviaella cordata*, *E. compressa*, *Prorocentrum micans*. Эти же виды составляли большую часть пищевого комка (Гутельмахер, 1980).

Детальные круглогодичные наблюдения за содержимым кишечника *Acartia clausi*, *A. latisetosa*, *Calanus helgolandicus* в Черном море провела Т. С. Петипа (1981). В течение года с сезонной сменой фито- и зоопланктона в Севастопольской бухте у акартии отмечено четкое изменение состава пищи. Особенно ярко выражена сезонная смена в рационе водорослей, которые служат постоянным компонентом ее пищи. Сопоставляя соотношение разных видов альгофлоры в море и в рационе, Т. С. Петипа отмечает, что в периоды весеннего и осеннего цветения воды основу растительной части пищевого спектра акартии составляли те водоросли, концентрация которых была не ниже 200—300 млн. кл./м³ при общей численности фитопланктона более 500—800 млн. кл./м³, т. е. в пище рачков преобладали виды, вызывающие цветение. Например, в сентябре 1953 и в августе 1954 г. развивался в массе (до 60—80 % всего фитопланктона) *Chaetoceros curvisetum*, этот же вид составлял практически всю растительную часть рациона рачков в этот период. Поздней осенью (в ноябре) и поздней весной (в апреле—мае, до июня) 50—90 % всего фитопланктона приходилось на *Chaetoceros socialis*. В рационе рачков среди других водорослей *C. socialis* также играл основную роль. Наиболее четкая картина наблюдалась в зимние месяцы, когда в Черном море цветение было вызвано бурным развитием *Skeletonema costatum*. В планктоне она составляла 80—99 % от общей численности, и рачки питались исключительно этой диатомеей. Иной характер зависимости пищевого спектра от количественного соотношения разных водорослей в море обнаружен при сравнительно низкой

общей численности фитопланктона, не превышающей 300 млн. кл./м³. В такие периоды цветение не наблюдается, а в рационе акартии начинают преобладать крупные виды, например *Prorocentrum micans*. Во время подъема *Calanus helgolandicus* в верхние слои при суточных миграциях в их кишечниках происходит в общих чертах та же смена пищевых объектов, которая наблюдается в море в их распределении по вертикали. При активном питании рачки обычно потребляют водоросли, встречающиеся в большом количестве и составляющие свыше 30 % от общей численности, или нескольких процентов от общей биомассы; их концентрация 2—5 млн. кл./м³, а сырая биомасса 2—4 мг/м³. Чаще всего это мелкие формы *Chaetoceros insignis*, *Exuviaella cordata*, *Nitzschia seriata*, крупные водоросли *Conscinodiscus janischii*, *Rhizosolenia calcar-avis*, *Dinophysis acuta* и другие, которые встречаются в планктоне в очень малом количестве — 10—40 тыс. кл./м³, но образуют относительно большую биомассу — 5—25 мг/м³ и преобладают в пищевом спектре интенсивно питающихся рачков.

В наших исследованиях на Черном море вертикальная неоднородность распределения отдельных видов фитопланктона четко отражалась в содержимом кишечника *Calanus helgolandicus*. Так, один вид из силикофлагеллят *Distephanus speculum* постоянно находился в слое 30—60 м и по содержанию кишечника даже можно было судить о миграционном состоянии отдельных особей. В начале миграции все рачки поднимались до глубины 30 м. Затем происходило их разделение на две группы: первая продолжала подъем и начинала питаться в поверхностном слое *Exuviaella cordata*, *E. compressa*, а вторая останавливалась и питалась на глубине ниже 30 м. Соответственно у первых в пищеварительном тракте было много эксувиелл и не было дистефануса, а у вторых, наоборот, — мало эксувиелл и был дистефанус (Гутельмахер, 1980).

Таким образом, анализ содержи-

мого пищеварительного тракта пресноводных и морских планктонных ракообразных и экспериментальное изучение их питания показали, что они потребляют массовые виды водорослей, которые представлены одиночными клетками, колониями небольшого размера и их частями. Сезонная смена видового состава фитопланктона и его вертикальное распределение всегда отражены в пищевом комке животных.

2.2.2. Бактерии

Бактерии всегда присутствуют в морских и пресных водах. Уже первые опыты кормления стерильной культуры *Moina macroscopa* 11 видами бактерий показали, что многие из них могут поддерживать рост и размножение рачков (Stuart et al., 1931). На бактериальной среде было получено 1600 партеногенетических поколений дафний (Banta et al., 1939). А. Г. Родина (1949, 1950) выяснила, что пищевая ценность бактерий неодинакова: одни — высокопитательные, например некоторые виды *Azotobacter*, другие (многие виды кокков, спорозоносные и неспорозоносные палочки) имеют меньшую пищевую ценность, некоторые же (единичные виды, в особенности пигментированные *Bacterium prodigiosum*, *B. violaceum*) в чистых культурах совершенно непригодны для питания рачков.

В природных условиях значение бактериопланктона в питании рачков зависит от его концентрации и агрегированности, на которую особое внимание было обращено Ю. И. Сорокиным (1970, 1971). Однако существующие методы оценки агрегированности — по подсчету отдельных клеток и их скоплений на фильтрах, разделению взвеси, предварительно меченой радиоактивными изотопами, путем последовательного пропускания воды через фильтры с разным диаметром пор — пока не позволяют судить о том, какая часть агрегатов образована бактериальными клетками, а какая состоит из частиц детрита с прикрепленными к ним микроорганизмами. Доля микроорганизмов, ассоциированных

с детритом, равна 0.5—50 % его массы (Остапеня, 1979). По другим данным, собственно мертвое вещество детрита составляет 40—50 %, а остальное — бактерии (Lenz, 1977). Относительное значение агрегированных бактерий возрастает в гетеротрофную фазу сезонной сукцессии сообществ планктона. Так, по неопубликованным данным Е. Б. Павельевой, в оз. Дальнем зимой в поверхностном слое, на глубине 20 м и в придонном слое оно составило 70—90 %, весной подо льдом — 50—58, в период весенней гомотермии — около 65, летом — в среднем 50 и осенью 50—60 %.

Роль бактериопланктона в питании таких «грубых» фильтраторов, как старшие копепоидитные стадии и взрослые особи *Calanus helgolandicus* (Петипа, 1964), *C. finmarchicus* (Fuller, 1937; Беклемишев, 1954), *C. glacialis* (Вышкварцева, Гутельмахер, 1971), мала. Это наглядно показано в опытах с беломорским *C. glacialis*, который был помещен в воду с естественным бактериопланктоном, меченным радиоактивной глюкозой. Радиоактивность рачков была такая же, как и контрольных (мертвые животные), но микроорганизмы, адсорбированные на частицах глины, потреблялись значительно эффективней. Радиоактивность рачков в этих опытах была в десятки раз выше по сравнению с контролем. Нитчатые бактерии, выносимые из сероводородной зоны Черного моря, отфильтровываются *C. helgolandicus* (Лебедева, 1959). Морские ветвистоусые раки потребляют дисперсно распределенных бактерий значительно лучше, чем веслоногие. Уже при концентрации 5 тыс. кл./мл, или 4 мкг/м³, что почти на 2 порядка величин ниже, чем в воде Черного моря (Сорокин, Ковалевская, 1980), *Penilia avirostris* достаточно хорошо отфильтровывала одиночные бактерии (Павлова, Сорокин, 1970). Поэтому авторы пришли к интересному выводу, что морские клядоцера приспособились к более низким концентрациям пищи в среде, чем пресноводные.

Пресноводные виды копепод отфильтровывают бактериопланктон бо-

лее эффективно, чем морские. Так у доминирующего вида зоопланктона оз. Байкал — *Epischura baicalensis* — наилучшее наполнение кишечника в экспериментальных условиях происходит при концентрации бактерий равной 10—1000 тыс. кл./мл (Кожова, 1953, 1956). В других опытах, проведенных в марте—апреле при естественной концентрации бактериопланктона 170—824 тыс. кл./мл, *E. baicalensis* также потребляла микроорганизмы, но доля кокков в рационе была значительно больше, чем палочек. Их выедание отмечено только в 3 случаях из 11, хотя они составляли 2.2—33.3 % от общей численности (Афанасьева Мессинева, 1981). Авторы не приводят размеров клеток, поэтому трудно понять, чем вызвана такая избирательность питания. Рачки потребляли за сутки в марте 365—2620, в апреле 200—945 тыс. кл./экз. При сырой массе рачка 70 мкг и бактериальной клетки 0.5 · 10⁻⁹ мг суточный рацион составил лишь 0.1—1.8 % от массы тела. Поэтому можно согласиться с мнением О. М. Кожовой, которая считает, что микроорганизмы только в летний и отчасти в осенний период могут иметь значение в питании эпишуры. В другом олиготрофном озере — Кривом — доля бактерий в питании *Bosmina longirostris*, *Holopedium gibberum*, *Eudiaptomus graciloides* достигала одной трети лишь при численности, превышающей природную более чем в 5 раз (Гутельмахер, 1973б).

Заметную роль в питании фильтраторов зоопланктона Горской губы Онежского озера играл бактериопланктон при его биомассе в опытах 0.63—0.77 мг/л (Гутельмахер и др., 1981), хотя в природных условиях она составляла 0.23—0.47 мг/л (Филимонова, Фурсенко, 1982). По расчетам М. Е. Гамбаряна (1966), зоопланктон оз. Севан удовлетворял свои пищевые потребности за счет бактерий почти наполовину. В экспериментах Ю. С. Беляцкой (1964) показано, что *Eudiaptomus graciloides* и доминирующие виды ветвистоусых озер Нарочь и Баторин способны отфильтровывать естественный бактериопланктон при concentra-

ции его 1—4 млн. кл./мл. *Daphnia middendorffiana* потребляла естественный бактериопланктон оз. Тулик, состоящий из мелких клеток объемом 0.05—0.10 мкм³ (Peterson et al., 1978). Массовые виды ветвистоусых и веслоногих, добавленные в склянки, заполненные водой из озер Верхне-, Нижне-Суздальского, Кавголовского, Кургоряжского и Пуннус-ярви, за сутки снижали в них количество микроорганизмов (Гутельмахер, 1974а). В водохранилищах Днепра удельное потребление бактерий равно их удельной продукции (Гак, 1975), а в литорали Рыбинского водохранилища оно составляло 37 % от их прироста (Кузнецов, 1960). Значительная роль бактерий в питании зоопланктона эвтрофных водохранилищ Днепра объясняется преобладанием в фитопланктоне плохо потребляемых синезеленых водорослей. В одном из прудов окрестностей Кишинева при численности бактерий 11 млн. кл./мл *Scapholeberis aurita* и *Simoccephalus vetulus* за счет этого вида корма удовлетворяли большую часть своих энергетических потребностей (Набережный, Кривенцова, 1974). Особенно велика роль бактерий в питании ветвистоусых в биологических очистных прудах (Левина и др., 1966; Крючкова, 1968, 1972).

Таким образом, большинство рачков-фильтраторов, особенно ветвистоусых, способны потреблять бактерии, значение которых в рационах рачков возрастает с увеличением их концентрации и агрегированности. В низкопродуктивных водах роль бактерий в питании мала. Она возрастает в более продуктивных водоемах и очень велика в биологических очистных прудах.

2.2.3. Детрит

Важность оценки роли мертвого органического вещества в питании рачков несомненна. Детрит — это единый комплекс, состоящий из частиц мертвого органического вещества на разных стадиях трансформации и ассоциированных с ним микроорганизмов (Остапеня, 1979). Эта фракция органической взвеси в морских и прес-

ных водоемах составляет более половины всего sestona. Например, в озерах Нарочь, Мястро, Баторин на долю детрита приходилось 84.6, 77.6 и 82.7 % (Винберг и др., 1971), в оз. Красном 60 (Гутельмахер, 1976а), в Киевском водохранилище 61—77 (Приймаченко и др., 1974), в Черном море 80—90 % от всего взвешенного органического вещества (Дацко, 1959; Финенко, 1965; Экосистемы. . ., 1980).

К сожалению, прямые методы изучения питания водных животных детритом почти отсутствуют. Только Гливичу (Gliwicz, 1969) удалось с помощью «счетного» метода измерить скорость потребления детрита. Другие методы — косвенные, основанные на нахождении разности в количестве всей взвеси, живых и мертвых компонентов sestona в контрольных и опытных склянках по АТФ (Poulet, 1976), по дериватам хлорофилла (Glooschenko et al., 1972, 1974) и другим показателям, для пересчета которых на концентрацию детрита используются соответствующие коэффициенты. Эти опыты, как и культивирование рачков на детрите разного происхождения и длительности разложения (Остапеня и др., 1968; Есипова, 1969а, 1969б; Жданова, Фриновская, 1975; Павлютин, Остапеня, 1976), показали, что животные потребляют его наравне с другими источниками пищи и он служит полноценным кормом, обеспечивающим их рост и размножение. Однако отсутствие данных о концентрации размерных фракций sestona и доли в них детрита не дает возможности судить о его значении в питании рачков в природных условиях.

Определение концентрации sestona, его размерных фракций и соотношение в них фито-, бактерио-, зоопланктона и детрита проводили в разных районах Ладожского озера, в Горской губе и заливе Большое Онего Онежского озера. Собранные в трофогенном слое интегральные пробы воды фильтровали через газ с размером отверстий 100, 40 и 20 мкм. В нефилтрованной воде и в каждой из указанных фракций определяли с помощью бихроматного окисления концентрацию

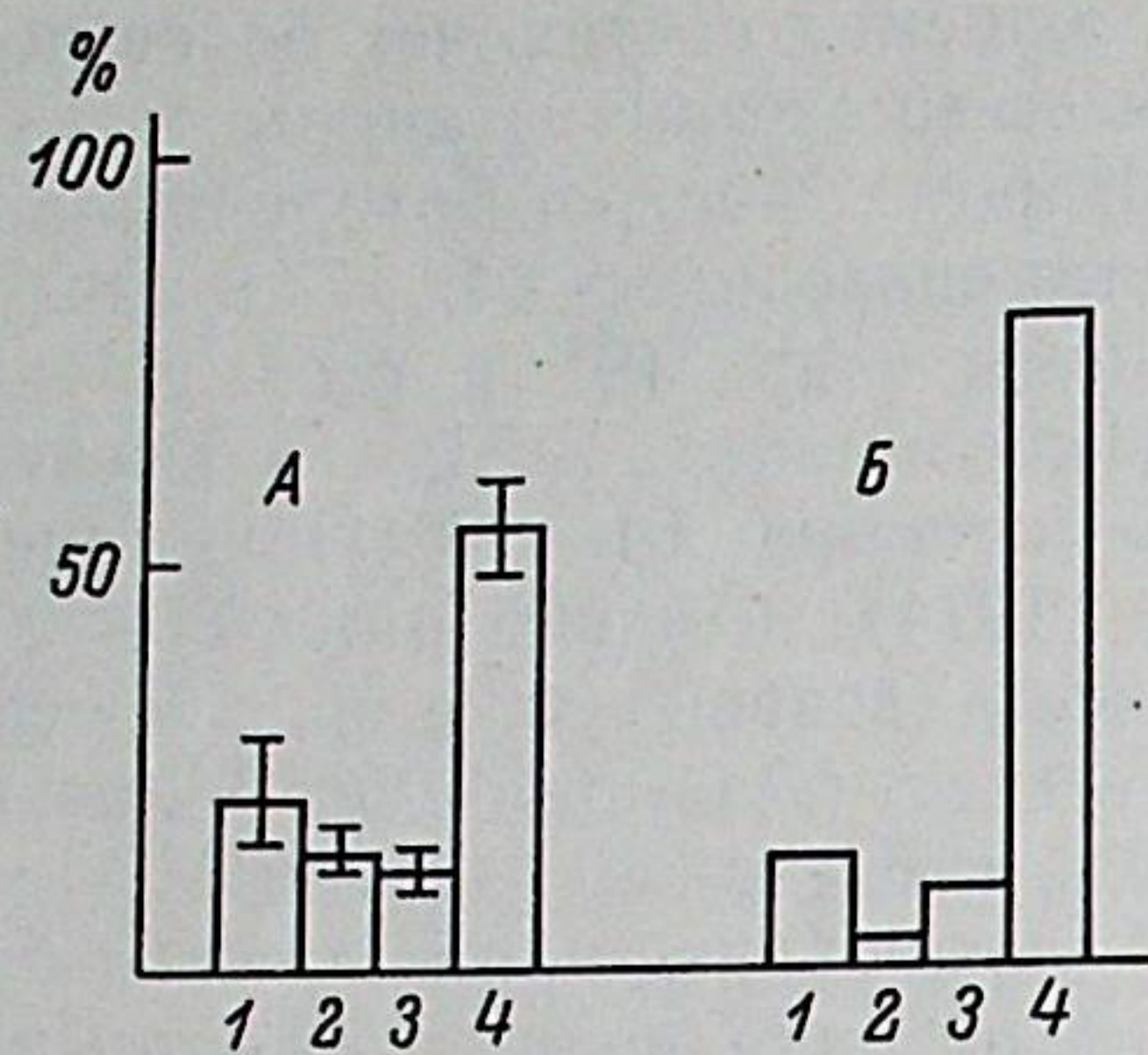


Рис. 14. Относительное содержание размерной фракции (по вертикали, %) более 100 (1), от 100 до 40 (2), от 40 до 20 (3) и менее 20 мкм (4) в сестоне Горской губы (А) и пелагиали зал. Б. Онего (Б) Онежского озера.

Вертикальные линии — ошибки средней.

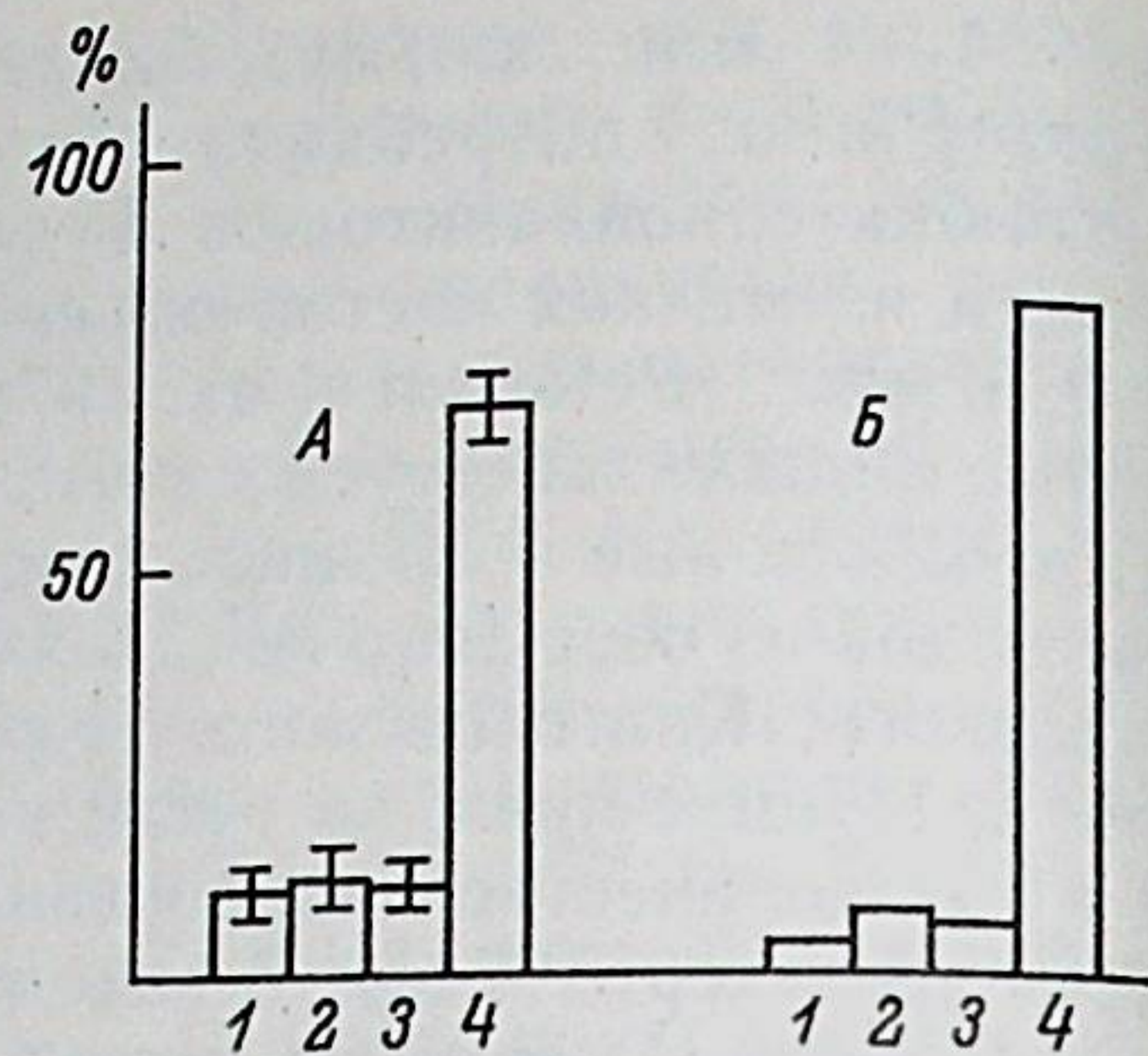


Рис. 15. Относительное содержание в сестоне (по вертикали, %) зоо- (1), фито- (2), бактериопланктона (3) и детрита (4) в воде Горской губы (А) и пелагиали зал. Б. Онего (Б) Онежского озера.

Вертикальные линии — ошибки средней.

сестона, который собирали на стекловолоконных фильтрах (Whatman GF/C). Параллельно общепринятыми методами находили биомассу бактерий, водорослей и зоопланктона. Количество детрита в воде рассчитывали по разности между содержанием сестона и суммой биомасс фитопланктона и зоопланктона, выраженных в углероде. Принималось, что 1 мг сырой массы водорослей и бактерий равен 0.1, а зоопланктона 0.05 мгС.

Микроскопирование сестона, собираемого при фильтрации на газе, показало, что нейлоновые сита хорошо разделяют частицы на размерные фракции. Нейлоновый газ с размером отверстий в 100 мкм задерживал крупные колонии динобриона, табелярии, синезеленых. Более мелкие колонии этих водорослей оставались на сите в 40 мкм, а в двух последующих фракциях¹ были в основном одиночные клетки (табл. 12). Проверка возможности использования разноячеистых нейлоновых сит для разделения смеси культур 8 видов океанического фитопланктона тоже показала, что пористый газ можно использовать при фракционировании частиц и оценки пищевой доступности водорослей рач-

кам-фильтраторам (Runge, Ohman, 1982).

В течение июля—августа 1979 г. было выполнено 8 наблюдений за составом сестона в Горской губе и 1 в зал. Большое Онего. Концентрация сестона в губе находилась в пределах от 0.37 до 0.80 мгС/л, а в открытой части залива была значительно меньше — 0.25 мгС/л. Соотношение отдельных размерных фракций в сестоне этих двух участков Онежского озера было довольно близко. Больше поло-

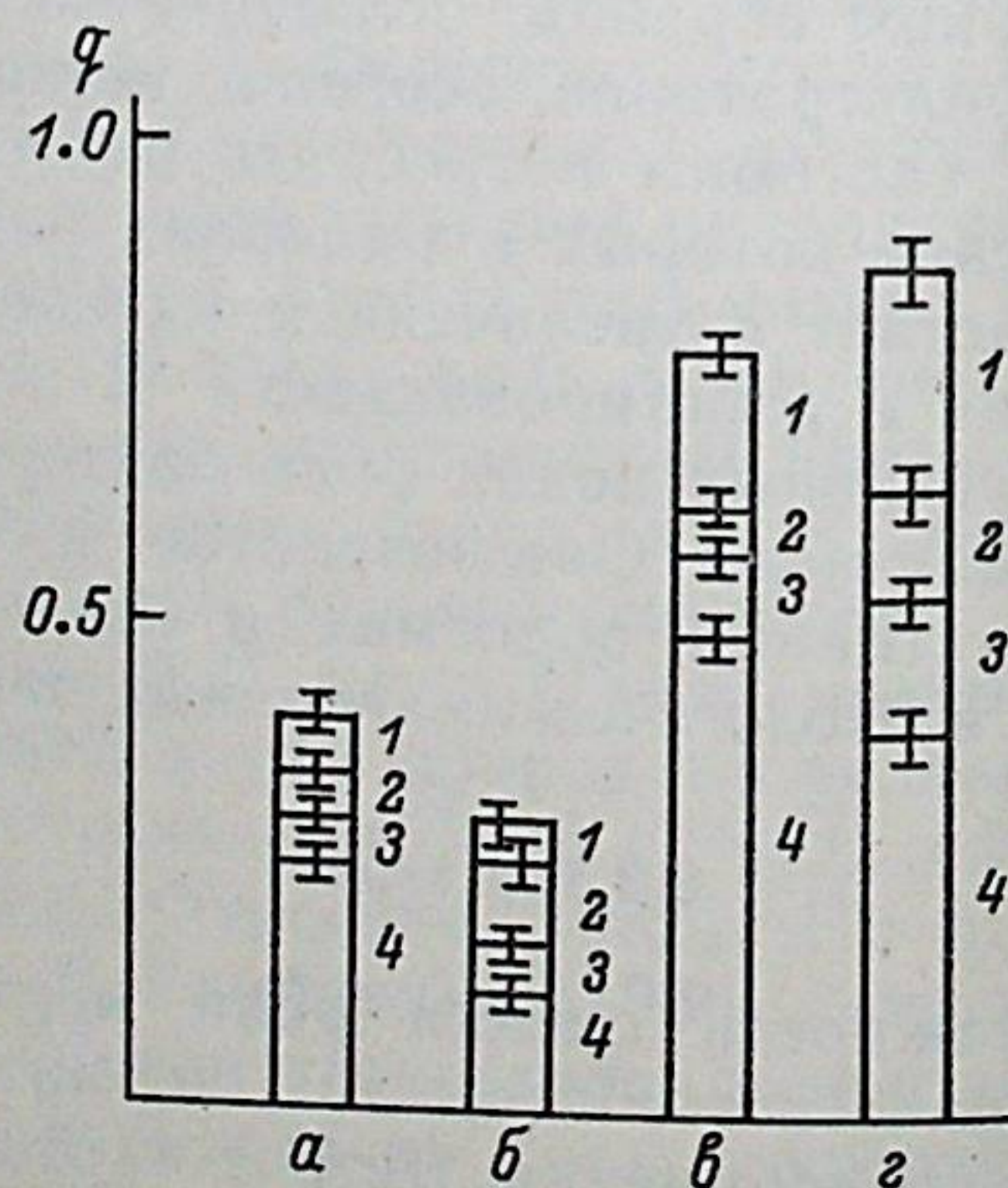


Рис. 16. Соотношение фракций в сестоне (φ, мгС/л) Ладожского озера.

Более 100 (1), от 100 до 40 (2), от 40 до 20 (3) и менее 20 мкм (4). а — Волховская губа, б — центральный, в — северный озерный, г — северный шхерный районы. Вертикальные линии — ошибка средней.

вины сестона приходилось на фракцию с размером частиц менее 20 мкм. Она составляла 52 % в губе и 77 % в открытой части залива. На долю фракции с размером частиц более 100 мкм приходилось от 13 до 26 %. Остальные размерные фракции в сестоне были представлены в меньшем количестве (рис. 14). В этих опытах было установлено, что из 4 основных компонентов сестона — фито-, бактерио-, зоопланктона и детрита на долю детрита приходилось от 55 до 84 %. В отдельных размерных фракциях сестона относительное содержание детрита характеризовалось такими же величинами (рис. 15).

В августе 1980 г. аналогичное исследование сестона было проведено в Волховской губе, центральном, северном районах и в Якимварском заливе Ладожского озера. Концентрация сестона различалась в отдельных районах почти в 2 раза (0.35 —

0.83 мгС/л). При этом его количество было больше в северной части озера, где в период наблюдений цвели синезеленые водоросли. Соотношение размерных фракций в сестоне было практически одинаковым. Около половины сестона приходилось на фракцию с размером частиц менее 20 мкм (рис. 16).

Следовательно, изучение состава сестона разных районов Ладожского и Онежского озер показало, что большую его часть, обычно превышающую 50 %, составляет фракция с размером частиц менее 20 мкм, в которой почти две трети приходится на долю мертвого органического вещества. Высокая по сравнению с другими компонентами органической взвеси концентрация детрита, представленная мелко-размерной фракцией, в природных условиях может служить важным источником пищи планктонных ракообразных.

2.3. ИЗБИРАТЕЛЬНОСТЬ ПИТАНИЯ ПЛАНКТОННЫХ РАКООБРАЗНЫХ КАК НЕОБХОДИМЫЙ ЭЛЕМЕНТ В ПОНИМАНИИ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ ЗОО- И ФИТОПЛАНКТОНА

Проведенный анализ состава рациона рачков-фильтраторов показал, что они питаются массовыми видами водорослей, бактериями и детритом. Одни компоненты планктона могут потребляться рачками пропорционально их концентрации в среде, относительное значение других может быть в рационе выше, чем в среде, а третьих, наоборот, ниже. В соответствии с этим, одни виды выедаются животными больше, чем другие, что влияет на их количество. Следовательно, знание закономерностей избирания пищи дает возможность судить о том, как будет влиять присутствие рачков на концентрацию их объектов питания.

Морфофункциональное строение фильтрационного аппарата ветвистоусых и веслоногих ракообразных обуславливает выбор определенных объектов питания. Поэтому для понимания механизма избирания необходимо знать строение и функционирование фильтрационного аппарата рачков.

У большинства ветвистоусых при всем многообразии строения и функционирования их фильтрационных аппаратов наблюдаются токи воды, входящие в переднюю часть брюшной щели створок раковины и затем выходящие из нее. Ширина брюшной щели возрастает с увеличением длины тела рачков. У крупных особей *Daphnia magna* она около 200 мкм, а у мелких *Ceriodaphnia quadrangula* в 4 раза меньше (Gliwicz, Siedlar, 1980). Фильтрация рачками пищевых частиц происходит через фильтр, образуемый многочисленными щетинками постоянно движущихся торакальных ножек. Количество взмахов экзоподитов торакальных конечностей в минуту в зависимости от физиологического состояния и условий среды у *Daphnia magna* находится в пределах 150—470 (McMahon, Rigler, 1963; McMahon, 1968), у *D. longispina* — более 300, у *Ceriodaphnia quadrangula* var. *pulchella* 60—244 (Harnisch, 1949), у хи-

¹ Водоросли меньше 20 мкм концентрировались на нуклеопоровых фильтрах с помощью обратной фильтрации.

дорид 290—300 (Смирнов, 1974). Измерение расстояния между щетинками торакальных ножек на фотографиях, полученных на сканирующем электронном микроскопе, позволило ранжировать 9 видов Cladocera из Боденского озера по размерам фильтрующих ячеек. Эти размеры составили для *Diaphanosoma brachyurum* 0.16—0.24 мкм, *Chydorus sphaericus* 0.23—0.45, *Daphnia cucullata* 0.23—0.45, *D. magna* 0.24—0.64, *D. galeata* 0.23—1.00, *D. hyalina* 0.56—1.80, *Eubosmina coregoni* 0.68—1.60, *Holopedium gibberum* 1.20—3.70 и для *Sida crystallina* 0.90—4.20 мкм (Geller, Müller, 1981). Отфильтрованные пищевые частицы продвигаются ко рту по трубкообразному желобу, расположенному вдоль нижней части туловища. Когда кишечник заполнен, пищевые частицы, продвигающиеся по пищевому желобку к ротовому отверстию с помощью движений ротовых конечностей и постабдомена, вновь возвращаются в воду (Мануйлова, 1964). Неподходящие комки могут удаляться от ротового отверстия с помощью щетинок в проксимальной части ног первой пары, а также с помощью постабдомена, обладающего значительно большей подвижностью у хидорид, чем у остальных клядоцер. Эта морфологическая особенность связана с обитанием хидорид в литорали, где необходима частая очистка конечностей (Смирнов, 1972).

Возможность использования пищи разного состава определяется у веслоногих ракообразных строением ротовых конечностей, которое в общих чертах сходно у морских и пресноводных видов. Обычно у калянид выделяют «чистую» фильтрацию — фильтрационный способ питания, при котором возможен активный захват более крупных объектов в случае их столкновения с питающимся рачком, и активный поиск, напоминающий охоту некоторых хищников (Монаков, 1976; Вышкварцева, 1977; Петипа, 1981). Фильтрационный способ питания свойствен почти всем Calanoida и для большинства из них часто служит основным. Создаваемые при вибрации рото-

вых конечностей токи воды направляются в околоротовое пространство, ограниченное сзади щетинками вторых максилл, максиллярных и плавательных ног, а с боков — оперенными экзитами первых максилл. Попадающие пищевые объекты задерживаются щетинками вторых максилл и максиллярных ног, образующих своеобразный ковш. Другая часть пищевых частиц, ударяясь о стенку этого ковша, изменяет направление, перемещается к ротовому отверстию и заглатывается. Через 3—4 с вибрация ротовых конечностей прекращается, вторые максиллы и максиллярные ноги делают характерные подгребающие движения и пищевые объекты, сконцентрированные на их дистальных щетинках, поступают в рот и заглатываются ритмическими сокращениями глотки (Монаков, 1976). Частота вибрации ротовых конечностей рачков равна 10—60 гц, или 600—3600 взмахов в минуту (Koehl, Stricker, 1981), что на порядок величин превышает количество взмахов торакальных ножек ветвистоусых. Благодаря способности к схватыванию и размельчению пищи калянусы старших стадий поедают пищевые объекты, сравнимые с размером их цефалоторакса (Петипа, 1965; Mullin, 1966). Эта же особенность отмечена и для крупных видов рода *Diaptomus*, обитающих в озерах северной Америки (Anderson, 1970). Минимальные размеры пищи, которую способен потреблять рачок, определяются частотой расположения вторичных щетинок на максилле (Гейнрих, 1963). Измерение расстояния между ними показало, что у видов рода *Calanus* независимо от размеров и зоны обитания оно больше 3 мкм, а у *Diaptomus graciloides* почти в 2 раза меньше (табл. 13) (Вышкварцева, Гутельмахер, 1971). Расстояние между волосками на второй максилле у самок *Paracalanus nanus* и *Eucalanus monachus* (Петипа, 1981) такое же, как и у видов рода *Calanus*. Однако животные способны сдвигать и раздвигать вторичные щетинки, что дает им возможность улавливать в некоторой степени и более мелкие частицы.

Таблица 13

Расстояние (мкм) между волосками на щетинках максиллы у некоторых видов веслоногих ракообразных

Вид	Стадия	Щетинки		
		проксимальные	срединные	дистальные
<i>Calanus minor</i>	♀	3.5	7.5	12
	♂	4.0	6.5	8
<i>C. pauper</i>	♀	3.5	4.5	7.5
	♂	2.0	2.5	4.5
<i>C. lighti</i>	♀	5.5	7.0	15
	V	3.5	6.0	14
<i>C. tenuicornis</i>	♂		Редуцированы	
	♀	4.5	8.0	15
<i>C. patagoniensis</i>	♂		Редуцированы	
	♀	7.0	8.5	15
<i>C. carinatus</i>	V	4.5	6.5	12
	♀	5.5	8.5	12
<i>C. sinicus</i>	♂		Редуцированы	
	♀	6.0	8.5	15
<i>C. pacificus</i>	♂	8.0	9.0	16
	♀	3.0	6.0	15
<i>C. gracilis</i>	♂	3.5	5.5	12
	V	4.5	6.0	15
	♀	6.5	9.0	17
<i>C. helgolandicus</i>	♂		Редуцированы	
	V	5.0	6.5	10
	♀	8.0	10.0	15
<i>C. chilensis</i>	♂	7.0	10.0	17
	♀	5.0	8.5	15
	♂	3.5	6.5	14
	V	3.6	5.5	10
	♀	5.5	7.0	14
<i>C. tonsus</i>	♂	5.0	7.0	15
	♀	3.5	5.0	10
<i>C. australis</i>	♂		Редуцированы	
	V	4.5	7.0	15
	♀	5.0	8.5	15
<i>C. robustior</i>	♂	6.0	8.5	16
	V	5.0	8.5	17
	♀	6.5	10.0	20
<i>C. macrocarinatus</i>	♂		Редуцированы	
	♀	5.5	7.0	11
<i>C. simillimus</i>	♂		Редуцированы	
	♀	5.5	7.5	17
<i>C. propinquus</i>	♂	5.0	7.0	17
	V	8.0	10.0	20
	♀	8.05	12.0	17
<i>C. plumchrus</i>	♂	9.0	13.0	19
	V f. <i>tipica</i>	4.0	5.5	12
	V f. <i>plumchrus</i>	2.0	4.0	8
	♀		Редуцированы	
<i>C. acutus</i>	♂		Редуцированы	
	V	3.5	5.5	10
	♀	4.0	6.0	13
<i>C. hyperboreus</i>	♂		Редуцированы	
	V	4.2	7.2	14

Таблица 13 (продолжение)

Вид	Стадия	Щетинки		
		проксимальные	срединные	дистальные
<i>C. cristatus</i>	♀	4.7	8.5	15
	V	7.7	10.0	17
	♀		Редуцированы	
<i>C. glacialis</i>	♂		Редуцированы	
	I	2.8	4.5	8.5
	II	3.2	5.0	8.5
	III	3.2	7.5	11
	IV	3.5	6.0	11.5
	V	6.0	8.5	17
	♀	8.0	11.0	20
<i>Diaptomus graciloides</i>	♂	7.0	10.0	15
	II	1.7	2.5	4.0
	III	1.7	2.5	4.0
	IV	1.7	2.5	4.0
	V	1.5	2.5	4.5
	♀	2.5	3.5	5.5

Таким образом, сложное строение фильтрационного аппарата ракообразных позволяет им извлекать из воды разную по размеру пищу. Минимальный размер потребляемых частиц зависит от расстояния между щетинками торакальных ножек у Cladocera и между волосками на максилле у Copepoda. Это расстояние у отдельных видов колеблется от 0.16 до 4.20 и 1.5 до 8.5 мкм. У ветвистых максимальный предел потребляемых частиц в значительной мере определяется шириной брюшной щели карапакса и диаметром ротового отверстия. Веслоногие рачки могут потреблять частицы, превышающие диаметр ротового отверстия, но предварительно их измельчают.

Избирательность питания планктонных ракообразных может пониматься неодинаково, так как в ее основе лежат разные явления. Следует разделять: 1) избирательность в том смысле, что объекты питания ограничены строением участвующих в процессе питания органов, которое в первую очередь определяет размеры потребляемых частиц; 2) избирательность как результат неодинаковой эффективности отфильтровывания частиц разных размеров и формы; 3) активную избирательность как реакцию на некоторые воспринимаемые потребителем свойства частиц.

Размеры частиц имеют наибольшее значение при фильтрационном питании рачков. Детальный анализ всей имеющейся по этому вопросу литературы, проведенный мною (Гутельмахер, 1974в), показал, что крупные водоросли не потребляются животными. Избирательность в этом смысле ясна и всеми признана. Пищевые частицы размером 1—80 мкм могут потребляться пресноводными рачками-фильтраторами, но основу рациона животных составляют объекты размером от 1 до 20 мкм. Причем ветвистые способны отфильтровывать более мелкие частицы, чем веслоногие ракообразные. Верхний предел размера потребляемых частиц зависит в основном от размеров тела рачка, пропорционально которому возрастает ширина щели карапакса и ротового отверстия, нижний — от густоты расположения фильтрующих щетинок. По густоте опушения фильтрующих органов всех рачков делят на «тонких» и «грубых» фильтраторов, которые, как показывают результаты опытов (Soper, Hayes, 1940; Вышкварцева, Гутельмахер, 1971), способны улавливать разные по размерам частицы. Для ориентировочного суждения о размерах потребляемых частиц можно использовать предложенное Бернс (Burns, 1968) уравнение, связывающее максимальный диаметр потребляемых ча-

стиц (y , мкм) с длиной тела ветвистых рачков (x , мм)

$$y = 22x + 4.87. \quad (33)$$

В подтверждение вышесказанного можно привести результаты подробных, почти двухлетних исследований содержимого кишечника у близких по размеру *Daphnia pulex*, *D. magna*, *D. hyalina* из 2 водохранилищ Англии. Частицы до 20 мкм составляли около 60 % всего объема содержимого кишечника. У этих 3 видов не обнаружено различий в размере потребляемых частиц. У всех видов были найдены одинаковые виды водорослей и частицы детрита. Их размер зависел от длины тела рачков, а не от видовой принадлежности (Nadin-Hurley, Duncan, 1976).

Размер потребляемых пищевых частиц морскими ракообразными тоже зависит от длины тела животных. Так, наиболее мелкие из веслоногих рачков *Paracalanus parvus* (0.6—0.7 мм) в Черном море питались водорослями, размер которых не превышал 40 мкм (Делало, 1961). В кишечниках *Acartia clausi* и *Pseudocalanus elongatus* из Северного моря были обнаружены клетки водорослей от 14 до 50 мкм (Волошина, 1978). Близкий размерный диапазон потребляемых частиц (20—65 мкм) для этих же видов, но обитающих в Черном море, приводит Т. С. Петипа (1981). Детальное изучение питания более крупного рачка *Calanus helgolandicus* показало, что он способен потреблять науплиусы копепод (100—200 мкм), ночесветку (500—750) и даже икру рыб (850) (Петипа, 1965). Взрослые особи *C. helgolandicus*, *C. finmarchicus*, *C. hyperboreus*, *C. glacialis* обычно отфильтровывают пищевую взвесь размером до 100—200 мкм. Частицы более крупного размера, например ночесветку, они активно захватывают, сминают и заглатывают или высасывают содержимое ее клетки. Крупные клетки диатомей разламываются совместным действием шипов максиллул и зубцов мандибул, а затем заглатываются (Вышкварцева, 1977). По-видимому, домики тинтинид потребляются каля-

нусом таким же способом, так как в его кишечнике нами обнаружены обломки *Coxiella helix* (Гутельмахер, 1980).

Даже краткое рассмотрение размерной избирательности питания фильтраторов показывает, что мелкие морские животные, по размерам близкие к пресноводным, потребляют частицы одного размера, обычно не превышающего 50 мкм. Крупные рачки, используя разные способы питания, способны избирать довольно большие частицы, но оптимальные размеры потребляемых частиц находятся в пределах от 20 до 200 мкм.

Избирание ракообразными пищевой взвеси определенного размера наглядно проявляется при сравнении соотношения отдельных ее компонентов в рационе животных и в среде. Для этого обычно используют коэффициент селективности В. С. Ивлева (1955)

$$E = \frac{r_i - p_i}{r_i + p_i}, \quad (34)$$

где r_i и p_i — доля i -го компонента пищи в рационе животного и в среде. Значения этого показателя (E) находятся в пределах от -1 до 1 , причем значения от 0 до 1 указывают на наличие избирания, нулевое значение — на отсутствие избирания, а значения от 0 до -1 — на избегание пищи. Однако величина коэффициента селективности зависит от изменений концентраций потребляемых объектов. Поэтому предприняты попытки к его уточнению (Jacobs, 1974; Paloheimo, 1979; Vanderploeg, Scavia, 1979a), что привело к усложнению расчета этого показателя. Дальнейший анализ коэффициентов избирательности для планктонных фильтраторов привел к значительному упрощению выражения, которое представляет собой отношение скорости фильтрации i -го вида пищи к ее максимальной величине (Vanderploeg, Scavia, 1979b). Этот коэффициент изменяется от 0 до 1 и не имеет четких границ, указывающих на предпочтение того или иного вида пищи, но удобен для ввода в раз-

ные математические модели, учитывающие элиминацию пищевых объектов зоопланктоном.

Коэффициент Ивлева, предложенный для оценки элективности питания рыб, для планктонных рачков впервые был применен Л. М. Сушеной (1959) при изучении питания 11 видов пресноводных рачков смесью хлореллы, хлорококка, одиночных клеток и ценобиев сценедесмуса. Наибольший средний коэффициент был получен на хлорелле -0.12 , который постепенно снижался до -0.31 с увеличением размера клеток. Результаты этих опытов отражены в учебниках по общей гидробиологии (Константинов, 1967, 1972) и использованы для построения теории размерной избирательности питания гидробионтов (Brooks, Dodson, 1965), что еще раз указывает на важность рассматриваемых проблем.

В опытах с естественным фитопланктоном водоемов Нижнего Дона наиболее высокие положительные показатели избирания ветвистоусыми рачками получены для мелких водорослей из родов *Navicula*, *Ankistrodesmus*, *Dictyosphaerium*, *Chlorella*, одиночных клеток *Scenedesmus*. Отрицательные индексы получены для *Anabaena*, *Lambertia*, *Schroederia*, *Actinastrium* (Аксенова и др., 1969). По В. Н. Никулиной (1977), на оз. Кривом отрицательными индексами элективности для всех подопытных рачков (*Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Eudiaptomus graciloides*) характеризовались синезеленые *Dactylococcopsis acicularis* — веретеновидные клетки с длинными заостренными концами размером $50-75 \times 2$ мкм, золотистые *Dinobryon divergens* — кустистые колонии, состоящие из клеток, заключенных в домики, размером 45×8 мкм, диатомовые *Asterionella formosa* — звездчатая колония с размером отдельных клеток $70-90 \times 3$ мкм. Наиболее значимый положительный индекс был у *Oocystis borgei*, *Coelosphaerium küetzingianum*, *Synechococcus aeruginosus*, *Melosira islandica*, *Microcystis pulverea*. Именно эти водоросли больше всего элиминировались в озере за счет выедания

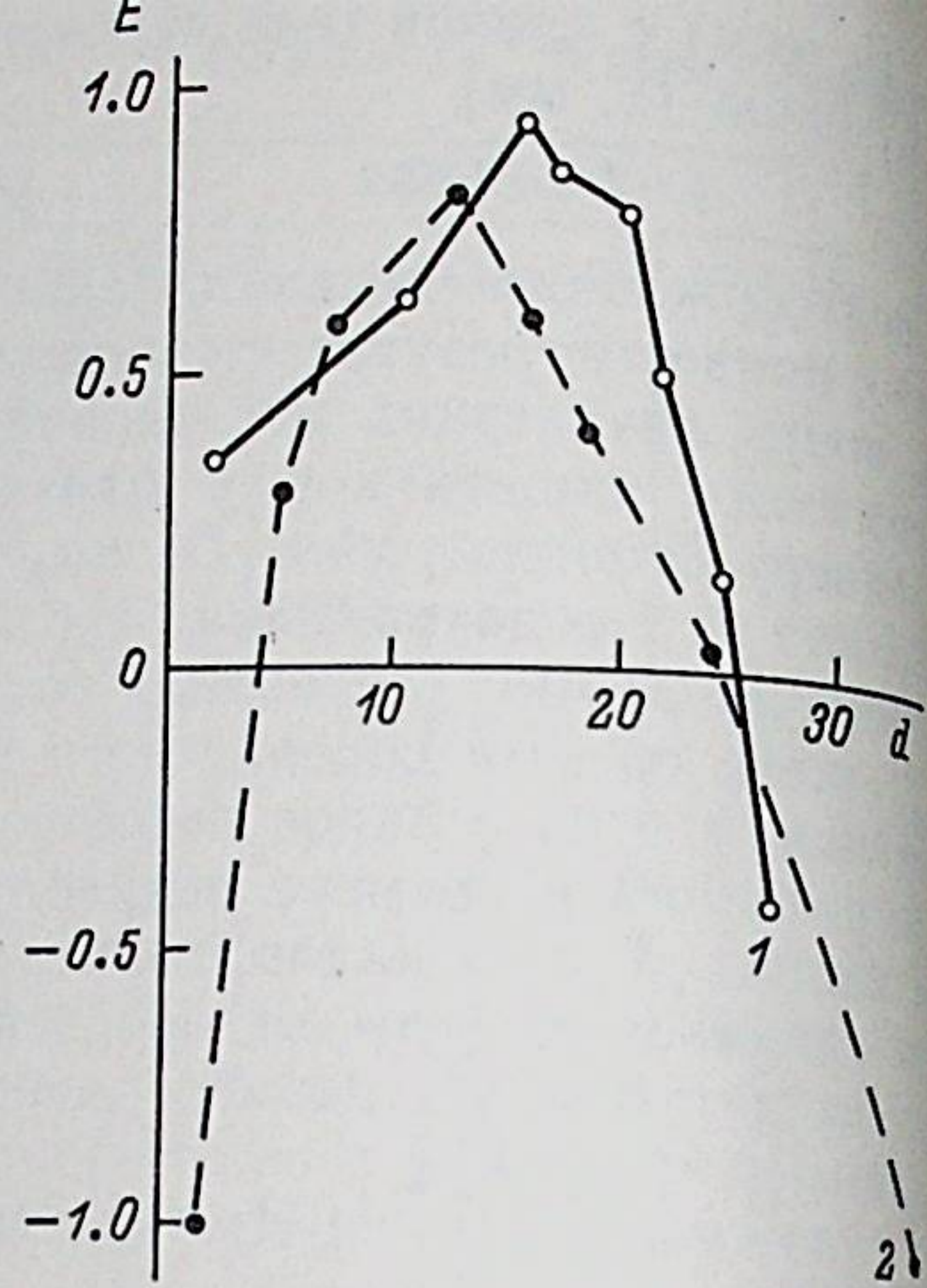


Рис. 17. Зависимость коэффициента элективности (E) у *Arctodiaptomus salinus* (1) и *Daphnia magna* (2) от диаметра (d, мкм) клеток водорослей (по: Черепнина, 1980).

их зоопланктоном. При исследовании питания *Eudiaptomus graciloides* естественным планктоном озер Нарва Мястро и Баторин Н. М. Крючкова В. Х. Рыбак (1983) также нашли, что большая часть видов водорослей употребляется пропорционально их содержанию в общей биомассе. Индекс элективности позволил выяснить, что наиболее предпочитаемыми были *Oocystis solitaria* (0.9), *Scenedesmus denticulatus*, *Gloeocapsa minima*, *Clotella comta* (0.8), *Scenedesmus quadricauda* (0.6), *Kirchneriella cithorta*, *Dinobryon sociale* (0.4). На большие величины коэффициента элективности у *Arctodiaptomus salinus* приходились на водоросли с диаметром клеток $14-19$ мкм, а у *Daphnia magna* — около 12 мкм (Черепнина, 1980) (рис. 17). При изучении питания *Diaptomus sicilis* фитопланктона в оз. Мичиган максимальная скорость фильтрации воды в 19 случаях приходилась на частицы размером $14-18$ мкм (Vanderploeg, 1981). Таким образом, использование коэффициента элективности еще раз подтвердило, что наибольшие его величины соответствуют оптимальным размерам пищевых частиц независимо от их в

довой принадлежности. Однако для понимания механизма явления необходимо иметь представление об относительной доле основных компонентов или их количестве в среде и в рационе животных.

Благодаря использованию электронных счетчиков частиц число работ, в которых имеются такие данные, резко возросло. Для примера можно привести результаты опытов с *Pseudocalanus minutus* (Poulet, Chanut, 1975), которых помещали в склянки с естественной водой. После экспозиции измеряли концентрацию взвеси в воде опытных и контрольных сосудов в диапазоне размеров от 1.58 до 144 мкм. В большинстве опытов различия между спектрами размеров частиц в контроле и в рационе рачков были недостоверны. Рачки потребляли больше тех частиц, которые преобладали в планктоне. Это указывает на безвыборочность питания этого рачка в данном размерном диапазоне. В кишечнике *Calanus helgolandicus* в Черном море в основном были отмечены доминирующие в планктоне *Exuviaella cordata* (19×12 мкм), *E. compressa* (35×25) и *Peridinium steinii* (44×37). Сравнение их соотношений в пищеварительном тракте калянусов и в воде моря показало, что доля *E. cordata* в кишечниках рачков достоверно выше, а *E. compressa* — достоверно ниже, чем в море (уровень значимости 0.01). Различия относительных количеств *P. steinii* недостоверны (табл. 14) (Гутельмахер, 1980). Эти результаты показали, что калянус предпочитал круглые или овальные клетки с диаметром около 20 мкм. Остается неясным, были ли частицы

данного размера оптимальными для питания рачка в этот период.

Для решения этого вопроса калянуса кормили кукурузным и картофельным крахмалом, различающимся величиной и размерным распределением зерен (описание методики опытов см. в разделе 2.1). При питании кукурузным крахмалом, у которого наибольшее число зерен имело диаметр 18 мкм, относительное содержание частиц разного размера в кишечнике и в среде было одинаковым, а при питании картофельным — максимум зерен был сдвинут в меньшую сторону, в кишечнике преобладали частицы размером в 22 мкм (рис. 18) (Heerkloss, Gutelmacher, 1980). Эти опыты подтвердили данные Коновера (Conover, 1966), который показал, что *Calanus hyperboreus* наряду с потреблением крупных организмов обладает четко выраженной способностью к пищевой адаптации при питании мелкими водорослями. При переносе в смешанную культуру водорослей после недельного питания мелкими клетками *Thalassiosira* эти рачки явно отвергали более крупные клетки коцинодискуса. Это же было отмечено еще Харвеем (Harvey, 1937), который установил, что *C. finmarchicus* предпочитает те виды пищи, на которых он содержался ранее, и в новых условиях при попадании в иную смесь фитопланктона проявляет следы пищевой адаптации к прежним видам. Это явление Коновер (Conover, 1978a) назвал «оптимизацией размера частиц» (particle size optimization). Следовательно, планктонные фильтраторы адаптируются к тому размерному диапазону пищевых частиц, который преобладает в данный период в среде. По-видимому, при доминировании в воде мелких клеток рачок способен создавать такие токи воды, которые наиболее эффективно их захватывают, но они недостаточны для вовлечения с такой же эффективностью более крупных частиц. При массовом развитии крупных пищевых организмов питание осуществляется путем их активного захвата. Благодаря комбинированию разных способов питания и постепенной смене массовых видов водо-

Таблица 14

Доля потребляемых видов водорослей (% от численности) в пищеварительном тракте *Calanus helgolandicus* (1) и в планктоне Черного моря (2) (приведены средние величины и их ошибки для 50 наблюдений)

Водоросли	1	2
<i>Exuviaella cordata</i>	79.6 ± 1.1	65.0 ± 2.0
<i>E. compressa</i>	18.2 ± 1.0	32.2 ± 1.8
<i>Peridinium steinii</i>	2.2 ± 0.3	2.8 ± 0.2

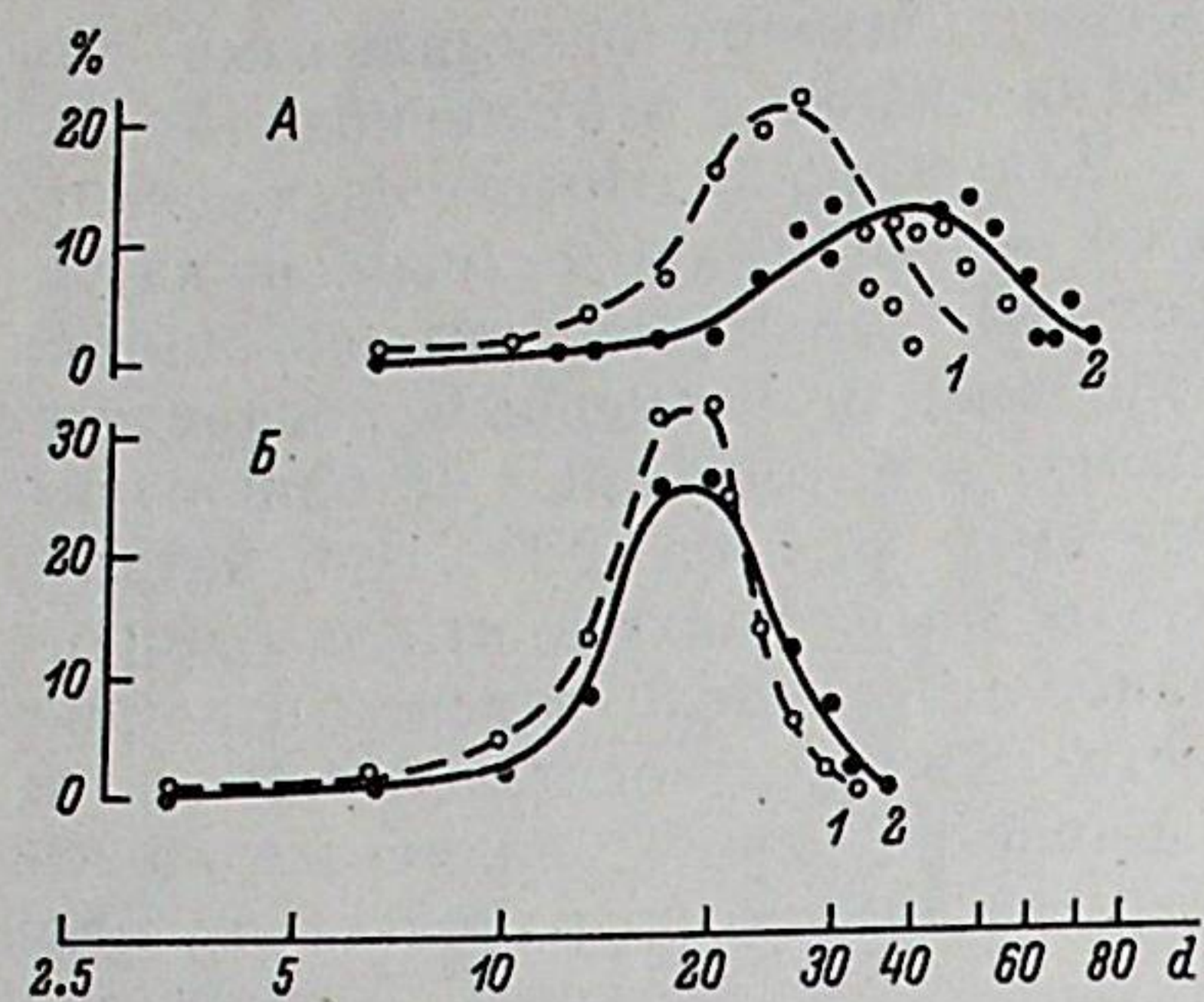


Рис. 18. Относительное значение (по вертикали, %) в пищеварительном тракте *Calanus helgolandicus* (1) и в воде (2) зерен разного диаметра (d, мкм) картофельного (А) и кукурузного (Б) крахмала.

рослей в море ракообразные потребляют в каждый конкретный момент преобладающую в среде пищу.

У пресноводных рачков-фильтраторов размерный диапазон потребляемых частиц значительно уже, что указывает на незначительную роль в питании активного захвата и соответственно активного избирания пищи. Особенно это характерно для ветвистоусых, у которых токи воды доставляют животному пищу и растворенный в воде кислород. Токи воды с пищевыми частицами входят внутрь карапакса животного, где происходит концентрация пищевого материала. Отбрасывание непригодных для питания частиц происходит с помощью ротовых придатков и постабдоминального коготка. Причем первичная размерная дифференциация частиц происходит за счет изменения расстояния между створками карапакса. Как показали детальные исследования Гливича и Седлар (Gliwicz, Siedlar, 1980), у *Daphnia sicullata* щель карапакса при ее обитании в водоемах разной биологической продуктивности сужается со 120 до 50 мкм. В олиготрофных озерах она почти в 2 раза шире, чем в эвтрофных, в которых имеется значительное количество колониальных водорослей, мешающих фильтрации воды. Кроме того, в условиях эвтрофных водоемов частота движений постабдомена резко возрастает, что приводит к отбрасыванию

крупных пищевых частиц обратно в воду. При этом снижается скорость фильтрации и уменьшается рацион рачков, так как много времени тратится на «чистку» фильтрационного аппарата. Подтверждением механического процесса фильтрации могут служить наблюдения В. М. Рылова (1940) за питанием некоторых планктонных *Eptomotraca* в условиях быстрого течения. Рачки потребляли минеральный сестон, влекомый реком, приобретали большую плотность и гибли. В оз. Выртсьярв ветвистоусые развиты слабо из-за частого ветрового взмучивания донных осадков и значительного количества минеральной взвеси в воде (Хаберман, 1980).

Для большинства пресноводных калиянид-фильтраторов характерен оптимальный размер потребляемых частиц. Например, для *Arctodiaptomus salinus* он равен 15 (Черепнина, 1980), для *Diaptomus sicilis* 14—18 (Vandeploeg, 1981), *Diaptomus oregonensis* 6—12 мкм (McQueen, 1971). Причем *D. sicilis* в течение 2 лет наблюдения в оз. Мичиган максимальная скорость фильтрации была при потреблении частиц именно данного размера, независимо от изменений размерного распределения сестона. Вероятно, рачок создает токи воды, которые эффективно захватывают частицы определенного размера. Более крупная взвесь не вовлекается в эти токи, а очень мелкая проходит между фильтрующими щетинками, благодаря чему создается максимальная скорость фильтрации и потребления частиц оптимального размера. В зависимости от длины тела рачка, стадии его развития оптимальный размер частиц будет меняться, что дает возможность разным видам зоопланктона эффективно отфильтровывать имеющуюся в водоеме разноразмерную взвесь. Следовательно, частицы, размеры которых близки к оптимальным, будут потребляться животными пропорционально их концентрации в среде. Уже собрано большое количество таких данных, подтверждающих этот вывод (Гутельмахер, 1974б). Для примера приведены результаты опытов по питанию *Bosmina crassicornis* и *Eudiaptomus gracilis*

Bosmina crassicornis и *Eudiaptomus gracilis* естественным сестоном оз. Нижне-Суздальского. Доля потребляемых водорослей в рационе рачков и в воде озера была практически одинакова и статистически не различалась (табл. 15), что указывает на преобладание у рачков фильтрационного способа питания. Однако это не исключает возможности захвата *Calanidae* сравнительно крупных пищевых частиц или их случайного попадания в фильтрационный аппарат ветвистоусых.

Детальное и разностороннее изучение питания рачков-фильтраторов в последнее время дало новые факты, не укладывающиеся в механическую теорию фильтрации. Так, в опытах *Daphnia magna*, у которой расстояние между фильтрующими щетинками равно 0.85—1.25 мкм, кормили полистероловыми шариками диаметром 0.5, 1.1 и 5.7 мкм. Доля мелкой фракции в кишечнике рачков была достоверно ниже, а двух других — такая же, как в среде, что и следовало ожидать из механической теории фильтрации. При смене заряда частиц на отрицательный и придании им гидрофильных свойств искусственная взвесь всех размеров потреблялась пропорционально ее концентрации в среде (Gergitsen, Porter, 1982). Авторы считают, что химические и электростатические свойства частиц могут иметь значение при их потреблении рачками.

При доминировании в водоемах колоний фитопланктона большого размера в кишечниках рачков часто обнаруживают одиночные клетки колони-

альных видов водорослей (Infante, 1973; Гутельмахер, 1976а). Н. М. Крюкова и В. Х. Рыбак (1980а, 1980б) экспериментально показали, что колонии водорослей легко разбиваются веслоногими и ветвистоусыми рачками, что облегчает использование отдельных клеток в пищу. Вопрос об измельчении колоний фитопланктона животными за счет их механического разрушения приобретает принципиальное значение, поскольку синезеленые, вызывающие цветение воды, состоят из колониальных форм. Необходимо выяснить, какое значение имеет это явление при разных условиях и насколько оно укладывается в механическую теорию фильтрации. Поэтому данному вопросу была посвящена специальная работа.

Исследования проводили в июле—августе 1981 г. в Якимварском заливе, расположенном в северной шхерной части Ладожского озера. В центре залива на постоянной станции с поверхности отбирали пробу воды и сетью Джели отлавливали зоопланктон в слое 5—0 м. Для опытов обычно использовали 250-миллилитровые склянки из белого стекла с притертыми пробками, которые заполняли озерной водой. Три склянки служили начальным и столько же — конечным контролем. В остальные вносили предварительно отобранных рачков, в 2—3 разных концентрациях при 2 повторностях каждая. Фитопланктон из склянок начального контроля сразу же сгущали и фиксировали. Оставшиеся опытные и контрольные склянки укрепляли на диске,

Таблица 15

Среднее относительное значение потребляемого вида водорослей в рационе *Bosmina crassicornis* (1), *Eudiaptomus gracilis* (2) и в воде оз. Нижне-Суздальского (3), % от биомассы

Водоросли	1	2	3	Число опытов
<i>Stenokalyx densata</i>	3.0±0.2 *	2.0±0.1 *	2.5±0.5 *	2
<i>Synedra tenera</i>	71.0±1.4	61.7±4.5	65.0±3.2	4
<i>S. vauseria</i>	9.0±0.3	10.5±2.5	8.5±0.5	2
<i>Stephanodiscus astraea</i>	2.0±0.0	3.0±0.0	2.0±0.0	2
<i>Chlorella vulgaris</i>	6.7±2.9	9.7±2.1	9.0±0.4	6
<i>Trachelomonas planctonica</i>	49.3±12.2	44.8±9.4	45.1±8.6	13
<i>Ankistrodesmus pseudomirabilis</i>	8.6±4.0	7.4±1.6	8.7±2.2	9

* Ошибка средней.

который вращался со скоростью 12 об./ч. После суточной экспозиции водоросли концентрировали до конечного объема пробы 25 мл обратной фильтрацией (Федоров, 1979) через нуклеопоровый фильтр с диаметром отверстия 2.5 мкм и фиксировали формалином. Количественный учет водорослей проводили в камере Нажотта объемом 0.05 мл и просчитывали число клеток в 0.1 мл пробы. Температура воды в опытах равнялась 15—20 °С, что на 1—2° превышало температуру поверхностного слоя воды в заливе.

В период исследований видовой состав водорослей и их количество были постоянными. В первой половине июля в фитопланктоне доминировали диатомовые. Большая часть всех водорослей по численности и биомассе состояла из одного колониального вида *Diatoma elongatum* — 735 тыс. кл./л, или 0.47 мг/л. Во второй половине месяца произошла резкая смена видов в планктоне, начали преобладать синезеленые: *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena spiroides*, *A. flos-aquae*, *A. kisseleviana*, *Oscillatoria tenuis*. Эти водоросли оставались массовыми в заливе до конца августа. Численность и биомасса фитопланктона находились в пределах от 4.1 до 17.2 млн. кл./л, или от 0.89 до 3.64 мг/л. Все доминирующие виды альгофлоры были представлены колониальными формами, что было удобно для решения поставленной задачи.

Был проведен 1 опыт с *Heterocope appendiculata* и 4 — с *Eudiaptomus gracilis*. Для опытов использовали старших копеподитов и половозрелых рачков. Длина тела *H. appendiculata* равнялась 1.8 мм, *E. gracilis* — около 1 мм. Только в 1 опыте в планктоне преобладала *Diatoma elongatum*.

Для каждого вида водорослей были определены пределы числа клеток в колонии и выделены размерные классы. В контрольных и опытных пробах подсчитывали частоты каждого класса, получали гистограммы распределения и рассчитывали статистическую оценку разницы между ними по критерию «хи-квадрат». Например, число клеток в колониях *D. elongatum* в основном было от 1 до 20. Для этого вида были

Т а б л и ц а 1
Число клеток в колониях водорослей, интервал класса и их количество

Водоросли	Число клеток в колонии	Интервал класса	Количество классов
<i>Diatoma elongatum</i>	1—32	3	7
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	1—56	6	8
<i>Anabaena</i>	1—120	14	8
<i>Oscillatoria tenuis</i>	1—200	24	8

выделены 6 классов с интервалом, равным 3: 1—3, 4—6 и т. д. Очень редко встречались колонии от 20 до 32 клеток, которые были выделены в 7-й класс. Аналогично были выбраны интервалы и число классов для других водорослей (табл. 16). Все 3 вида анабенов объединены.

В опыте с *H. appendiculata* в склянку добавляли 10, 20 или 30 экз. рачков. В 3 пробах начального контроля численность *Aphanizomenon flos-aquae* была близкая — 1.4, 1.2, 1.6, в среднем 1.3 млн. кл./л. Среднее число клеток этого вида в конечном контроле было таким же. Распределение числа клеток в трихомах в начальном и конечном контроле оказалось очень близким. Разность между ними недостоверна. Критерий «хи-квадрат» был равен 6.42,² что позволило объединить в контроле.

Наибольшее количество трихом в этом эксперименте имело по 11 клеток с увеличением клеток в колонии количество трихом уменьшалось (рис. 19, А). Добавление 10 экз. *H. appendiculata* не повлияло на численность клеток на их распределение в колониях (критерий «хи-квадрат» равен 3.29). Внесение 20 и 30 рачков в опытные склянки привело к достоверному изменению распределения числа клеток в трихомах («хи-квадрат» 28.39 и 31.84) практически при той же численности афанизомена (табл. 17). Увеличилась доля мелких колоний — почти в 2 раза.

² Для получения достоверных различий эмпирических распределений с числом классов равным 8, критерий «хи-квадрат» при вероятности 0.05 должен превышать 14.07.

по сравнению с контролем, и полностью отсутствовали колонии с числом клеток более 32 (рис. 19, Б).

Влияние рачков на численность и распределение клеток в колониях анабенов было существенно только при добавлении 30 рачков. В этом случае в 3—4 раза снизилась концентрация водорослей в склянках и почти не отмечали колоний, содержащих более 30 клеток (рис. 20, А, Б, табл. 17).

Следующий доминирующий вид фитопланктона *Oscillatoria tenuis* имел почти одинаковую численность в контрольных и опытных склянках (табл. 17). Распределение клеток в трихомах было одинаковым в контролях и в сосудах с добавлением 10 рачков (критерий «хи-квадрат» 4.1 и 3.75). В других опытных склянках возросла доля колоний 1-го и 2-го размерного классов и соответственно снизилось значение остальных (рис. 21, А, Б). Критерий «хи-квадрат» показал достоверность различий в распределениях числа клеток в колониях из склянок, в которые вносили по 20 и 30 рачков.

Во всех 3 экспериментах с фитопланктоном, состоявшим в основном из *Aphanizomenon flos-aquae*, было получено, что добавление от 30 до 60 экз. *Eudiaptomus gracilis* только немного снижало численность, но не изменяло распределения количества клеток в колониях (табл. 18). Во всех опытах критерий «хи-квадрат» указывал на недостоверность различий (рис. 22).

Другие результаты были получены при доминировании в планктоне *Diatoma elongatum*. В этом случае в контрольных склянках за сутки численность клеток возросла с 0.74 до 1.24 млн. кл./л

Т а б л и ц а 17

Число клеток массовых видов водорослей (млн. кл./л) в склянках начального (НК), конечного (КК) контроля и при добавлении 10 (On_1), 20 (On_2) и 30 (On_3) экз. *Heterocope appendiculata*

Водоросли	НК	КК	On_1	On_2	On_3
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	1.3	1.3	1.3	1.1	1.1
<i>Anabaena</i>	1.5	1.4	1.5	1.3	0.4
<i>Oscillatoria tenuis</i>	1.6	1.9	1.7	2.0	1.4

за счет увеличения концентрации колоний со средним и большим числом клеток. Гистограммы распределения начального и конечного контроля имели разную форму и достоверно различались (рис. 23). При внесении в склянку 30 диаптомусов количество клеток снизилось до 0.13 млн. кл./л. Значительно уменьшилось количество колоний первых трех размерных классов, вероятно, за счет потребления их животными (рис. 23). Еще резче проявилось влияние рачков при добавлении их в количестве 94 экз.: осталось всего 10 тыс. кл./л и в пробах обнаруживали колонии, содержащие только 1—3 клетки.

Проведенные эксперименты показали, что в условиях опыта гетерокопа при концентрации 80—120 экз./л способна дробить длинные нитевидные колонии афанизомена и осциллятории. По-видимому, это происходит во время коротких скачков сравнительно крупного животного, которые осуществляются с помощью одновременных ударов abdomena и вторых антенн (Монаков, 1976) и движений первыми антеннами. Колонии анабенов этот рачок не разрушает, а использует для питания. Количество коротких цепочек этого вида осталось почти одинаковым при всех исследованных концентрациях рачков, а крупных колоний, особенно *Anabaena flos-aquae*, имеющих форму, близкую к шаровидной, становилось значительно меньше, или они совсем отсутствовали при численности животных 120 экз./л. Это может быть объяснено способом питания гетерокопы, для которой характерно схватывание добычи (Монаков, 1976).

Диаптомус в наших опытах почти не потреблял и не дробил трихомы афанизомена. Движение этого рачка, складывающееся из плавного скольжения и быстрых резких скачков, осуществляется работой ротовых конечностей, abdomena и торакальных ног (Монаков, 1976). По-видимому, диаптомус, длина тела которого в 2 раза меньше длины тела гетерокопы, не способен во время движений и взмахов первых антенн разрушать трихомы этой водоросли. Клетки *Aphanizome-*

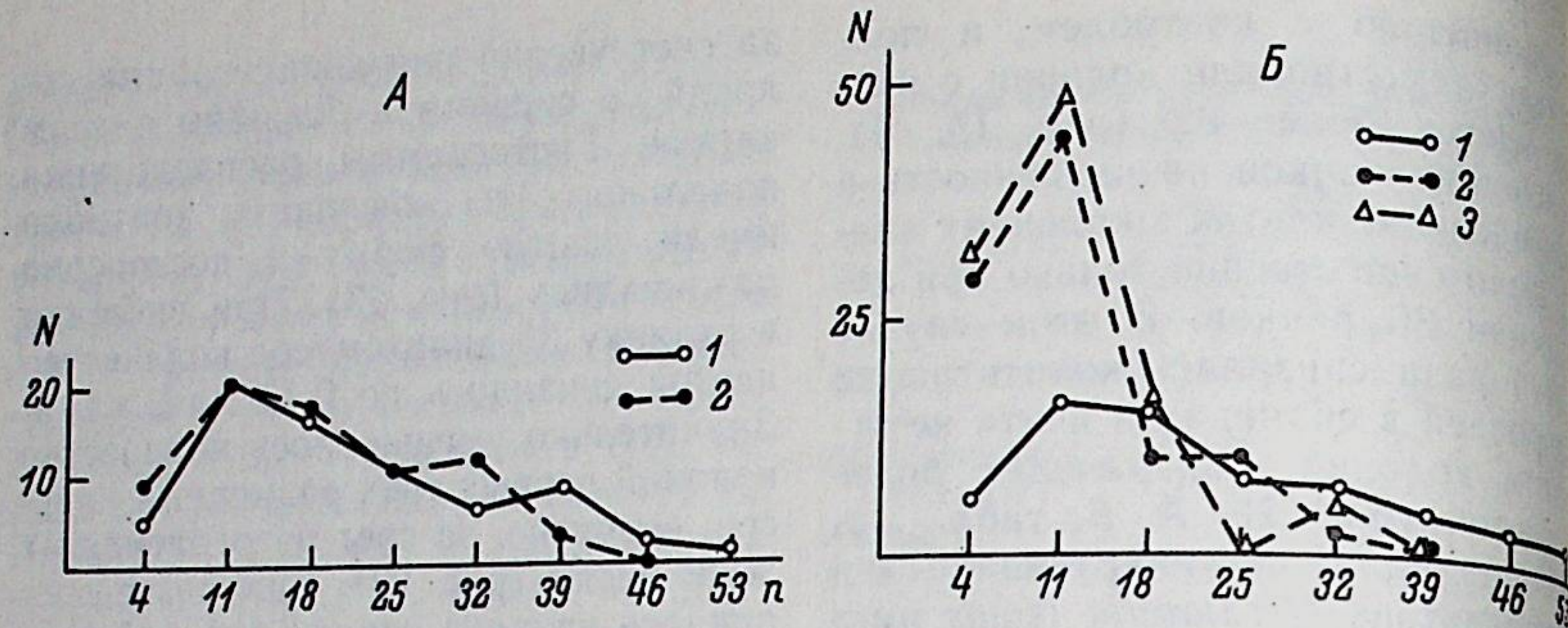


Рис. 19. Распределение трихом *Aphanizomenon flos-aquae* с разным числом клеток в воде склянок начального (А, 1), конечного (А, 2) контроля и при добавлении 10 (Б, 1), 20 (Б, 2) и 30 (Б, 3) экз. *Heterocora appendiculata*.

По оси абсцисс — среднее число клеток (n) в колонии каждого размерного класса. По оси ординат — число колоний (N, 10³/л).

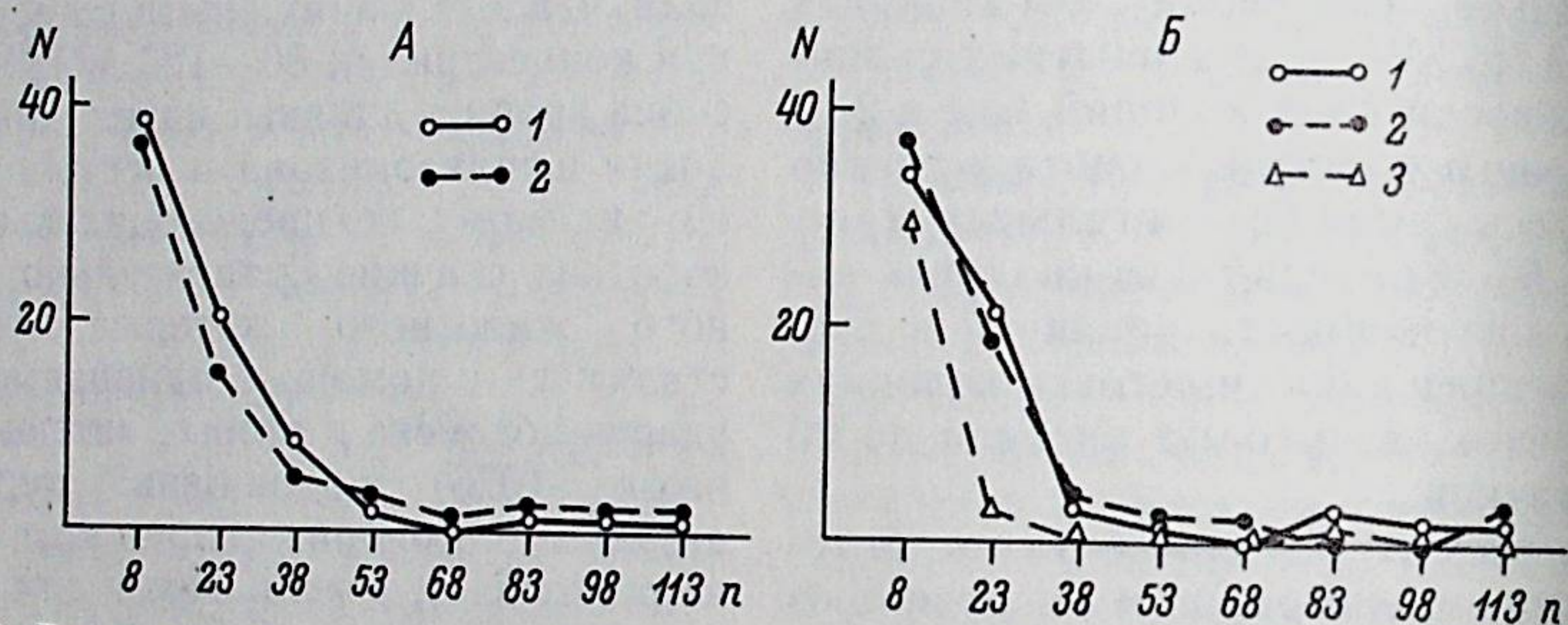


Рис. 20. Распределение колоний *Anabaena* с разным числом клеток в воде склянок начального (А, 1), конечного (А, 2) контроля и при добавлении 10 (Б, 1), 20 (Б, 2) и 30 (Б, 3) экз. *Heterocora appendiculata*.

Обозначения как на рис. 19.

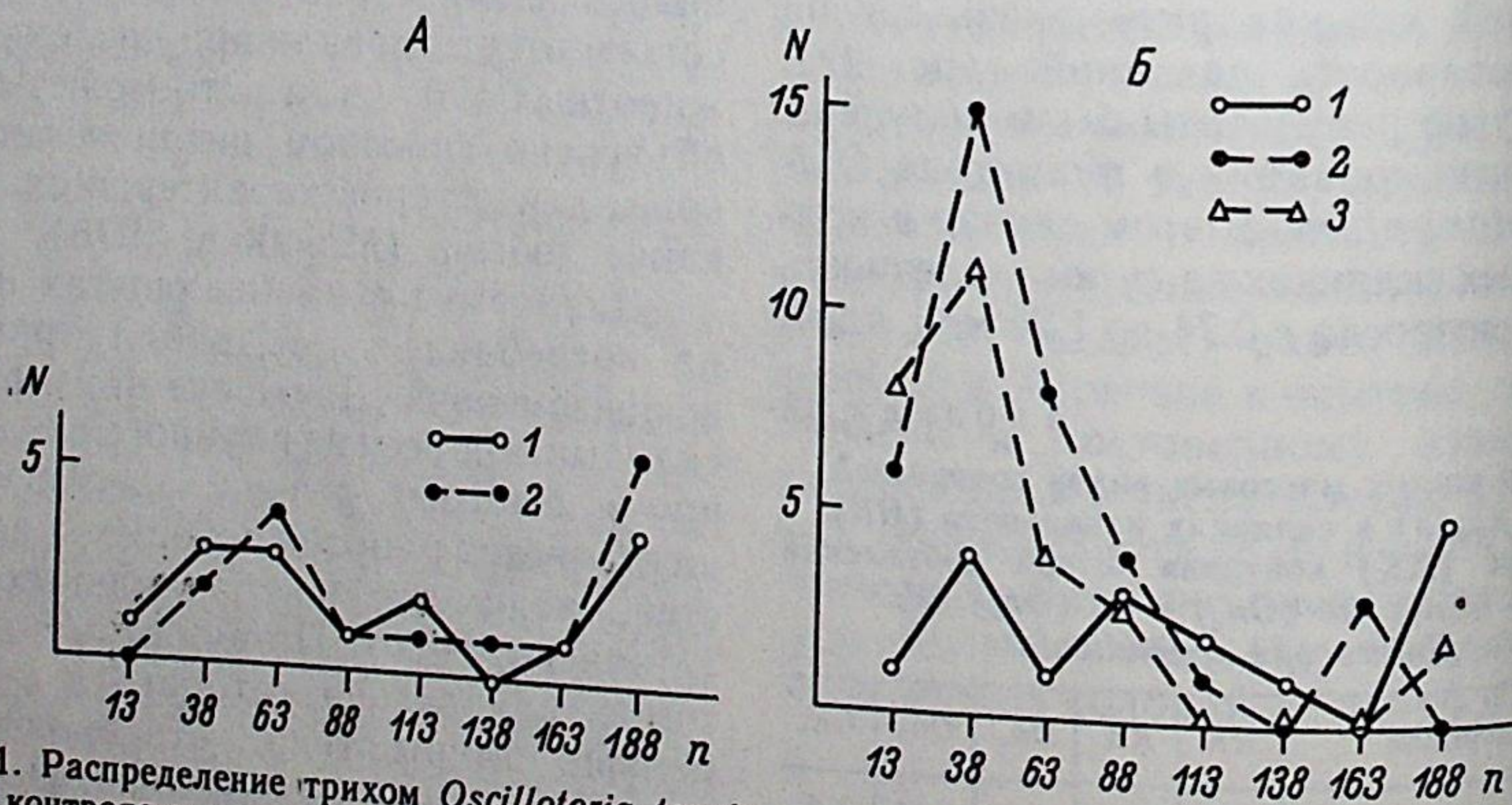


Рис. 21. Распределение трихом *Oscillatoria tenuis* в воде склянок начального (А, 1), конечного (А, 2) контроля и при добавлении 10 (Б, 1), 20 (Б, 2) и 30 (Б, 3) экз. *Heterocora appendiculata*.

Обозначения как на рис. 19.

Таблица 18
Численность *Aphanizomenon flos-aquae* (млн. кл./л) в склянках начального (НК), конечного (КК) контроля, при добавлении 30 (On₁), 50 (On₂), 60 (On₃) экз. *Eudiaptomus gracilis* и критерий «хи-квадрат»

Дата	Показатель	НК	КК	On ₁	On ₂	On ₃
2 VIII	Численность	11.1	10.5	9.8	9.1	9.4
	Критерий «хи-квадрат»		5.00	10.63	10.78	14.00
13 VIII	Численность	2.8	1.5	1.8	—	1.5
	Критерий «хи-квадрат»		3.79	3.93	—	6.20
22 VIII	Численность	4.6	3.7	2.8	—	2.9
	Критерий «хи-квадрат»		3.22	11.78	—	10.86

non flos-aquae имели размер 6—7 мкм, а длина нитей, состоящих, например, из 50 клеток, была около 400 мкм. Рачок, для которого свойственна определенная размерная избирательность пищевых частиц с верхним пределом до 40 мкм (Гутельмахер, 1974в), мог потреблять в основном трихомы, отнесенные к 1-му размерному классу (1—7 клеток, или 7—50 мкм), но их доля в общей численности афанизоменона не превышала 6%. Диатомус разрушал колонии и потреблял отдельные клетки *Diatoma elongatum*, имеющие размеры 6×30 мкм. Расчет скорости фильтрации показал, что для снижения численности клеток до 0.13 млн. кл./л рачки за сутки должны были обловить 384 мл воды, или на единицу массы суточная скорость фильтрации составила 350 мл/мг, а рацион около 10% от массы тела, что вполне реально. Численность рачков в опыте была очень высокой — 120—376 экз./л. К сожалению, повторить этот опыт не удалось из-за резкой смены видового состава фитопланктона. Вероятно, зиг-

загообразные колонии диатомы легче разрушаются, чем нити афанизоменона. Клетки диатомы соединяются между собой только углами кремневых створок, клетки *Aphanizomenon flos-aquae* — всей площадью клеточной стенки. Возможно, что в конце периода своей вегетации колонии диатомы разрушаются легче, чем в начале.

В период исследований в Якимварском заливе, по нашим данным, численность старших возрастных стадий *Heterocora appendiculata* и *Eudiaptomus gracilis* была 0.5 и 1—2 экз./л. Потенциально гетерокопа и диатомус способны дробить колонии некоторых видов водорослей, но из-за их низкой концентрации в воде залива роль этих животных в данном процессе незначительна.

Результаты опытов Н. М. Крюковой и В. Х. Рыбак (1980а, 1980б) дали основание для заключения, что многие колониальные водоросли могут дробиться в присутствии разных видов животных, но для выяснения значения этого процесса в естественных усло-

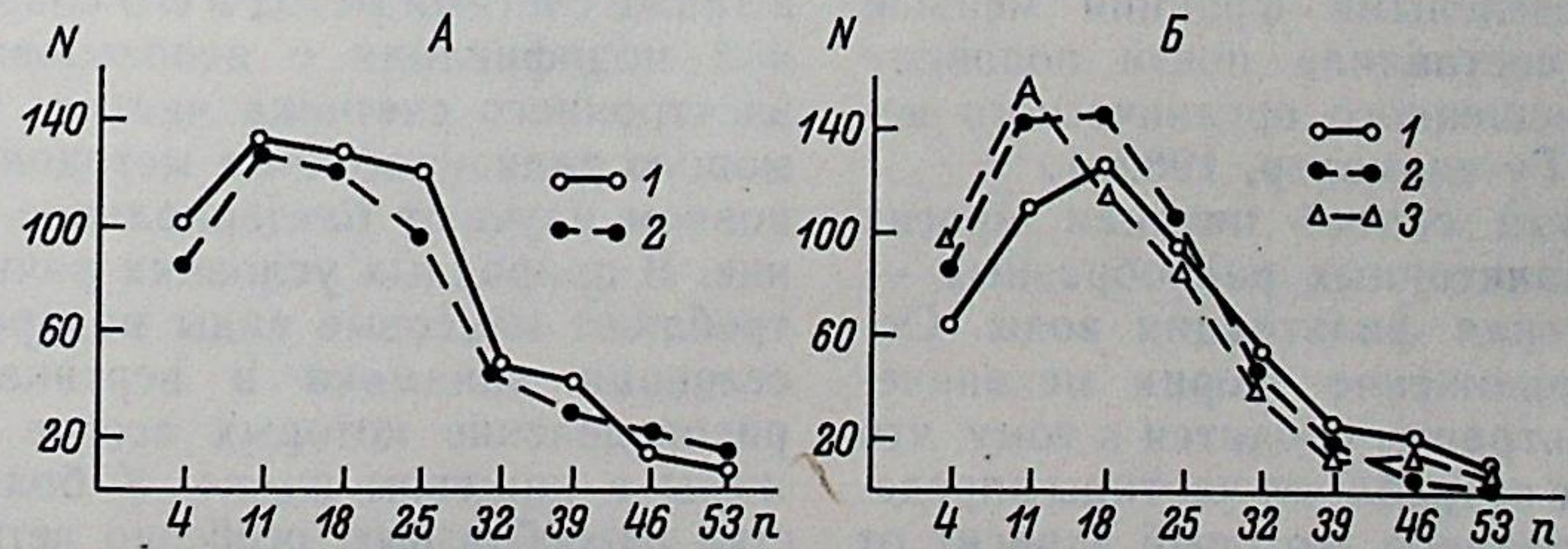


Рис. 22. Распределение трихом *Aphanizomenon flos-aquae* с разным числом клеток в воде склянок начального (А, 1), конечного (А, 2) контроля и при добавлении 30 (Б, 1), 50 (Б, 2) и 60 (Б, 3) экз. *Eudiaptomus gracilis*.

Обозначения как на рис. 19.

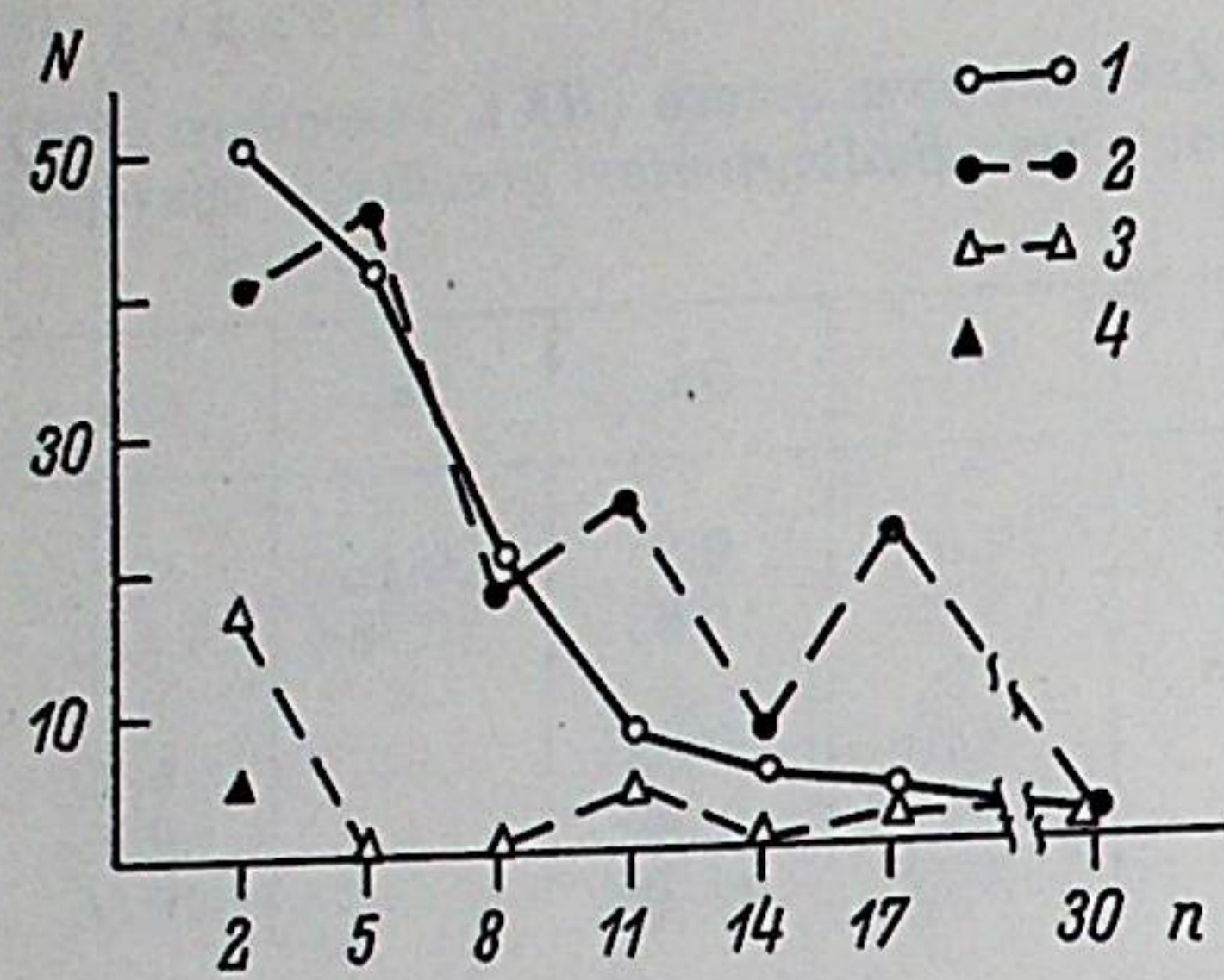


Рис. 23. Распределение колоний *Diatoma elongatum* с разным числом клеток в воде склянок начального (1), конечного (2) контроля и при добавлении 30 (3) и 94 (4) экз. *Eudiaptomus gracilis*.

Обозначения как на рис. 19.

виях нужны специальные исследования. Наши данные свидетельствуют о том, что планктонные рачки в условиях Ладожского озера не могут существенно влиять на количество клеток в колониях. Нахождение отдельных клеток колониальных видов фитопланктона в кишечниках или в фекалиях рачков еще не свидетельствует о дроблении. В воде водоемов всегда есть какая-то часть колоний, состоящих из нескольких клеток. Так, в Якимварском заливе *Aphanizomenon flos-aquae* с длиной трихом 7—50 мкм составлял 6, в оз. Глубоком 8 % (Гутельмахер, 1976б). Доля доступных рачкам по размеру колоний *Diatoma elongatum* составляла около 14 %. Кроме того, при наших исследованиях роли в питании зоопланктона отдельных размерных фракций сестона Ладожского озера даже в период цветения синезелеными фракция меньше 20 мкм составляла почти половину всего взвешенного органического вещества (Гутельмахер, 1982а).

Главный способ питания многих видов планктонных ракообразных — механическая фильтрация воды. Основное положение теории механической фильтрации сводится к тому, что животные потребляют частицы определенного размера, который зависит от длины тела рачка. На собственном экспериментальном материале и литературных данных нами было показано, что размерный спектр пищевой взвеси

у пресноводных и морских фильтраторов с одинаковой величиной тела близок и не зависит от их систематического положения. С уменьшением или увеличением их длины тела оптимальные размеры изменяются в большую или меньшую сторону, что дает возможность разным видам зоопланктона эффективно отфильтровывать имеющуюся в водоеме разноразмерную взвесь. Частицы, размеры которых близки к оптимальным, потребляются животными пропорционально их концентрации в среде. У пресноводных фильтраторов размерный диапазон пищевой взвеси находится в пределах от 1 до 100 мкм, а у морских более крупных животных он значительно шире. Причем для многих морских веслоногих наряду с механической фильтрацией характерен активный захват пищевых организмов. Опыты, проведенные нами, показали, что роль рачков в дроблении и потреблении крупных колоний диатомовых и синезеленых водорослей, вызывающих цветение пресноводных водоемов, в природных условиях незначительна. Это еще раз подтверждает теорию механической фильтрации, благодаря которой животные питаются водорослями малых и средних размеров, имеющими высокую скорость роста.

Таким образом, для изучения питания планктонных ракообразных применяют большой арсенал разнообразных методов, которые постоянно совершенствуются. Наиболее распространены и широко применяется анализ содержимого пищеварительного тракта, а также счетный метод в его современной модификации с использованием электронного счетчика частиц. С помощью радиоизотопных методов в основном изучают бактериальное питание. В природных условиях рачки потребляют массовые виды водорослей, сезонная динамика и вертикальное распределение которых всегда отражены в пищевом комке. У большинства ракообразных, особенно ветвистых, бактериопланктон может составлять значительную долю их рациона, которая возрастает с увеличением биологической продуктивности природ-

ных вод. Детрит составляет основную часть мелкоразмерной фракции взвешенного органического вещества. На долю частиц меньше 40 мкм приходится значительно больше половины всей массы сестона. Поэтому он может иметь большое значение в питании рачков, особенно в низкопродуктивных водах. Размер потребляемых частиц пресноводными и морскими ракообразными зависит от длины их тела и находится в пределах от 1 до 100 мкм. У рачков с длиной тела в 1 мм опти-

мальный размер потребляемых частиц составляет около 20 мкм, а у более крупных, особенно морских, он значительно больше. Благодаря механической фильтрации природной взвеси рачки чаще всего питаются той ее фракцией, которая имеет максимальную концентрацию. Это важно для всего метаболизма планктона, так как животные потребляют водоросли с малым и средним размером клеток, обладающих наибольшей фотосинтетической активностью.

СКОРОСТЬ ПОТРЕБЛЕНИЯ ПИЩИ ПЛАНКТОННЫМИ РАКООБРАЗНЫМИ

Для понимания значения ракообразных в метаболизме планктона необходимо знать не только состав пищи, но и скорость ее потребления. Специфическое для водных животных фильтрационное питание характеризуют скоростью фильтрации воды и скоростью питания (рацион). Скорость фильтрации условно определяют как объем воды, который при данной концентрации пищи содержит число частиц, равное потребленному, т. е. как объем воды, осветленный (обловленный) организмами в единицу времени. Скорость питания, или рацион животного, — это количество потребленной им пищи за единицу времени. Когда известны масса съеденной пищи и масса потребителя, то рацион часто представляют как отношение этих величин, которые выражены в эквивалентных единицах. Относительный ра-

3.1. ЗАВИСИМОСТЬ МЕЖДУ СКОРОСТЬЮ ФИЛЬТРАЦИИ И МАССОЙ ТЕЛА РАКООБРАЗНЫХ

Большинство исследований фильтрационного питания планктонных ракообразных проводили на животных с дефинитивными размерами, но в водоемах одновременно живут разноразмерные животные. Их средняя индивидуальная масса может изменяться в течение вегетационного сезона в результате выедания определенных размеров групп рыбами или хищными животными, смены возрастных стадий и т. д. Скорость фильтрации воды единицей биомассы зоопланктона, состоящей из рачков разного размера,

рацион — наиболее удобная форма выражения, так как его можно сравнить с другими составляющими энергетического баланса, например с тратами на обмен.

Количественные характеристики питания зависят от особенностей самих животных (масса тела, способность избирать отдельные компоненты пищевой взвеси) и факторов окружающей среды (температура воды, концентрация пищи). Поэтому чтобы найти зависимости между скоростью фильтрации, питания и массой тела рачков температурой воды, концентрацией пищи, необходимо знать, как влияют разные факторы на скорость потребления пищи животными. Только выявив эти наиболее важные связи, можно понять, с какой скоростью ракообразные потребляют водоросли, бактерии и детрит в природных условиях.

должна различаться, поскольку интенсивность процессов у мелких организмов выше, чем у крупных. Поэтому необходимо найти количественные закономерности, связывающие скорость осветления воды и массу тела животного.

Выяснилось, что эта зависимость может быть выражена степенным уравнением

$$F = mW^n, \quad (3)$$

где F — скорость фильтрации, мл/экз × сут, W — сухая масса рачка, мг

Л. М. Сушня (1975) для 4 видов ветвистоусых (*Bosmina longirostris*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Simocephalus vetulus*, *Daphnia magna*), сухие массы которых различались в 65 раз, по максимальным величинам скоростей фильтрации, найденным при относительно низких концентрациях водорослей, рассчитал графическим методом коэффициенты уравнения 35. Они были равны 500 и 0.885. Л. П. Умнова (личное сообщение) для *Daphnia longispina*, питавшейся *Stichococcus bacillaris*, получила близкую количественную связь между измеряемыми параметрами (табл. 19).

Таблица 19

Параметры (m , n) уравнения зависимости скорости фильтрации от массы ракообразных

№	m	n	Источник
36	500	0.885	Сушня, 1975
37	752	0.667	Умнова, личное сообщение
38	296	0.864	Burns, 1969 *
39	382	0.715	Тот же
40	607	0.927	»
41	614	0.788	»
42	322	0.776	McMachon, 1965 *
43	1100	1.000	Burnes, Rigler, 1967 *
44	250	0.798	Sharma, Pant, 1982 *
45	271	0.728	Buikema, 1973
46	351	0.791	Webster, Peters, 1978 *
47	2830	0.862	Downing, Peters, 1980 *
48	1905	0.976	Тот же
49	1400	0.900	Thompson et al., 1982 *
50	6523	0.874	Harris, Paffenhöfer, 1976
51	4375	0.854	Тот же
52	3614	0.897	»
53	1008	0.713	»
54	3700	0.877	Paffenhöfer, 1971 *

* Уравнения рассчитаны по данным, приведенным в соответствующих работах.

Многие авторы рассчитывают зависимость между скоростью фильтрации и длиной тела рачков. Для нахождения массы животных были использованы соответствующие уравнения Е. В. Балускиной и Г. Г. Винберга (1979) и было принято, что сухая масса рачков составляет 10 % от сырой. Тогда уравнение

$$F = 0.16L^{2.52}, \quad (55)$$

где L — длина *Daphnia magna*, мм (Burns, 1969), после преобразования будет иметь вид

$$F = 296W^{0.864}$$

(38)

Также были преобразованы зависимости для *D. magna* (McMachon, 1965), *D. rosea* (Burns, Rigler, 1967). Для 4 видов дафний (*D. magna*, *D. pulex*, *D. schrodleri*, *D. galeata mendotae*) Бернс (Burns, 1969) получила 3 уравнения при 15, 20 и 25 °С, которые были приведены к 20 °С, поскольку оптимальная температура питания у этих видов равна 20 °С (№ 39, 40 и 41 в табл. 19). Шарме и Пент (Sharma, Pant, 1982) измерили скорость фильтрации у 9 размерных групп *Simocephalus vetulus* от 0.72 до 2.30 мм, или от 0.003 до 0.043 мг сухой массы, и привели длину тела рачков, их сухую массу и скорость фильтрации. Рассчитанное по их данным уравнение имело наименьший из всех представленных в табл. 19 коэффициент пропорциональности. Однако содержание сухого вещества в теле рачков, по их данным, было неоправданно низким — 3 %. Поэтому были внесены поправки с учетом 10 %-ного содержания сухого вещества, как и для всех других видов. Зависимость скорости фильтрации от массы тела у *Daphnia pulex* исследовали при 4 разных режимах освещенности — от 100 до 1600 эрг/см² · с (Buikema, 1973). Поскольку в этих опытах не было получено строгой зависимости скорости фильтрации воды от световых условий, в табл. 19 приведены только средние значения m и n .

Рассмотренные выше зависимости получены на лабораторных культурах рачков, которых кормили водорослями или дрожжами, но имеются данные и для природных условий. Так, для 5 культур ветвистоусых, — *Daphnia pulex*, *D. ambigua*, *Simocephalus vetulus*, *Ceriodaphnia quadrangula* и *Bosmina longirostris*, различавшихся по массе в 100 раз, а по величине осветленного объема воды, измеренной в эвтрофном оз. Мемфремагор, более чем в 40 (Webster, Peters, 1978), получено соответствующее уравнение. В том же озере были проведены опыты по питанию *Sida cristallina* и рассчитано уравнение (Downing, Peters, 1980)

$$F = (1.139 + 1.166L - 0.104S_n)^4, \quad (56)$$

где F — скорость фильтрации, мл/экз. · сут, L — длина тела сиды, мм и S_n — концентрация взвеси < 35 мкм, мг сухой массы/л. Это уравнение было преобразовано при $S_n = 1$ и 4 мг сухой массы/л (№ 47 и 48 в табл. 19). По данным Томпсона с соавторами (Thompson et al., 1982), была найдена зависимость для *Daphnia hyalina*, питающейся в естественных условиях при 16 °С.

Интересные данные получены для морской копеподы *Temora longicornis*, которую выращивали в лаборатории и следили за ее ростом, питанием и другими показателями при разной концентрации *Talassiosira rotula* и температуре 12.5 °С (Harris, Paffenhöfer, 1976a). Наряду с большим числом других сведений приведены зависимости скорости фильтрации от массы рачков, выраженной в микрограммах беззольного сухого вещества. Выразив массу животных в миллиграммах сухого вещества и приняв, что в нем зола составляет 5 % (Гигиняк, 1979), получили новые уравнения 50—53 при концентрации водоросли 25, 50, 100 и 200 мкгС/л.

С другим массовым видом морского зоопланктона *Calanus helgolandicus* Паффенхофер (Paffenhöfer, 1971) провел тщательные исследования по питанию последних трех науплиальных, всех копеподитных стадий и взрослых рачков при постоянно поддерживаемой концентрации водоросли *Gymnodinium splendens*, равной 95 мкгС/л, которая наиболее вероятна в природных условиях. Опыты проводили при температуре 15 °С. Весьма важно, что, как и в экспериментах с *Temora longicornis*, животные жили и проходили все стадии развития в специально сконструированной установке (Paffenhöfer, 1970). Их смертность была низка. Можно считать, что измеренные скорости осветления воды близки к природным. Рассчитанное нами уравнение 54 для 9 пар значений от науплиусов IV стадии до самок (0.8—218.4 мкг) имело такие же коэффициенты, как и для *T. longicornis*

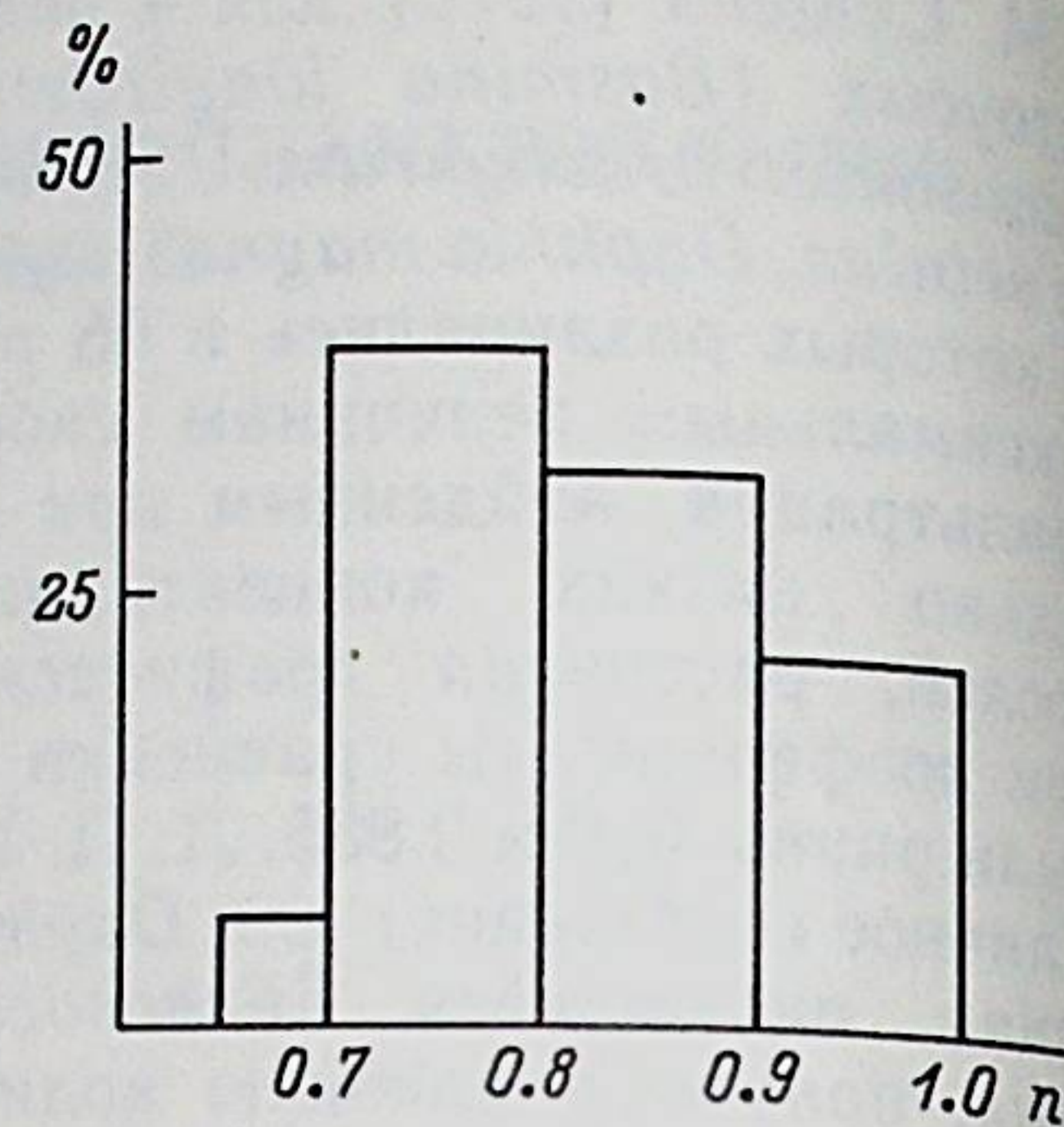


Рис. 24. Частота распределения (по вертикали %) величин коэффициента n в уравнении (см. 72).

при концентрации пищи 100 мкгС/л (уравнение 52).

Показатель степени в рассматриваемых уравнениях находился в сравнительно узких пределах от 0.667 до 1.000. Причем максимальные значения n , близкие к единице, получены в тех зависимостях, которые были пересчитаны с линейных размеров в весовые. Большая часть значений (72 %) находится в интервале от 0.7 до 0.9 (рис. 24) и в среднем близка к 0.8. Важно, что 18 из 19 значений меньше единицы, что указывает на то, что интенсивность фильтрации у мелких рачков значительно выше, чем у крупных. Единица биомассы рачков индивидуальная масса которых 100 раз ниже, будет иметь скорость фильтрации в 2.5 раза выше (при $n = 0.8$). Это находит хорошее подтверждение при прямых измерениях площади фильтрационных щетинок II и IV пары торакальных ножек дафний разной длины. Например, для *D. magna*

$$F = 3.31A^{1.42}, \quad (57)$$

где F — скорость фильтрации, мл/ч через площадь поверхности A , мм² (Egloff, Palmer, 1971). Используя уравнения 42 и 57, легко показать, что площадь фильтрационного аппарата увеличивается с длиной в степени, меньше 2, а масса, как известно, — в степени, близкой к 3. К такому же выводу пришли Стэйл и Фрост (Steele, Frost, 1977), анали-

зируя площади фильтрационной поверхности у морских копепод. Интересно, что показатель степени в аналогичных уравнениях для двустворчатых моллюсков ниже, чем для ракообразных, и находится в пределах 0.42—0.70 (Гутельмахер, Алимов, 1979).

Следовательно, скорость фильтрации у ракообразных имеет более слабую зависимость от размеров тела, чем у моллюсков.

Сравнение параметров уравнений для ракообразных затруднено, так как не всегда ясно, в каких условиях ставились опыты. Часто концентрацию пищи выражают в числе клеток в единице объема без указания их размеров, что не дает возможности выразить количество взвеси в единицах массы. Кроме того, в таких опытах для рачков разной массы используют одинаковые концентрации пищи, но уже неоднократно показано, что мелкие фильтраторы достигают критической концентрации раньше, чем крупные (Downing, Peters, 1980; Трубецкова, 1982). Следовательно, у животных с малыми размерами скорость фильтрации в расчете на 1 особь может быть ниже не только из-за ее размеров, но и из-за более быстрого достижения точки трофического насыщения. Пока этому факту не уделено необходимого внимания.

По величине коэффициента пропорциональности m все приведенные в табл. 19 уравнения для пресноводных видов можно разделить на 2 группы. К первой следует отнести параметры, рассчитанные на основе лабораторных опытов (первые 11), а ко второй — полученные в естественных условиях (№ 47 по 49). В первой группе почти все из них меньше 1000, а во второй — значительно больше. По-видимому, лабораторные опыты проводили при концентрации пищи, близкой к насыщению. Возможно, что длительно культивируемые виды рачков имеют более медленную скорость фильтрации, чем их природные популяции в тех же условиях. Влияние

концентрации пищи на величину коэффициента пропорциональности видно из работ, выполненных на эвтрофном оз. Мемфремагог (Downing, Peters, 1980). Увеличение количества взвеси в воде в 4 раза снижало на треть величину m . Очень четкие результаты получены в экспериментах с *Temora longicornis*. С увеличением содержания пищи в среде снижался коэффициент пропорциональности. Следовательно, при определении зависимости скорости фильтрации от массы тела рачков в природных условиях величина m будет непостоянна и должна возрастать от высоко продуктивных к низкопродуктивным водоемам, а верхний ее предел, исходя из имеющихся сейчас данных, по-видимому, близок к 1000, т. е. рачок с сухой массой в 1 мг за сутки должен облавливать около 1 л воды. Конечно, эта величина средняя и очень приближенная. Она скорее дана для ориентировки в возможных скоростях фильтрации воды животными. Тем более что данных для фильтраторов с сухой массой тела, равной 1 мг, полученных в близких к природным условиям, пока нет. Однако самка *Calanus helgolandicus* с сухой массой 218.4 мкг за сутки осветляла объем воды, равный 316—1428 мл (Paffenhöfer, 1971).

Напомним, что связь между величиной облавливаемых рачками объемов воды и их массой получена как на отдельных возрастных стадиях одного вида, так и на разных видах с характерными для них дефинитивными размерами. Принципиальных различий при таких способах нахождения данной зависимости не обнаружено. Скорее наоборот, все ракообразные разного систематического положения подчиняются общей закономерности — скорость фильтрации у более крупных рачков возрастает, а ее интенсивность уменьшается. Зависимость скорости фильтрации воды от массы тела хорошо передает степенное уравнение с показателем степени, близким к 0.8.

3.2. СКОРОСТЬ ФИЛЬТРАЦИИ ВОДЫ ПЛАНКТОННЫМИ РАКООБРАЗНЫМИ ПРИ РАЗНЫХ ТЕМПЕРАТУРАХ

Влияние температуры воды на скорость фильтрации рачков изучено еще недостаточно. Пока малочисленные экспериментальные данные позволяют найти только ориентировочные зависимости, которые необходимы для сравнения скоростей фильтрации, полученных при разных температурах.

Основная часть опытов проведена на лабораторных культурах ветвистых, в которых величину обловленного объема находили с помощью счетного метода или в краткосрочных экспериментах с использованием меченых радиоактивных взвесей. Они показали, что наиболее характерной особенностью зависимости скорости фильтрации от температуры является одновершинная форма кривой (рис. 25) с максимальной скоростью фильтрации при оптимальной температуре. Так, максимальная скорость фильтрации у *Daphnia middendorffiana* из арктического пруда была получена при 12 °С (Chisholm et al., 1975), у *D. rosea* при 20 °С (Burns, 1966), у *Moina rectirostris* при 22, а у *Simocephalus vetulus* и *Daphnia pulex* при 24 °С (Крючкова, Кондратюк, 1966), а у *Daphnia magna* при 27 °С (McMachon, 1965). По восходящей части кривых рассчитаны температурные коэффициенты Q_{10} , которые непосред-

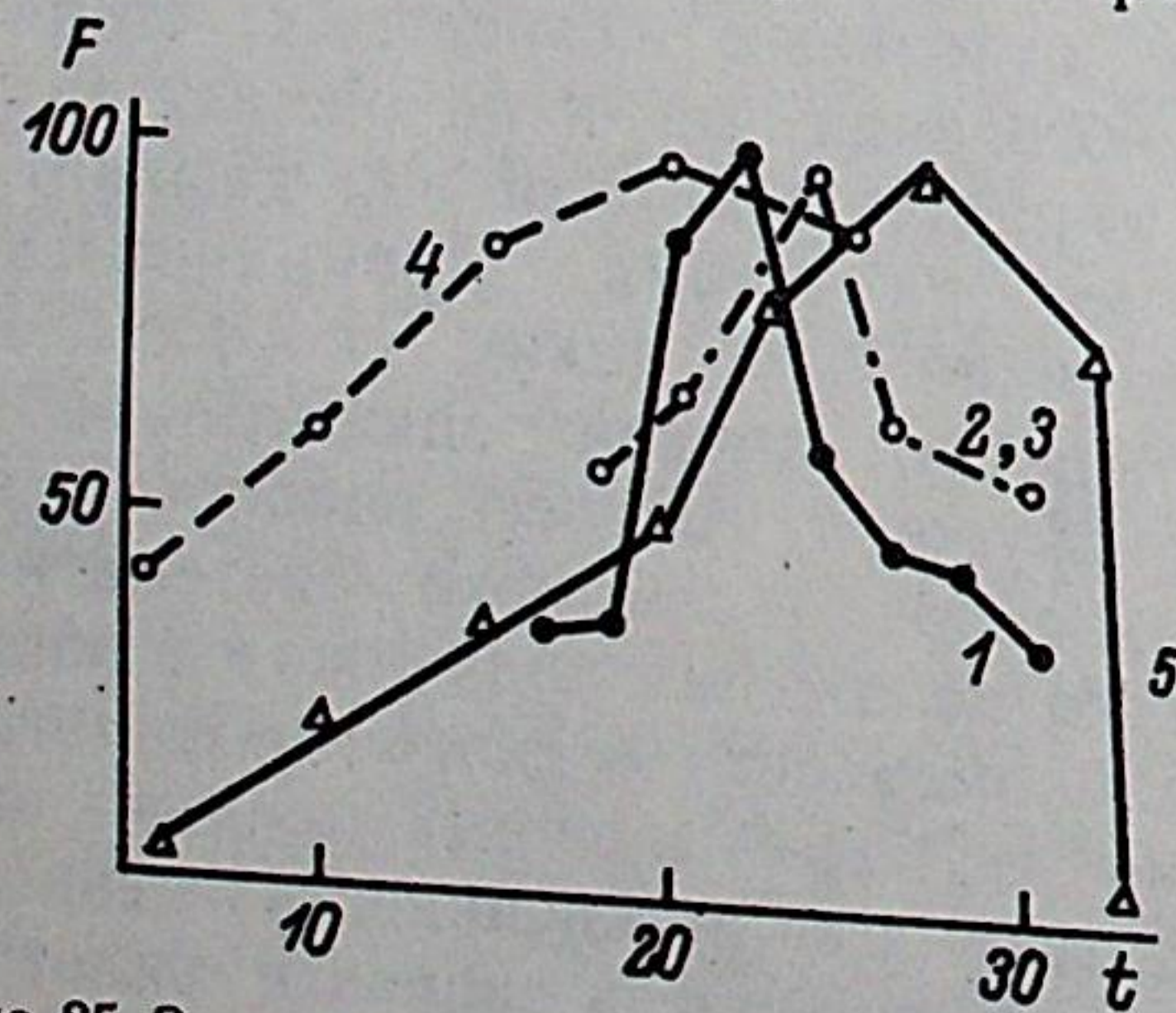


Рис. 25. Зависимость между скоростью фильтрации (F , % от максимальной) и температурой (t , °С) у разных видов ракообразных. 1 — *Moina rectirostris*, 2 — *Simocephalus vetulus*, 3 — *Daphnia pulex* (по: Крючкова, Кондратюк, 1966), 4 — *D. rosea* (по: Burns, 1966), 5 — *D. magna* (по: McMachon, 1965).

ственно указывают, во сколько раз ускоряется процесс при увеличении температуры на 10 °С (Методы... 1968):

$$\lg Q_{10} = \frac{10(\lg V_2 - \lg V_1)}{t_2 - t_1} \quad (5)$$

где V_1 и V_2 — скорость процесса в данном случае фильтрации воды при температурах t_1 и t_2 .

Для *D. magna*, по данным Махона (McMachon, 1965), в интервале температур 5—20 °С $Q_{10} = 3.3$, 20—27 °С — 2.08, а для всего диапазона $Q_{10} = 2.85$. У *D. rosea* скорость фильтрации ускорялась в 1.89 раз при изменении температуры на 10 °С (5—15 °С). У *Eudiaptomus gracilis* при 5, 12 и 20 °С скорость фильтрации равнялась 0.61, 1.51 и 2.40 мл/экз. × сут, что соответствует $Q_{10} = 3.65$, 1.78 и 2.49 для 1-го, 2-го и всего интервала температур. Весьма важно, что в природных условиях двух водохранилищ Темзы при тех же температурах величины осветленных диатомусами объемов воды были почти равны приведенным выше (Kibby, 1971a).

К сожалению, в большинстве исследований не уделялось внимание акклимации животных к условиям опыта, что должно стать обязательным этапом работы (Ивлева, 1981). Достаточно привести несколько примеров, чтобы продемонстрировать важность предварительной акклимации рачков к определенной температуре. Культуривание *Daphnia rosea* при 12 и 20 °С и акклимация рачков в течение 48 ч к новым температурам 5—25 °С показали, что рачки фильтруют с максимальной скоростью (1.35 и 1.45 мл/экз. × сут) при температурах, в которых их выращивали (Kibby, 1971b). Измеряя скорость фильтрации у дафний, которых выращивали при температурах 5—25 °С, И. Л. Трубецкова (1982) получила максимальные величины для *D. magna* и *D. pulex* при 25 и 20 °С и Q_{10} равнялось 2.0—2.5. Определение величины осветляе-

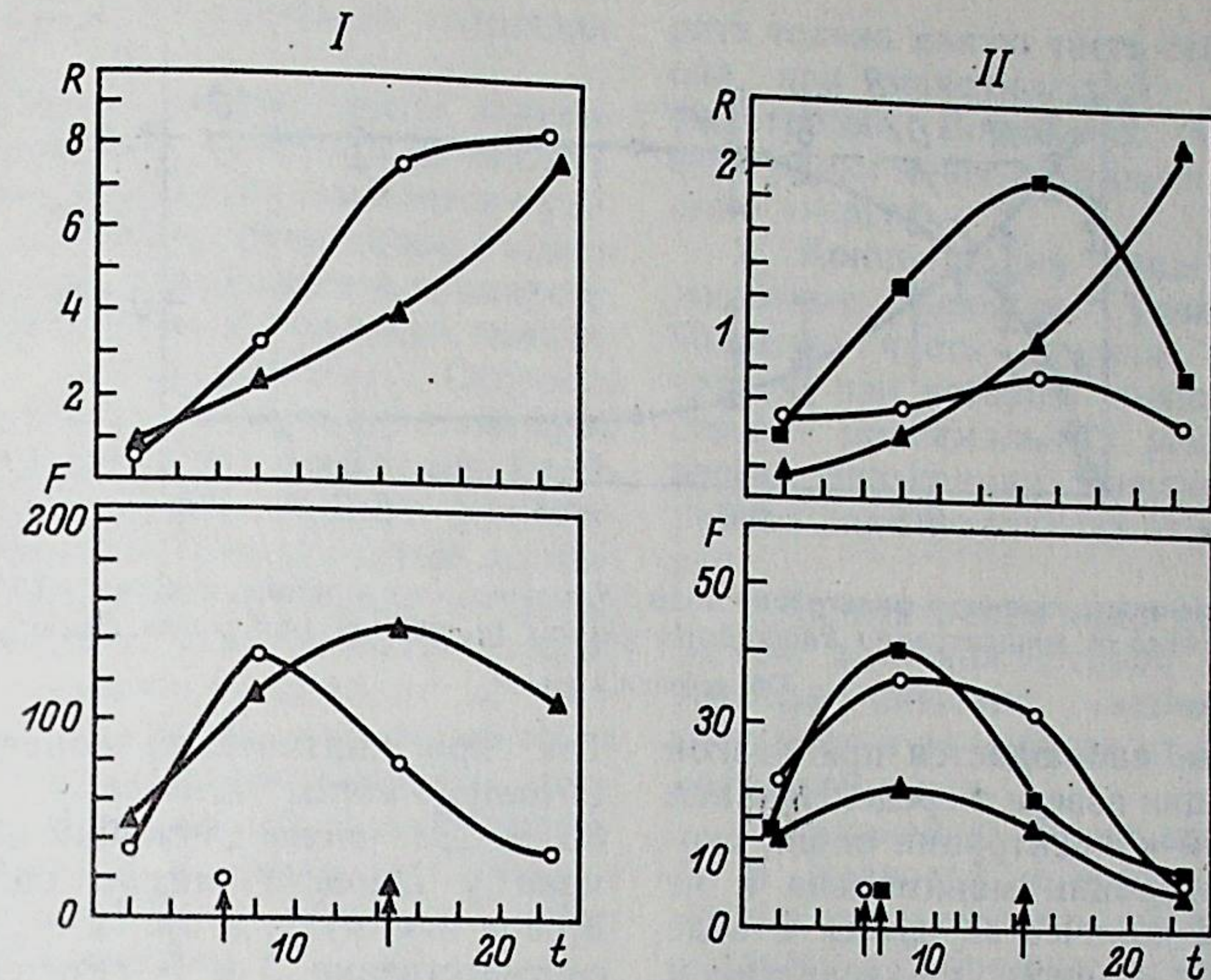


Рис. 26. Скорость потребления кислорода (R , мкл O_2 /экз. × сут) и скорость фильтрации воды (F , мл/экз. × сут) *Calanus finmarchicus* (I) и *Pseudocalanus minutus* (II) в разные сроки наблюдений при неодинаковой температуре (t , °С).

Стрелками показана природная температура воды (Antraku, 1964).

мых *Calanus finmarchicus*, *Pseudocalanus minutus*, *Acartia clausi*, *A. tonsa* объемов воды при температурах обитания и после суточной акклимации к новым условиям (2—22 °С) показало, что максимальная скорость фильтрации остается при той температуре, при которой животные находились ранее (рис. 26) (Antraku, 1964).

Рассмотренные зависимости скоростей фильтрации воды от температуры и рассчитанные температурные коэффициенты в среднем лежат в пределах 2.0—2.5, но необходимо помнить, что они могут быть использованы только на возрастающем участке кривой, перегиб которой определить экспериментально для природных популяций, имеющих несколько генераций

в разные сезоны, довольно сложно. Тем более что максимальные скорости фильтрации достигаются рачками при более низких температурах, чем максимальные скорости потребления кислорода (рис. 26). При этом величины Q_{10} в значительном интервале могут быть для них близки (Сушения, Трубецкова, 1981). Несбалансированность питания и дыхания в зависимости от температуры среды обитания указывает на разные механизмы регуляции этих процессов и важность дальнейшего их одновременного изучения. Однако для того чтобы сравнивать скорости фильтрации, измеренные при разных температурах, можно принять температурный коэффициент, равный 2.30.

3.3. ВЛИЯНИЕ КОНЦЕНТРАЦИИ ПИЩИ НА СКОРОСТЬ ФИЛЬТРАЦИИ И РАЦИОН

В лабораторных опытах влияние концентрации пищи на скорость фильтрации и рацион животных изучено довольно полно. Установлена

общая закономерность, отражающая зависимость между скоростью фильтрации воды, рационом и концентрацией пищи. Максимальная скорость

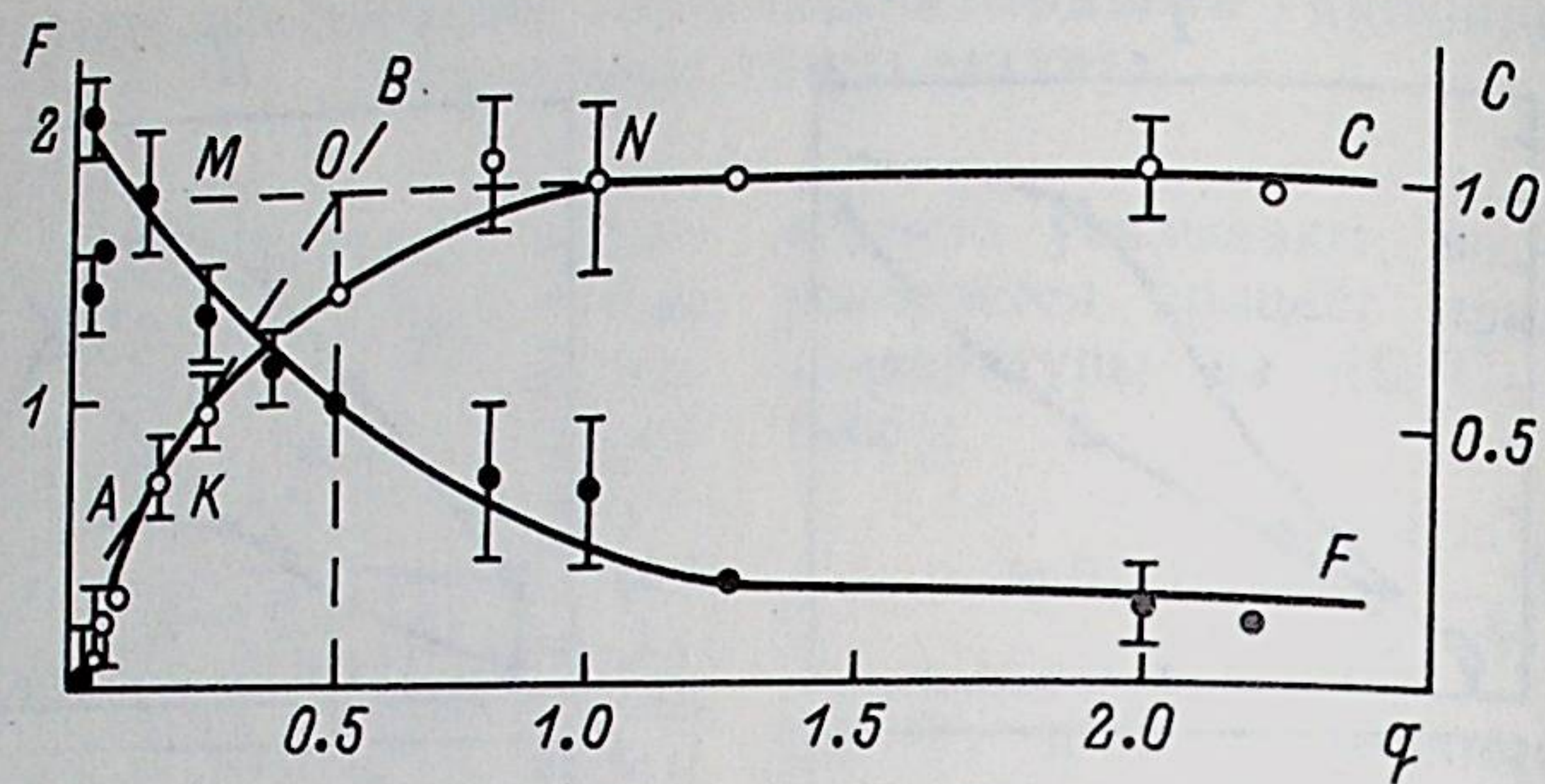


Рис. 27. Зависимость скорости фильтрации воды (F, мл/экз. · ч) и рациона (C, кл. · 10⁵/экз. · ч) *Daphnia rosea* от концентрации *Rhodotorula glutinis* (q, мгС/л) (по: Bugns, Rigler, 1967).

Объяснения в тексте.

фильтрации наблюдается при низкой концентрации взвеси в среде. Начиная с известной концентрации пищи, скорость фильтрации минимальна и не зависит от количества взвеси в воде (рис. 27). Рацион с увеличением концентрации пищи до некоторой определенной величины возрастает, при дальнейшем ее нарастании он остается постоянным. Риглер (Rigler, 1961b) предложил называть концентрацию пищи, выше которой рацион животного остается практически неизменным, критической, а Л. М. Сушеня (1975) точкой трофического насыщения.

Исследование питания планктонных рачков-фильтраторов проводили на разных видах, но чаще в опытах использовали лабораторные культуры или эврибионтные виды ракообразных. Форма зависимости скорости фильтрации и рациона от концентрации пищи для всех планктонных ракообразных аналогична приведенной на рис. 27. Постоянство рациона выше критической концентрации у веслоногих ракообразных достигается благодаря тому, что они фильтруют воду не постоянно, а периодически, соответственно их пищевым потребностям. У ветвистоусых фильтрационный аппарат работает непрерывно. При высоких концентрациях пищевых частиц, когда кишечник заполнен, частицы пищи продолжают продвигаться по пищевому желобку к ротовому отверстию, но с помощью движений ротовых конечностей и пост-абдомена вновь возвращаются в воду.

Так, при критической концентрации *Chlamydomonas reinhardi*, равной 0.2 мгС/л, число движений постабдомена у *Daphnia magna* составляло 2 раза в минуту, а при 2 и 20 мгС/л соответственно 3 и 5 (Porter et al., 1982).

По литературным данным были построены графики (рис. 27) зависимости рациона рачков определенных видов от концентрации пищи. Для определения критической концентрации был применен следующий прием. Из точки (O) пересечения касательной (AB) в точке (K), соответствующей половине максимальной величины рациона, с линией (MN), параллельной оси абсцисс и служащей асимптотой для максимальных значений рациона, опускался перпендикуляр на ось абсцисс (рис. 27). Как видно из приведенных данных (табл. 20), величины критических концентраций, определенные указанным способом, для исследованных пресноводных видов укладываются в пределы концентраций пищи от 0.20 до 1.97 мгС/л.

М. Б. Иванова (1970) подвела определенный итог лабораторным исследованиям зависимости скорости фильтрации и рациона ветвистоусых от концентрации пищи. Она выделила три характерные области.

1. Область очень низкой концентрации (<0.05 мгС/л), при которой скорость фильтрации максимальна, не зависит от концентрации пищи и определяется строением и работоспособностью фильтрационного аппарата

В этой области возможно голодание животных.

2. Область «нормальной» концентрации (от 0.05 до 3.0—3.75 мгС/л). Скорость фильтрации снижается с увеличением концентрации пищи. Рацион в этой области стремится к асимптоте.

3. Область очень высокой концентрации (>3.75 мгС/л). Скорость фильтрации снижается до минимума и приближается к постоянной. Величина минимальной скорости фильтрации ограничена способностью животных использовать кислород из воды. При больших концентрациях пищи, когда усвояемость доходит до возможного минимального значения и уже не может компенсировать дальнейшее увеличение количества кормовых объектов в среде, у Cladocera могут создаваться условия для «избыточного питания».

Для веслоногих ракообразных, для которых характерна та же форма зависимости скорости фильтрации и рациона от концентрации пищи, Фрост (Frost, 1975) тоже выделил три области.

1. Концентрация пищи настолько мала, что животные могут удовлетво-

рять только малую часть своего рациона при максимальной скорости фильтрации. Возможно, что в этой фазе рачки менее активны и «берегут» свою энергию.

2. Концентрация пищи выше, и животные способны удовлетворять большую часть рациона, но ниже уровня, при котором может быть достигнут максимальный рацион. Скорость фильтрации максимальна и рацион линейно зависит от концентрации.

3. Концентрация пищи выше критической, величина которой зависит от размера пищевых частиц. Рацион постоянен и не зависит от количества доступной пищи.

К сожалению, Фрост в отличие от М. Б. Ивановой не привел количественных характеристик выделенных им областей. Собранные литературные данные критических концентраций пищи морских ракообразных показали, что они значительно ниже, чем для пресноводных, и находятся в пределах 0.08—0.50 мгС/л (табл. 21). Минимальная величина была получена для «тонкого» фильтрата ветвистоусого рачка *Penillia avirostris*,

Таблица 20

Критические концентрации пищи (К. К., мгС/л), определенные в экспериментах с разными видами пресноводных планктонных ракообразных

Вид	Пища	К.К.	Источник
<i>Daphnia magna</i>	отрожденная молодь	1.72 *	Трубецкова, 1982
	яйценозные самки	1.97 *	Тот же
<i>D. magna</i>	<i>C. pyrenoidosa</i>	1.50	Сушеня, 1958a
	<i>Saccharomyces</i>	0.60	Rigler, 1961
	<i>Chlorella vulgaris</i>	0.45	Kersting, Leegwater, 1976
	<i>Chlamydomonas reinhardi</i>	0.20	Porter et al., 1982
<i>D. pulex</i>	отрожденная молодь	1.08 *	Трубецкова, 1982
	яйценозные самки	1.83	Тот же
<i>D. pulex</i>	<i>Chlorococcus</i>	0.60	Монаков, Сорокин, 1961
<i>D. p. obtusa</i>	Зеленые водоросли	1.00	Крючкова, 1976
<i>D. longispina</i>	<i>Chlorococcus</i>	0.90	Монаков, Сорокин, 1961
<i>D. rosea</i>	<i>Rhodotorula glutinis</i>	0.50	Bugns, Rigler, 1967
<i>Simocephalus vetulus</i>	Зеленые водоросли	0.75	Крючкова, 1976
	<i>Chlorella pyrenoidosa</i>	0.45	Сушеня, 1958a
	Зеленые водоросли	1.00	Крючкова, 1976
<i>Sida crystallina</i>	Зеленые водоросли	1.40	Сушеня, 1958a
<i>Bosmina longirostris</i>	<i>Chlorella pyrenoidosa</i>	0.75	Крючкова, 1976
<i>Chydorus sphericus</i>	Зеленые водоросли	0.75	Тот же
<i>Eudiaptomus graciloides</i>	Та же	0.50	Тот же

* Приведена средняя критическая концентрация, измеренная при 15, 20 и 25 °С.

Критические концентрации пищи (К. К., мгС/л), определенные в экспериментах с разными видами морских планктонных ракообразных

Вид	Пища	Размер, мкм	К. К.	Источник
<i>Penillia avirostris</i>	<i>Pseudomonas</i>	—	0.08	Павлова, Сорокин, 1977
<i>Calanus pacificus</i>	<i>Thalassiosira fluviatilis</i>	11	0.30	Frost, 1972
	<i>Conscinodiscus angustii</i>	35	0.18	Тот же
<i>C. glacialis</i>	<i>C. eccentricus</i>	75	0.15	»
	Centricae	87	0.12	»
	<i>Chaetoceros crinitus</i>	—	0.17	Перуева, 1976
<i>C. glacialis, C. helgolandicus</i>	<i>Pyramidomonas</i>	6	0.42	Дриц, 1982
	<i>Exuviella cordata</i>	16	0.22	Тот же
<i>C. glacialis, C. helgolandicus</i>	<i>Prorocentrum micans</i>	40	0.18	»
	<i>Gymnodinium wulfii</i>	13	0.27	»
<i>C. helgolandicus</i>	<i>Nitzschia closterium</i>	6	0.35	Roman, 1977
<i>Acartia tonsa</i>	<i>Thalassiosira fluviatilis</i>	13	0.50	Robertson, Frost, 1977
<i>Aetideus divergens</i>	<i>Coscinodiscus angustii</i>	49	0.38	Тот же
	Та же	108	0.30	»

средние — для калянусов и максимальная критическая концентрация отмечена у *Aetideus divergens* — копепода, способной к хищничеству и захвату крупных растительных клеток (Robertson, Frost, 1977). В отличие от пресноводных ветвистоусых у морских копепод критическая концентрация пищи снижается при питании более крупными клетками водорослей, что связано с меньшей эффективностью отфильтровывания мелких клеток. Возможно, что такая закономерность может быть получена и для пресноводных рачков, но среди них довольно редки такие «грубые» фильтраторы, как представители рода *Calanus*. Однако у пресноводных ветвистоусых недавно отмечена другая особенность, связанная, по-видимому, с уменьшением эффективности отфильтровывания частиц в онтогенезе. Так, у отрожденной молодежи *Daphnia magna*, и особенно у *D. pulex*, критическая концентрация хлореллы была всегда ниже, чем у яйценосных самок. Причем эти показатели различались почти в 2 раза (Трубецкова, 1982) (табл. 20). Аналогичные данные приводятся для *Sida cristallina*, которая питалась естественной взвесью в оз. Мемфремагог. У рачков с длиной тела в 1 мм критическая концентрация пищи равнялась 2.1, а у 2-миллиметровых 3.4 мгС/л (Downing, Peters,

1980). Следовательно, достижение критической концентрации пищи ракообразными связано с неодинаковой эффективностью их питания у отдельных видов, потребляющих одну и ту же пищу, и не постоянна в их онтогенезе. При одинаковой форме зависимости скорости фильтрации и рациона от концентрации пищи трофическое насыщение у морских ракообразных достигается при количестве пищи в среде в 3—4 раза ниже, чем у пресноводных.

Зависимость между рационом и концентрацией пищи описывается уравнением В. С. Ивлева

$$C = C_{\max} (1 - e^{-kq}), \quad (59)$$

где C — рацион, мг/экз. • сут, q — концентрация пищи, мг/л, k — коэффициент. Максимальный рацион C_{\max} достигается при критической концентрации пищи. Это уравнение применимо для тех случаев, когда животные потребляют пищу до очень низкой концентрации, практически равной нулю. Следовательно, на графике, по осям которого отложены величины рациона и концентрации пищи, линия регрессии должна проходить через нуль. Однако в природных условиях никакой вид пищи не выедается рачками до конца. Поэтому в уравнение 59 был введен дополнительный параметр пороговой концентрации

пищи q_0 , ниже которой животное не питается, и в этом случае его рацион равен нулю:

$$C = C_{\max} [1 - e^{k(q_0 - q)}]. \quad (60)$$

Это уравнение было предложено Г. Г. Винбергом и С. И. Анисимовым (1969) при первой попытке моделирования водной экосистемы. Затем появились работы, в которых определяли пороговую концентрацию, так как разные величины нижней границы питания отдельных видов делают возможным их сосуществование. Часто эти показатели необходимы для математического моделирования.

Для нахождения пороговой концентрации измеряют рацион животного при малом количестве пищи в среде или на участке, близком к линейному в зависимости 60; и рассчитывают коэффициенты уравнения

$$C = a + bq, \quad (61)$$

где C — рацион, q — концентрация пищи. При $C = 0$, $q_0 = \frac{a}{b}$. Возможны три случая: 1) линия регрессии проходит через нуль, рацион уменьшается пропорционально концентрации пищи, скорость фильтрации постоянна; 2) линия регрессии пересекает абсциссу, рацион и скорость фильтрации в точке пересечения (пороговая концентрация) равны нулю; 3) линия регрессии пересекает ординату, имеется потребление пищи при ее нулевой величине, и пороговая концентрация имеет отрицательное значение. Это происходит в том случае, когда искомая зависимость описывается уравнением 61 в широком диапазоне концентраций, среди которых имеются и близкие к критическим. Понятно, что в данном случае правильнее использовать уравнения 59 и 60.

Именно третий вариант и получается при расчете q_0 по уравнениям Пуле (Poulet, 1978), который в течение года изучал питание 5 массовых видов зоопланктона залива у Галифакса (Канада), — $q_0 = 4.7 - (-0.6)$ мг/л. В специальных опытах по питанию *Acartia tonsa* водорослями *Phaeodac-*

tylus tricormutum и *Dunaliella tertiolecta* пороговые концентрации составили 0.2—0.5 мкг хлорофилла «а»/л, или при экспериментально найденном соотношении хлорофилл : углерод = 1 : 35 — 7—18 мкгС/л (Reeve, Walter, 1977), для *Calanus pacificus* — 13—95 мкгС/л (Frost, 1975), для других видов морских копепод — 50 (Adams, Steele, 1966), 58 мкгС/л (Parsons et al., 1967). Для *Temora longicornis* при питании естественной взвесью, количество которой в воде находили с помощью электронного счетчика частиц, пороговая концентрация в разных опытах была 3.5, 1.1, 2.2 и 2.3 мг/л (O'Connor et al., 1980). При условии, что в природной взвеси 1/20 часть составляет органический углерод, то и для этого вида рачков будут получены величины, близкие к приведенным выше. В опытах А. В. Дрица (1982) *Calanus glacialis* и *C. helgolandicus* прекращали питаться культурами водорослей при их количестве в среде от 35 до 11 мкгС/л, причем, как и в экспериментах Фроста, пороговая концентрация была выше при питании более мелкими клетками. Таким образом, рассмотренные нами характерные представители морского зоопланктона значительно снижают скорость питания или перестают потреблять пищу при ее концентрации от 10 до 100 мкгС/л.

Для пресноводных веслоногих, способных захватывать крупные пищевые частицы, например для *Cyclops vicinus*, тоже получена пороговая концентрация. В опытах на оз. Иссык-Куль старшим возрастным стадиям рачков давали разную концентрацию науплиев. Их потребление описывалось уравнением

$$C = -(0.120 \pm 0.089) + (6.42 \pm 1.21) q, \quad (62)$$

где C — число потребленных науплиев циклопом в сутки, q — их плотность, экз./мл. Легко убедиться, что q_0 в этом случае будет равно 18.6 экз./л, или 0.037 мг/л (рис. 28). При численности науплиев в озере 16.8 экз./л этот вид пищи почти не используется циклопом из-за низкой его концентрации (Иванова, Гутельмахер, 1977;

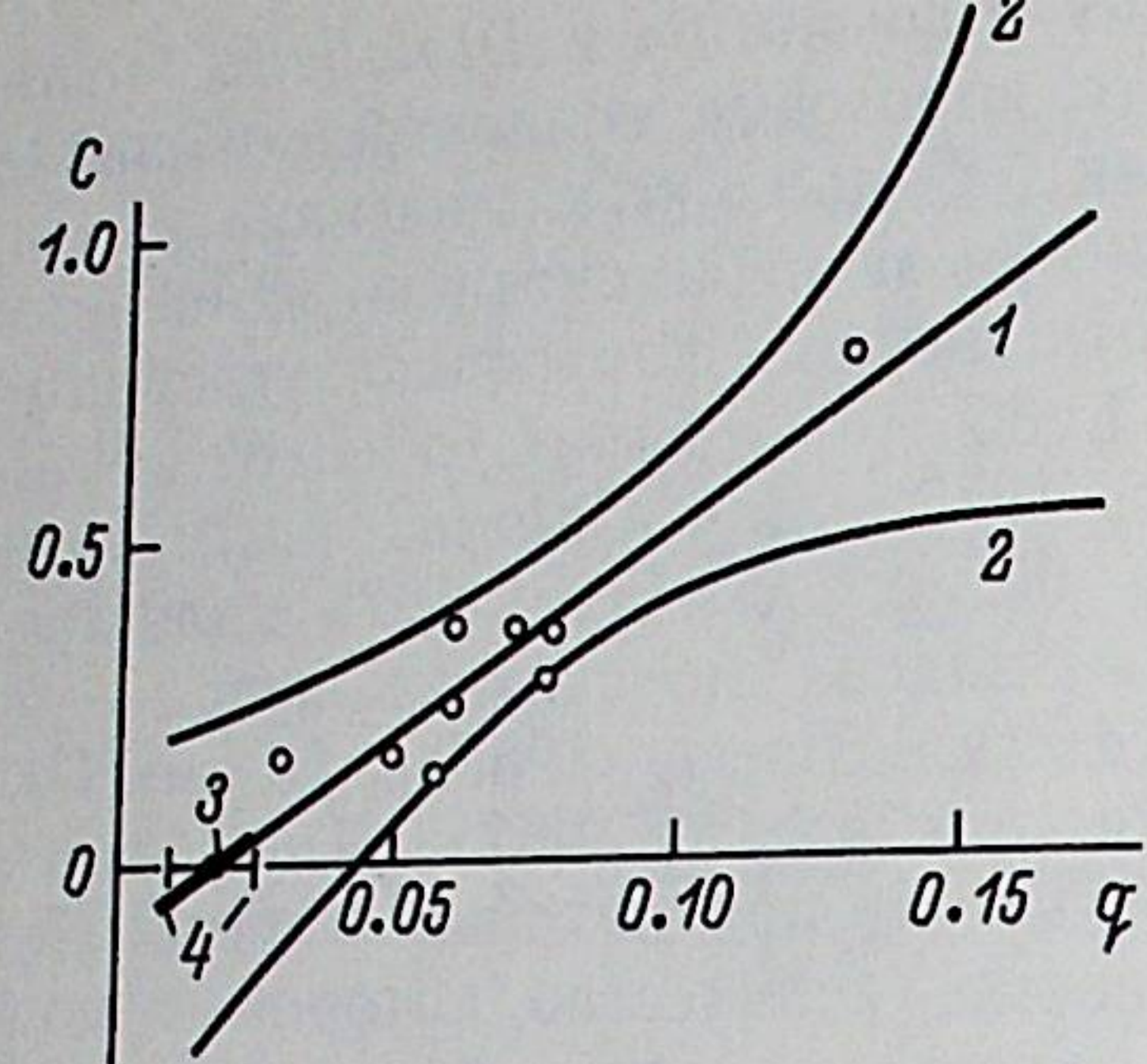


Рис. 28. Зависимость потребления науплиев (C , экз./циклоп. · сут) от их концентрации в опыте (q , экз./мл).

1 — потребление науплиев, 2 — доверительные интервалы линии регрессии при $P=0.99$, 3 — средняя концентрация науплиев в планктоне, 4 — доверительный интервал для средней концентрации науплиев.

Крылов и др., 1977). Следовательно, такой способ расчета пороговой концентрации вполне реален в том случае, когда известно, что животные могут питаться периодически и использованные в опытах плотности пищевых объектов далеки от величин насыщения рациона.

Вопрос о наличии пороговой концентрации у пресноводных фильтраторов пока еще не решен однозначно. Так, для ракообразных оз. Кривого В. Н. Никулина (1977) на основе экспериментального изучения их питания с помощью счетного метода получила, что у *Bosmina longirostris* $C = -3.62 + 42.1q$, у *Eudiaptomus graciloides* $C = -1.3 + 34.0q$, у *Cyclops scutifer* $C = -0.03 + 3.6q$, где C — рацион, мг сырой массы фитопланктона на мг сырой массы потребителя в сутки, q — концентрация озерного фитопланктона, мг/л. При $C = 0$, $q = 0.086$, 0.038 и 0.008 мг/л. Получается, что пороговая концентрация у босмины, более «тонкого» фильтратора, в 2 раза выше, чем у диаптомуса, и в 10 раз выше, чем у циклопа, что указывает на неверный подход к решению этого вопроса. Л. М. Сушня (1975) по данным Мак-Магона и Риглера (McMahon, Rigler, 1965) рассчитал q_0 для *Daphnia magna*, однако затем убедительно было показано, что

даже при меньших концентрациях *Chlamydomonas reinhardi*, близка к 10 мкгС/л, дафния не прекращает питаться (Porter et al., 1982).

Специальное исследование наличия пороговой концентрации у *Daphnia longispina* и *Eudiaptomus gracilis* были проведены Маком и Лампертом (Muck, Lampert, 1980). Они использовали специальные сосуды, в которых с помощью протока поддерживалось до 25 разных постоянных концентраций *Stichococcus minutissimus*, *Scenedesmus acutus* и *Staurastrum planktonicum* в диапазоне от 1 до 1000 мкгС/л. Рачков выдерживали при опытной концентрации водорослей не менее суток, затем водоросли заменяли меченные C^{14} и измеряли скорость фильтрации и рацион при краткосрочных экспозициях. Опыты проводили летом при 19 и зимой при 7 °С. Высокая чувствительность метода позволила определить, что никакого прекращения питания у диаптомуса и дафнии при очень низкой концентрации (1—5 мкгС/л) не происходит, а рассчитываемые пороговые концентрации есть результат статистической обработки экспериментальных данных или плохой акклимации животных к условиям опытов. Так, при концентрации пищи меньше 50 мкгС/л дафнии не могут удовлетворять свои энергетические потребности (Lampert, 1977) и находятся в условиях голодания. Например, при 32 мкгС/л в температуре 19 °С они в первые сутки теряют до 20 % своей массы и снижают скорость питания. Содержание рачков в таких условиях только в течение 4 ч не приводило к снижению скорости фильтрации. Результаты этих опытов свидетельствуют о том, что снижение скорости фильтрации не есть прямой ответ животного на низкую концентрацию пищи, а результат статистической обработки экспериментальных данных или условий опыта. Следовательно, с одной стороны, при суточном содержании рачка в малом количестве пищи происходит его истощение и снижение скорости питания, а с другой — при недостаточной подготовке животных к условиям опыта

они могут не реагировать на снижение концентрации пищи.

Таким образом, проведенный анализ имеющихся в литературе экспериментальных данных, характеризующих изменение скорости фильтрации и рациона при разных концентрациях пищи, показал, что трофическое насыщение у пресноводных рачков достигается при концентрации пищи от 0.20 до 1.97, у морских при более низких

значениях — 0.08—0.50 мгС/л. Выше этих концентраций величины облавливаемых рачками объемов воды минимальны. Из-за методических трудностей величины пороговой концентрации пищи и количественные показатели питания найти не удастся. Необходимо исследовать питание рачков в природных условиях водоемов разной биологической продуктивности.

3.4. СКОРОСТЬ ФИЛЬТРАЦИИ ВОДЫ ЗООПЛАНКТОНОМ В ВОДОЕМАХ РАЗНОЙ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ

В настоящее время уже имеется значительное количество экспериментальных данных по питанию массовых видов пресноводного зоопланктона в природных условиях. Чаще всего опыты проводили с разными видами диаптомусов и босмин. Большинство авторов измеряли скорость фильтрации у взрослых рачков *Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides*. Это весьма важно, так как исследовалось питание животных с одинаковой массой тела. Собственные эксперименты мы, как и другие исследователи, проводили на олиго-, мезо- и эвтрофных водоемах. При этом измеряли концентрацию фитопланктона или всего сестона, но редко указывали, какая доля взвешенного органического вещества может быть потреблена рачками в соответствии с их размерной избирательностью. В некоторых работах указан только тип водоема и нет данных о концентрации пищевой взвеси. Поэтому для характеристики трофических условий водоемов здесь был выбран такой интегральный показатель общей продуктивности, как первичная продукция. Температура воды в большинстве случаев была одинакова и близка к 20 °С, так как все рассматриваемые измерения проводились летом на водоемах средней широты. Только в больших озерах северо-запада температура была ниже, особенно в Онежском. В этих случаях величины скоростей фильтрации приводились к 20 °С по температурным поправкам при $Q_{10} = 2.3$.

Величины скоростей фильтрации, рассмотренные ниже, представляют собой средние из разного числа наблюдений. Так, в Онежском и Ладожском озерах расчет проведен за 5—8 отдельных дат, на оз. Иссык-Куль был поставлен 1 опыт, но в 10 повторностях, при этом скорость фильтрации осредняли по 10 потребляемым видам водорослей. На остальных водоемах величины облавливаемых животными объемов воды измерены 6 раз в 2—3 повторностях.

Питание *Arctodiaptomus salinus* мы изучали с помощью счетного метода в олиготрофных условиях Тюпского залива оз. Иссык-Куль и получили максимальную величину скорости фильтрации — 623 ± 62 мл/мг сырой массы · сут (Гутельмахер, Никулина, 1977). Первичная продукция здесь характеризовалась одной из наименьших величин во всем ряду наблюдений — 7 мкгС/л · сут (Бульон, 1977). На олиготрофном оз. Кривом В. Н. Никулина (1977) в опытах с *Eudiaptomus graciloides* измеряла скорость осветления рачками воды тоже с помощью счетного метода. Она была равна 296 ± 19 мл/мг сырой массы · сут. Скорость фотосинтеза в период проведения данных экспериментов была в 2 раза выше, чем на Иссык-Куле (Никулина, Гутельмахер, 1974).

Для расчета скорости фильтрации на глубоководной станции зал. Большое Онего, в Горской губе Онежского озера, в центральном и северном

озерном районах Ладожского озера, в которых основную часть биомассы фитопланктона составляли колониальные диатомовые, синезеленые и золотистые, было принято, что для ветвистых $C = 2.57R$, а для веслоногих $C = 1.97R$, где C и R — рацион и дыхание животных, мгС/экз. · сут (см. раздел 2.1). Параллельно в этих опытах определяли биомассу и численность массовых видов зоопланктона, концентрацию взвешенного органического вещества, долю в нем потребляемой мелкоразмерной взвеси 40 мкм (q). По уравнению $F = \frac{C}{q}$ находили

скорость фильтрации. Большую часть биомассы зоопланктона в период исследования составлял *Eudiaptomus gracilis*.

Для олиготрофной глубоководной центральной части зал. Большое Онего нами были получены сравнительно высокие скорости фильтрации (350 мл/мг сырой массы · сут), особенно в холодноводный 1979 г., когда фитопланктон был развит слабо и первичная продукция была очень низкой (6 мкгС/л · сут) (Умнова, 1982). В предыдущий год исследований при более высокой скорости фотосинтеза — 17 мкгС/л · сут облавливаемый за сутки зоопланктоном объем воды был меньше и составил 252 мл/мг. В мелководной, более продуктивной Горской губе Онежского озера нами получена скорость фильтрации 195 мл/мг сырой массы · сут (Гутельмахер, 1982б). В тот же период, когда собирались необходимые полевые материалы для проведения расчетов, были выполнены эксперименты с меченой C^{14} природной взвесью размером менее 20 мкм (см. раздел 2.2). Полученная в опытах величина была близка к расчетной — 259 мл/мг сырой массы · сут.

В мезотрофном Ладожском озере величины облавливаемых рачками объемов воды в 2—3 раза ниже, чем в Онежском, особенно в его южной озерной части (Гутельмахер, 1982а). *Eudiaptomus graciloides* в мезотрофном оз. Глубоком (Московская обл.) имел скорость фильтрации 200 мл/мг

сырой массы · сут (Гутельмахер, 1976б). При определенной нами биомассе фитопланктона в период наблюдений 2.7—6.6 мг/л, половина из которой приходилась на крупные клетки *Ceratium hirundinella* и *Peridinium cinctum*, можно ожидать скорости фотосинтеза 0.13—0.33 мгС/л · сут или в среднем 0.23. В других мезотрофных озерах — Кавголовском, Кургоярском и Пуннус-ярви облавливаемые объемы воды *E. gracilis* составляли 128, 122 и 85 мл/мг сырой массы · сут (Гутельмахер, 1976а). Минимальные величины были получены у этого вида в эвтрофных озерах Верхне- и Нижне-Суздальском — 69 и 49 мл/мг сырой массы · сут.

Кроме уже рассмотренных результатов есть данные по питанию самого *Diaptomus sicilis* в мезотрофном оз. Мичиган (Vanderploeg, 1981). В этих экспериментах, проводимых почти в течение двух лет, снижение концентрации частиц после суточной экспозиции учитывали с помощью электронного счетчика. В летний период при температуре воды 10 °С 1 рачок за сутки облавливал 6.9 мл воды. При длине тела 1.2 мм (Edmondson, 1959) и массе 0.05 мг скорость фильтрации будет равна 138 мл/мг сырой массы · сут. Вероятно, первичная продукция в оз. Мичиган близка к измеряемой в Ладоге; в этом случае данные Вандерплогга не противоречат найденной зависимости (рис. 29). Скорость осветления воды *E. gracilis* в мезотрофном оз. Вехтен была 5.4—7.1 мл/экз. · сут (Gulati, 1978а), или в расчете на единицу массы 164—215 мл/сут.

Взрослые особи массового вида зоопланктона эвтрофного оз. Балатон *Eudiaptomus gracilis* в летний период характеризовались скоростью фильтрации 1.44 мл/экз. · сут (Zankai, Popyi, 1976; Zankai, 1979). Эта величина была получена в опытах с меченым C^{14} природным сестоном. Авторы принимали, что время одноразового заполнения кишечника равно 40 мин, что значительно превышает реальную скорость прохождения пищи по кишечнику рачка. В большинстве

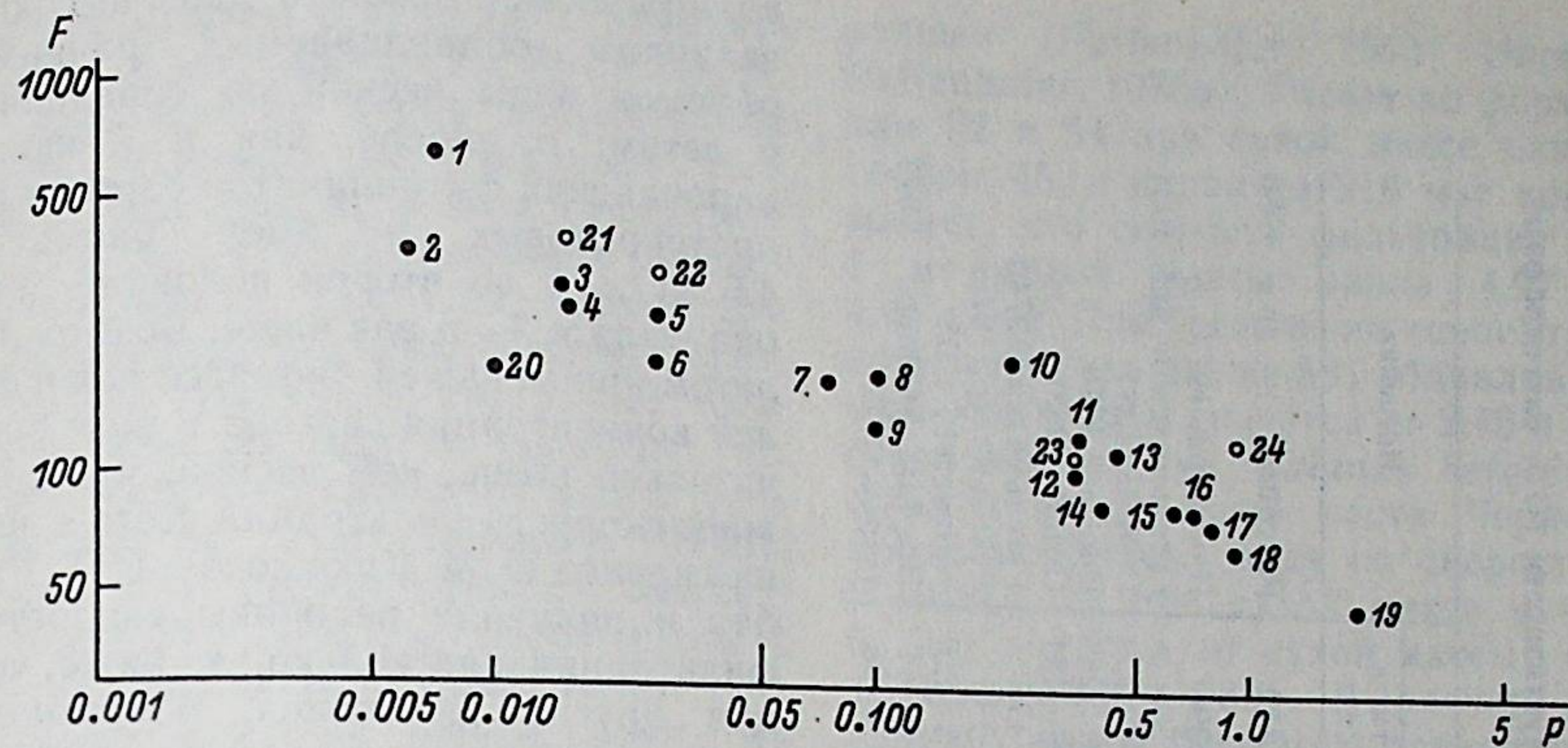


Рис. 29. Скорость фильтрации ракообразных (F , мл/мг сырой массы в сут) в водоемах разной биологической продуктивности (P , мгС/л · сут).

1 — *Arctodiaptomus salinus*, оз. Иссык-Куль (по: Гутельмахер, Никулина, 1977); 2, 4 — зоопланктон зал. Б. Онего (по: Гутельмахер, 1982б); 3 — *Eudiaptomus graciloides* оз. Кривое (по: Никулина, 1977); 5, 6 — *E. gracilis* и зоопланктон Горской губы (по: Гутельмахер и др., 1981; Гутельмахер, 1982б); 7, 12 — зоопланктон северной и южной частей Ладожского озера (по: Гутельмахер, 1982а); 8 — *Eudiaptomus gracilis*, оз. Вехтен (по: Gulati, 1978); 9 — *Diaptomus sicilis*, оз. Мичиган (по: Vanderploeg, 1981); 10 — *Eudiaptomus gracilis*, оз. Глубокое (по: Гутельмахер, 1976б); 11, 13, 14 — *E. gracilis*, озера Кавголовское, Кургоярское, Пуннус-ярви (по: Гутельмахер, 1974б, 1976а); 15—19 — *E. gracilis* двух водохранилищ (по: Kibby, 1971), оз. Балатон (по: Zankai, Popyi, 1974), Нижне- и Верхне-Суздальское (по: Гутельмахер, 1974б); 20 — *Calanus helgolandicus*, Черное море (по: Гутельмахер, 1980); 21 — *Bosmina longirostris*, оз. Кривое (по: Никулина, 1977); 22 — *B. obtusirostris*, Горская губа (по: Гутельмахер и др., 1981); 23, 24 — *B. crassicornis*, озера Кавголовское, Нижне-Суздальское (по: Гутельмахер, 1974б, 1975б).

экспериментов других исследователей экспозиция составляет 5—15 мин. Тем более на таком эвтрофном озере, как Балатон, в котором содержание органической взвеси равнялось 1 мгС/л, она не должна превышать эти значения. Если считать, что срок экспозиции превышал время, необходимое для одноразового заполнения кишечника, то скорость фильтрации занижена. По-видимому, можно допустить, что она выше в 2 раза. Тогда в расчете на 1 экз. она будет равна 2.88, или на 1 мг сырой массы — 80 мл/сут, что близко к величине, найденной на другом эвтрофном оз. Верхне-Суздальском.

В двух высокоэвтрофных водохранилищах р. Темзы, в которых концентрация хлорофилла в конце весны достигала 46—48, а в течение лета находилась в пределах 5—10 мкг/л, была измерена скорость фильтрации наиболее массового вида зоопланктона *Eudiaptomus gracilis* в опытах с меченым естественным фитопланктоном (Kibby, 1971а). В летний период для самцов и самок диаптомуса в водо-

охранилище Квин Элизабет при 17—18 °С она равнялась 2.21—2.40, в Кинг Георг при 14—15 °С 1.63—1.97 мл/экз. · сут. Рассчитав эти данные на 1 мг сырой массы при средней длине тела рачков 1 мм, массе 0.033 мг и температуре воды 20 °С, получаем 85.9 и 86.1 мл/сут, что хорошо соответствует уровню фильтрации в других эвтрофных водоемах.

Н. М. Крючкова и В. Х. Рыбак (1981, 1982) изучили питание *E. graciloides* природным фитопланктоном в мезотрофном оз. Нарочь и в эвтрофных озерах Мястро и Баторин весной и летом при температуре воды 4 и 17 °С. При низких температурах на оз. Нарочь они получили величину 67.2 мл/мг сырой массы · сут (Рыбак, Крючкова, 1977). Для двух других более продуктивных водоемов они получили величины более низкие — 29.8 и 27.8 мл/мг сырой массы · сут. Однако летом у рачков оз. Нарочь скорость фильтрации была почти в 2 раза ниже (38.8), а в оз. Мястро такая же (24.9), как и весной. Трофические условия в озерах не дают

Скорость фильтрации (F) некоторых видов рода *Bosmina* в водоемах разной биологической продуктивности (O — олиготрофные, M — мезотрофные, Э — эвтрофные)

Вид	Водоем	Тип	Длина тела, мм	Масса тела, мг	F		Источник
					мл/экз. × X сут	мл/мг × X сут	
<i>B. longirostris</i>	Р. Березина	—	—	0.016	6.6	410	Рассашко и др., 1980
<i>B. longirostris</i>	Озера	—	—	0.018	7.0	390	Никулина, 1977
<i>B. obtusirostris</i>	Кривое	О	0.46	0.022	7.4	335	Гутельмахер и др., 1981
<i>B. longirostris</i>	Онежское	О	0.50	0.011	3.1—4.1	284—372	DeMott, 1981
<i>Bosmina</i> sp.	Митчел (Mitchell)	О	0.40	0.016	1.4—4.6	90—285	Bogdan, 1976
<i>B. longirostris</i>	Джордж (George)	O—M	0.4—0.5	0.018	1.9—2.9	106—161	Gulati, 1978b
<i>B. crassicornis</i>	Вехтен (Vechten)	M	—	0.016	1.8	115	Гутельмахер, 1974б
<i>B. crassicornis</i>	Кавголовское	M	0.45	0.016	2.1	132	Гутельмахер, 1975в
<i>Bosmina</i> sr.	Нижне-Суздальское	Э	0.45	0.020	0.1—1.0	5—50	Nauwerck, 1963
<i>B. longirostris</i>	Эркен (Erken)	Э	—	0.007	0.02—0.31	3—44	Bogdan, Gilbert, 1982
<i>B. longirostris</i>	Стар (Star)	Э	0.3—0.4	0.022	0.01—1.00	0.5—45	Haney, 1973
<i>B. longirostris</i>	Хат (Heart)	Э	0.4—0.5	—	—	—	—

возможности объяснить более высокие величины облавливаемых рачками объемов воды весной по сравнению с летом: в апреле, как и в июне, нарочанский фитопланктон состоял из протококковых и имел биомассу 4.5 мг/л, а во второй половине лета она была в 3—6 раз ниже. Возможно, летом при меньшей биомассе водорослей концентрация сестона в воде значительно выше, чем весной, что снижает скорость фильтрации. Хотя в летний период И. М. Крючкова и В. Х. Рыбак и получили величины скоростей фильтрации в несколько раз ниже, чем для других диаптомид, обитающих в мезотрофных и эвтрофных озерах, но общую тенденцию — возрастание объема осветленной воды с понижением уровня биологической продуктивности — можно было проследить в их работах.

Таким образом, полученная разными методами скорость фильтрации диаптомусов (19 средних величин) возрастала с понижением биологической продуктивности водоемов. Первичная продукция изменялась более чем в 300 раз, а облавливаемые рачками объемы воды всего в 10 раз. В низкопродуктивных озерах, в которых количество органической взвеси в воде мало, рачки в расчете на единицу биомассы облавливают большие объемы воды, чем в высокопродуктивных.

Результаты опытов с разными видами босмин тоже подтверждают этот вывод. К сожалению, имеются только 4 пары значений скорости фильтрации и первичной продукции. Они тоже хорошо распределяются в ряд от олиготрофных к эвтрофным водоемам и лежат немного выше значений, найденных для диаптомусов, что объясняется меньшими размерами тела босмин (рис. 29). Остальные 6 величин осветляемых объемов получены в разнотипных озерах для рачков с близкими размерами тела — 0.4—0.5 мм. По приведенной длине тела босмин были рассчитаны их масса и скорость фильтрации на 1 мг (табл. 22). Наибольший осветленный объем воды был в олиготрофных

озерах Кривом и Митчел, а наименьший — в эвтрофных Ста, Хат и Эркен.

Для других видов зоопланктона тоже получены максимальные скорости фильтрации в низкопродуктивных озерах и минимальные в высокопродуктивных. Так, в оз. Кривом для *Ceriodaphnia pulchella* получена величина 398 (Никулина, 1977), в оз. Кавголовском для *Daphnia cucullata* 161, в оз. Нижне-Суздальском для *D. longispina* 54 (Гутельмахер, 1974б), а в озерах Нарочь и Мястро соответственно 65 и 50 мл/мг сырой массы × X сут (Крючкова, Рыбак, 1982).

Перечисленные факты дают все основания считать, что в природных условиях, как и в лабораторных опытах, скорость фильтрации снижается с повышением концентрации пищи, или биологической продуктивности водоема.

Скорость фильтрации морских ракообразных измеряли в основном в опытах с культурами водорослей. Только в последнее время благодаря использованию электронных счетчиков частиц появились сведения о питании рачков в природных условиях. Однако скорость осветления воды приводится в расчете на один экземпляр, или величины рациона животного чаще всего даны без указания концентрации природной взвеси и других условий опыта. Поэтому наряду с экспериментальными определениями скорости фильтрации нужны расчеты, основанные, например, на закономерном соотношении скоростей фильтрации и потребления кислорода. У разных таксономических групп беспозвоночных скорость фильтрации на единицу потребленного кислорода оказалась близкой (Jørgensen, 1955). Л. М. Сушеня (1963), используя это соотношение, получил, что средняя величина осветляемого объема воды представителями разных таксономических групп беспозвоночных в пресных водах равна 1.25, а у морского зоопланктона 2.35 л/мг сухой массы · сут. Реальность этой величины хорошо подтверждают данные, полученные для *Temora longicornis* и *Calanus helgolandicus* в условиях, близких к при-

родным (Paffenhofen, 1971; Haggis, Paffenhofen, 1976a). Расчет по формулам 52 и 54 при сухой массе самок теморы 45, а калянуса 218 мкг показывает, что скорость фильтрации на 1 мг сухой массы равна 4.97 и 4.46 л/сут. При увеличении концентрации пищи (уравнение 53) облавливаемый объем воды снизится до 2.45 л/мг сухой массы · сут. *Calanus helgolandicus* в центральной части Черного моря фильтровал воду со скоростью 5 мл/ч, или при сухой массе рачка 67 мкг — 1.79 л/мг сухой массы · сут (Гутельмахер, 1980). В расчете на единицу сырой биомассы рачков приведенные выше цифры будут в 10 раз меньше, и их вполне можно сравнить с данными, полученными для пресноводных животных, обитающих в низкопродуктивных водоемах. Фотосинтез планктона в поверхностном слое Черного моря в период наших исследований равнялся 0.01 мгС/л · сут, а скорость фильтрации 179 мл/мг сырой массы · сут. Последняя величина ниже значений, полученных для пресноводных веслоногих (рис. 29), но необходимо учесть, что масса калянусов была в 20 раз больше, чем диаптомусов.

Таким образом, скорость фильтрации у морских и пресноводных ракообразных возрастает со снижением количества пищи в среде. В природных условиях больших различий в величине этого показателя при одинаковой концентрации пищи у рачков не обнаружено.

Теперь, когда выяснены зависимости между скоростью фильтрации рачков и массой их тела, температурой, концентрацией пищи, можно найти наиболее характерные скорости осветления воды животными в разных природных условиях. Ранее на основе измерения скорости фильтрации в 4 эвтрофных и мезотрофных (Гутельмахер, 1975а) и в 1 олиготрофном (Никулина, 1977) озерах были определены объемы воды, осветляемые за сутки 1 мг сырой биомассы зоопланктона, которые для олиготрофных озер равнялись 400—250, мезотрофных 250—150 и эвтрофных 150—50 мл. Нако-

пившиеся за последние 10 лет результаты экспериментальных работ, выполненных на водоемах разной биологической продуктивности, подтвердили эти показатели и дали возможность их уточнить. Достаточно абсциссу (рис. 29), на которой отложена скорость фотосинтеза планктона, разделить на характерные участки — для олиготрофных озер меньше 0.05, мезотрофных равные 0.05—0.5 и эвтрофных более 0.5 млС/л · сут, почти совпадающие с выделенными В. В. Бульоном (1981) границами продуктивности природных вод, чтобы убедиться в этом. Для низкопродуктивных водоемов верхний предел фильтрации увеличился до 600 мл/мг сырой массы X X сут за счет того, что опыты проводились на ультра- и олиготрофных озерах Иссык-Куль и Онежском. Какова предельная величина фильтрации, пока выяснить трудно. В одном опыте с очень низкой концентрацией взвеси, которую получали путем фильтрации воды Онежского озера через фильтр с диаметром пор 4 мкм, скорость осветления воды *Bosmina obtusirostris* оказалась очень высокой — 1540 мл/мг сырой массы · сут (Гутельмахер и др., 1981); нижняя граница для диаптомусов, обитающих в олиготрофных, и верхняя для рачков, живущих в мезотрофных озерах, равна 200 мл. Однако рассматриваемые пределы относятся не только к диаптомидам, а к единице биомассы всего зоопланктона. Поэтому при уменьшении его средней сырой массы с 0.03 (масса взрослого диаптомуса) до 0.01 мг скорость фильтрации, согласно ранее выведенным закономерностям, возрастает на 20—30%. Провести четкое разделение водоемов на мезотрофные и эвтрофные довольно сложно, тем более трудно указать точные границы скоростей фильтрации для зоопланктона этих озер. Очевидно, что пределы будут перекрываться, а принятая ранее цифра 150 мл/мг сырой массы · сут, которая служила нижней границей для среднепродуктивных и верхней — для высокопродуктивных озер, может служить ориентиром для оценки роли зоопланк-

тона в потреблении в них взвешенного органического вещества. Наименьшая скорость осветления воды получена в эвтрофных водоемах. Для *Eudiaptomus graciloides* из оз. Мястро она была в 2 раза ниже, а для *Daphnia longispina* и *D. cucullata* (Крючкова, Рыбак, 1982) такая же, как предполагалось ранее для высокопродуктивных водоемов.

Рассмотренные пределы скоростей фильтрации представляют собой в основном средние величины за летний период наблюдений в водоемах, продуктивность которых характеризовалась средней первичной продукцией за этот же период. Безусловно, отдельные измерения могут не укладываться в эти границы из-за кратковременного увеличения концентрации взвеси, вызванного, например, цветением водорослей, или, наоборот, при снижении ее количества в воде в результате смены весенних комплексов фитопланктона на летние. Поэтому средние величины могут дать представление о роли зоопланктона в озерах разного типа, а отдельные результаты — показать, какие ситуации могут складываться в планктоне в конкретные даты наблюдений.

Скорость фильтрации морских ракообразных находится в тех же пределах, что и пресноводных. Об этом свидетельствуют уже рассмотренные данные из сводок Сущени (1975) и Коновера (Copover, 1978b), в которых приводятся величины, полученные в результате соответственно 37 и 80 измерений этого показателя. В некоторых случаях, когда концентрация пищи была высока, скорость осветления воды рачками приближалась к величинам, обычно получаемым в эвтрофных озерах, а в природных условиях скорость фильтрации морского зоопланктона близка к значениям этого показателя для ракообразных низкопродуктивных озер.

Планктонные ракообразные, доминирующие по биомассе в зоопланктоне и часто представленные теми же самыми массовыми видами в разных водоемах, профильтровывают значительные количества воды. Используя

Таблица 23
Биомасса рачков-фильтраторов (*B*), скорость фильтрации (*F*) и фильтрационная активность (*BF*) в водоемах разной биологической продуктивности

Тип водоема	<i>B</i> , мг/л	<i>F</i> , л/мг · сут	<i>BF</i> , сут ⁻¹
Олиготрофный	0.2—1.0	0.60—0.25	0.05—0.6
Мезотрофный	1.0—2.0	0.25—0.15	0.15—0.5
Эвтрофный	2.0—6.0	0.15—0.025	0.05—0.9

данные по скорости фильтрации и характерные величины их биомасс, получаем, что планктонные ракообразные в водах разной продуктивности способны за сутки профильтровать от 5 до 90% объема водной массы (табл. 23). Такие же величины получали и другие авторы. Так, Ханей (Haney, 1973) экспериментально определил, что в эвтрофном оз. Хет рачки за сутки осветляют весной 19, летом 80, осенью 35% объема воды; в глубоком олиготрофном оз. Холс намного меньше — всего 6.6%. Зоопланктон оз. Пуннус-ярви, по данным И. Н. Андрониковой (1976, 1978), летом профильтровывает весь объем озера за 3 сут, а верхний 2-метровый слой воды — за сутки. Фильтрационная активность ракообразных в течение 7 лет наблюдений на оз. Вехтен в среднем за год составляла 13.3%, достигая максимальных величин летом — 21.5%, а на оз. Тьюекмир 10%

3.5. РАЦИОН ПЛАНКТОННЫХ РАКООБРАЗНЫХ И ОТНОСИТЕЛЬНАЯ РОЛЬ В НЕМ ВОДОРОСЛЕЙ, БАКТЕРИЙ И ДЕТРИТА

Количество потребленной планктонным животным пищи определяется величиной обловленного объема воды и концентрацией в ней взвешенных частиц. Соотношение отдельных компонентов сестона в рационе животного зависит от относительного содержания в воде водорослей, бактерий и детрита при одинаковой эффективности их потребления. Данные экспериментальных работ, проведенных на морских и пресных водоемах с разной концентрацией взвеси и разным содержанием в ней отдельных компонентов, дают возможность су-

(Gulati, 1975; Gulati et al., 1982). По расчетам В. Г. Богорова (1969), весь объем наиболее обитаемых вод (0—500 м) Мирового океана профильтровывается примерно за 20 сут.

Приведенные данные показывают, что ракообразные планктона играют существенную роль в процессах трансформации вещества в водоемах. Они при благоприятных условиях за сутки осветляют такой объем воды, какой двустворчатые моллюски способны профильтровывать только за длительное время (Гутельмахер, Алимов, 1979). Однако это не дает основания недооценивать большую специфическую роль образуемого моллюсками пояса биофильтрации стоков с суши. Полученные в результате экспериментальных исследований закономерности фильтрационного питания могут быть успешно применены для количественной оценки роли фильтраторов в водоемах.

дать о величинах рациона и скорости потребления водорослей, бактерий и детрита в природных условиях.

Суточный рацион *Arctodiaptomus salinus* в Тюпском заливе оз. Иссык-Куль при очень высокой скорости фильтрации составлял 9.89 мкг водорослей на 1 мг сырой массы рачков (табл. 11), или около 2% от их массы¹ (Гутельмахер, Никулина, 1977). Такая

¹ При расчете рациона принимали, что содержание органического углерода в биомассе водорослей и бактерий в 2 раза выше, чем в зоопланктоне.

низкая величина рациона вполне закономерна, поскольку биомасса фитопланктона в период исследований равнялась 0.13 мг/л, половину которой составили крупные непотребляемые виды. В другом олиготрофном оз. Кривом, в котором биомасса фитопланктона была в 2 раза выше, чем в Тюпском заливе, и представлена в основном потребляемыми формами, суточный рацион *Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia pulchella* и *Eudiaptomus graciloides* равнялся соответственно 9.8, 15.4 и 9.6 % от их массы (Никулина, 1977). В более продуктивных водоемах с увеличением биомассы фитопланктона возрастало количество потребленных рачками водорослей. В озерах Нарочь и Мясстро в среднем для 5 массовых видов веслоногих и ветвистоусых оно составляло соответственно 33.7 и 50.4 % от их массы за сутки (Крючкова, Рыбак, 1982). В других мезотрофных и эвтрофных озерах при биомассе фитопланктона от 3 до 14 мг/л суточный рацион доминирующих рачков-фильтраторов находился в пределах от 18 до 132 % (Гутельмахер, 1974б, 1975в, 1976б). Следовательно, количество потребленных рачками водорослей увеличивается с ростом биомассы фитопланктона в пределах 0.13—14 мг/л. Это характерно и для морских вод. Так, в Черном море при биомассе фитопланктона 0.098—0.145 мг/л и содержании хлорофилла в воде 0.14—0.24 мкг/л (Ведерников и др., 1980) *Calanus helgolandicus*, питаясь ночью в поверхностном слое, имел рацион около 2 % от массы тела (Гутельмахер, 1980). В более продуктивных районах, например в Перуанском апвеллинге, где концентрация хлорофилла на порядок выше, чем в Черном море, *Calanus chilensis*, *Eucalanus inermis*, *E. subtenis*, *Centropages brachiatus* потребляли в несколько десятков раз больше водорослей (Boyd et al., 1980), чем *Calanus helgolandicus*. Следовательно, с ростом биомассы водорослей в воде водоемов их доля в рационе животных тоже увеличивается.

Значение бактерий в питании зоо-

планктона низкопродуктивных вод мало. Даже при сравнительно высокой биомассе, как например в Тюпском заливе — 0.48 мг/л, но длительном времени генерации, в среднем равном 8 сут (Фурсенко и др., 1977), микроорганизмы не могли играть заметной роли в питании планктонных фильтраторов. Низкая удельная продукция бактерий характерна и для другого олиготрофного озера — Кривого (Жарова, Кузьмицкая, 1975). В оз. Севан, когда оно было еще олиготрофным, отношение массы потребленных бактерий к массе тела планктонных фильтраторов в течение года колебалось от 1.2 до 27.8 и в среднем составляло 11.4 % (Гамбарян, 1966). В экспериментальных исследованиях питания *Epischura baicalensis* в природных условиях Байкала скорость фильтрации равнялась 1.3—2.9 мл/экз. • сут при температуре воды 0.3—0.9 °С (Афанасьева, Мессинева, 1981). При низкой численности бактерий в этот период суточный рацион рачков был 0.1—1.8 % от сырой массы эпишуры. С увеличением биологической продуктивности озер возрастал бактериальный рацион рачков, который у *Diaphanosoma brachyurum* в мезотрофном оз. Глубоком составлял 26 % от массы тела (Гутельмахер, 1976б), а у других массовых видов ракообразных в высокопродуктивных водоемах Ленинградской обл. от 8 до 40 % (Гутельмахер, 1974б). Бактерии озер Нарочь и Баторин удовлетворяли пищевые потребности ветвистоусых рачков соответственно на 30 и 10 % (Беляцкая, 1964), что равно величинам, выраженным в долях от биомассы при условии, что суточный рацион составляет массу тела рачка.

Детальное изучение продуктивности микроорганизмов 5 водохранилищ Днепра и расчет элиминации бактериальных клеток провела Д. З. Гак (1975). Она предположила, что в природных условиях снижение количества бактерий происходит из-за их потребления растительным зоопланктоном. Весной оно составляло от 0.1 до 1.2, летом — значительно выше — от 3.6 до 4.6 и осенью было мини-

мальным — от 0.02 до 1.0 г/м³ • сут. При этом удельное потребление бактерий равнялось их удельной продукции. Биомассы рачкового зоопланктона в высокопродуктивных водохранилищах, к которым относятся и днепровские, обычно находятся в тех же пределах, что и рассчитанное суточное количество потребляемых им микроорганизмов. Следовательно, рационы животных, при условии, что в их телах содержание органического углерода в 2 раза ниже, чем у бактерий, близки к 200 %. Роль коловраток, как отмечает Д. З. Гак, доля которых в планктоне весной и осенью значительна, и простейших, доминирующих летом, в элиминации бактерий не учтена. Поэтому потребление бактерий и скорость фильтрации рачков завышены, но несмотря на это значение бактерий в питании зоопланктона эвтрофных водоемов велико. Это подтверждают экспериментальные исследования, выполненные на одном из прудов в окрестностях г. Кишинев с естественным содержанием бактерий, равным 11.4 млн. кл./мл. Суточный рацион *Scapholeberis aurita* и *Simocephalus vetulus* в этих условиях составлял соответственно 154 и 132 % от их массы (Набережный, Кривенцова, 1974). Таким образом, живые компоненты сестона играли большую роль в питании фильтраторов мезотрофных и эвтрофных вод и составляли основную часть их рациона, который находится в пределах от 10 до 200 % от массы их тела.

С повышением биологической продуктивности водоемов и увеличением биомассы фитопланктона за счет колониальных видов водорослей доля мелких форм в ней снижается, хотя абсолютное их количество возрастает. В озерах Нарочь, Мясстро и Баторин относительное значение потребляемых видов равнялось соответственно 34, 22 и 11 % от общей биомассы, что составляло 0.3, 1.0 и 2.0 мг/л (Михеева, 1974). Аналогичные данные приводят и другие авторы (McCauley, Kalf, 1981; Watson, Kalf, 1981). При этом весной и осенью кормового фитопланктона значительно больше, чем

летом. По наблюдениям на эвтрофном оз. Миколайском, это приводило к смене массовых видов зоопланктона. Из 6 видов оставались только *Diaphanosoma brachyurum* и *Chydorus sphaericus*, способные отфильтровывать мелкоразмерную взвесь благодаря узкой щели между створками карапакса, препятствующей попаданию крупных колоний, которые мешали фильтрации воды (Gliwicz, 1977). Очевидно, при больших биомассах непотребляемого фитопланктона в экосистеме преобладает детритная пищевая цепь и первичное органическое вещество трансформируется в бактериальные клетки, составляющие основной корм рачков.

При изучении морских и пресноводных водоемов с низкой биологической продуктивностью, в которых биомасса и продукционные возможности фито- и бактериопланктона малы, особое значение приобретает выяснение роли детрита в питании планктонных животных. Это стало важным в связи с широким применением электронных счетчиков частиц и других методов, учитывающих количество потребленной взвеси и долю в ней живых и мертвых компонентов сестона.

Основная часть исследователей определяет рацион рачков по разности концентраций природной взвеси, которую измеряют с помощью электронного счетчика частиц в нескольких диапазонах размеров и пытаются соотносить ее количество с биомассой или численностью доминирующих в данный момент видов водорослей. Эти счетчики стали широко применяться для изучения питания морского зоопланктона. Так, у самок *Pseudocalanus minutus* рационы находились в пределах от 5.3 до 134 %, составляя в среднем за зимний и весенний период наблюдений около 26 % от массы тела² (Koeller et al., 1979). Пуле (Poulet, 1978) провел в течение года еженедельные наблюдения за

² Содержание органического углерода в природной взвеси и в зоопланктоне принималось одинаковым.

питанием 5 массовых видов зоопланктона, обитающих у атлантического побережья Канады, и определил, что их суточный рацион в расчете на 1 мг массы тела в среднем равен 12—25 % (табл. 24). *Temora longicornis* потребляла от 20.6 до 71.8 мкг/экз. • сут природной взвеси (O'Connors et al., 1980). При сырой массе рачков 120 мкг (Harris, Paffenhofer, 1976a) их суточные рационы составят 17—60 %. У пресноводного рачка *Diaptomus sicilis* в оз. Мичиган рационы были значительно ниже, чем у морских копепоид: в разные сезоны при температуре воды 4—10 °С они равнялись 1.23—4.29 мкг/экз. • сут (Vanderploeg, 1981). При принятой массе диаптотуса 50 мкг его рацион находится в пределах 2.5—8.6 % от его массы за сутки.

При измерении рациона с помощью другого способа скорость фильтрации, обычно найденную в краткосрочных опытах по потреблению радиоактивной взвеси или по хорошо учитываемым видам водорослей, умножают на концентрацию пищевых частиц определенной размерной фракции или

всего сестона. В наших опытах 3 вида рачков Горской губы Онежского озера, питаясь взвесью с размером частиц меньше 20 мкм, имели суточные рационы 144—316 %. Основная часть их пищи приходилась на детрит (табл. 25) (Гутельмахер и др., 1981). В 2 водохранилищах Темзы *Eudiaptomus gracilis* потреблял в сутки 0.0035—0.0293 кал/экз. (Kibby, 1971a). При энергосодержании копепоидов и взрослых особей, равном 0.035 кал/экз., их суточный рацион в течение вегетационного сезона будет находиться в пределах 10—84 %. В аналогичных опытах с этим же видом на оз. Балатон рацион диаптотуса зимой равнялся 25, а летом 44 % от содержания углерода в теле (Zankai, 1979). Массовые виды зоопланктона 2 голландских озер Вехтен и Тюкемер, потребляя взвесь с размером частиц менее 15 мкм, в среднем за 2 года наблюдений имели суточные рационы 52—129 % (Gulati, 1975). В озере Пуннус-ярви в летний период эти величины составляли для *Eudiaptomus gracilis* и *Daphnia cristata* соответственно 95 и 100 % (Гутельмахер, 1976a).

Таблица 24

Суточный рацион планктонных ракообразных при питании природным сестоном, %, мгС/мгС

Вид	Рацион	Источник
<i>Holopedium gibberum</i>	316	Гутельмахер и др., 1981
<i>Bosmina obtusirostris</i>	290	Тот же
<i>B. longirostris</i>	354	Рассашко и др., 1980
<i>Daphnia magna</i>	49	Черепнина, 1980
<i>D. cristata</i>	100	Гутельмахер, 1976a
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	10—84	Kibby, 1971a
	95	Гутельмахер, 1976a
	25—44	Zankai, 1979
<i>Arctodiaptomus salinus</i>	144	Гутельмахер и др., 1981
<i>Diaptomus sicilis</i>	89	Черепнина, 1980
Пресноводный зоопланктон	2.5—8.6	Vanderploeg, 1981
	52—56	Gulati, 1975
<i>Calanus helgolandicus</i>	79—129	Тот же
<i>Pseudocalanus minutus</i>	12*	Гутельмахер, 1980
	26	Koeller et al., 1979
<i>Oithona similis</i>	14	Poulet, 1978
<i>Acartia clausi</i>	20	Тот же
<i>Eurytemora herdmanni</i>	25	»
<i>Temora longicornis</i>	25	»
	12	»
<i>Centropages typicus</i>	17—60	O'Connors et al., 1980
	7—70	Dagg, Grill, 1980

* Рацион за 10 ч.

Таблица 25
Суточный рацион зоопланктона, %, мгС/мгС, при питании фракцией природного сестона с размером частиц менее 20 мкм

Вид животных	Детрит	Водоросли	Бактерии	Рацион
<i>Bosmina obtusirostris</i>	174	64	52	290
<i>Holopedium gibberum</i>	224	30	62	316
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	86	24	34	144

Для определения скорости питания *Calanus helgolandicus* в Черном море была измерена скорость фильтрации естественной взвеси по двум массовым видам водорослей — *Exuviaella cordata* и *E. compressa*, которая оказалась равной 2.5—5.0 мл/экз. • ч (Гутельмахер, 1980). Параллельно в этой же работе изучали миграции рачков и содержимое их кишечника. Эти исследования показали, что калянус находился в поверхностном слое ночью и активно питался в течение 10 ч (табл. 26). При концентрации *E. cordata* и *E. compressa* 3.7 и 4.9 кл./мл в разных опытах животные потребили за час 18.5 и 24.5 клетки. В пищеварительном тракте рачка обычно содержалось 30—40 клеток этих водорослей. Следовательно, для одноразового заполнения кишечника калянусу требуется 1.5—2.0 ч. Питаясь в поверхностном слое моря, рачок заполнит кишечник за 10 ч 5—7 раз, что соответствует прямым наблюдениям за продолжительностью переваривания пищи морскими копеподами (Петипа, 1959, 1964; Печень-Финенко, Павловская, 1973; Арашкевич, 1975).

По содержимому кишечника и скорости прохождения по нему пищи был рассчитан рацион животного при питании водорослями и тинтиннидами, фрагменты которых хорошо сохраняются в пищеварительном тракте. Он был равен 6 мкг и по отношению к сырой массе рачка составил всего около 1 % (табл. 27). Водоросли в рационе калянуса составили 80 %, а 20 % — тинтинниды. Детритная масса, всегда содержащаяся в кишечнике, а также плохо сохраняющиеся пищевые частицы, например бесцветные жгутиконосцы и ночесветки, биомасса которых близка к биомассе

фитопланктона, могли играть значительную роль в питании калянуса.

Для учета роли этих компонентов сестона в питании *Calanus helgolandicus* содержание взвешенного органического углерода, равное около 0.26 мгС/л (Филиппов, 1980), умножали на скорость фильтрации. Если считать, что половина сестона доступна для питания калянуса (0.13 мгС/л), то при найденной величине осветляемого объема за 10 ч животное потребит 6.5 мкгС. При сырой массе рачка 670 мкг, или 56 мкгС (Околотович, 1980), его рацион составит около 12 %. При этом на долю водорослей приходилась всего 0.1 часть от потребленной взвеси. Одновременное изучение питания *Centropages typicus* природной взвесью размером 5—128 мкм и фитопланктоном показало, что весь суточный рацион его равен 7.4—70.4 % от содержания углерода в теле рачка. Водоросли в рационе составляли всего 3.0—23.9 % (Dagg, Grill, 1980). Таким образом, пока еще малочисленные результаты исследований потребления всей взвеси и отдельных ее составляющих свидетельствуют о том, что водоросли в питании рачков в период проведения экспериментов имели небольшое значение. Это указывает на то, что детрит играл основную роль в питании этих животных. Экспериментально показано, что *Calanus helgolandicus* питается детритом из *Chaetoceros curvisetus*, *Ditylum brightwellii*, фекалиями (Paffenhofer, Strickland, 1970), *Acartia tonsa* — детритом из разлагавшихся побегов *Fucus vesiculosus* (Roman, 1977). Часто на долю детрита приходится до 90, а в среднем 79 % рациона *Pseudocalanus minutus* в природных условиях (Poulet, 1976).

Среднее количество водорослей в пищеварительном тракте *Calanus helgolandicus* в разное время суток в слоях 16—0 (1): 38—16 (2) и 65—38 м (3)

Водоросли	Слой	Время (ч)						
		18	19	21	22.30	24	2	5
<i>Exuviaella cordata</i>	1	н	н	34.0 ± 1.3	42.0 ± 1.6	32.0 ± 2.0	35.0 ± 1.4	н
	2	н	20.0 ± 1.2	20.0 ± 1.3	25.0 ± 1.6	13.0 ± 2.5	27.0 ± 2.5	21.0 ± 1.5
	3	—	0.90 ± 0.06	0.50 ± 0.07	6.0 ± 0.8	6.0 ± 0.8	3.0 ± 0.8	3.0 ± 0.4
<i>E. compressa</i>	1	н	н	6.0 ± 0.3	10.0 ± 2.5	12.0 ± 0.6	9.0 ± 0.5	н
	2	н	6.0 ± 0.4	5.7 ± 0.3	8.0 ± 0.5	6.0 ± 0.8	7.0 ± 0.6	9.0 ± 0.8
	3	—	1.2 ± 0.1	0.3 ± 0.03	2.0 ± 0.2	4.0 ± 0.5	2.0 ± 0.2	9.0 ± 0.3
<i>Proocentrum micans</i>	1	н	н	2.0 ± 0.1	3.0 ± 0.2	7.0 ± 0.4	—	—
	2	н	2.0 ± 0.1	3.0 ± 0.2	1.2 ± 0.1	1.5 ± 0.2	—	—
	3	—	—	0.30 ± 0.03	0.10 ± 0.03	0.6 ± 0.1	—	—
<i>Peridinium steinii</i>	1	н	н	1.00 ± 0.04	1.30 ± 0.06	1.00 ± 0.08	0.50 ± 0.06	—
	2	н	0.50 ± 0.04	0.30 ± 0.03	0.30 ± 0.03	1.00 ± 0.03	0.22 ± 0.02	0.50 ± 0.03
	3	—	—	—	0.30 ± 0.04	0.20 ± 0.03	—	0.80 ± 0.04
<i>Dinophysis sacculus</i>	1	п	—	0.20 ± 0.03	2.20 ± 0.12	1.0 ± 0.1	—	—
	2	н	0.10 ± 0.03	—	—	0.20 ± 0.04	1.9 ± 0.3	0.10 ± 0.03
	3	—	—	—	—	0.20 ± 0.03	0.8 ± 0.1	—
<i>Distephanus speculum</i>	1	н	—	0.10 ± 0.03	—	—	1.10 ± 0.15	—
	2	н	—	—	—	1.00 ± 0.34	2.80 ± 0.33	1.60 ± 0.18
	3	1.3 ± 0.1	0.9 ± 0.2	1.8 ± 0.3	0.20 ± 0.03	8.4 ± 1.2	28.0 ± 0.5	4.10 ± 0.34

Примечание. В графе «Время» приведены средние данные и ошибка средней при 10 повторностях; н — в пробе зоопланктона на данном горизонте каланус не обнаружен; тире — данный вид водорослей в кишечнике рачка отсутствовал.

Суточный рацион *Calanus helgolandicus*, рассчитанный по хорошо сохранившимся фрагментам

Пища	Масса пищевых частиц, мкг	Количество пищи в кишечнике, кл.	Рацион	
			кл./10 ч	мкг/10 ч
<i>Exuviaella cordata</i>	0.009	40	240	2.16
<i>E. compressa</i>	0.019	10	60	1.14
<i>Peridinium steinii</i>	0.018	5	30	0.54
Другие водоросли	0.030	5	30	0.90
<i>Coxiella helix</i>	0.025	3	18	0.45
<i>Metacyclis angulata</i>	0.070	2	12	0.84

В мелководных бухтах зал. Посыета (Японское море) копеподы могут с избытком удовлетворять свои пищевые потребности в основном за счет детрита и способны заметно влиять на фито- и бактериопланктон только в периоды своей максимальной биомассы (Вышкварцева, 1980). В тропических водах Тихого океана доля детрита в рационах эпипелагических животных составляла 34, в Курило-Камчатском районе 43 и в Японском море 50 % (Сажин, 1982).

Величины суточных рационов рачков в естественных условиях различались почти на 2 порядка (табл. 24). Это связано с тем, что опыты проводились при разной температуре и неодинаковом соотношении основных компонентов сестона. Кроме того, для пересчета объемных единиц, в которых измеряют концентрацию взвеси счетчики частиц, в весовые используют разные коэффициенты. Например, объем взвеси в 1 мл эквивалентен 80.6 (Dagg, Grill, 1980), 52 (Poulet, 1974) и 20 мкгС (Koeller et al., 1979). При удельной массе 1 мг/мл объем взвеси соответствует ее сырой массе. Напомним, что мы приняли 1 мг фитопланктона равным 100, а зоопланктона — 50 мкгС. Следовательно, только коэффициент пересчета может изменить рацион в 4 раза. Вероятно, в природной взвеси, когда в ней детрит составляет большую часть, содержание органического углерода значительно ниже, чем в живых водорослях. Даже в тех случаях, когда количество природного сестона измерено с помощью химических методов и выражено в углероде или эквивалентных

ему единицах, трудно представить, насколько он пригоден для питания животных. По-видимому, разная степень пригодности сестона для питания влияет на величину усвояемости. Так, усвояемость природной взвеси *Eudiatomus gracilis* равнялась 49 (средняя из 12 опытов) (Kibby, 1971a) и 47, *Daphnia cristata* 62 (Гутельмахер, 1976a), зоопланктоном из озер Вехтен и Тюкемер соответственно 40 и 26 % (Gulati, 1975). Поэтому надо приветствовать попытку Ю. Э. Романовского (1984) оценить трофические условия ветвистоусых по скорости их индивидуального роста, времени достижения половозрелости и величине кладки и выделить типы рачков, достигающие конкурентного преимущества в определенных трофических условиях. Однако в настоящий момент можно оценить сами величины рационов, используя для этого такой критерий, как степень удовлетворения энергетических потребностей рачков.

Расчет энергетических потребностей ракообразных проводили при величинах усвояемости 0.6 и 0.4, коэффициенте использования ассимилированной пищи на рост (K_2) для ветвистоусых, равном 0.35, и веслоногих — 0.15 (Иванова, 1973). Тогда рацион ветвистоусых равен $2.57R$ и $3.85R$, веслоногих — $1.97R$ и $2.95R$, где R — скорость потребления кислорода, которую находили по соответствующим уравнениям (Сушня, 1972). Выразив рассчитанный рацион и массу тела рачков в единицах органического углерода, получили, что суточное потребление пищи, удовлетворяющее энергетические потребности при 20°C и

Суточный рацион (мгС/мгС), удовлетворяющий энергетические потребности веслоногих (1) и ветвистоусых (2) ракообразных разной индивидуальной сырой массы при усвояемости пищи 0.6 и 0.4 и температуре 20 °С

Масса, мг	1		2	
	0.6	0.4	0.6	0.4
0.001	2.00	3.00	1.28	1.92
0.010	1.05	1.76	0.84	1.26
0.100	0.72	1.08	0.52	0.78
1.000	0.44	0.66	0.34	0.52

усвояемости 0.6 и 0.4, находится в пределах 34—200 и 52—300 % (табл. 28). При температуре 10 °С эти величины будут равны ($Q_{10}=2.3$) 15—87 и 23—130 %. Видно, что большая часть рационов, значения которых представлены в табл. 24, удовлетворяет энергетические потребности животных. Рационы морских рачков ниже, чем пресноводных. Это связано с тем, что опыты проводили при более низких температурах. По-видимому, измеренная скорость питания только для *Diaptomus sicilis* не будет обеспечивать даже траты рачка на обмен.

Л. М. Сушня и Н. Н. Хмелева (1967) обобщили экспериментальные данные зависимости рациона от массы тела у 11 видов ракообразных, различающихся по массе на 7 порядков: от 0.01 мг до 600 г. Они получили уравнение: $C=0.0746 W^{0.80}$, где C — суточный рацион, г сырой массы пищи, W — сырая масса животного, г. При выражении рациона рачков и массы их тела в эквивалентных единицах результаты расчета по этой формуле будут близки к величинам, приведенным в табл. 28.

Удовлетворение пищевых потребностей животных при разной концентрации взвеси достигается благодаря неодинаковой скорости фильтрации воды. Нами уже были выделены характерные величины, облавливаемые рачками объемов воды в водоемах разной биологической продуктивности. Концентрацию сестона можно рассчитать из уравнений (Бульон, 1977)

$$S = 4.0 q^{-0.70}$$

$$S = 6.46 Chl^{-0.46}$$

где S — прозрачность воды по диску Секки, м, q — концентрация сестона, мг/л органического вещества, и Chl — содержание хлорофилла в планктоне, мг/м³. По полученным В. В. Бульоном зависимостям связь между сестоном и хлорофиллом выразится как

$$Chl = 2.80 q^{1.52}$$

При суточном ассимиляционном числе, равном 30 мгС/мг хлорофилла (Бульон, 1981), зависимость между скоростью фотосинтеза (P , мкгС/лххсут) и концентрацией сестона (q , мг/л органического вещества) будет иметь вид

$$q = 4.73 P^{0.66}$$

Тогда концентрация взвешенного органического вещества в олиготрофных озерах будет находиться в пределах 0.07—0.33, в мезотрофных — 0.33—1.50 и в эвтрофных 1.50—6.80 мгС/л.³ Умножив эти величины на скорость фильтрации, получили, что суточные рационы рачков (мгС/мгС) в низкопродуктивных водоемах составляют 82—164, а в более продуктивных могут достигать 450 % (табл. 29), что в несколько раз превышает энергетические потребности животных.

Г. Г. Винберг (1977б) обратил внимание на то, что биомасса зоопланктона (B_z), биомасса его пищи (B_p), скорость продуцирования пищи (P), скорость питания, или рацион зоопланктона (C), связаны определенными соотношениями с удельной скоростью продуцирования пищи (b), удельным рационом (c), удельной скоростью фильтрации, отнесенной к объему воды (f) и к единице биомассы зоопланктона (F). Очевидно, $P = bB_p$, $C = cB_z$ и $f = FB_z$. При стационарном состоянии, когда $P = C$, $b = f$, $b = cB_z/B_p$ и $F = c/B_p$, последние соотношения позволяют судить о том, при каких скоростях возобновления пищи, например при каких величинах суточного

³ Принималось, что углерод в органическом веществе составляет 50 %.

Возможные пределы скорости фотосинтеза, концентрации сестона, скорости фильтрации воды зоопланктоном и его рационов в водоемах разной биологической продуктивности (олиготрофные — 1, мезотрофные — 2, эвтрофные — 3)

Показатель	1	2	3
Фотосинтез мгС/л · сут	0.005—0.05	0.05—0.50	0.50—5.00
Сестон мг орг. вещества/л мгС/л	0.14—0.66 0.07—0.33	0.66—3.00 0.33—1.50	3.00—13.6 1.50—6.80
Фильтрация л/мг сырой массы × хсут	0.60—0.25	0.25—0.15	0.15—0.025
Рацион мкгС/мг сырой мас- сы · сут мгС/мгС · сут	42—82 0.82—1.64	82—225 1.64—4.50	225—170 4.50—3.40

P/B -коэффициента, если пищей служит фитопланктон, и при каких значениях F возможно достижение стационарного состояния или приближение к нему. Используя этот способ, О. М. Кожова с соавторами (1980) сопоставила биомассы фито- и зоопланктона в озерах Байкал, Хубсугул и Братском водохранилище. Было показано, что в этих низкопродуктивных озерах потребление водорослей при их биомассе 7—422 и 90—200 мг/м³ и реальных для олиготрофных озер скоростях фильтрации не удовлетворяет пищевые потребности рачков. В мезотрофном Братском водохранилище соотношения B_z/B_p свидетельствуют о том, что пищевые потребности зоопланктона, по меньшей мере в летний период, с избытком могут быть удовлетворены не только за счет всего, но и за счет только кормового фитопланктона. Следовательно, и этот расчет демонстрирует, что при изучении питания зоопланктона в природных условиях не достаточно учитывать только один фитопланктон. В природных, особенно в олиготрофных морских условиях, количество пищи бывает ниже 100 мкгС/л, что находится в пределах пороговых концентраций водорослей для морских копепод. В этом случае они способны переходить на другие виды корма (Арашкевич и др., 1982),

или такие условия переживают взрослые особи с жировыми запасами и меньшей интенсивностью обмена. Например, энергосодержание у *Eudiaptomus graciloides* в оз. Нарочь за зиму снижалось с 7.5 до 4.5 кал/мг органического вещества (Гигиняк, 1979). С другой стороны, способность определенных видов или стадий развития выживать при лимитировании пищи дает им конкурентное преимущество. Обычно наибольшая смертность наблюдается среди видов малых размеров и ювенильных стадий крупных ракообразных (Ferguson et al., 1982).

Критические концентрации пищи (табл. 20, 21) морских ракообразных соответствуют верхней границе концентраций взвеси олиготрофных вод, а пресноводных — мезотрофных. Следовательно, в олиготрофных условиях могут возникнуть напряженные отношения между фильтраторами зоопланктона и их пищей, а в мезотрофных и эвтрофных — скорость питания ограничивают такие факторы, как например высокая концентрация крупных колониальных синезеленых, мешающих фильтрации (Gliwicz, 1977), действие метаболитов водорослей, вызывающих «красный прилив» (Fiedler, 1982), и другие.

Таким образом, исследование питания ракообразных планктона в условиях, близких к природным, показало,

что скорость фильтрации возрастает с увеличением массы тела рачков, а ее интенсивность снижается. Зависимость между скоростью фильтрации воды и массой тела рачка хорошо аппроксимируется степенным уравнением с показателем степени, близким к 0.8. Фильтрация воды животными ускоряется только до оптимальной температуры, которая различна у отдельных видов ракообразных. Она зависит от тех условий, в которых организмы находились ранее. Количество пищи в среде больше других факторов влияет на величину осветляемого животными объема воды. Эти объемы растут до точки трофического насыщения, которая для морских рачков находится на уровне концентраций взвеси, характерных для олиготрофных, а для пресноводных — мезотрофных вод. Сравнение энергетических потребностей животных и рационов, измеренных в природных условиях, показало, что они обеспечивают траты организмов на обмен и

прирост. Это достигается увеличением скорости фильтрации при низких концентрациях пищевых частиц и ее снижением при высоких концентрациях. Роль водорослей в рационе животных возрастает от олиготрофных к эвтрофным водам, а детрита, наоборот, что хорошо соответствует относительному значению этих компонентов в sestone вод разной продуктивности. Доля бактерий в питании зоопланктона велика в высокоэвтрофных водоемах и особенно при разложении автохтонного и аллохтонного вещества. Количество пищевой взвеси, потребляемой ракообразными в водоемах, зависит от биомассы самих животных и скорости фильтрации, которая в олиготрофных, мезотрофных и эвтрофных водах равна соответственно 600—250, 250—150 и 150—25 мл/мг сырой массы · сут. При одинаковых условиях величины обрабатываемых объемов воды пресноводными и морскими фильтраторами близки.

УЧАСТИЕ ЗООПЛАНКТОНА В РЕГЕНЕРАЦИИ ФОСФОРА

Многочисленные исследования роли отдельных биогенных элементов в биотическом круговороте, проведенные в последние два-три десятилетия в связи с антропогенным эвтрофированием водоемов, показали, что минеральный фосфор чаще, чем углерод или азот, лимитирует развитие фитопланктона. Особенно убедительно это доказано в работах, выполненных на водоемах Экспериментальной озерной области в Канаде. Внесение минеральных соединений углерода и азота не вызывало повышения биологической продуктивности, в то время как добавление одного минерального фосфора или в комбинации его с азотом всегда увеличивало скорость фотосинтеза или даже приводило к цветению воды (Schindler, 1971a, 1971b; Schindler et al., 1973). В этих работах, как и во многих других, детально рассмотренных Л. Л. Россолимо (1977) и опубликованных после выхода в свет его обзора, приведены зависимости между увеличением содержания хлорофилла в воде и нагрузки фосфора на водоем или ростом концентрации в воде общего фосфора. Практически во всех исследованиях этого направления связываются нагрузка на водоем и его ответная реакция, но в них даже не поставлен вопрос о роли зоопланктона в обеспечении фитопланктона фосфором. Однако понима-

ние этой стороны метаболизма планктона становится необходимым при оздоровлении водоемов, так как регенерация этого элемента за счет жизнедеятельности живых организмов приобретает ведущее значение. До сих пор знание многих отдельных сторон круговорота фосфора, как и других биогенных элементов, все еще остается на качественном уровне (Кузнецов, 1970; Golterman, 1975). Не вызывает никакого сомнения, что нахождение количественных зависимостей, дающих возможность понять и оценить роль зоопланктона в круговороте фосфора в водных экосистемах, — важная и необходимая задача, нуждающаяся в скорейшем решении.

Проблема регенерации фосфора, как и других биогенов, многогранна и обширна. Она включает изучение скорости экскреции фосфора животными в зависимости от их массы, содержание фосфора в теле ракообразных и другие вопросы. Результаты исследований скорости экскреции фосфора ракообразными служат основой для дальнейших расчетов и теоретических обобщений роли животных в круговороте фосфора в водоеме. Ниже рассматриваются материалы по экскреции фосфора, содержанию этого элемента в теле животных и соотношению скоростей потребления кислорода и выделения фосфора ракообразными.

4.1. МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ОСНОВНЫХ ФОРМ ФОСФОРА И ИХ КЛАССИФИКАЦИЯ

Одновременно в воде, как и в выделениях животных, находится несколько форм фосфора, которые классифицируются по способу их определения. Поэтому для того чтобы знать,

с какими формами приходится встречаться в природных водах, необходимо рассмотреть современную классификацию основных форм фосфора и химические методы их определения.

В настоящее время наиболее широко используется классификация природных форм фосфора Стрикленда и Парсона (Strickland, Parsons, 1960, 1968). Авторы приводят 8 форм фосфора, из которых выделим главные.

1. РРФ — растворимый, реагирующий с молибдатом в кислой среде фосфор.

2. РНФ — растворимый, не реагирующий с молибдатом в кислой среде фосфор. Это органические вещества и конденсированные полифосфаты.

3. ОВНФ — органический, взвешенный, не реагирующий с молибдатом в кислой среде фосфор. Сюда входит фосфор, содержащийся в живых организмах и детрите.

Эти 3 формы обычно определяют в гидрохимической практике, но РРФ для простоты отождествляют с минеральной формой (МФ), РНФ — с растворимым органическим фосфором (РОФ), а сумму всех 3 форм называют общим фосфором (ОФ).

Для определения РРФ автор во всех своих исследованиях использовал колориметрический молибдатно-сурьмяный метод с аскорбиновой кислотой (Golterman, 1969). В мерные колбы объемом 50 мл наливали 40 мл исследуемой воды, добавляли 5 мл молибдатно-сурьмяного реактива (растворяют 4.8 г $(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24} \times 4\text{H}_2\text{O}$ и 0.1 г $\text{NaSbO}_3 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ в 400 мл 4-нормальной серной кислоты и доводят объем раствора до 500 мл той же кислотой) и 2 мл раствора аскорбиновой кислоты (растворяют 2.0 г аскорбиновой кислоты в 100 мл воды, раствор готовят перед каждым определением). Затем доводят объем до 50 мл дистиллированной водой и тщательно перемешивали. Через 10—15 мин пробы приобретали устойчивую синюю окраску, интенсивность которой зависела от содержания в них минерального фосфора. Для увеличения чувствительности метода окрашенную пробу переносили в делительную воронку, добавляли 5 мл гексанола и энергично встряхивали в течение 1 мин. Верхний, окрашенный слой переносили в пробирку, добавляли 1 мл изопропанола для просветления раствора и измеряли его экстинкцию при длине волны 690 нм на спектрофотометре СФ-4А. Концентрацию фосфора находили по предварительно построенной калибровочной кривой.

4.2. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ЭКСКРЕЦИИ ФОСФОРА

Для измерения скорости выделения фосфора рачков помещают в сосуды с водой и по разности концентраций этого элемента в воде опытных и контрольных склянок находят количество экскретированного животными фосфора за время экспозиции. Минеральный фосфор в воде определяют с помощью колориметрического молибдатно-сурьмяного метода с экстракцией. Благодаря экстракции фосфорно-молибденового комплекса чувствительность метода настолько повышается, что в опытных склянках концентрацию рачков достаточно увеличить в 10—20 раз по сравнению с природной. При этом время экспозиции может быть всего 2—3 ч (Ganfi, Blazka, 1974). Для сравнительно крупных рач-

ков (*Streptocephalus torvicornis*) при 4-часовой длительности опыта достаточно 2—3 животных поместить в склянку объемом 100 мл (рис. 30). Если применять метод без экстракции, то число рачков в опытном сосуде приходится увеличивать в десятки, а иногда и сотни раз по сравнению с природными условиями, а экспозицию почти до суток (LaRow et al., 1975). Очевидно, следует стремиться к тому, чтобы экспозиция в опытах не превышала нескольких часов и численность рачков в экспериментальных сосудах была как можно ближе к природной. Большинство исследователей заполняли экспериментальные склянки водой, профильтрованной через фильтры, задерживающие водоросли, чтобы исключить потребление ими выделенного животными фосфора. В первых работах скорость экскреции фосфора измерялась в нефилтрованной воде (Ketchum, 1962; Martin, 1968), что могло снизить конечную концентрацию фосфора. Однако оценить влияние фитопланктона на результаты отдельных опытов довольно сложно, так как неизвестны его биомасса и физиологическое состояние. Особенно это важно, когда изучается сезонная динамика экскреции животным фосфора, как и азота, в нефилтрованной воде, поскольку выделенная минеральная форма биогена в течение года может потребляться фитопланктоном по-разному в зависимости от его потребностей в нем (Richey, 1979). Даже использование темных склянок не исключает потребление фосфора водорослями. Недавно был предложен простой, но трудоемкий способ оценки потребления альгофлорой экскретированного рачками фосфора, который заключается в том, что в склянку с естественным фитопланктоном или культурой вносят животных и измеряют концентрацию фосфора в начале и в конце экспозиции. Параллельно в склянки с водой без животных добавляют известное количество биогенных элементов и за то же время экспозиции определяют величину потребленного фосфора (Takahashi, Ikeda, 1975). Кроме того, пришлось учитывать выедание рачками фитопланктона для внесения поправки на снижение концентрации водорослей. Такие дополнительные исследования значительно усложняют опыт.

Вопрос о влиянии присутствия или отсутствия пищи на скорость экскреции постоянно обсуждается. Безусловно, длительное голодание снижает скорость выделения фосфора, азота, потребление кислорода. Экспериментально показано, что чем мельче животное, тем сильнее сказываются на скорости обменных процессов трофические условия. Так, для мелкого рачка *Paracalanus parvus* (6 мкг сухой массы) достоверные различия в выделении азота, фосфора и в потреблении кислорода были отмечены после первого дня голодания, для *Calanus plumchris* (0.63 мг) со второго, для *Euphasia pacifica* (1.46 мг) на третий-четвертый, а для *Parathemisto pacifica* (1.92 мг) лишь только на восьмой

день (Ikeda, 1977). Ганф и Бляжка (Ganfi, Blazka, 1974) показали, что 6-часовое голодание животных, даже таких мелких, как *Thermocyclops hyalinus* (сухая масса около 1 мкм), практически не влияет на их скорость потребления кислорода, экскрецию азота и фосфора (рис. 31). Поэтому измерение скорости выделения фосфора необходимо проводить при 2—6-часовой экспозиции в воде, профильтрованной через фильтры, задерживающие водоросли.

Другая методическая трудность заключается в присутствии бактерий в воде, которые могут сами потреблять выделенный рачками фосфор или параллельно с ними участвовать в минерализации этого элемента. Даже фильтрация воды через бактериальные фильтры не дает желаемых результатов, так как получить стерильных животных очень сложно. Добавка антибиотиков (Ketchum, 1962; Johannes, 1964a; Butler et al., 1969) стабилизирует численность бактерий и снижает скорость потребления ими кислорода. В условиях опыта пенициллин и стрептомицин при концентрации 50 и 100 мг/л не влияли на рачков, что контролировалось по скорости их обмена (Hargrave, Geen, 1968).

Таким образом, объем экспериментальных склянок, количество в них животных и время экспозиции зависят от чувствительности метода определения фосфора. Использование в опыте профильтрованной воды дает возможность исключить потребление фосфора водорослями. Отсутствие пищи в сосуде с животными в течение 2—6 ч существенно не влияет на скорость экскреции фосфора.

Использование радиоактивного изотопа фосфора (P^{32}) для изучения скорости выделения этого элемента *Calanus finmarchicus* впервые было предложено Маршалл и Орром (Marshall, Orr, 1961). В их опытах калянусы в течение длительного срока (до 18 сут) питались меченой P^{32} пищей. Затем рачков содержали в среде с немечеными водорослями или совсем без пищи. По снижению радиоактивности в телах животных находили количество экскретированного ими фосфора. Петерс и Риглер (Peters, Rigler, 1973) определяли величину непосредственно выделенного *Daphnia rosea* P^{32} . Для

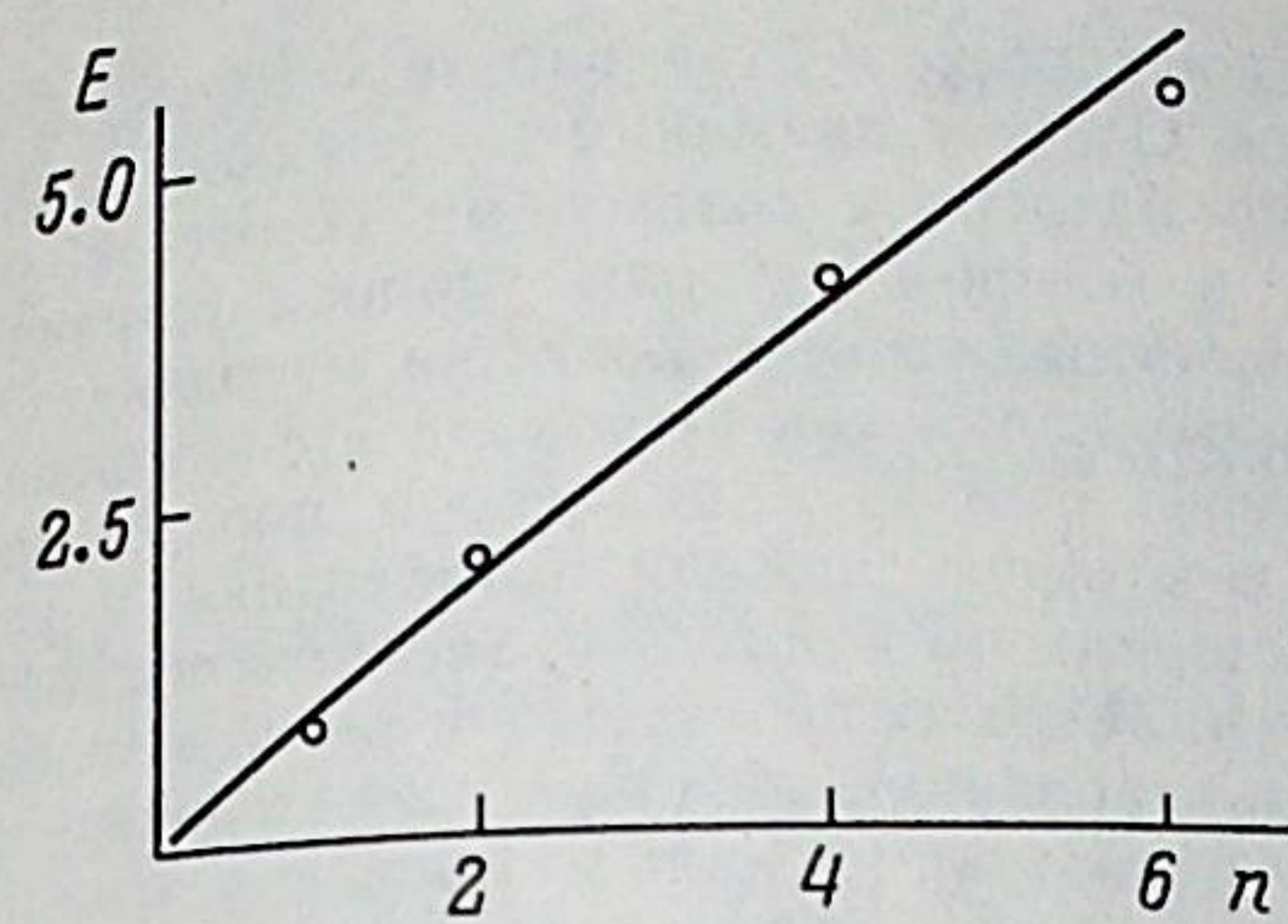


Рис. 30. Зависимость между скоростью экскреции минерального фосфора (E, мкгР/сут) и количеством жаброногов в сосуде (n, экз.). Объем экспериментального сосуда 100 мл (по: Гутельмахер, 1977б).

использования радиоактивного изотопа фосфора (P^{32}) для изучения скорости выделения этого элемента *Calanus finmarchicus* впервые было предложено Маршалл и Орром (Marshall, Orr, 1961). В их опытах калянусы в течение длительного срока (до 18 сут) питались меченой P^{32} пищей. Затем рачков содержали в среде с немечеными водорослями или совсем без пищи. По снижению радиоактивности в телах животных находили количество экскретированного ими фосфора. Петерс и Риглер (Peters, Rigler, 1973) определяли величину непосредственно выделенного *Daphnia rosea* P^{32} . Для

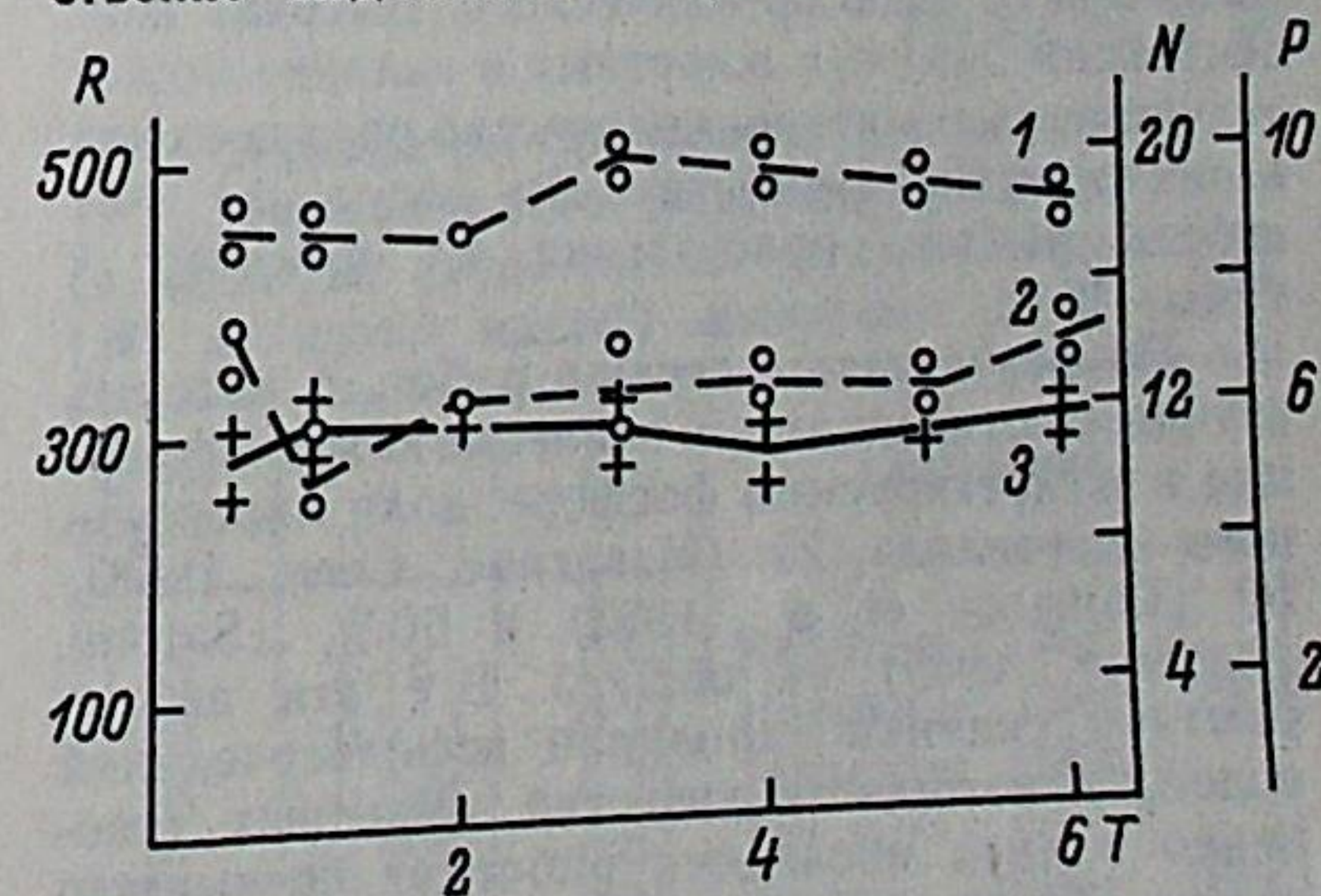


Рис. 31. Скорость потребления кислорода (R, мкгО/мг N · ч), выделения аммония (N, мкгN/мг N · ч) и фосфора (P, мкгP/мг N · ч) *Thermocyclops hyalinus* в течение 6 ч (по: Ganfi, Blazka, 1974).

По оси абсцисс — время (T, ч).

этого дафний кормили 1 ч мечеными P^{32} дрожжами, затем сосуд с рачками заполнялся нерадиоактивной средой, в которой собирали фекалии рачков и пробы воды для измерения в них количества P^{32} . Очевидно, что с помощью такого метода можно измерить не только количество экскретированного фосфора, но и ту фракцию этого элемента, которая из фекалий легко переходит в воду, так как фекалии ветвистоусых в отличие от фекалий веслоногих не оформлены и значительная их часть может растворяться в воде (Гутельмахер, 1973б). Кроме того, при работе с радиоактивными изотопами необходимо путем длительного культивирования на меченом корме добиваться равенства удельной активности тела животного и его экскретов, иначе полученные данные отражают соотношение процессов за короткий отрезок времени и не могут быть сравнимы с величинами, найденными другими методами.

Безусловно, применение изотопов фосфора (P^{32} и P^{33}) и определение радиоактивности животных и их выделений с помощью современных сцинтилляционных счетчиков дают возможность измерить скорость экскреции фосфора у одной или нескольких особей при сравнительно короткой длительности опыта. По-видимому, благодаря высокой чувствительности изотопные методы будут все шире использоваться при изучении разных сторон фосфорного обмена в организме.

Кроме минерального или, по классификации Стрикленда и Парсонса (Strickland, Parsons, 1968), растворенного реакционноспособного фосфора, ракообразные выделяют и другие его формы, которые, по той же классификации, могут быть отнесены к растворенному неакционноспособному. Эта форма обычно химически не идентифицируется, а находится по разности между общим и минеральным фосфором. Определяемое соотношение этих форм зависит не только от реальной доли их в выделениях, но и от условий исследований. Так, если экскреция изучается в сосудах, заполненных естественной водой, то водоросли могут потреблять минеральный фосфор и тем самым увеличивать долю органического. Высокая концентрация опытных животных в склянке может значительно влиять на количество органических веществ в экспериментальном сосуде за счет гибели рачков, присутствия их фекалий и т. д.

По результатам первых работ, в которых изучалось относительное значение каждой фракции в экскретируемом фосфоре, доля минерального составляла 25 (Hargrave, Geen, 1968), 50 (Potteroy et al., 1963) и 60% (Satomi, Potteroy, 1965) от общего. Все эти авторы опытные склянки заполняли нефилтрованной водой, в которой количество животных (особенно в двух последних работах) превышало природное в тысячи раз. Хаггрейв и Гин (Hargrave, Geen, 1968), используя в опытах антибиотиков, показали, что при их добавке возрастает суммарное количество выделенного фосфора за счет органического, по-видимому, из-за снижения потребления его бактериями. Но действительно ли минеральный фосфор составляет всего 1/4 часть или это результат потребления

его водорослями, в этой работе установить не удалось. Особого внимания заслуживает исследование Батлера с соавторами (Butler et al., 1969), в котором авторам удалось устранить перечисленные выше недостатки методики. Отловленных калянусов помещали в фильтрованную воду, в которую вносили антибиотики, и кормили стерильной культурой *Skeletonema costatum* 48 ч. Затем их переносили в фильтрованную автоклавированную воду на 1—2 ч до прекращения образования фекалий. Рачков с очищенными кишечниками помещали в стерильную воду. После 4-часовой экспозиции воду фильтровали и в фильтрате измеряли концентрацию минерального и общего фосфора. Минеральная форма составляла 86.6% от общей. В другой серии опытов этих авторов при внесении в экспериментальные склянки сразу же отловленных калянусов на минеральную форму приходилось 73%. Такой же результат был получен на морском зоопланктоне размером от 0.2 до 0.5 мм (Le Brogne, 1979), на морской амфиноде *Lembos intermedius* (Johannes, 1964b). Хотя в другой работе Батлер с соавторами (Butler et al., 1970) получили, что калянус выделяет от 28 до 100% минерального фосфора, но снижение его доли, по мнению авторов, связано с присутствием водорослей. Чем больше была их концентрация, тем меньше в среде оставалось минеральной формы.

Для разделения на формы экскретируемого животными фосфора стали применять методы с использованием его радиоактивного изотопа (P^{32}). Так, фильтрация воды, в которой находились меченные P^{32} животные, через специальные гели, задерживающие соединения с разными молекулярными массами, показала, что в выделениях зоопланктона только 15% составляли органические соединения (Ferrante, 1976). Сравнение скорости включения сестоном $P^{32}O_4$ и радиоактивных продуктов экскреции дало такой же результат. Петерс и Лин (Peters, Leap, 1973) исследовали соотношение минерального и органического фосфора в выделениях *Daphnia rosea* и *Diaptomus minutus*, которых кормили меченой P^{32} пищей не менее 4 сут. За это время достигалось равновесие между удельными радиоактивностями пищи и тела животного. Соотношение форм фосфора в экскретах этих рачков анализировали с помощью фильтрации через колонки с гидроокисью циркония, полностью задерживающие фосфатную форму, специальные гели и по скорости включения выделенного P^{32} природным сестоном. Все эти три независимых метода показали, что в выделениях дафний и диаптомусов около 90% составляет минеральный фосфор. Полное совпадение результатов этих работ и тщательно выполненных опытов Батлера с соавторами убедительно показывает, что при соблюдении всех необходимых условий экспериментов основная часть выделяемого ракообразными фосфора приходится на долю минерального.

Рассмотрение методов исследования показало, что с их помощью можно измерить скорость экскреции фосфора ракообразными, основную часть которого составляет минеральная форма. Наиболее простым и дающим надежные

результаты можно считать метод измерения экскреции фосфора по разности его концентраций в опытных и контрольных склянках, запол-

ненных водой, не содержащих водоросли. Необходимо стремиться к наименьшему сгущению животных и к небольшим экспозициям.

4.3. ЗАВИСИМОСТЬ СКОРОСТИ ЭКСКРЕЦИИ ФОСФОРА РАКООБРАЗНЫМИ ОТ МАССЫ ИХ ТЕЛА

Отдельные измерения скорости выделения фосфора проведены на разных видах ракообразных и могут быть обобщены в виде зависимости скорости, или интенсивности, экскреции от массы их тела. В своей работе Ю. Н. Сергеев с соавторами (Моделирование... 1979) приводят таблицу и рисунок, где рассмотрены 34 результата измерения интенсивности экскреции в зависимости от массы тела зоопланктеров. Петерс и Риглер (Peters, Rigler, 1973) по данным разных авторов и своим материалам рассчитали уравнения связи между интенсивностью выделения фосфора (E , мкгP/мг сухой массы · сут) и массой тела животного (W , мг сухого вещества)

$$\frac{E}{W} = aW^{b_1} \quad (67)$$

Все уравнения, приведенные в табл. 30, показывают, что с увеличением массы животного интенсивность экскреции снижается, но коэффициент a различается более чем в 4000 раз, а показатель степени в 3 раза. Кроме того, не даны статистические параметры уравнений и пределы значений W , для которых они получены. Поэтому пришлось заново рассмотреть все первичные данные и найти связь между количеством выделяемого ракообразными фосфора и их массой.

Харрис (Haggis, 1959) один из первых измерил скорость выделения минерального фосфора морским зоопланктоном, в котором в отдельных экспериментах доминировали *Acartia clausi*, *Pseudocalanus minutus* и *Temora longicornis*. Средняя масса тела животных была в пределах от 1.9 до 11.7 мкг, температура воды 5—18 °C, а экскреция от 0.0082 до 0.0736 мкгP/экз. · сут. В аналогичных опытах Мартина (Martin, 1968) смесь планктонных ракообразных состояла

из *Acartia clausi*, *A. tonsa*, *Paracalanus* sp., *Pseudocalanus minutus* и *Oithona* sp. Средняя индивидуальная масса этих видов была около 4 мкг, а скорость выделения минерального фосфора при 10 °C составляла 0.0148 мкгP/экз. · сут. У таких же мелких видов пресноводного планктона Ляроу (LaRow, 1971) измерял скорость экскреции и выразил ее в микрограммах фосфора (мкгP) на 1 мг сухой массы рачков при 15 °C. К сожалению, автор не привел массы тела животных, но по их длине (Edmondson, 1959) и зависимости между ней и массой их тела (Балушкина, Винберг, 1979) были рассчитаны эти показатели. Было принято, что сухая масса для всех рачков, кроме лептодоры, в 10 раз меньше сырой, а для последней в 20 раз меньше. Сухая масса тела *Holopedium gibberum* без слизистого шара 10 мкг (табл. 31). В другой работе этого же автора (LaRow et al., 1975) в склянки с подопытными рачками была добавлена смесь *Euglena gracilis* и *Ankistrodesmus* sp. в количестве 0.5, 5 и 10 млн. кл./л. Измеренные величины экскреции в таких условиях оказались у дафнии в 2—5 раз, а у диаптомуса

Таблица 30

Параметры уравнения зависимости интенсивности экскреции фосфора (a , мкгP/мг сухой массы · сут) от массы тела (W , мг сухой массы) животных: $E/W = aW^{b_1}$

Номер формулы	a	b_1	Источник
68	0.161	-0.89	Ketchum, 1962
69	0.240	-0.37	Hargrave, Geen, 1968
70	6.048	-0.33	Johannes, 1964c
71	24.720	-0.67	Тот же
72	3.768	-0.38	Peters, Rigler, 1973
73	1.008	-0.38	Тот же
74	0.028	-0.69	Bishop, Barlow, 1975
75	0.076	-0.45	Тот же
76	0.029	-0.92	>
77	0.005	-0.99	>

Вид	Длина тела, мм	Масса тела, мкг		Интенсивность экскреции, мкгР/мг · сут	Скорость экскреции, мкгР/экз. · сут
		сырая	сухая		
<i>Cyclops bicuspidatus</i>	1.2	61	6.1	0.93	
<i>Mesocyclops edax</i>	1.5	110	11.0	1.66	0.0060
<i>Diaptomus siciloides</i>	1.2	61	6.1	0.91	0.0180
<i>Daphnia galeata mendotae</i>	1.2	120	12.0	1.99	0.0055
<i>Leptodora kindtii</i>	2.5	80	4.0	1.54	0.0230
<i>Holopedium gibberum</i>	—	—	10.0	1.58	0.0063 0.0158

в 10—20 раз больше, чем в рассмотренных выше работах. Поэтому эти данные не использованы для дальнейших расчетов.

Наиболее мелкие животные (1 мкг) *Thermocyclops hyalinus* были в опытах Ганфа и Бляжки (Ganf, Blazka, 1974), которые проводились на оз. Джордж (экваториальная Африка) при температуре воды 27.3 °С. Скорость экскреции минерального фосфора у этого вида копепод была равна 0.0126 мкгР/экз. · сут.

Особого внимания заслуживают тщательно выполненные опыты Батлера с соавторами (Butler et al., 1969, 1970) отдельно с самками, самцами и копеподами *Calanus helgolandicus* и *C. finmarchicus* в разные периоды года. Результаты этих исследований могут служить хорошим показателем средних величин экскреции для рачков сходного размера.

В опытах Маршалл и Орра (Magshall, Orr, 1961) *C. helgolandicus*, питавшийся 18 дней мечеными P^{32} водорослями, за сутки при 10 °С в присутствии пищи и без нее выделял соответственно 0.223 и 0.212 мкгР. Эти данные хорошо согласуются с результатами других авторов, полученными иными методами. Весьма интересно, что у *Daphnia magna* скорость экскреции при 21 °С находилась в тех же пределах, что и у морских животных такой же массы — 0.202 мкг/сут (Rigler, 1961a). Такие же близкие величины были получены у видов морского и пресноводного зоопланктона в работах, рассмотренных выше (Haggis, 1959; Martin, 1968; LaRow, 1971). Это указывает на то,

что скорость выделения фосфора морскими и пресноводными ракообразными можно рассматривать вместе в зависимости от их массы.

Роджер (Roger, 1978) провел сезонные наблюдения за выделением азота и фосфора сравнительно крупной эуфаузиидой *Meganuclitiphanes norvegica* (сухая масса 60 мг). Опыты проводили в нефилтрованной воде при экспозиции от 4 до 38 ч. Несмотря на большую продолжительность опытов и присутствие в склянках фитопланктона, скорости экскреции были получены такие, какие можно было ожидать для рачков данной массы — от 16.7 до 27.9 мкг/экз. · сут при 13 °С.

Наряду с изучением скорости экскреции у отдельных видов животных или близких по размеру имеется ряд работ, в которых авторы исследовали скорость выделения фосфора у животных разной массы. Так, Коновер (Conover, 1962) измерил скорость экскреции общего фосфора у копепод *Calanus finmarchicus*, *C. hiperboreus*, *Euchaeta norvegica*, у эуфаузииды *Meganuclitiphanes norvegica* и у амфипод *Euthemisto compressa* и *Phronima sedentaria*. Предполагая на основе литературных данных, что минеральный фосфор составляет большую часть выделений, можно считать, что именно эту форму и определял Коновер. Хотя масса рачков различалась более чем на порядок величин, закономерных изменений скорости экскреции в зависимости от массы рачков ему получить не удалось. В опытах других авторов (Takahashi, Ikeda, 1975) количество выделенного

фосфора *Metridia pacifica* было в 6—9 раз меньше, чем у превышающей ее по массе почти в 100 раз *Euphasia pacifica*. Харграве и Гин (Hargrave, Geep, 1968) изучили скорость экскреции у очень мелких животных (науплиальные, копеподитные и половозрелые стадии *Pseudocalanus minutus*, *Temora longicornis*, *Oithona similis*, *Acartia tonsa*) и у крупных (*Gammarus oceanicus*, *Mysis americanus*, *Crangon septemspinus*). Они получили закономерное возрастание количества выделенного фосфора с увеличением массы животных, которая различалась почти на 4 порядка. Икеда (Ikeda, 1977) изучал экскрецию у питающихся и непитающихся животных в течение 3—49 сут, масса которых различалась почти на 3 порядка. Для каждого из 4 видов была взята средняя из всех серий величина экскреции в первый день опытов.

Статистически более корректно устанавливать связь между независимо измеренными величинами, которые в данном случае есть скорость экскреции (E , мкгР/экз. · сут) и масса тела (W , мг сухого вещества). Такая зависимость имеет вид

$$E = aW^b \quad (78)$$

и может быть легко преобразована для расчета интенсивности экскреции

$$\frac{E}{W} = aW^{b-1} \quad (79)$$

Соответственно b_1 в уравнении 67 равно $(b-1)$ в уравнении 79. Ошибки коэффициентов регрессии приведены для уравнения вида

$$\lg E = \lg(a \pm m_a) + (b \pm m_b) \lg(W - W_0) \quad (80)$$

где m_a и m_b — ошибки соответствующих коэффициентов при средней величине сухой массы животных (W) для данного ряда значений.

Все рассмотренные выше работы, кроме данных Ляроу с соавторами (LaRow et al., 1975), дали материалы для расчета зависимости скорости экскреции от массы тела ракообразных. Всего было собрано 73 пары значений, по которым рассчитана зависимость

$$\lg E = (-1.085 \pm 0.077) + (0.560 \pm 0.071) \times \times [(\lg W - (-1.088))] \quad (81)$$

или

$$E = 0.335 W^{0.560} \quad (81a)$$

Коэффициент корреляции равен 0.873 (рис. 32).

Это уравнение рассчитано по величинам непосредственных измерений при разных температурах опытов. Крайние ее значения различались более чем на 20 °С. При всех методических сложностях экспериментов по измерению скорости экскреции только температурный фактор можно учесть. Температура воды во всех опытах была равна или близка к той, в которой находились животные до экспериментов, т. е. эти организмы были адаптированы к температуре опыта длительного срока. Для таких животных $Q_{10} = 2.3$ (Винберг, 1982), тогда при 20 °С уравнение связи скорости экскреции с массой тела имеет вид

$$\lg E = (-0.781 \pm 0.085) + (0.616 \pm 0.077) \times \times [\lg W - (-1.070)] \quad (82)$$

или

$$E = 0.755 W^{0.616} \text{ при } r = 0.875. \quad (82a)$$

Соответственно уравнение интенсивности экскреции фосфора от массы тела рачков при 20 °С выражается зависимостью

$$\frac{E}{W} = 0.755 W^{-0.384} \quad (83)$$

Показатель степени в уравнениях 83 и 69, 70, 72, 73 (табл. 30) почти одинаковы, но коэффициент a в уравнении 69 в 2—3 раза ниже, а в остальных выше, чем в уравнении 83. Данные Харграве и Гина вошли в уравнение 83 и получены для близкого диапазона масс рачков, а уравнения Петерса и Риглера (72, 73) характеризуют интенсивность экскреции 3 видов рода *Daphnia* в небольшом размерном интервале. Их данные для непитающихся животных при массе 0.01 мг практически совпали с рассчитанными по уравнению 83: 0.0576 и 0.0442 мкгР/экз. · сут соответственно. Скорость экскреции

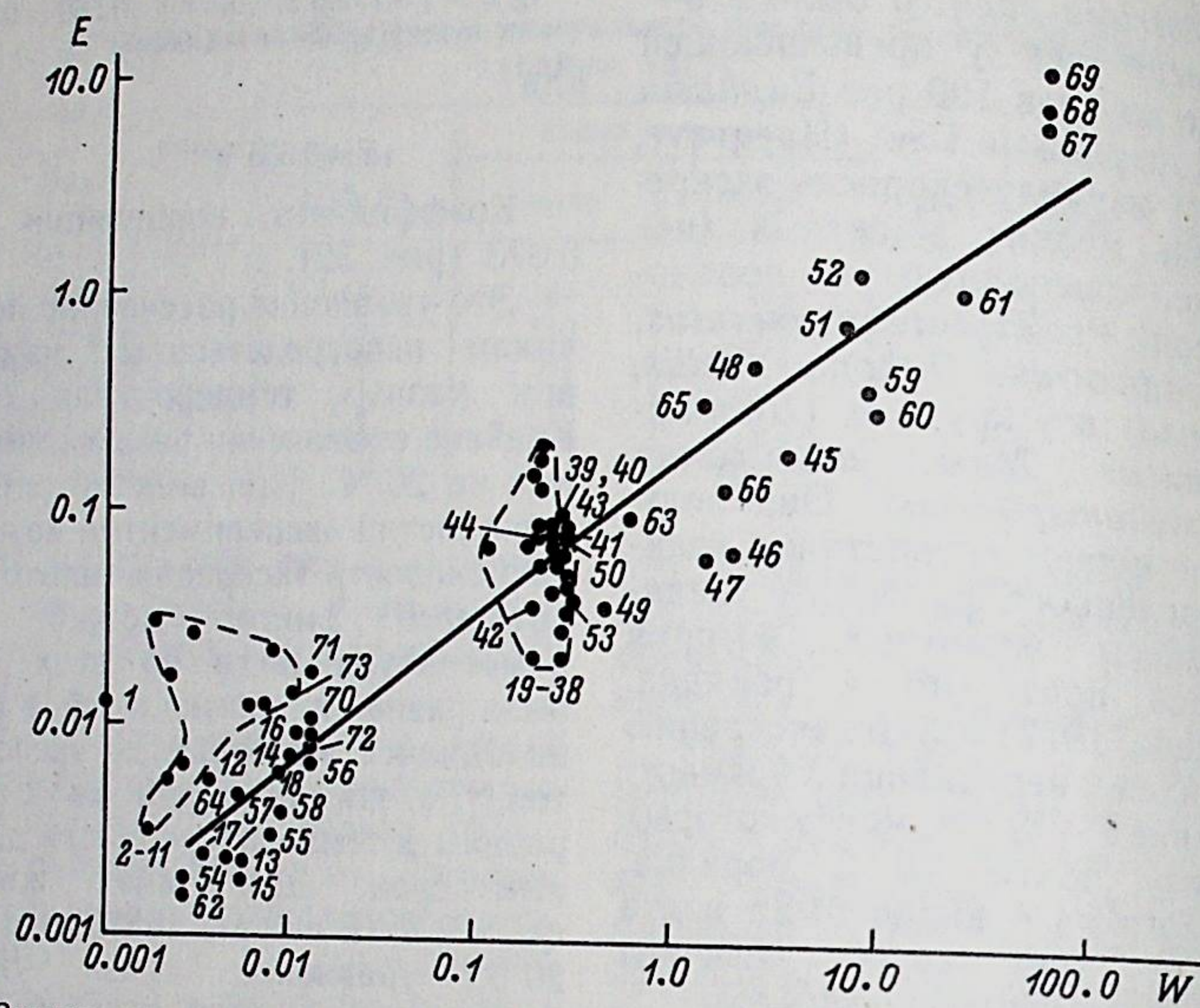


Рис. 32. Зависимость между скоростью экскреции фосфора ракообразными (E , мкгР/экз. · сут) и сухой массой их тела (W , мг).

1 — *Thermocyclops hyalinus* (по: Ganf, Blazka, 1974); 2—11 — *Acartia clausi*, *Pseudocalanus minutus*, *Temora longicornis* (по: Harris, 1959); 12 — *Acartia clausi*, *A. tonsa*, *Paracalanus* sp., *Pseudocalanus minutus*, *Oithona* sp. (по: Martin, 1968); 13 — *Cyclops bicuspidatus*, 14 — *Mesocyclops edax*, 15 — *Diaptomus siciloides*, 16 — *Daphnia galeata mendotae*, 17 — *Leptodora kindtii*, 18 — *Holopedium gibberum* (13—18 по: LaRow, 1975); 19—38 — *Calanus helgolandicus*, *C. finmarchicus* (по: Butler et al., 1969, 1970); 39—40 — *C. helgolandicus* (по: Marshall, Orr, 1961); 41 — *Daphnia magna* (по: Rigler, 1961a); 42—44 — *Calanus finmarchicus*; 45 — *Euchaeta norvegica*, 46—47 — *Calanus hiperboreus*, 48 — *Meganyctiphanes norvegica*, 49 — *Euthemisto compressa*, 50 — *Phronima sedentaria* (49—50 по: Ketchum, 1962); 51—52 — *Euphausia pacifica*, 53 — *Metridia pacifica* (51—53 по: Takahashi, Ikeda, 1975); 54 — *Pseudocalanus minutus*, 55 — *Temora longicornis*, 56 — *Oithona similis*, 57 — *Acartia tonsa* (копеподиты II—IV), 58 — *A. tonsa* (копеподиты V—VI), 59 — *Gammarus oceanicus*, 60 — *Mysis americanus*, 61 — *Grangon septumspinosus*, 62 — *Acartia tonsa* (науплии) (54—62 по: Hargrave, Geen, 1968); 63 — *Calanus plumchrus*, 64 — *Paracalanus parvus*, 65 — *Euphausia pacifica*, 66 — *Parathemisto pacifica* (63—66 по: Ikeda, 1977); 67—69 — *Meganyctiphanes norvegica* (по: Roger, 1978); 70—73 — *Daphnia rosea* (по: Peters, Lean, 1973).

для питающихся рачков оказалась в 4—5 раз выше, что, по-видимому, есть следствие примененной методики, используя которую, авторы получили завышение скорости за счет растворения в воде части меченных P^{32} фекалий. В уравнение 71 были включены данные для простейших и ракообразных, а уравнение 72 рассчитано для *Tridacna crocea*. Поэтому их параметры необходимо рассматривать отдельно.

Последние 4 зависимости в табл. 30 (уравнения 74—77) были получены для эпи- и гиполимнического зоопланктона: уравнения 74 и 76 при температуре 20 °С, а 75 и 77 при 5 °С. Кажущиеся существенные различия в их параметрах становятся

меньше при расчете скорости выделения фосфора для реальных масс зоопланктонов. Так, при массе 0.01 мг рассчитанная по уравнениям 74 и 76 величина экскреции будет 0.007 и 0.020 мкгР/экз. · сут, что всего соответственно в 6 и 2 раза меньше, чем по уравнению 83. Объяснить эти различия невозможно из-за отсутствия в статье описания методики исследований.

Скорость экскреции минерального фосфора была измерена на лабораторных культурах 4 видов ракообразных: моины (*Moina brachiata*), дафнии (*Daphnia pulex*), жабронога (*Streptocephalus torvicornis*) и щитня (*Triops concriiformis*), массы которых различались более чем на 3 порядка величин

(Гутельмахер, 19776). Подопытных рачков помещали в склянки с отстоянной водопроводной водой и количество выделенного фосфора находили по разности его концентрации в экспериментальных и контрольных сосудах после 4-часовой экспозиции при 20 °С. С увеличением массы тела животного возрастало количество выделенного ими фосфора. Эта зависимость характеризовалась уравнением

$$\lg E = (-0.069 \pm 0.042) + (0.908 \pm 0.036) \times [\lg W - (-0.435)] \quad (84)$$

или

$$E = 2.12 W^{0.908} \text{ при } n=56 \text{ и } r=0.986. \quad (84a)$$

Сравнение скоростей экскреции, рассчитанных по уравнениям 82а и 84а, показывает, что они различаются для крайних значений, а в диапазоне масс, наиболее характерных для зоопланктона (0.005—0.100 мг), доверительные интервалы при 95 %-ном уровне значимости перекрываются. Параметры этих связей еще более сближаются, если учесть, что в этих опытах были использованы рачки с разной интенсивностью обмена. Для крупных организмов (щитни) свойствен самый высокий уровень обмена (Щербаков, Мурагина, 1953) среди всех ракообразных (Сушня, 1972). Поэтому в уравнении 84 получен сравнительно высокий показатель степени. Расчет уравнения без данных, полученных для щитня, снижает этот показатель. Однако при современном состоянии знаний зависимости скорости экскреции от массы ракообразных и множестве методических трудностей нет оснований выделять разные уравнения для отдельных групп животных. Поэтому 73 измерения, взятые из литературных источников и приведенные к 20 °С, и 56, полученные мною, были объединены в одно уравнение, которое отражает среднюю скорость выделения минерального

4.4. СОДЕРЖАНИЕ ФОСФОРА В ТЕЛЕ РАКООБРАЗНЫХ

Найденная зависимость между скоростью экскреции и массой тела дает возможность рассчитать скорость

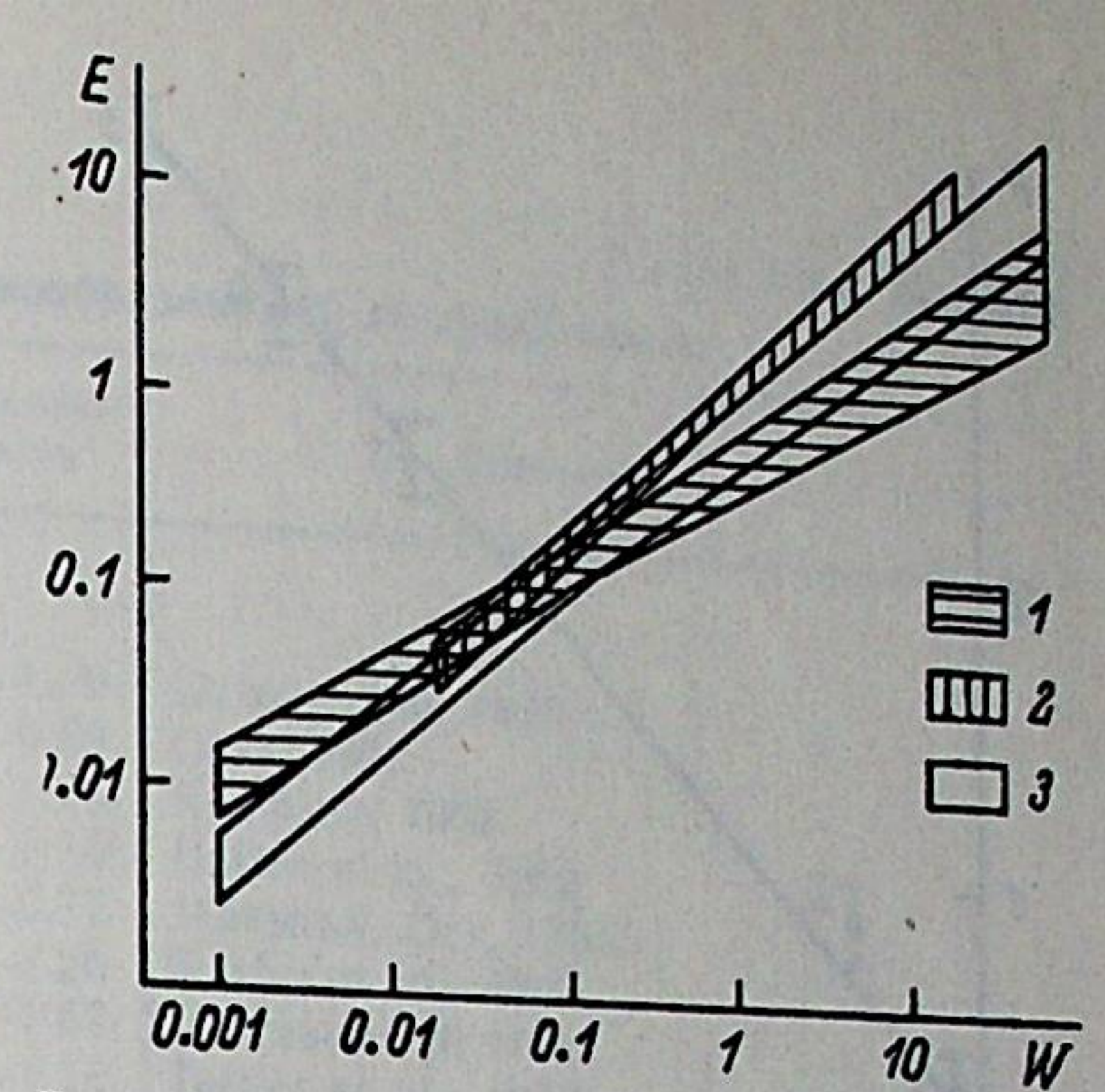


Рис. 33. Зависимость между скоростью экскреции фосфора ракообразными (E , мкгР/экз. · сут) и сухой массой их тела (W , мг) при 20 °С.

1 — уравнение 82 (см. с. 105), 2 — уравнение 84, 3 — уравнение 85. Доверительные интервалы оценки линии регрессии при 95 %-ном уровне значимости.

фосфора в зависимости от массы животного в диапазоне от 0.001 до 60 мг

$$\lg E = (-0.603 \pm 0.069) + (0.801 \pm 0.059) \times [\lg W - (-0.778)] \quad (85)$$

или

$$E = 1.047 W^{0.801}. \quad (85a)$$

Число пар значений равно 129, коэффициент корреляции очень высок — 0.911 (рис. 33).

Результаты рассмотренных здесь работ позволяют сделать важные выводы. Возрастание массы животных сопровождается закономерным увеличением скорости экскреции фосфора, или снижением ее интенсивности как у пресноводных, так и у морских ракообразных. Одинаковый характер найденной зависимости указывает на отсутствие существенных различий в средней скорости экскреции у рачков, обитающих в морских и пресных водах, которая может быть рассчитана с высоким уровнем достоверности по выведенному уравнению.

и интенсивность выделения фосфора ракообразными. Другой важной составляющей фосфорного баланса слу-

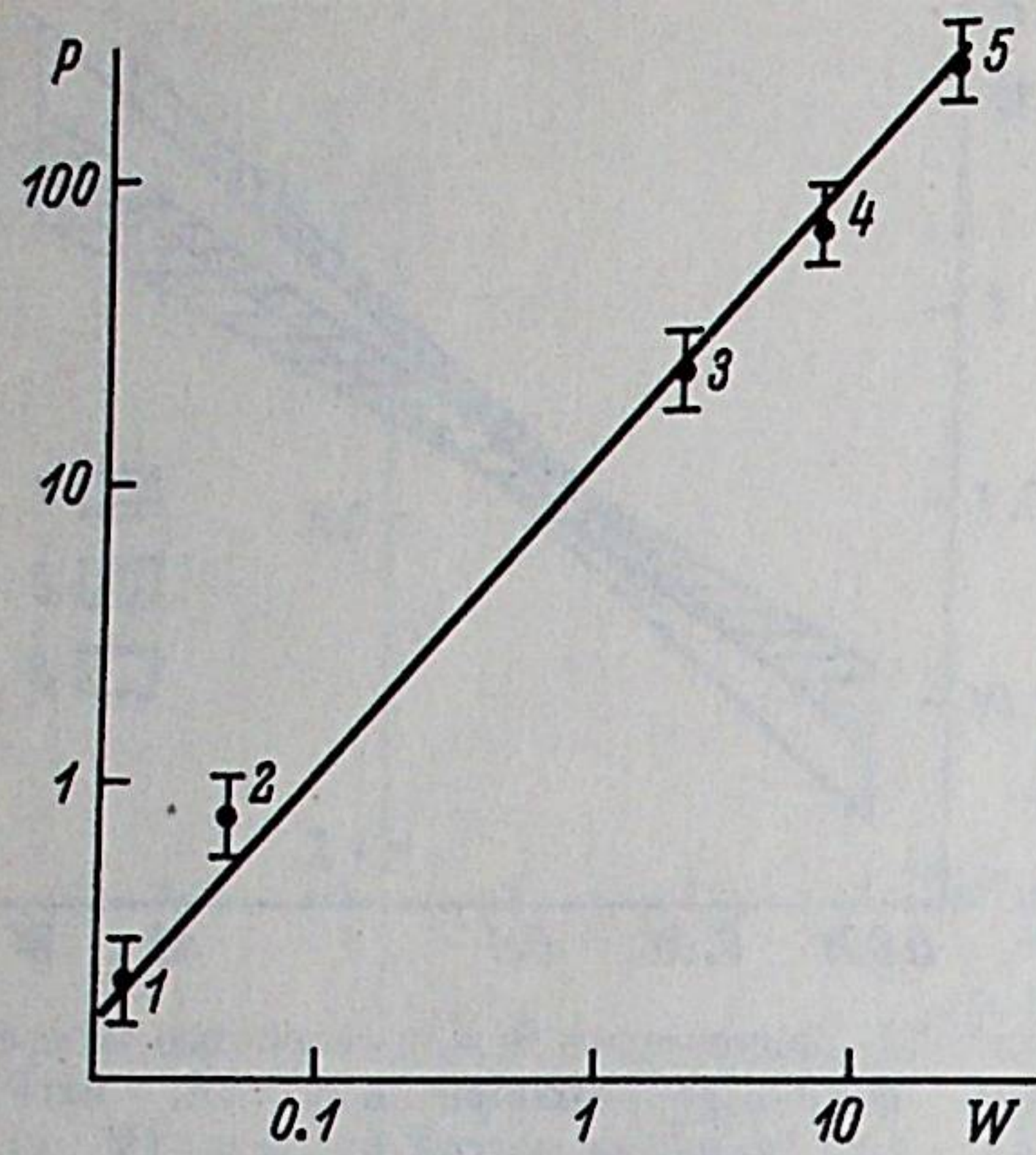


Рис. 34. Зависимость между содержанием фосфора в теле (P, мкгР/экз.) и сухой массой (W, мг/экз.) у 4 видов ракообразных.

1 — *Moina brachiata*; 2 — *Daphnia pulex*; 3, 4 — *Streptocephalus torvicornis*; 5 — *Triops concriformis*. Каждая точка — среднее из 10 повторностей (по: Гутельмахер, 1977б).

жит содержание его в теле животного, в котором этот элемент входит в структуры организма и со временем полностью или частично будет минерализован. Методических трудностей в его определении практически нет. Минерализацию органического вещества рачков проводят серной, хлорной кислотами или другими сильными окислителями, дающими полное или близкое к нему окисление. Затем измеряют содержание минеральной формы (Golterman, 1969).

Имеется много данных, характеризующих содержание фосфора в теле у разных видов ракообразных. Его количество возрастает с увеличением массы животного (рис. 34), органического вещества (рис. 35). Поэтому используют относительный показатель — процентное содержание в сухой массе. Такие сведения только частично обобщены (Corner, Davies, 1971; Гутельмахер, 1977б; Моделирование... 1979). Поэтому литературные данные были сведены в таблицу (табл. 32). Больше половины этих данных получено на морских видах, значительную часть которых составляют наиболее массовые планктонные организмы. Так, для *Calanus helgolan-*

dicus и *C. finmarchicus* имеется 10 результатов измерения содержания фосфора в их телах. При исключении крайних значений этих измерений остальные результаты довольно близкие — 0.55—1.20 %. В смеси мелкого морского зоопланктона, морских copepod, эуфаузиид количество фосфора на единицу сухой массы находится практически в тех же пределах. Только для эуфаузииды *Meganycitiphanus norvegica* были получены значения, различающиеся более чем в 3 раза. Крайне высокая величина содержания фосфора была обнаружена у *Idotea metallica*, но, как отмечает сам автор (Curl, 1961), для этого вида характерна также высокая концентрация в покровах тела солей кальция, значительную часть которых составляет апатит.

Пресноводные ракообразные в табл. 32 тоже представлены наиболее массовыми видами. Так, для 3 видов дафний содержание фосфора в теле оказалось одинаково (1.80—1.89 %), только для *D. longispina* оно было в 2—3 раза ниже, но, возможно, это результат наших пересчетов размерных показателей в весовые. Особого внимания заслуживает работа Вьеверберга и Франка (Vijverberg,

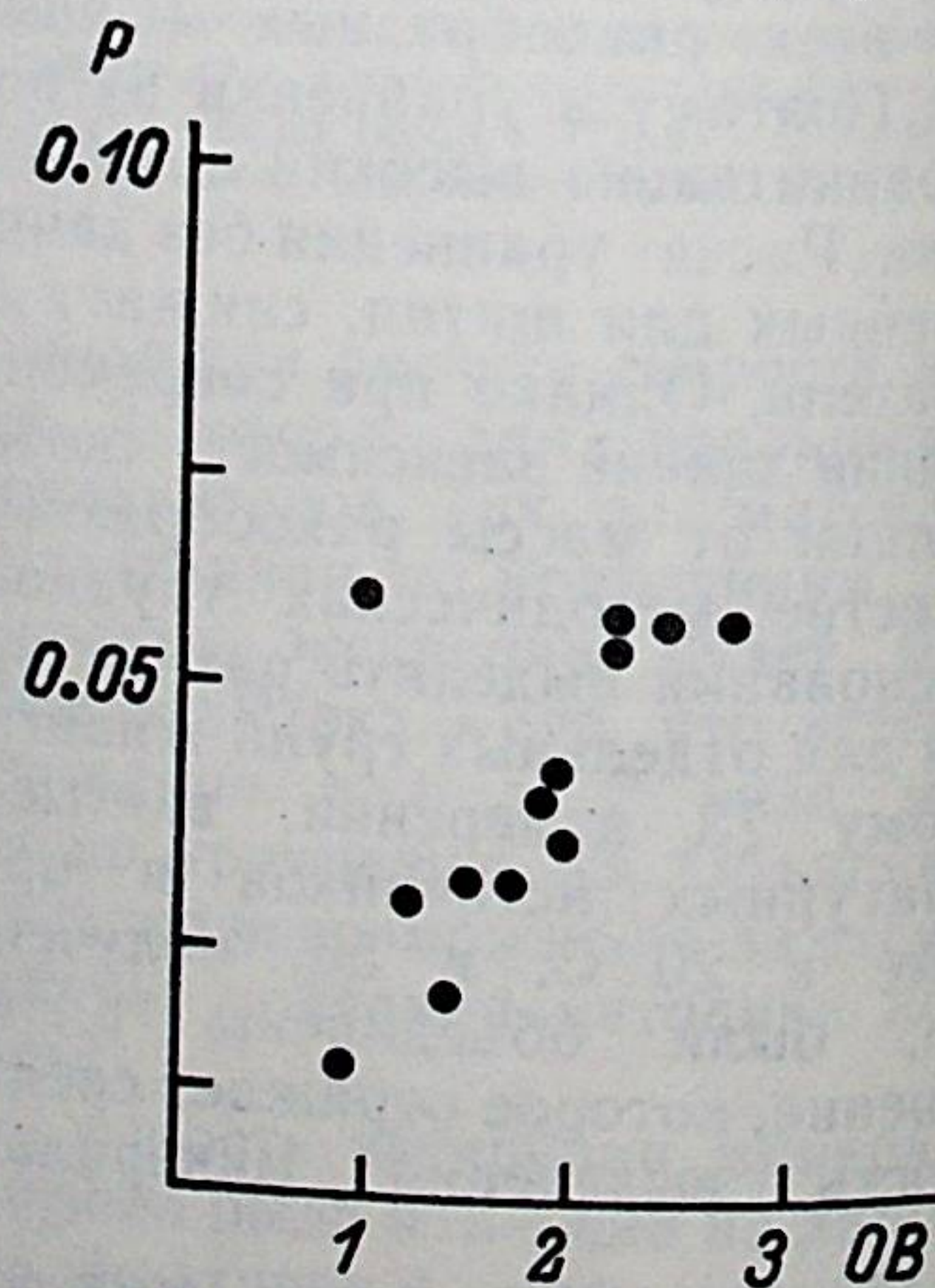


Рис. 35. Содержание фосфора (P, мкгР/экз.) в органическом веществе (OB, мг/экз.) 4 видов циклопов: *Cyclops strenuus*, *C. vicinus*, *Acanthocyclops robustus*, *Mesocyclops leuckarti* (по: Vijverberg, Frank, 1976).

Таблица 32
Содержание фосфора в теле ракообразных, % от сухой массы

Животные	Содержание фосфора	Источник
Морские		
<i>Calanus finmarchicus</i>	0.98—1.09	Виноградов, 1938
	0.39—0.68	Curl, 1961
	1.09—1.96	Ketchum, 1962
	0.80—1.16	Butler et al., 1969
<i>C. helgolandicus</i>	0.55—0.77	Marshall, Orr, 1961
	0.91—1.20	Butler et al., 1969
	0.73—1.57	Гутельмахер, 1981
<i>C. helgolandicus</i> и <i>C. finmarchicus</i>	0.55—1.16	Butler et al., 1969
<i>C. hiperboreus</i>	1.06—1.50	Ketchum, 1962
<i>Eucalanus crassus</i>	0.71	Krishnamurthy, 1967
<i>Euchaeta norvegica</i>	1.16	Ketchum, 1962
<i>Centropages typicus</i> и <i>C. hamatus</i>	0.72—0.84	Curl, 1961
Мелкий зоопланктон	0.61	Butler et al., 1969
Copepoda	1.83 ± 0.14	Гутельмахер, 1981
	1.58	Brandt, Raben, 1919
	0.82	Harris, Riley, 1956
	0.79	Beers, 1966
	0.63	Krishnamurthy, 1967
Эуфаузииды-мизиды	1.48	Beers, 1966
Другие ракообразные	1.28	Тот же
Зоопланктон	1.00	Corner, 1973
<i>Balanus balanoides</i> (науплии)	1.70	Cooper, 1939
<i>Meganycitiphanus norvegica</i>	1.16	Curl, 1961
	2.60	Ketchum, 1962
	0.80	Roger, 1978
<i>Euphausia krohnia</i>	0.94	Curl, 1961
<i>Euthemisto compressa</i>	2.05	Ketchum, 1962
<i>Phronima sedeuntaria</i>	2.26	Тот же
<i>Idotea metallica</i>	4.07	Curl, 1961
Пресноводные		
<i>Streptocephalus torvicornis</i>	1.35	Гутельмахер, 1977б
<i>Triops concriformis</i>	1.47	Тот же
<i>Daphnia longispina</i>	0.68—0.96	Barnes, Barnes, 1956 *
<i>D. rosea</i>	1.80	Peters, Rigler, 1973
<i>D. hyalina</i>	1.80 ± 0.20	Vijverberg, Frank, 1976
<i>D. pulex</i>	1.89	Гутельмахер, 1977б
<i>Moina brachiata</i>	1.44	Тот же
<i>Bosmina coregoni</i>	1.89 ± 0.20	Vijverberg, Frank, 1976
<i>Chydorus sphaericus</i>	1.89 ± 0.20	Тот же
<i>Leptodora kindtii</i>	1.17 ± 0.10	>
<i>Eurytemora affinis</i>	2.16 ± 0.30	>
<i>Arctodiaptomus salinus</i>	1.50	Гутельмахер, 1977а
<i>Thermocyclops hialinus</i>	0.63—0.91	Khan, Siddiqui, 1971
<i>Cyclops strenuus</i>	1.20—2.07	Barnes, Barnes, 1956 *
<i>Cyclopodia</i>	2.16—0.30	Vijverberg, Frank, 1976
Зоопланктон	0.74—1.10	Khan, Siddiqui, 1971
	1.10—1.45	Peters, 1975
	1.35	

* Пересчет на единицу массы сделан по соответствующим уравнениям Е. В. Балушкиной и Г. Г. Винберга (1979).

Соотношение между содержанием углерода и фосфора, % от сухой массы, в теле ракообразных

Фосфор	Углерод		
	50	55	60
0.5	100	110	120
1.0	50	55	60
1.5	33	36	40
2.0	25	27	30

Frank, 1976), в которой приведены результаты более 100 химических анализов для 6 массовых видов зоопланктона оз. Тьюкемир. Средние величины содержания фосфора авторы выразили на единицу органического вещества. Для пересчета на сухую массу принималась зольность, равная 10%. У большинства рачков содержание фосфора было высоким, около 2%, только у лептодоры оно снижалось до 1.17%. Авторы отмечают, что величины, полученные ими, почти в 2 раза больше тех, что обычно приводятся в литературе, но не объясняют, чем могли быть вызваны эти различия. Результаты измерения содержания фосфора у пресноводных ракообразных, приводимые другими исследователями, и у морских довольно близки. Например, в зоопланктоне канадских озер (Peters, 1975), Ладожского озера (Гутельмахер и др., 1980) и мелкого загрязняемого водоема в Индии (Khan, Siddiqui, 1971) оно в среднем немного превышало 1%.

По-видимому, для большинства ракообразных нет возможности установить видовую специфичность в содер-

4.5. ОЦЕНКА УЧАСТИЯ ЗООПЛАНКТОНА В РЕГЕНЕРАЦИИ ФОСФОРА ПО СКОРОСТИ ПОТРЕБЛЕНИЯ ИМ КИСЛОРОДА

Потребленный животным кислород расходуется на окисление органических веществ, и выделившийся минеральный фосфор есть конечный продукт метаболизма. Следовательно, чем больше животное потребит кислорода, тем больше в его теле минерализуется органического вещества и, при условии, что окисляемые соединения имеют

нормальное отношение С : Р, величина выделяемого фосфора будет тоже возрастать. Например, такая пропорциональность в скорости потребления кислорода и выделения фосфора была получена для сообществ зоопланктона прибрежных участков Атлантики (Satomi, Romego, 1965), Мавритании (LeBorgne, 1973) и выражена в виде

жании фосфора, кроме *Idotea metallica* или других животных с мощным кальцинированным панцирем. Количество этого элемента скорее зависит от физиологического состояния животного, наличия или отсутствия яйцевых мешков, эмбрионов. Так, содержание фосфора было меньше у копеподитов калянуса (0.80%), чем у самцов (0.99%) и самок (1.16%) (Butler et al., 1969), у дафний с эмбрионами оно было больше (0.98%), чем без них (0.68%) (Barnes, Barnes, 1956).

Широко используется соотношение углерода и фосфора во взвешенном органическом веществе водоемов, близкое к 40. На долю ракообразных в sestone приходится значительная часть. Если вполне обоснованно принять, что в единице сухой массы ракообразных содержится 50, 55 и 60% углерода, а фосфор составляет в ней 0.5, 1.0, 1.5 и 2.0%, то можно получить большой набор возможных соотношений от 25 до 120 (табл. 33). Важно, что соотношение, близкое к 40, получается при содержании фосфора в сухой массе, равном 1.0—1.5%. Разные отклонения от С : Р = 40, безусловно, возможны в том случае, если в организме накапливаются углеводы и другие вещества, не содержащие фосфор, или, наоборот, фосфолипиды, минеральные формы (*Idotea metallica*) и т. д. На протяжении жизненного цикла организма это соотношение может варьировать, однако его следует использовать как критерий для оценки получаемых экспериментальных данных.

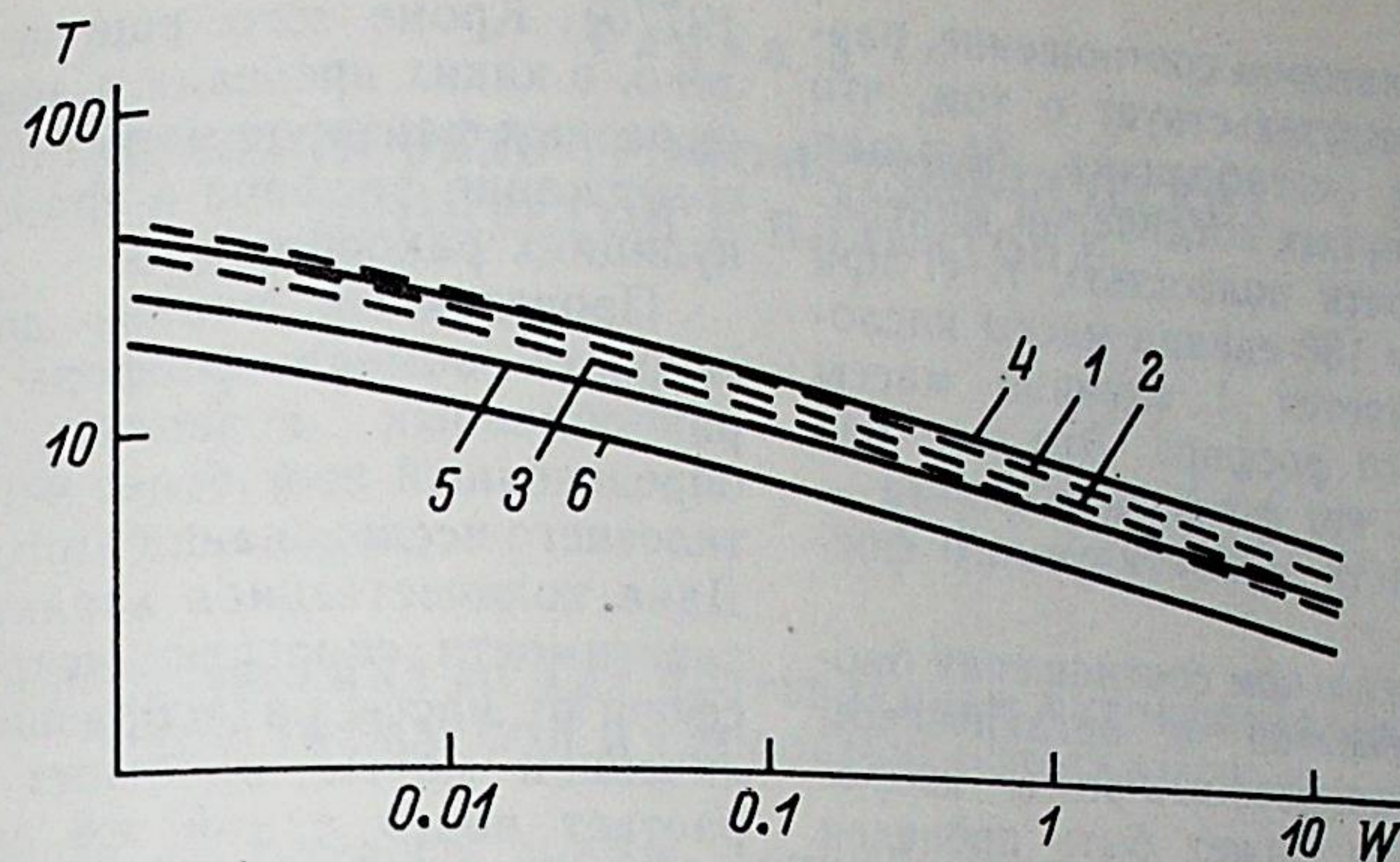


Рис. 36. Зависимость между тратами на обмен (T , %) и сухой массой ракообразных (W , мг), рассчитанная по скорости потребления кислорода при 20.8 (1), 22.9 (2), 25.0 (3) Дж/мг сухой массы и по скорости экскреции фосфора при содержании 1.0 (4), 1.5 (5) и 2.0 (6) % фосфора в сухой массе.

уравнения $y = ax + b$. Полученные этими авторами на основе проведенных экспериментов зависимости дают возможность рассчитать скорость экскреции по скорости потребления кислорода и наоборот. Однако эти процессы зависят от содержания энергии и вещества в организме. Для сравнения этих сторон обмена должен быть использован относительный показатель — траты на обмен от массы тела, выраженной в единицах энергии и вещества, т. е. отношения 1) трат энергии на обмен за единицу времени к энергосодержанию тела животного и 2) количества экскретированного за единицу времени фосфора к содержанию его в теле.

Траты энергии на обмен рассчитывали по общей зависимости между скоростью потребления кислорода (R) и массой тела (W) у ракообразных, которая была получена (Сушня, 1972) по 2284 экспериментальным данным:

$$R = 0.125 W^{0.759}, \quad (86)$$

где R , млО/экз. · ч, W , г сырой массы. Для перехода от единиц, выраженных в миллилитрах кислорода, к энергетическим единицам значения R умножали на 20.26 Дж/млО (4.86 кал/млО). Содержание энергии в единице сухой массы принималось равным 20.8, 22.9, 25.0 Дж/мг (5.0, 5.5 и 6.0 кал/мг).

Скорость экскреции фосфора рассчитывали по уравнению 85а, а содержание этого элемента в сухом веществе составляло 1.0, 1.5, 2.0%. Проведенный расчет трат энергии и вещества показал, что близкие результаты получаются при содержании фосфора в сухой массе от 1.0 до 1.5% (рис. 36). Это дает возможность сделать важные выводы, что интенсивность экскреции фосфора, как и интенсивность дыхания, снижается с увеличением массы ракообразных почти с одинаковой скоростью. Так, если масса рачка изменяется в 1000 раз, то интенсивность выделения фосфора почти в 4 раза, а интенсивность потребления кислорода в 5 раз. При современном уровне знаний закономерностей выделения фосфора ракообразными можно считать, что эти различия практически незначительны. Кроме того, расчет скорости дыхания по уравнению 85а, экскреции фосфора по уравнению 85а, например для сухой массы рачка в 1 мг или сырой массы в 10 мг, показывает, что в этом случае при суточном потреблении кислорода 91 мклО/экз., или 130 мкгО/экз., выделяется 1 мкгР/экз. Необходимо напомнить, что при окислении органического вещества, в котором нормальное соотношение атомов С : N : P = 106 : 16 : 1, расходуется 276 атомов кислорода, или в расчете на единицу массы O : P = 142 (Redfield et al., 1963; Richards, 1965).

Найденное автором соотношение, равное 130, свидетельствует о том, что в процессе метаболизма большая часть фосфорных соединений минерализуется почти полностью, т. е. при потреблении 130 единиц массы кислорода выделяется 1 единица массы минерального фосфора. Это еще раз доказывает, что фосфатная форма — основная часть экскретируемого фосфора.

При нормальном соотношении биогенных элементов в органическом веществе ракообразных расчет скорости экскреции может быть проведен по уравнению 85а. Более точно найти эту величину можно другим способом, рассчитав интенсивность дыхания по общему уравнению для ракообразных или по зависимости для данной систематической группы (Сушня, 1972) и умножив ее на экспериментально найденное содержание фосфора в теле животного. Второй способ более точен, так как среди ракообразных есть животные с разной интенсивностью обмена. Например, у щитней она в 2 раза выше, чем у веслоногих, и в 3 раза выше, чем у ветвистоусых. Причем экспериментально показано, что это соотношение сохраняется не только в энергетическом обмене, но и при выделении фосфора (Гутельмахер,

19776). Кроме того, еще не установлено, в каких пределах в зависимости от разных факторов может изменяться содержание фосфора в природных популяциях ракообразных.

Проведенный анализ данных по скорости обмена фосфора в телах ракообразных позволил подвести определенный итог более чем двадцатилетнего исследования этого вопроса. Дана количественная характеристика зависимости скорости экскреции фосфора от массы ракообразных. С увеличением массы животных она возрастает почти с той же скоростью, что и потребление кислорода. Показано, что наиболее вероятное и часто получаемое в опытах содержание фосфора в сухой массе рачков находится в пределах от 1.0 до 1.5%. При таком содержании фосфора в теле относительные показатели энергетического и фосфорного обмена в организмах рачков почти равны между собой.

Значение животных в круговороте фосфора еще будет интенсивно изучаться, но при настоящем уровне знаний выведенные закономерности могут быть использованы для количественной оценки роли ракообразных в трансформации соединений фосфора в морских и пресных водах.

ВЗАИМОСВЯЗЬ ТРОФОМЕТАБОЛИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ В ПЛАНКТОНЕ

5.1. СООТНОШЕНИЕ МЕЖДУ ПОТРЕБЛЕНИЕМ ФИТОПЛАНКТОНА, ЕГО БИОМАССОЙ И СКОРОСТЬЮ ФОТОСИНТЕЗА

Численность и биомасса водорослей данного вида в каждый момент времени отражают соотношение скоростей прироста и элиминации. Одновременное изучение роли отдельных видов водорослей в продукции планктона и в питании рачков-фильтраторов позволило выяснить существенные особенности их трофических взаимоотношений. Возможны три случая: 1) когда доля вида в продукции больше, чем в рационе; 2) когда доля вида в рационе больше, чем в продукции, и 3) когда они равны. В первом случае численность вида будет возрастать, во втором — снижаться, а в третьем — приближаться к постоянной. Все возможные соотношения рассматриваемых показателей были найдены нами при изучении планктона озер Верхне-Суздальского, Кривого и Нижне-Суздальского. Так, в высокоэвтрофном оз. Верхне-Суздальском основную продукцию создавали протококковые водоросли, которые потреблялись рачками пропорционально их участию в первичной продукции водоема. Например, *Scenedesmus obliquus* в среднем с июня по сентябрь давал 66% от общей первичной продукции и практически ту же долю составлял в рационах доминирующих рачков-фильтраторов *Eudiaptomus gracilis* и *Diaphanosoma brachyurum* — соответственно 59 и 76% от общей биомассы потребленных водорослей. Сбалансированность образования и потребления органических веществ наблюдалась и для *Chlorella pyrenoidosa* (рис. 37). Доминирующие виды водорослей оз. Кривого тоже

потреблялись зоопланктоном пропорционально их участию в общей первичной продукции. Так, относительное количество *Synechococcus aeruginosus* в рационе рачков-фильтраторов было равно 20%, а в общей первичной продукции 15%, доля *Ochromonas pallida*, как и *Cyclotella comta* var. *oligactis*, составляла в рационе 14%, а в общей первичной продукции 14 и 17% соответственно. Если принять органическое вещество, которое образуется за сутки всем фитопланктоном, за 100%, то доля учтенного потребления первичной продукции рачковым зоопланктоном в отдельных случаях составляла более 50% (рис. 38). Слабое потребление крупных видов не приводило к резкому их доминированию в планктоне оз. Кривого, поскольку их развитие сдерживается значительно более низкой, чем у мелких видов, скоростью продуцирования. Так, *P/B*-коэффициент *Cyclotella kuetzingiana* в 3 раза меньше, чем *Synechococcus aeruginosus*; примерно во столько же раз меньше и относительное содержание этой водоросли в рационе рачков-фильтраторов. Суммарная биомасса водорослей за период исследований (июль—август) различалась незначительно — 0.16—0.24 мг/л (Никулина, Гутельмахер, 1974). Отсутствие резких колебаний биомассы фитопланктона свидетельствует о том, что 2 основных компонента планктонного сообщества — фито- и зоопланктон в середине лета в оз. Кривом находятся в состоянии, близком к равновесному. По-видимому, в таком состоянии планктон

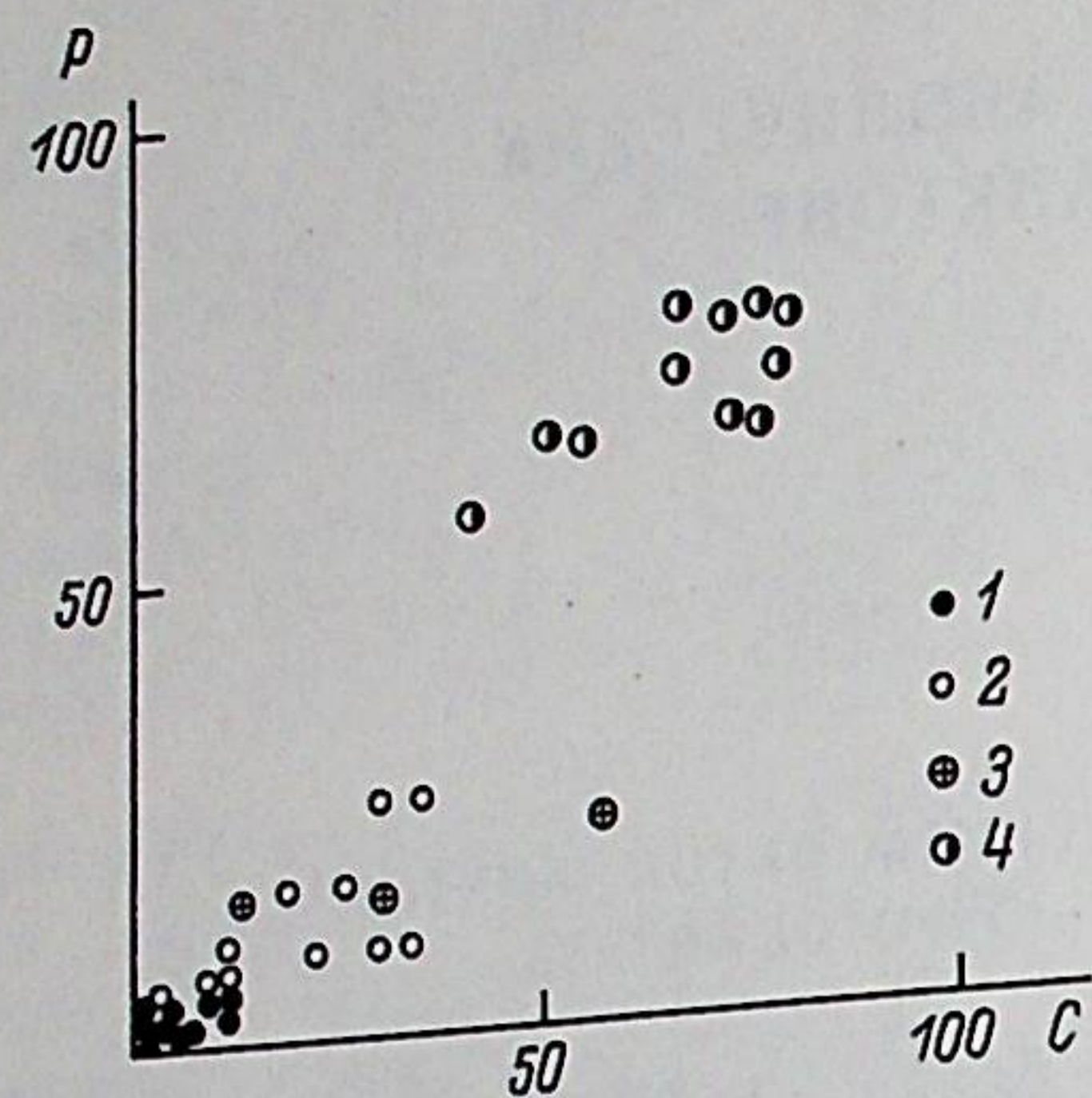


Рис. 37. Зависимость между относительным значением отдельных видов водорослей в общей продукции (P, %) и в рационе рачков (C, %).
1 — *Microcystis pulvorea*, 2 — *Chlorella pyrenoidosa*,
3 — *Tetraedron triangulare*, 4 — *Scenedesmus obliquus*.

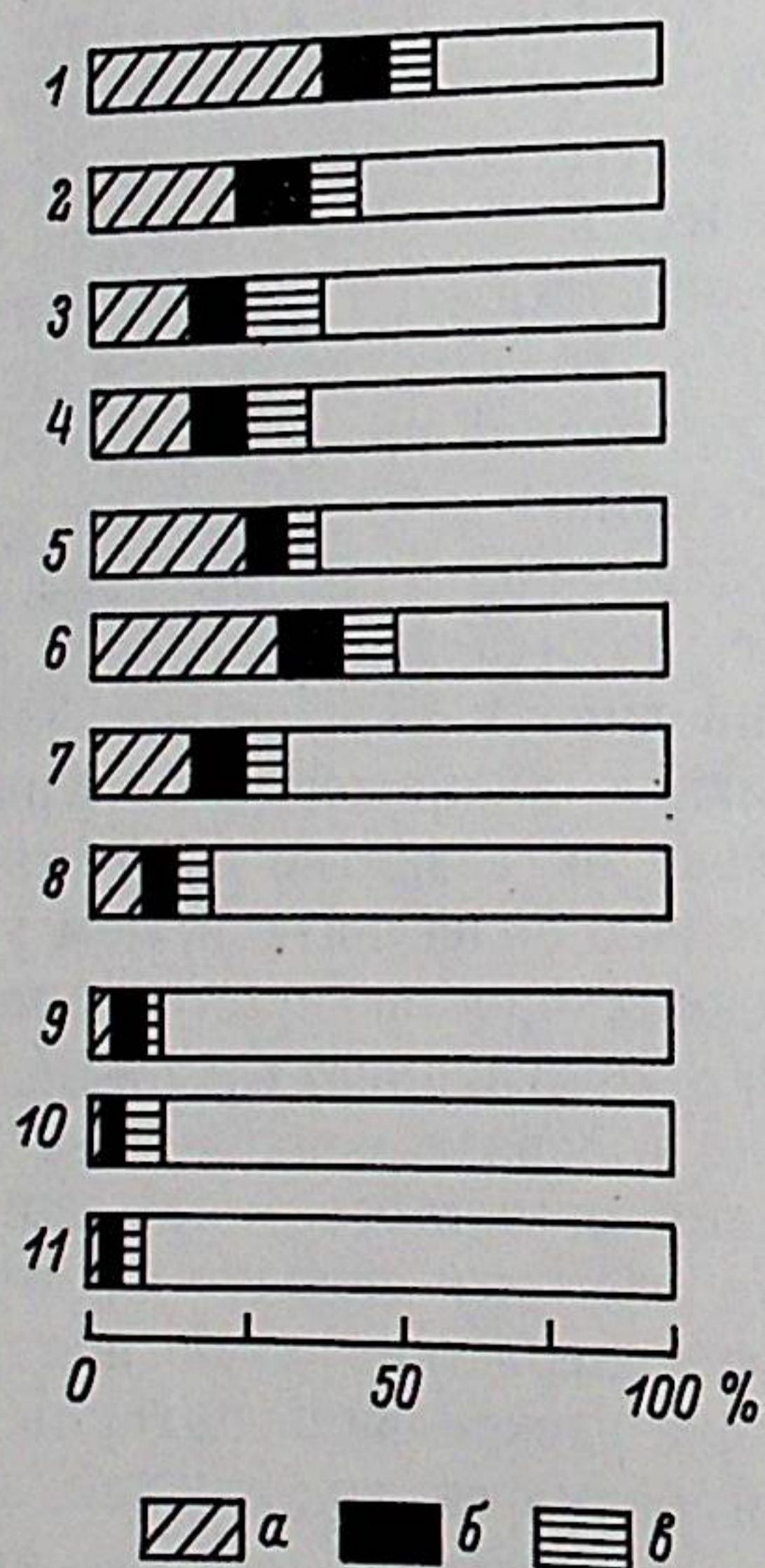


Рис. 38. Относительное потребление за сутки первичной продукции отдельных видов водорослей планктонными рачками в оз. Курмooз (% от продукции данного вида).

1 — *Synechococcus aeruginosus*, 2 — *Oocystis borgei*,
3 — *Coelosphaerium kuetzingianum*, 4 — *Melosira islandica*, 5 — *Ochromonas pallida*, 6 — *Sphaerocystis schroeteri*, 7 — *Cyclotella comta* var. *oligastis*,
8 — *C. kuetzingiana*, 9 — *Dactylococcopsis acicularis*,
10 — *Asterionella formosa*, 11 — *Dinobryon divergens*. а — *Bosmina longirostris*, б — *Ceriodaphnia pulchella*; в — *Eudiaptomus graciloides* (по: Никулина, 1977).

функционирует наиболее эффективно (Никулина, Гутельмахер, 1979). Естественно, в отдельные периоды подобное состояние нарушается. Так, в оз. Нижне-Суздальском 24 VII 1972 доля *Scenedesmus obliquus* в общем фотосинтезе планктона и в рационе рачков была одинакова — 10%, а 7 VIII это соотношение существенно изменилось в сторону увеличения участия этой водоросли в первичной продукции до 50% и в меньшей мере в рационе — до 15%. Это привело к тому, что численность *S. obliquus* за 2 нед возросла с 340 до 3550 тыс. кл./л.

В естественных водоемах соотношение между скоростью образования первичной продукции и потреблением ее зоопланктоном часто приближается к равновесному. Существенные нарушения этого состояния происходят при избыточном поступлении биогенных элементов в озера, подверженные антропогенному эвтрофированию. Для понимания существенных нарушений в балансе первичной продукции могут быть использованы исследования взаимоотношений фито- и зоопланктона, проведенные в летний период на водоемах, характеризующихся разным уровнем биологической продуктивности. В этих исследованиях для определения доли потребленной рачками первичной продукции экспериментально находили скорость выедания зоопланктонами определенных видов водорослей и автордиографическим методом устанавливали их P/B-коэффициенты. Затем были сопоставлены продукция, соответствующая потребленной части фитопланктона, и суммарная скорость фотосинтеза всех видов.

Отношение рассчитанной «потребленной первичной продукции» к измеренной суммарной оказалось разным в каждом отдельном озере и зависело от состава фитопланктона и типа водоема. Например, 21 VI 1973 в оз. Кургоярском основу продукции составляли крупные колониальные водоросли *Melosira granulata*, в оз. Кавголовском 7 VIII 1973 доминировали колониальные синезеленые.

В связи с этим указанные даты характеризовались низкими величинами потребления первичной продукции. Высокие величины были получены в тех случаях, когда основная часть первичной продукции формировалась клетками, потребляемыми рачками, и количество зоопланктона было значительным. Средняя величина этого отношения была наибольшей для олиготрофного оз. Кривого и наименьшей — для высокоэвтрофного (даже гиперэвтрофного) оз. Верхне-Суздальского, в котором сильно выражено антропогенное эвтрофирование. Ориентировочная оценка бактериального разложения показала, что в оз. Верхне-Суздальском микроорганизмы и зоопланктон вместе за летний период минерализуют значительно меньше половины органических веществ, образуемых водорослями, а в остальных водоемах эта величина составляла почти 100%. В оз. Верхне-Суздальском доминировали мелкие протококковые водоросли, обладающие сравнительно высокими суточными P/B-коэффициентами — от 1 до 4. Большая способность к продуцированию этих водорослей не компенсировалась их выеданием зоопланктоном, количество которого, как это характерно для гиперэвтрофных озер, не соответствовало высокой биомассе фитопланктона. В результате получен очень низкий процент утилизации первичной продукции, что свидетельствует о сдвиге равновесия в сторону накопления органических веществ, создания условий для вторичного загрязнения и дальнейшего эвтрофирования озера, в котором уже в конце лета гипо- и металимнион лишены кислорода.

Расчет рациона зоопланктона отдельных районов Ладожского озера, подверженных разной степени эвтрофирования (табл. 34—36), показал, что в трофогенном слое летом 1977 г. животные потребляли 3.9—7.6 (Гутельмахер и др., 1980), а летом 1978 г. 11.2—22.0% первичной продукции (Гутельмахер, 1982а). Значительные различия этих показателей могут быть объяснены более низкой биомассой

зоопланктона в 1977 г. Удовлетворение энергетических потребностей биомассы ракообразных, рассчитанной на единицу площади поверхности, достигалось при потреблении трети, а в наиболее глубоководных частях озера даже всей первичной продукции, но такие ситуации были очень редки и отмечались только при больших биомассах зоопланктона и низкой скорости фотосинтеза. Условность проведенных сравнений очевидна, так как зоопланктон потребляет помимо водорослей, которые в Ладожском озере состоят в основном из крупных колониальных форм, бактерии и детрит. Ракообразные планктона представлены не только фильтраторами, но также и животными с хватательным типом питания, способными к хищничеству, однако доля хищников в общей биомассе мала. Кроме того, без подробных сезонных наблюдений трудно оценить, насколько характерно для каждого района озера отмеченное нами соотношение первичной продукции и скорости ее потребления зоопланктоном. В целом расчеты показывают, что скорость продуцирования фитопланктона в южной части озера значительно выше, чем скорость потребления его животными. Следовательно, в этой части озера, наиболее эвтрофированной, соотношение между образованием и потреблением органического вещества сдвинуто в сторону его накопления, что может создать условия для вторичного загрязнения водоема.

Совсем другая закономерность была отмечена нами для олиготрофного Онежского озера. В зал. Большое Онего летом 1978—1979 гг. соотношение рационов зоопланктона и первичной продукции в среднем составило 85.6%. В Горской губе в среднем за 8 дат наблюдений ракообразные потребили 133 мгС/м² · сут, что при скорости фотосинтеза 156 мгС/м² · сут составило 85.2% от синтезируемого фитопланктоном органического вещества. Аналогичный расчет (Taniguchi, 1973), проведенный для «мирного» зоопланктона западной части Тихого океана и прилегающих морей, показал,

Таблица 34
Функциональные связи между водорослями и ракообразными зоопланктона на единицу объема трофогенного слоя (0—10 м) разных районов Ладожского озера, лето 1977 г.

Район озера	$B, \text{ мг/м}^3$	$C, \text{ мгС/м}^3 \cdot \text{сут}$	$E, \text{ мкгР/м}^3 \cdot \text{сут}$	$P, \text{ мгС/м}^3 \cdot \text{сут}$	$C/P, \%$	$P_e/P, \%$
Южный	1000	24.4	355	622	3.9	2.2
Центральный	200	5.3	62	76	7.0	3.3
Северный шхерный	500	13.2	156	173	7.6	3.6

Примечание. Здесь и в табл. 35, 36 B — биомасса зоопланктона, C — его рацион, E — скорость экскреции рачками минерального фосфора, P — первичная продукция планктона, P_e — фотосинтез, осуществляемый за счет экскреции минерального фосфора.

Таблица 35
Функциональные связи между водорослями и ракообразными планктона в разные сезоны, 1978 г. Расчет на единицу объема трофогенного слоя (0—10 м) разных районов Ладожского озера

Район озера	$B, \text{ мг/м}^3$	$C, \text{ мгС/м}^3 \cdot \text{сут}$	$E, \text{ мкгР/м}^3 \cdot \text{сут}$	$P, \text{ мгС/м}^3 \cdot \text{сут}$	$C/P, \%$	$P_e/P, \%$
Весна						
Волховская губа	164	7.0	31	595	1.2	0.2
Центральный	21	0.1	2	72	0.2	0.1
Северный озерный	47	0.4	5	22	1.9	0.9
Лето						
Волховская губа	2480	59.1	632	396	14.9	6.4
Южный озерный	1620	42.0	500	345	12.1	5.8
Центральный	1140	47.0	420	419	11.2	4.0
Северный озерный	620	16.5	138	75	22.0	7.4
Осень						
Волховская губа	108	1.8	18	37	4.9	1.9
Южный озерный	134	2.1	22	—	—	—
Центральный	44	0.5	6	21	2.3	1.1
Северный озерный	40	0.8	9	2	40.0	18.0

Таблица 36
Функциональные связи между водорослями и ракообразными планктона в разные сезоны, 1978 г. Расчет на единицу площади поверхности разных районов Ладожского озера

Район озера	$B, \text{ г/м}^2$	$C, \text{ мгС/м}^2 \cdot \text{сут}$	$E, \text{ мкгР/м}^2 \cdot \text{сут}$	$P, \text{ мгС/м}^2 \cdot \text{сут}$	$C/P, \%$	$P_e/P, \%$
Весна						
Волховская губа	1.6	70	0.25	1070	6.5	0.9
Центральный	1.4	8	0.11	254	3.1	1.7
Северный озерный	1.3	20	0.20	100	19.9	8.2
Лето						
Волховская губа	14.9	355	3.80	792	44.7	19.1
Южный озерный	16.2	420	5.00	690	60.8	29.0
Центральный	13.6	495	4.48	1527	32.4	11.7
Северный озерный	12.2	222	2.02	224	99.0	36.1
Осень						
Волховская губа	0.6	11	0.11	74	14.3	5.8
Южный озерный	1.3	21	0.22	—	—	—
Центральный	4.8	63	0.83	62	101.4	32.9
Северный озерный	8.8	131	1.54	7	1867.1	878.8

* Величины биомасс в период наблюдений, использованные для расчета функциональных связей в планктоне.

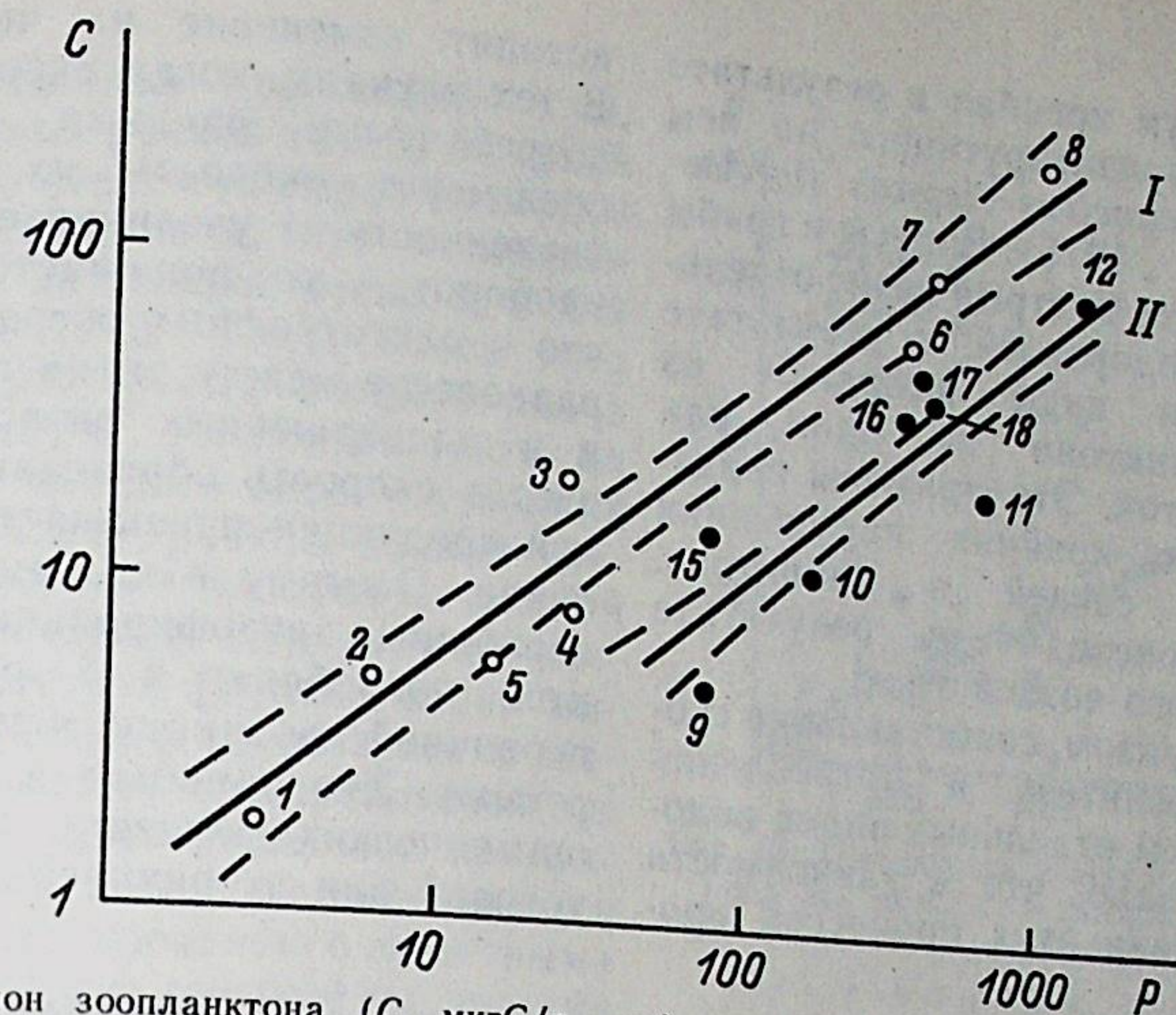


Рис. 39. Рацион зоопланктона ($C, \text{ мкгС/л} \cdot \text{сут}$) в неэвтрофируемых (I) и эвтрофируемых (II) водоемах ($P, \text{ первичная продукция планктона, мкгС/л} \cdot \text{сут}$).

Приведены доверительные интервалы оценки линии регрессии при 95 %-ном уровне значимости. 1, 2, 3, 4 — Онежское озеро: центральная часть Кондопожской губы, 1978 и 1979 гг., Горская губа, центральная часть; 5 — Кривое, 6 — Кавголовское, 7 — Кургоярское, 8 — Нижне-Суздальское озеро; 9, 10, 11 — Ладожское озеро: центральная, северная, южная части; 12 — Верхне-Суздальское озеро; 13 — оз. Иссык-Куль; 14 — Черное море; 15—29 — озера Латвии (по: Макарецва, 1983).

что его пищевые потребности равны первичной продукции. Следовательно, в водоемах, не подверженных антропогенному эвтрофированию, зоопланктон потребляет большую часть первичной продукции, а в эвтрофируемых — малую (рис. 39). Зависимость между скоростью фотосинтеза и рационом планктонных животных выражается уравнениями; для неэвтрофируемых озер

$$\lg C = (1.37 \pm 0.16) + (0.80 \pm 0.18) (\lg P - 1.75) \quad (87)$$

при $n=7, r=0.98$

или

$$C = 0.95P^{0.80}, \quad (87a)$$

для эвтрофируемых озер

$$\lg C = (1.44 \pm 0.13) + (0.81 \pm 0.49) (\lg P - 2.45) \quad (88)$$

при $n=8, r=0.85$

или

$$C = 0.27P^{0.81}, \quad (88a)$$

где C и P — скорость питания и фотосинтеза, $\text{мгС/м}^3 \cdot \text{сут}$.

Расчет по этим уравнениям показывает, что зоопланктон потребляет в одних озерах в 4 раза больше

первичной продукции, чем в других. Высокую скорость фотосинтеза в основном создают мелкие клетки. В одном случае это были протококковые, потребляемые ракообразными, но их высокая интенсивность продуцирования не компенсировалась выеданием, а в другом — колониальные синезеленые, незначительно выедаемые зоопланктоном. Помимо выедания зоопланктоном элиминация и снижение численности водорослей может осуществляться и другими путями. Например, недавно было выяснено, что часто доминирующие в планктоне крупные пиропитовые водоросли, колонии синезеленых и диатомовых при массовом их развитии могут поражаться грибами и вирусами. В оз. Эркен при цветении воды, вызываемом *Aphanizomenon flos-aquae* в концентрации 20 тыс. нитей/мл, отмечен лизирующий вирус *Ap-1*, который резко снижал численность афанизомена в озере (Granhall, 1972). В Женевском озере при численности *Ceratium hirundinella* 200—300 тыс. кл./л цветение воды длилось несколько дней,

затем цератиум погибал в результате появления паразитирующего на нем гриба *AmphycyPELLUS elegans* (Le Letta и Gougi. . ., 1975). Вирусы и грибы могут вызывать быстрый лизис отдельных видов водорослей, в результате которого эти виды выпадают из состава планктона за одни или несколько суток. Эти примеры свидетельствуют о крайних нарушениях трофических связей в планктоне, которые происходят в результате антропогенного воздействия.

Таким образом, сопоставление скоростей фотосинтеза и потребления зоопланктоном отдельных видов водорослей показало, что в зависимости от соотношения этих процессов про-

исходит изменение их численности. В тех случаях, когда скорость роста потребляемых рачками водорослей превышает скорость их выедания, численность их увеличивается, а если наоборот, — то понижается. Важно, что в олиготрофных озерах отмечено равновесие между этими процессами, а в подверженных эвтрофированию озерах скорость образования первичной продукции превышает ее потребление. Поэтому в водоемах, не подверженных эвтрофированию, зоопланктон потребляет в 4 раза больше первичной продукции, чем в эвтрофируемых. Это приводит к накоплению органических веществ и созданию условий для вторичного загрязнения.

5.2. СООТНОШЕНИЕ МЕЖДУ РЕГЕНЕРАЦИЕЙ ФОСФОРА ЗООПЛАНКТОНОМ И СКОРОСТЬЮ ФОТОСИНТЕЗА

В результате своей жизнедеятельности зоопланктон потребляет, минерализует органическое вещество пищи и экскретирует минеральный фосфор. В предыдущей главе выяснены закономерности, дающие возможность рассчитать скорость выделения фосфора ракообразными. Теперь необходимо сопоставить регенерацию этого элемента зоопланктоном и его потребление водорослями.

Для расчета скорости экскреции ракообразными минерального фосфора были использованы величины их биомассы, интенсивности обмена каждой размерной группы животных и

содержание общего фосфора в их теле. Эти расчеты были проведены для рачкового планктона разных водоемов по одинаковой методике, которую поясним на примере станции № 7897 64-го рейса НИС «Витязь» (табл. 37). В зоопланктоне в период исследований доминировали из веслоногих *Pseudocalanus elongatus*, *Acartia clausi*, *Calanus helgolandicus*, *Paracalanus parvus*, *Oithona minuta*, *O. similis*, из ветвистоусых в основном *Penilia avirostris*. Биомасса отдельных видов в слое 0—150 м была 600—5340 мг/м². Экспериментально измеренное содержание фосфора в теле

Таблица 37

Видовой состав, средняя сырая масса рачков (W), биомасса рачков, выраженная в сырой ($B_{сыр.}$), сухой ($B_{сух.}$) и в количестве фосфора ($B_{фос.}$), суточные траты на обмен (T) и скорость экскреции минерального фосфора (E) в столбе воды 0—150 м, ст. № 7897

Вид рачка	W , мг	T	$B_{сыр.}$, мг/м ²	$B_{сух.}$, мг/м ²	$B_{фос.}$, мгР/м ²	E , мгР/м ² × сут
<i>Penilia avirostris</i>	0.040	0.15	600	48	0.8	0.12
<i>Paracalanus parvus</i>	0.020	0.30	3180	382	6.9	2.07
<i>Pseudocalanus elongatus</i>	0.050	0.26	1900	228	4.2	1.09
<i>Acartia clausi</i>						
<i>Calanus helgolandicus</i>	0.900	0.04	5340	641	6.4	0.26
<i>Oithona minuta</i>	0.002	0.40	2370	284	5.1	2.04
<i>O. similis</i>	0.002					
Всего			13390			5.58

C. helgolandicus составило 1.03, а у остальных рачков 1.83 % от сухой массы. Для пересчета сырой биомассы в сухую принимали, что последняя составляет для ветвистоусых 8, а для веслоногих 12 %. Тогда масса всех рачков, выраженная в фосфоре, равна 0.8—6.4 мгР/м². Рассчитав траты на обмен для каждого вида и умножив их на биомассу рачков, нашли скорость регенерации, которая на данной станции составила 5.58 мгР/м² · сут.

В присутствии фитопланктона минеральный фосфор не остается в свободном состоянии, а потребляется им. Поэтому та часть первичной продукции, которая может синтезироваться за счет регенерированного животными фосфора, служит оценкой их участия в круговороте этого элемента. Для ее определения необходимо знать отношение $C : P$ в фитопланктоне. Измерение содержания углерода и фосфора в сестоне Ладожского озера по результатам 32 анализов показало, что это соотношение характеризовалось уравнением

$$P = 2.47 + 0.023C, \quad (89)$$

где C и P — содержание углерода и фосфора в сестоне, мг/л (рис. 40). Свободный член уравнения указывает на то, что в воде озера имеется, по-видимому, минеральная взвесь, содержащая фосфор в количестве 2.47 мг/л, хотя он статистически не отличается от нуля. Если пренебречь его величиной, то уравнение будет иметь вид

$$P = 0.025C. \quad (90)$$

Это полностью соответствует содержанию данных элементов в органическом веществе, рассчитанному Редфилдом (Redfield, 1934), и что было неоднократно экспериментально подтверждено другими авторами (Sverdrup et al., 1962; Szekilda, 1968; Бикбулатов, 1979).

Поскольку данное отношение представляет собой статическую величину содержания этих элементов в сестоне, нами проведено измерение скорости ассимиляции углерода и фосфора фитопланктоном Ладожского озера и бухты Витязь Японского моря с по-

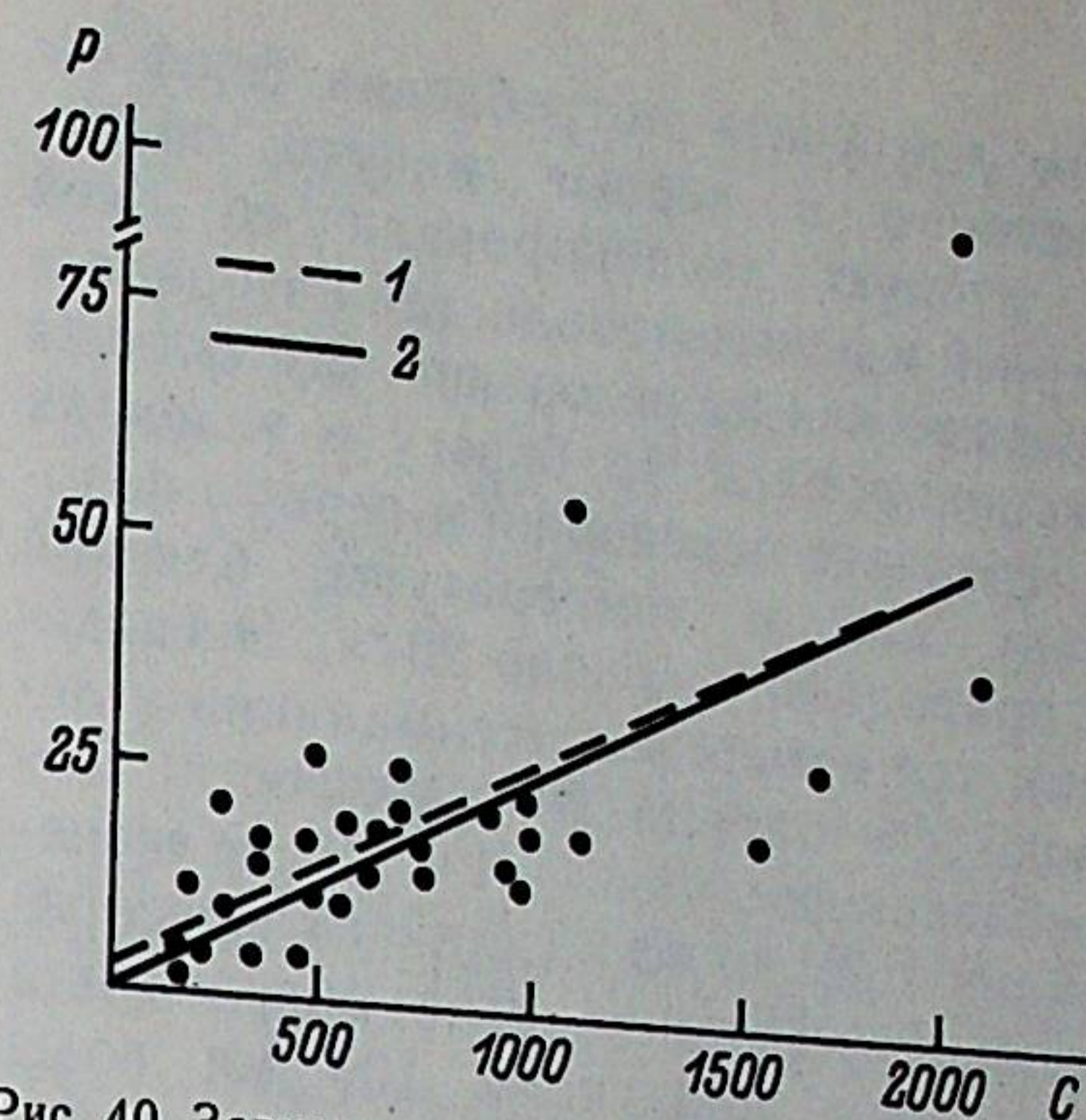


Рис. 40. Зависимость между содержанием углерода (C , мгС/л) и фосфора (P , мгР/л) в сестоне.

$$1 - P = 2.47 + 0.023C, \quad 2 - P = 0.025C.$$

мощью специально разработанной методики (Гутельмахер, Петрова, 1982в).

В сентябре 1981 г. в трофогенном слое (0—10 м) через 2 м отбирали батометром равные количества воды и сливали в одну бутылку, тщательно перемешивали, разливали в 14 склянок объемом 250 мл и в литровую банку, в которую сразу же добавляли формалин и отстаивали в течение 7 дней. В последней пробе определяли видовой состав, численность и биомассу фитопланктона. Воду из 3 склянок использовали для определения первичной продукции с помощью радиоактивного углерода (2 склянки светлые и 1 темная), а остальные 11 — для расчета скорости потребления фосфора водорослями при разных его концентрациях. Потребление фосфора измеряли с помощью P^{33} . Поставляемый промышленностью препарат минерального радиоактивного фосфора, имеющий высокую удельную активность (в 40 МБк изотопа содержится 0.05 мгР), использовали с добавлением определенной концентрации «носителя», которым служил K_2HPO_4 . В экспериментальные склянки вносили такое количество рабочего раствора фосфора, чтобы его концентрация была 0.1, 0.5, 1.0, 2.0, 5.0, 10, 15 и 20 мгР/л. Концентрацию 15 мгР/л повторяли в 3 склянках, из которых 1 фиксировали сразу же — она служила контро-

лем для учета потребления фосфора сестомом в первые минуты опыта, а вторую экспонировали со всей серией и использовали для автордиографических исследований. Все склянки экспонировали на берегу в условиях умеренного освещения в первую половину дня и температуры, близкой к природной, — около 20 °С. Экспозиция для измерения ассимиляции углерода составляла 6 ч, скорости потребления фосфора — 4 ч. После экспозиции воду во всех склянках фиксировали формалином. Для определения первичной продукции 100 мл воды из светлых и темной склянок фильтровали через мембранные фильтры с диаметром пор 2.5 мкм, для измерения скорости ассимиляции фосфора фильтровали весь объем склянок. Радиоактивность фильтров и растворов измеряли на сцинтилляционном счетчике. Остаток проб в светлых склянках и специальную пробу с P^{33} использовали для приготовления автордиографических препаратов.

В период исследований в планктоне бухты Витязь доминировали 3 вида рода *Chaetoceros*, на долю которых

приходилась почти половина общей численности и треть биомассы. Половину биомассы всего фитопланктона составляли 2 других вида: *Hemiaulus hauckii* и *Dactyliosolen mediterraneus*. Численность клеток немного превышала 32 тыс. кл./л, биомасса их составляла 163 мкг/л. Первичная продукция всего планктона равнялась 0.63 мкгС/л · ч, или при световом дне в 14 ч 8.82 мкгС/л · сут. Сравнительно низкие количественные показатели развития фитопланктона, полученные во время исследования, обычно отмечаются в период между летним и осенним цветением водорослей в данном районе.

Фитопланктон бухты Витязь в экспериментах потреблял минеральный фосфор при концентрациях 10, 15, 20 мкгР/л. При меньших концентрациях величины его радиоактивности были сравнимы с контролем, в то время как при больших добавках они превышали контрольную более чем в 2 раза. Это дало возможность найти количество ассимилированного водорослями фосфора. Экспериментально было установлено, что 1 мкгР

Таблица 38

Потребление фосфора при разных его концентрациях

Показатель	Концентрация, мкгР/л								
	0.1	0.5	1.0	2.0	5.0	10	15	20	контроль
Радиоактивность, имп./мин	218	215	146	360	183	424	395	452	178
Потребление фосфора, мкгР × 10 ⁻³ л · ч	8.8	8.7	5.9	14.5	7.4	17.1	15.9	18.2	7.2

Таблица 39

Скорость ассимиляции углерода и фосфора отдельными видами водорослей в бухте Витязь (Японское море)

Водоросли	% от общей величины	Углерод		% от общей величины	Фосфор		С : Р	Суточный P/B-коэффициент
		нгС/л · ч	пгС/кл. · ч		нгР/л · ч	пгР/кл. · ч		
<i>Chaetoceros affinis</i>	68	380	64.2	68	6.12	1.000	64	2.14
<i>C. decipiens</i>	5	30	7.5	4	0.36	0.094	83	0.29
<i>C. compressus</i>	4	20	5.6	4	0.36	0.088	55	0.31
<i>Bacteriastrum delicatum</i>	5	30	7.1	6	0.54	0.133	55	0.27
<i>Hemiaulus hauckii</i>	10	60	13.4	8	0.72	0.168	83	0.20
<i>Dactyliosolen mediterraneus</i>	6	30	29.3	8	0.72	0.615	42	0.11
<i>Skeletonema costatum</i>	2	20	2.8	2	0.18	0.044	64	1.04

соответствует 24 776 имп./мин. Следовательно, радиоактивность, равная 424, 395 и 452 имп./мин, соответствует потреблению 17.1, 15.9 и 18.2 × 10⁻³ мкгР/л · ч. Без учета контроля в среднем при этих концентрациях водоросли ассимилировали 0.01 мкгР/л · ч (табл. 38).

Относительное значение в первичной продукции и в потреблении фосфора было определено для 7 видов, которые по численности составляли 85, а по биомассе 90 % всего фитопланктона. При дальнейших расчетах принималось, что 10 % продукции и ассимиляции фосфора приходится на неучтенные виды.

Основную роль в продукции и в потреблении фосфора играл *Chaetoceros affinis*. На его долю приходилось 68 % общей ассимиляции углерода и фосфора. Другие виды имели меньшее значение в общем фотосинтезе и в ассимиляции фосфора — от 2 до 10 %. *C. affinis* характеризовался наибольшей скоростью и интенсивностью в потреблении биогенов в расчете на клетку и на единицу биомассы. Для этого вида отмечен наибольший суточный P/B-коэффициент — 2.14 (табл. 39). Для всех остальных видов было получено, что в расчете на клетку мелкие водоросли ассимилируют углерода и фосфора меньше, чем крупные. Например, водоросль с наибольшим объемом (36 100 мкм³), *Dactyliosolen mediterraneus*, ассимилировала 29.3 пгС/кл. · ч и потребляла при этом максимальное по сравнению с другими, кроме *C. affinis*, количество фосфора (рис. 41). Объем *Skeletonema costatum* был почти в 100 раз меньше. При этом скорость фотосинтеза у этих видов различалась в 10 раз, а ассимиляция фосфора в 14. На единицу биомассы соотношение было обратное. Так, суточный P/B-коэффициент *S. costatum* равнялся 1.04, а *D. mediterraneus* 0.11 (табл. 39).

Особый интерес представляет сравнение скоростей ассимиляции углерода и фосфора фитопланктоном. Обычно отношение по массе С : Р в планктоне близко к 40. Малая величина его свидетельствует о том, что

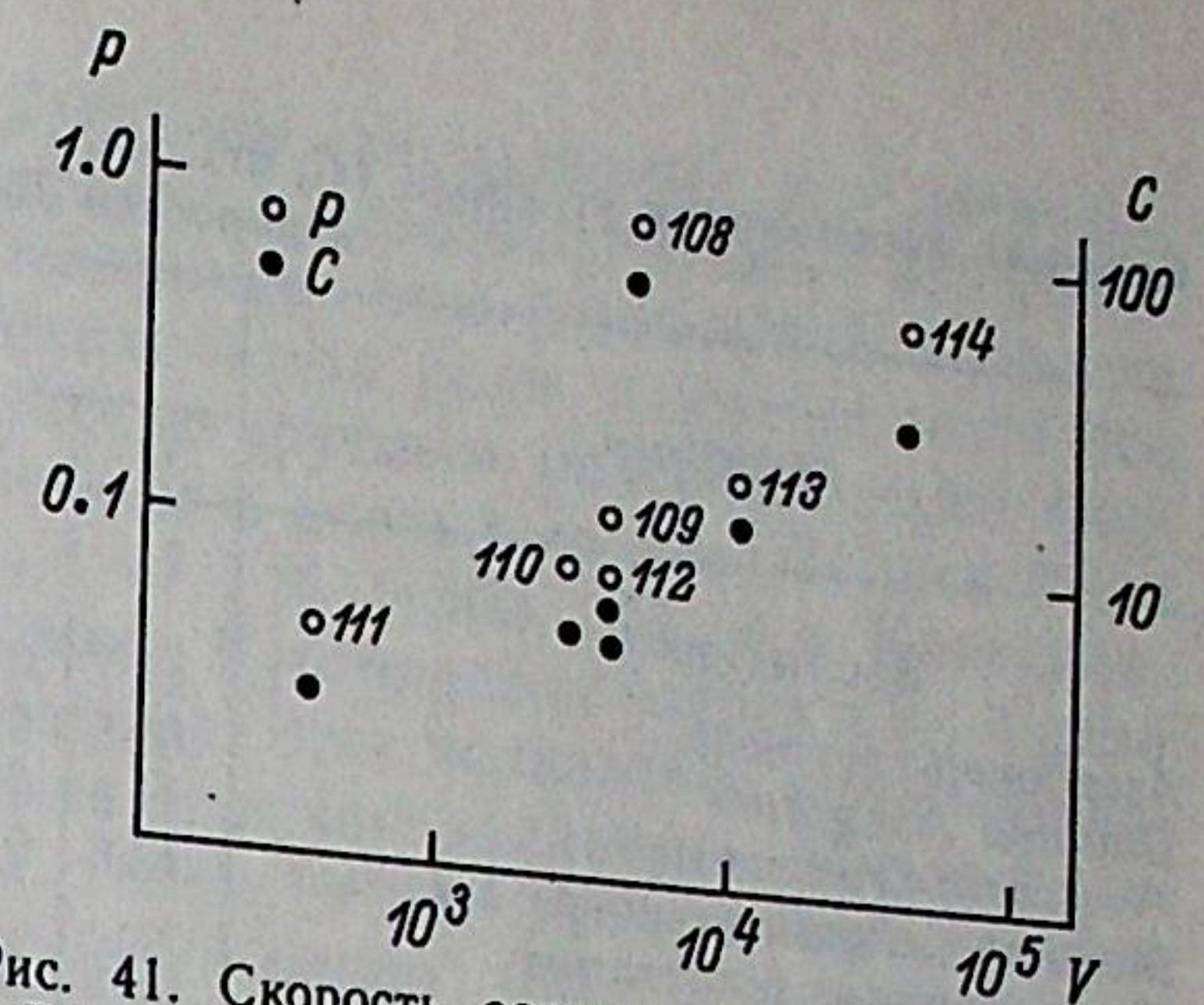


Рис. 41. Скорость ассимиляции фосфора (P, пгР/кл. · ч) и углерода (C, пгС/кл. · ч) водорослями с разным объемом клеток (V, мкм³). Цифры соответствуют видам водорослей, указанным в табл. 4.

клетка на единицу ассимилированного углерода потребляет значительно больше фосфора, чем требуется для построения ее органического вещества. Большая величина этого отношения указывает на то, что жизнедеятельность клетки идет за счет ранее депонированного фосфора. Отношение С : Р = 40 соответствует сбалансированному состоянию процессов. Полученная в опыте величина этого отношения, равная для всего фитопланктона 63 и для отдельных видов от 42 до 83, свидетельствует о том, что в период исследования образование органического вещества в большинстве случаев шло пропорционально потреблению клетками минерального фосфора из внешней среды.

Соотношение скоростей ассимиляции углерода и фосфора планктоном Якимварского залива, Волховской губы и центральной части Ладожского озера в августе 1980 г. равнялось соответственно 21, 264 и 45, а у отдельных видов различия были еще больше (табл. 40). Для синезеленых, зеленых и желтозеленых водорослей на большей части акватории озера было характерно отношение С : Р, равное 10—62, а в южном, богатом фосфором районе оно приближалось к 300. Для диатомовых С : Р в период наших наблюдений составляло от сотен до десятков тысяч.

В планктоне Ладожского озера диатомовые водоросли преобладают весной, некоторые из них продолжают

Таблица 40
Скорость ассимиляции углерода (С, мгС/кл. · ч) и фосфора (Р, мгР/кл. · ч) отдельными видами водорослей Ладожского озера

Водоросли	1			2			3		
	С	Р	С:Р	С	Р	С:Р	С	Р	С:Р
Bacillariophyta									
<i>Asterionella formosa</i>	49.7	0.10	497	124.6	0.04	3115	71.9	0.006	11983
<i>Diatoma elongatum</i>	58.5	0.08	731	—	—	—	65.7	0.04	1643
<i>Fragilaria crotonensis</i>	41.8	0.10	418	—	—	—	—	—	—
<i>Melosira islandica</i> subsp. <i>helvetica</i>	13.6	0.15	91	—	—	—	22.6	0.006	3767
<i>Stephanodiscus binderanus</i>	—	—	—	77.5	0.15	517	27.5	0.006	4583
<i>Synedra acus</i>	53.5	0.25	214	—	—	—	—	—	—
<i>Tabellaria fenestrata</i>	—	—	—	—	—	—	56.4	0.036	1567
Xanthophyta									
<i>Tribonema affine</i>	—	—	—	117.6	1.90	62.84	84.0	0.34	247
Cyanophyta									
<i>Coelosphaerium kuetzingianum</i>	—	—	—	—	—	—	7.9	0.18	44
<i>Oscillatoria limosa</i>	11.1	1.15	10	—	—	—	—	—	—
<i>O. planctonica</i>	2.1	0.19	11	—	—	—	—	—	—
<i>O. tenuis</i>	26.1	1.80	15	35.4	0.86	41	17.8	0.06	297
Chlorophyta									
<i>Eudorina elegans</i>	—	—	—	—	—	—	13.2	0.10	132
<i>Pediastrum boryanum</i>	17.1	0.62	28	—	—	—	—	—	—
<i>Shroederia rubusta</i>	84.5	2.00	42	—	—	—	—	—	—
<i>Chlamidomonas parvula</i>	53.5	4.50	12	—	—	—	—	—	—
Pyrrhophyta									
<i>Peridinium cinctum</i>	424.0	7.50	57	—	—	—	—	—	—

Примечание. 1, 2, 3 — станции, расположенные соответственно в Якимварском заливе, центральной части и Волховской губе.

развиваться и летом. По-видимому, они запасают необходимое количество фосфора в начале вегетационного периода, а в августе меньше нуждаются в этом элементе. Синезеленые — типичные виды летнего планктона, находящиеся в августе на пике своего развития, в это время потребляют фосфор пропорционально фотосинтетической активности или в больших количествах. Только в богатой фосфором южной части Ладоги потребление ими этого элемента на единицу ассимилированного углерода снижается. Очевидно, здесь чрезвычайно быстро происходит накопление фосфора в клетках.

Таким образом, примененный метод одновременного автордиографического определения скорости ассимиляции углерода и фосфора водорослями впервые позволил сравнить реальную

потребность в фосфоре отдельных видов и систематических групп в планктоне.

Из наблюдений ряда авторов известно, что некоторые водоросли способны накапливать фосфор в клетках. По данным Ланда (Lund, 1950), *Asterionella formosa* потребляет фосфор пропорционально его содержанию в озерной воде, создавая запас этого элемента. В течение жизненного цикла в клетках *Peridinium cinctum* в оз. Кинерет содержание фосфора в сухой массе изменяется от 0.1 до 1.5%, а соотношение С:Р от 500 до 33. В начале вегетации клетки накапливают фосфор, который расходуется позже (Serruya et al., 1978). Наблюдениями в Чезапикском заливе (Taft et al., 1975) установлено, что фитопланктон может потреблять в 100 раз больше фосфора, чем требуется для

фотосинтеза. С другой стороны, эксперименты с добавками биогенных элементов на Ладожском и Онежском озерах (Петрова, Шерман, 1973; Петрова и др., 1977) показали, что в конце вегетации водоросли не реагируют на увеличение концентрации фосфора.

Примененный новый оригинальный метод и полученные с его помощью первые результаты на морских и пресных водах дали возможность количественно охарактеризовать скорость потребления фосфора всем планктоном и отдельными его видами. Они показали, что необходимо различать два понимания потребности фитопланктона в биогенных элементах (Винберг, Ляхнович, 1965). Первое — когда рассматривают условия, обеспечивающие получение некоторой определенной биомассы водорослей, потребность фитопланктона в биогенах можно рассчитать по соотношению в его биомассе углерода, азота и фосфора. Второе, или экологическое, понимание выступает на первый план, когда выясняют условия, обеспечивающие возможность существования в составе планктона определенного вида водорослей. Следовательно, при рассмотрении обеспеченности всего фитопланктона регенерированным ракообразными фосфором мы встретились с первым пониманием потребностей фитопланктона. Весьма важно, что отношение углерода и фосфора как по содержанию в sestone, так и по скорости их ассимиляции близко к 40, хотя для отдельных видов оно могло существенно различаться.

С помощью предложенного способа расчета экскреции минерального фосфора и соотношения С:Р=40 была найдена та часть органического вещества, которая может синтезироваться за счет регенерированного ракообразными фосфора. Ее абсолютная величина (средняя за летний период наблюдений) возрастала от низкопродуктивным водоемам. Однако все наши данные, как и в случае с потреблением зоопланктоном первичной продукции, разделились на

2 группы, характерные для эвтрофируемых и неэвтрофируемых водоемов. Например, при одинаковой скорости фотосинтеза доля обеспеченности его экскретируемым ракообразными фосфором в разных частях Ладоги была 4.0—7.4% (табл. 35), а в Кавголовском и Кургоярском озерах в 2—4 раза больше. Этот показатель в олиготрофном Тюпском заливе оз. Иссык-Куль, а также в оз. Кривом значительно выше — около 100, в Черном море 69 (рис. 42), в разных частях Онежского озера около 40, а наименьшая его величина получена в сильно эвтрофируемом Верхне-Суздальском озере — 1.6%. Е. С. Макарецва (1983) применила этот же метод для оценки роли зоопланктона в регенерации фосфора в озерах Латвии. По данным, собранным ею в течение вегетационных сезонов 1977—1979 гг. для 2 мезотрофных (Берегу, Сидзьян) и 2 сильно эвтрофируемых озер (Воркалю, Слейновас), она рассчитала, что при соотношении С:Р=40 в первых за счет выделений животных образуется 17—47, а во вторых 5—8% первичной продукции. Результаты этих расчетов и мои данные были использованы для нахождения зависимости между возможным приростом фитопланктона за счет регенерированного фосфора (P_e , мгС/м³ · сут) и первичной продукцией (P , мгС/м³ · сут).

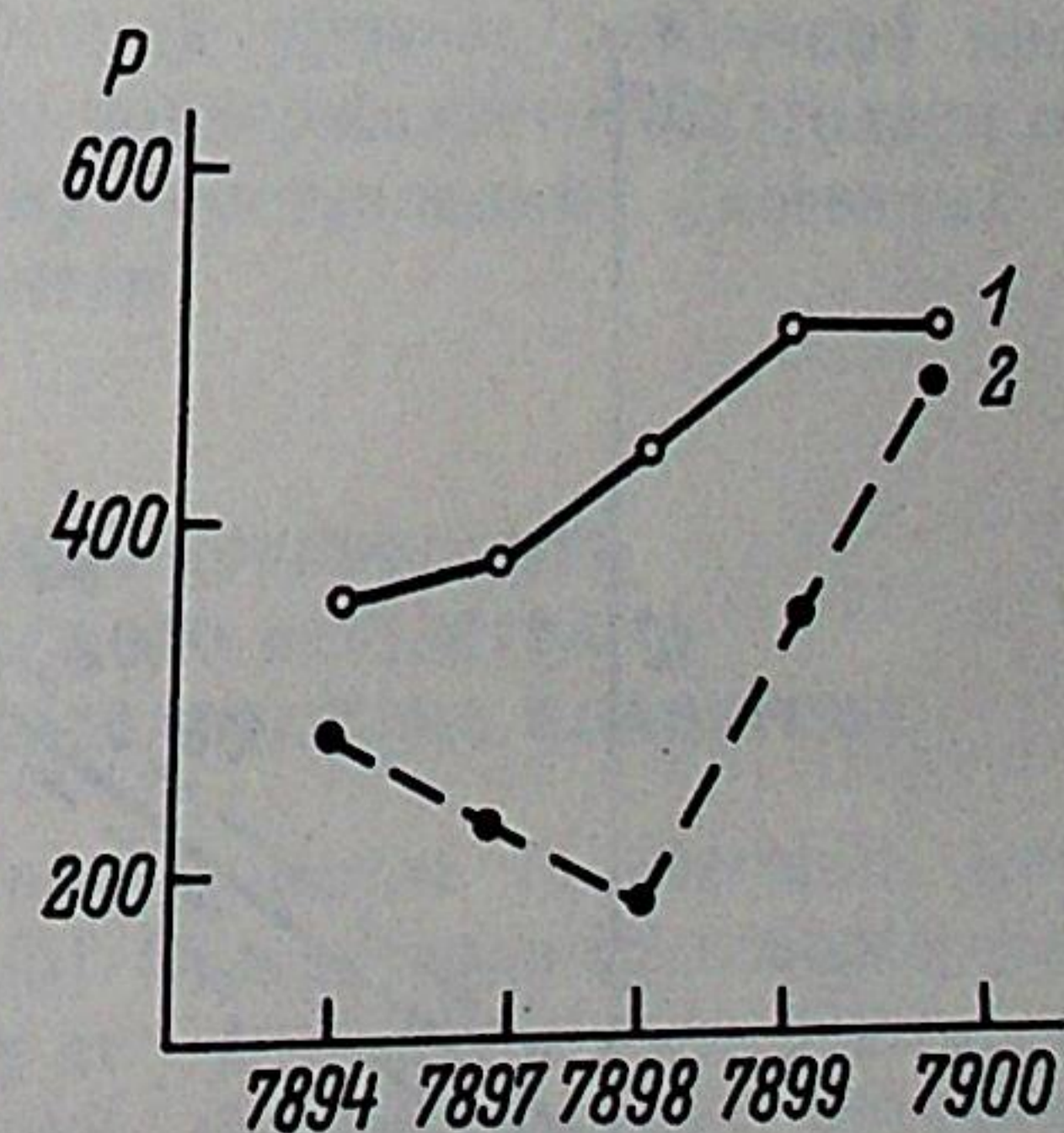


Рис. 42. Первичная продукция планктона (P , мгС/м³ · сут), определенная с помощью радиоуглеродного метода (1) и рассчитанная по скорости экскреции фосфора планктонными ракообразными (2).

По горизонтали — номера станций.

Хсут). Для неэвтрофируемых водоемов уравнение регрессии имело вид

$$\lg P_e = (1.21 \pm 0.11) + (0.71 \pm 0.17) (\lg P - 1.64) \quad (91)$$

при $n = 15, r = 0.93$

или

$$P_e = 1.09 P^{0.71}, \quad (91a)$$

а для эвтрофируемых

$$\lg P_e = (1.12 \pm 0.12) + (1.14 \pm 0.39) (\lg P - 2.42) \quad (92)$$

при $n = 13, r = 0.88$

или

$$P_e = 0.02 P^{1.14}. \quad (92a) \text{ (рис. 43)}$$

Расчет по найденным уравнениям показывает, что относительная роль животных в регенерации фосфора очень велика в олиготрофных глубоких озерах, где основная часть органических веществ минерализуется в водной толще. Относительное участие планктонных животных в обеспечении водорослей фосфором постепенно снижается с увеличением продуктивности и становится малым в высокопродуктивных неглубоких водоемах. В них главное значение имеют процессы в донных отложениях.

Роль животных в регенерации фосфора меняется в течение вегетационного сезона. На примере Ладожского озера видно, что весной, когда животных еще мало, а первичная продукция высока за счет накопления биогенных элементов в зимний период, зоопланк-

тон обеспечивает всего 0.9—8.2 % потребностей фитопланктона в фосфоре. Летом при высоких биомассах зоопланктона эта величина возрастает до 11.7—36.1 %. Осенью при низких скоростях фотосинтеза и еще больших биомассах рачков минерализованный ими фосфор может даже накапливаться в воде (табл. 36). Аналогичную сезонную динамику для зал. Наррагансетт приводит Мартин (Martin, 1968), который экспериментально показал, что путем регенерации массовые виды ракообразных могут удовлетворить потребности водорослей в фосфоре весной на 16.9, а осенью на 200 %. В районе Новой Скотии на 7 станциях, постепенно удаляющихся от берега на 240 км, за счет экскреции рачками фосфора обеспечивалось 4—75 или в среднем 41 % потребностей в этом элементе планктонных водорослей. В глубоких озерах, олиготрофном Финдлей и мезотрофном Вашингтон, этот показатель в среднем за сезон равнялся соответственно 39 и 41 (Devol, 1979), а в оз. Джордж (США) 19.4 % (LaRow, McNaught, 1978).

Рассмотренный выше материал свидетельствует о том, что в неэвтрофируемых водоемах основное значение в регенерации биогенов принадлежит животным. Однако уже устоялось представление, что и бакте-

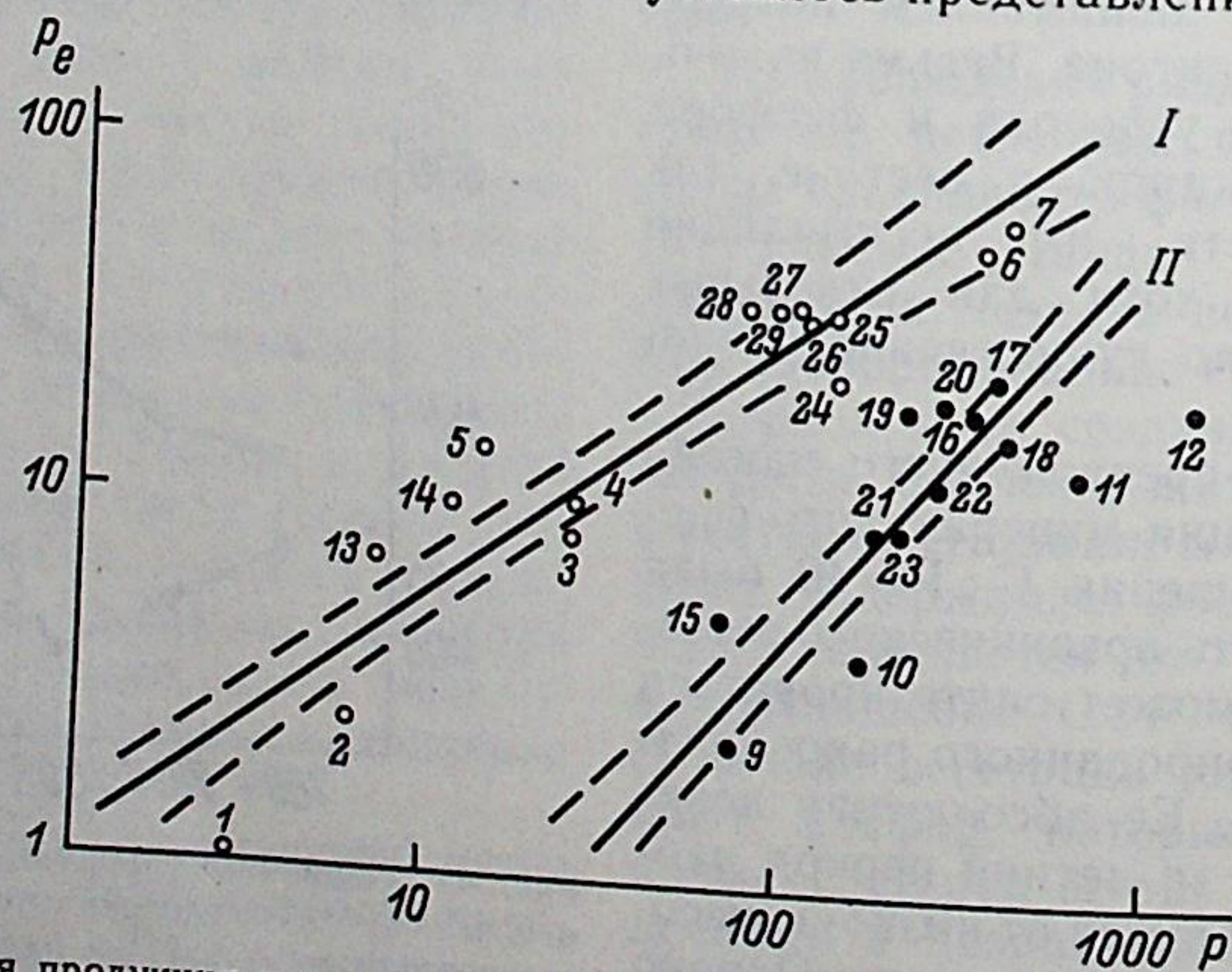


Рис. 43. Первичная продукция планктона, которая синтезируется за счет экскретируемого ракообразными фосфора (P_e , мкгС/л · сут) в неэвтрофируемых (I) и эвтрофируемых (II) водоемах. По оси абсцисс — первичная продукция, P , мкгС/л · сут. Остальные обозначения как на рис. 39.

рии играют важную роль в деструкции органического вещества, но каков их вклад в обеспечение фитопланктона азотом и фосфором, пока неясно. Д. З. Гак (1975) предложила метод учета бактерий, способных выделять минеральный фосфор. Для этого природную пробу воды засекали на агаризованную среду, содержащую фенолфталеинфосфат натрия. После 3-часовой экспозиции в чашки Петри добавляли растворы для определения фосфатного фосфора. Реактивы проникали в толщу агара и образовывали голубые зоны вокруг колоний, выделяющих минеральный фосфор. Этот метод дает возможность учесть бактерии, растущие на твердой среде и способные разлагать фенолфталеинфосфат натрия. Однако оценить значение природного бактериального сообщества в выделении минерального фосфора пока не представляется возможным. Экспериментально показано, что микроорганизмы усваивают фосфорорганические соединения, но сами выделяют минеральный фосфор в очень небольших количествах (Johannes, 1964c). Эта же проблема касается и относительной роли микроорганизмов грунта и животных бентоса в круговороте биогенных элементов. Известно, что хирономиды регенерируют фосфор и существенно обогащают минеральным фосфором воду эпилимниона (Gallepp, 1979). Вероятно, в мелководных озерах велика роль донных животных, а в глубоких водоемах, и особенно в морях, — планктонных. Относительная роль бак-

терий в круговороте фосфора еще неясна. По-видимому, роль бактерий в выделении минерального фосфора, как и азота, зависит от соотношения этих элементов с углеродом в потребляемом ими органическом веществе и в бактериальных клеточных структурах. Если бактерии потребляют сахара, аминокислоты и другие легкоокисляемые органические вещества, содержащие фосфор или содержащие его в небольших количествах, то они не только не будут его выделять, но даже будут конкурентами фитопланктона в его потреблении. Поэтому отсутствие биогенных элементов ограничивает развитие бактерий и разложение ими органических веществ. П. П. Уморин (1983) экспериментально показал, что деструкция фенола и глюкозы идет значительно быстрее в среде, богатой минеральным азотом, или в присутствии простейших, которые в результате метаболизма выделяют в среду азот и фосфор. Тем самым они обеспечивают бактерии необходимыми биогенными элементами.

Таким образом, животные планктона играют главную роль в круговороте веществ в водной толще неэвтрофируемых водоемов. Экскретируемый ими минеральный фосфор почти наполовину или более удовлетворяет потребности фитопланктона в этом элементе. При эвтрофикации высокий уровень первичной продукции поддерживается благодаря внешнему поступлению биогенных элементов.

5.3. СКОРОСТЬ БИОТИЧЕСКОГО КРУГОВОРОТА ВЗВЕШЕННОГО ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА КАК ИНТЕГРАЛЬНЫЙ ПОКАЗАТЕЛЬ МЕТАБОЛИЗМА ПЛАНКТОНА

Метаболизм планктона и биотический круговорот взвешенного вещества в толще воды — понятия, отражающие одно и то же явление. Поэтому о скорости биотического круговорота или метаболизма планктона можно судить по времени оборота sestона. Независимо от меня аналогичные идеи были высказаны Голтер-

маном и Коуве (Golterman, Kouwe, 1980). Они назвали круговорот, в котором не учитывается роль донных отложений, внутренним, или метаболическим. Такой подход вполне реален для глубоководных водоемов в летний период, например для глубоководной части зал. Большое Онего (ст. 1), Горской губы (ст. 5) Онежского озе-

ра и отдельных частей Ладожского озера.

За двухлетний период наблюдений концентрация сестона в воде глубоководной части залива колебалась в 1978 г. от 2590 до 4940 мгС/м², в 1979 г. — от 2700 до 4020 мгС/м² (табл. 41). На ст. 5 эта величина находилась в близких пределах и равнялась 1140—4800 мгС/м² (табл. 42). Соотношение отдельных размерных фракций взвешенного органического вещества в воде этих станций довольно близко. Больше половины сестона приходилось на фракцию с размером частиц менее 20 мкм, 19 и

13% — на фракцию с размером частиц более 100 мкм и около 10% на остальные 2 фракции (табл. 43).

Рацион животных, приведенный к температурным условиям водоема ($Q_{10}=2.3$), на ст. 1 был в 1978 г. в несколько раз меньше, чем в 1979 г. из-за более низких температур и небольших биомасс зоопланктона. Максимальные рационы были отмечены в конце августа и в начале сентября (75.5—130.5 мгС/м² · сут), когда рачки достигали наибольших биомасс и температура воды трофогенного слоя была сравнительно высока. Наибольшее количество пищи потреблялось на

Таблица 41

Функционирование планктона в глубоководной части зал. Большое Онего

Дата	B , г/м ²	E , мгР/м ² × сут	P_e , мгС/м ² × сут	P , мгС/м ² × сут	$B_{1,2}$, г/м ²	C , мгС/м ² × сут	q , мгС/м ²	F , л/г · сут	F_1 , сут
1978 г.									
2 VII	0.15	0.11	4.4	17.6	10.3	11.1	3080	70	224
24 VII	0.72	0.12	4.8	35.4	0.7	11.8	4440	76	301
15 VIII	2.18	0.37	14.9	13.2	1.64	27.0	2590	127	77
23 VIII	2.82	0.43	17.3	92.4	2.16	26.9	2730	91	80
3 IX	4.17	0.98	39.1	79.9	3.58	75.5	4400	96	47
1979 г.									
4 VII	1.98	0.48	19.2	216.0	1.78	38.6	3600	120	75
20 VII	4.88	1.21	48.4	71.9	4.01	97.3	3680	132	30
4 VIII	5.09	1.63	65.4	141.0	4.01	130.5	2700	242	16
20 VIII	2.35	0.89	35.7	156.7	2.02	75.1	4020	185	43
5 IX	2.48	0.54	21.5	94.2	2.13	42.9	2700	150	50
20 IX	4.00	0.85	34.0	42.1	3.42	69.1	3330	243	39

Примечание. Здесь и в табл. 42, 44 B — биомасса всех ракообразных; B_1 — биомасса ракообразных с нехищным питанием; E — скорость экскреции минерального фосфора; P_e — возможная за счет нее первичная продукция; P — первичная продукция; C — рацион нехищных рачков; q — концентрация всего сестона; F — скорость фильтрации воды; F_1 — время, за которое рачки обловят занимаемый ими объем воды.

Таблица 42

Функционирование планктона в Горской губе Онежского озера, 1979 г.

Дата	B , мг/м ²	E , мгР/м ² × сут	P_e , мгС/м ² × сут	B_1 , г/м ²	C , мгС/м ² × сут	q , мгС/м ²	q_1 , мгС/м ²	F , л/г · сут	F_1 , сут
29 VI	0.45	0.13	5	0.41	11	4800	2000	83	—
9 VII	2.25	1.02	41	2.10	97	1140	720	384	7.4
15 VII	1.48	0.39	16	1.36	33	4200	2460	60	74.0
22 VII	5.35	3.73	149	5.28	370	2160	1740	242	4.7
29 VII	4.76	1.70	68	4.61	155	2880	1910	106	12.3
7 VIII	2.35	0.84	33	2.17	76	2340	1800	120	23.7
16 VIII	3.42	1.29	52	3.17	119	2040	1560	144	13.1
25 VIII	3.85	1.09	44	3.37	79	2550	1740	81	22.0

Примечание. q_1 — концентрация размерной фракции сестона 1—40 мкм.

Таблица 43

Относительное значение отдельных размерных фракций сестона, % на станциях 1 и 5

Номер станции	Число наблюдений	Размерная фракция, мкм			
		100	100—40	40—70	20—1
1	1	13	2	9	76
5	8	19 ± 4	12 ± 2	11 ± 2	58 ± 4

ст. 5 в июле и в августе — 119—370 мгС/м² · сут (табл. 42).

Скорость минерализации ракообразными органического вещества пищи изменялась в зависимости от их биомассы и температуры воды. В начале срока наблюдений при малой концентрации рачков и низкой температуре воды они минерализуют наименьшее количество фосфора, затем эта величина возрастает и на ст. 1 достигает максимального показателя 4 VIII — 1.63 мгР/м² · сут. Скорость экскреции минерального фосфора на этой станции в 1979 г. в среднем была выше (0.93 ± 0.20 мгР/м² · сут), чем в 1978 г. — (0.35 ± 0.18 мгР/м² · сут). Обнаруженные межгодовые различия связаны с разными температурными условиями и количественным развитием животных. На ст. 5 средняя суточная регенерация составила 1.27 ± 0.17 мгР/м² и изменялась в зависимости от этих же факторов.

Зная величины первичной продукции, концентрации сестона, скорость его потребления и минерализации животными, можно оценить скорость круговорота вещества в планктоне за счет жизнедеятельности ракообразных в разных районах залива. Средняя скорость фотосинтеза на ст. 1 в годы исследований различалась почти в 3 раза, но доля рациона от первичной продукции и возможное удовлетворение потребностей фитопланктона в фосфоре были близкими. Это свидетельствует об определенной сбалансированности основных компонентов планктона. Отношение потребленной рачками части сестона к его концентрации показывает, за какое время животные условно обловят весь трофогенный слой и при этом «обновится»

вся масса органической взвеси. Эта величина на ст. 1 в 1979 г. составила в среднем 42 ± 8 сут, а в 1978 г. без учета данных за первые два срока наблюдений 68 ± 14 сут. По-видимому, время оборачиваемости органического вещества сестона на этой станции в летний период составляет 42 и 68 сут. При этом треть вновь синтезированного органического вещества может образовываться за счет регенерации фосфора ракообразными.

Скорость потребления сестона рачками на ст. 5 была в 3—4 раза выше, чем на глубоководной станции. Животные полностью обловят воду в этой части залива за 14 ± 3 сут (табл. 41). Для сопоставления пищевых потребностей зоопланктона с первичной продукцией последнюю рассчитывали по содержанию в воде хлорофилла и суточному ассимиляционному числу. Содержание хлорофилла в воде находили по уравнению (Ahlgren, 1973)

$$S = 1 / (0.024 + 0.013Pt^{0.7} + 0.026Chl^{0.87}), \quad (93)$$

где S — прозрачность воды по диску Секки, м, Pt — ее цветность, градусы, Chl — концентрация хлорофилла, мг/м³. Последний член этого уравнения был заменен другой зависимостью, полученной В. В. Бульоном (1977) на значительно большем материале:

$$S = 6.46Chl^{-0.46}. \quad (94)$$

В этом случае

$$S = 1 / (0.024 + 0.013Pt^{0.70} + 0.154Chl^{0.46}), \quad (95)$$

тогда

$$Chl = \left(\frac{6.49}{S} - 0.084Pt^{-0.70} - 0.155 \right)^{2.17}. \quad (96)$$

При средней цветности 20° и прозрачности 3 м (Пирожкова, 1982) концентрация хлорофилла равна 1.73 мг/м³; при среднем суточном ассимиляционном числе 30 мгС/мг Chl (Умнова, 1982) первичная продукция составит 1.73 · 30 · 3 = 156 мгС/м² · сут. В этом случае средний за период наблюдений рацион рачков (133 мгС/м² · сут) будет немного меньше первичной продукции и треть ее может синтезироваться за счет экскреции ракообразных. Следовательно,

соотношение рассмотренных показателей в разных частях залива одинаково, но скорости процессов различны.

Концентрация сестона есть результирующая скоростей его потребления и пополнения за счет первичной продукции. В течение зимы в воде озера накапливается значительное количество минеральных форм биогенных элементов, которые обеспечивают весеннее развитие фитопланктона. При низкой биомассе зоопланктона потребление водорослей незначительно. Образовавшаяся весной и приносимая в озеро с талыми водами органическая взвесь создает тот запас сестона, который находится в круговороте. Например, на ст. 14 VII 1979 (первая дата наблюдений) скорость образования первичной продукции более чем в 5 раз превышала скорость ее потребления ракообразными (табл. 41). По-видимому, достаточно такой ситуации продолжаться около 20 дней, чтобы в воде накопилось отмеченное количество сестона. Летом соотношение между потреблением и образованием взвеси сбалансировано. Осенью изучение функционирования планктона Онежского озера не проводилось, но результаты исследований, выполненных на Ладожском озере, показали, что в октябре зоопланктона еще сравнительно много, но скорость фотосинтеза низка; рационы животных в несколько раз превышают первичную продукцию, а регенерируемый ими минеральный фосфор начинает накапливаться в воде. Следовательно, количество биогенов, минерализованное зимой, определяет продукцион-

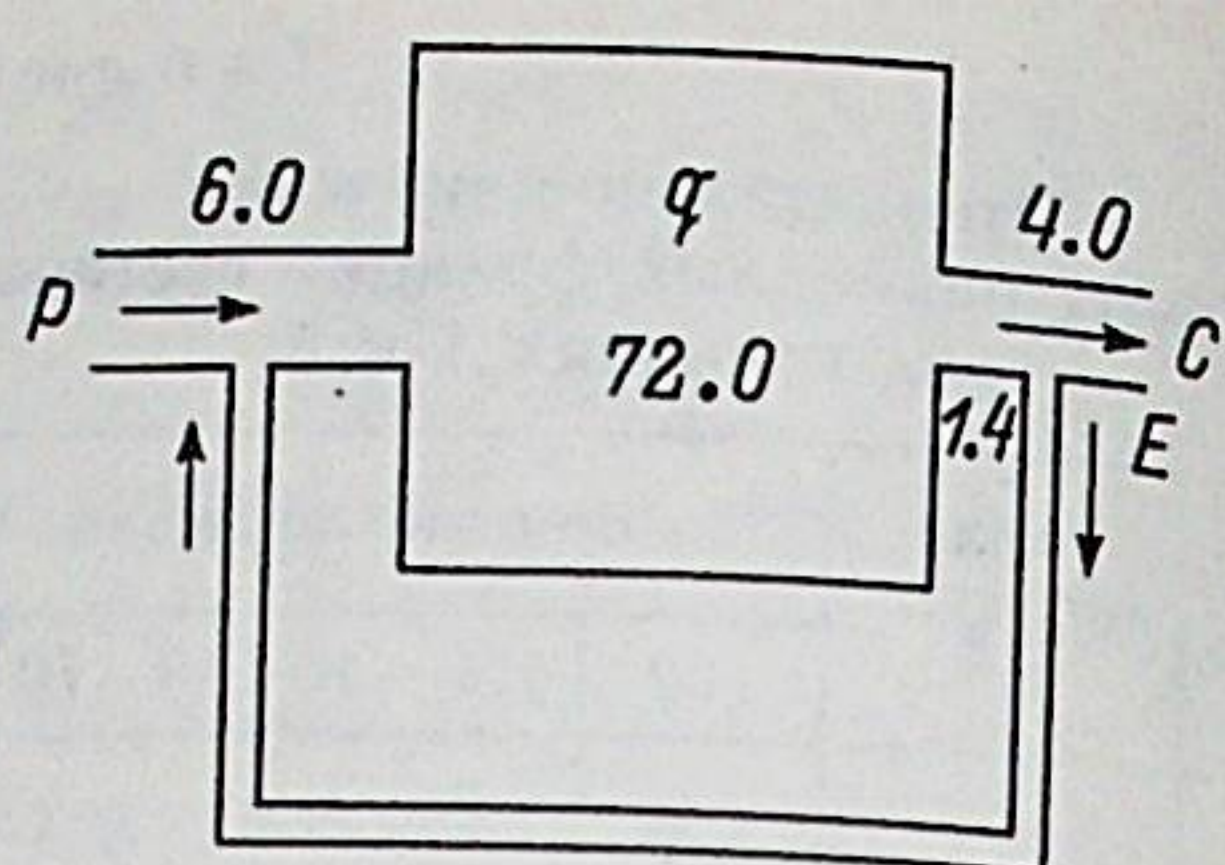


Рис. 44. Круговорот фосфора в планктоне (мгР/м² · сут).
Обозначения как в табл. 44.

ные возможности озера в течение вегетационного сезона при отсутствии заметных источников эвтрофирования.

Рассмотренные здесь соотношения между первичной продукцией, скоростью потребления сестона и его минерализации подтверждаются тем, что максимальное летнее содержание хлорофилла в планктоне лимитируемых фосфором водоемов находится в тесной корреляции с количеством фосфора в воде во время весенней циркуляции в озерах Японии (Sakamoto, 1966) и Северной Америки (Dillon, Rigler, 1975; Rigler, 1975). Поэтому количество минерализованного во время зимней стагнации азота и фосфора служит надежной характеристикой биологической продуктивности водоема.

Скорость круговорота органического вещества сестона в разных районах Ладоги рассчитана для поверхностного 10-метрового слоя воды. Статические величины выражены в мгР/м², динамические в мгР/м² · сут. Концентрация сестона, например, в северном районе равна 72 мгР/м². Ско-

Таблица 44

Оборачиваемость фосфора за счет жизнедеятельности зоопланктона в летний период в разных районах Ладожского озера в слое 0—10 м

Район озера	q, мгР/м ²	C, мгР/м ² × сут	q/C, сут ⁻¹	E, мгР/м ² × сут	P/E, сут ⁻¹	P, мгР/м ² × сут	q/P, сут ⁻¹	Фосфор минеральный, мгР/м ²
Южный								
Волховская губа *	160	12	13	5.1	4	20	8	230
озерная часть	125	11	11	5.0	3	17	7	60
Центральный	85	12	7	4.2	9	38	3	30
Северный озерный	72	4	18	1.4	4	6	12	30

* Данные приведены для слоя 0—8 м.

рость потребления его рачками составляла 4 мгР/м² · сут, или 5.5 % в сутки, а на прирост водорослей тратилось 6 мгР/м² · сут, или 8.3 % в сутки. Ракообразные регенерировали 1.4 мгР/м² · сут и тем самым удовлетворяли суточные потребности фитопланктона на 23.3 %, а потребляли в сутки 5.5 % сестона (рис. 44). Следует обратить внимание на то, что скорость потребления органической взвеси ракообразными в целом медленнее, чем скорость ее пополнения, что указывает на значительную роль в круговороте других планктонных животных или иных источников биогенных элементов (табл. 44). При равновесном состоянии системы за сутки все животные используют для питания в Волховской губе, озерной части южного, в центральном и северном озерном районах соответственно 12.5, 14.3, 33.3 и 8.3 % взвеси, и если с такой же скоростью будет идти ее пополнение, то весь запас сестона полностью может «обновиться» соответственно за 8, 7, 3 и 12 сут. Вероятно, эти величины могут характеризовать время оборота фосфора за счет жизнедеятельности планктонных ракообразных в верхнем 10-метровом слое, в среднем по озеру равное 7.5 сут. Если летний период длится около 60 сут, а весь вегетационный — около 120, то оборачиваемость фосфора составит около 16 раз за сезон.

Несмотря на многие допущения, принятые в проведенных расчетах, очевидно, что ракообразные, составляющие около 10 % в сестоне, имеют большое значение в круговороте фосфора. Ориентировочная оценка роли коловраток в трансформации ве-

щества показала, что с учетом этих животных весь зоопланктон потребляет значительно больше органической взвеси, и в таком случае пищевые потребности животных будут довольно близки к величинам первичной продукции.

Таким образом, для глубоководной холодной части Онежского озера скорость круговорота органической взвеси и минерального фосфора равна 42—68 сут, в мелководной губе 14, а в среднем по Ладожскому озеру 7.5 сут, или в среднем за сезон при его длительности в 120 сут оборачиваемость составит соответственно 2—3, 9 и 16 раз. Голтерман (Golterman, 1975) для разных озер мира приводит цифры, равные 10—40, что при вегетационном сезоне в 120—150 сут составит 3—15 сут. Время оборота взвешенного фосфора в трофогенном слое эвтрофного оз. Саммамиси весной равнялось 4.8, летом 14 сут (Birch, Spyridakis, 1981). В эпилимнионе оз. Онтарио, в котором фосфор контролирует развитие фитопланктона, время его оборота очень мало — менее 1 сут (Scavia, 1979). В мезотрофном оз. Вехтен оно равнялось в летний период порядка 3 сут (Gulati et al., 1982). Эта величина получена на основе сопоставления скоростей фотосинтеза и минерализации зоопланктоном органической взвеси. Следовательно, большое время оборота органического вещества характерно для олиготрофных холодноводных озер, которое уменьшается с повышением трофности водоема. Высокий уровень продуктивности поддерживается интенсивным круговоротом биогенных элементов или их поступлением с водосбора.

5.4. ТРОФОМЕТАБОЛИЗМ ПЛАНКТОНА — ОСНОВА, ОБЪЕДИНЯЮЩАЯ ЕГО В ЕДИНОЕ ЦЕЛОЕ

Сравнение потребления фитопланктона животными и обеспеченности водорослей регенерированным ракообразными фосфором показало, что в олиготрофных водоемах рацион зоопланктона в среднем за сезон близок к первичной продукции, основная

часть которой синтезируется за счет выделения зоопланктоном биогенных элементов (рис. 45). С увеличением биологической продуктивности относительная роль планктонных животных снижается и потребности водорослей в биогенах удовлетворяются за счет

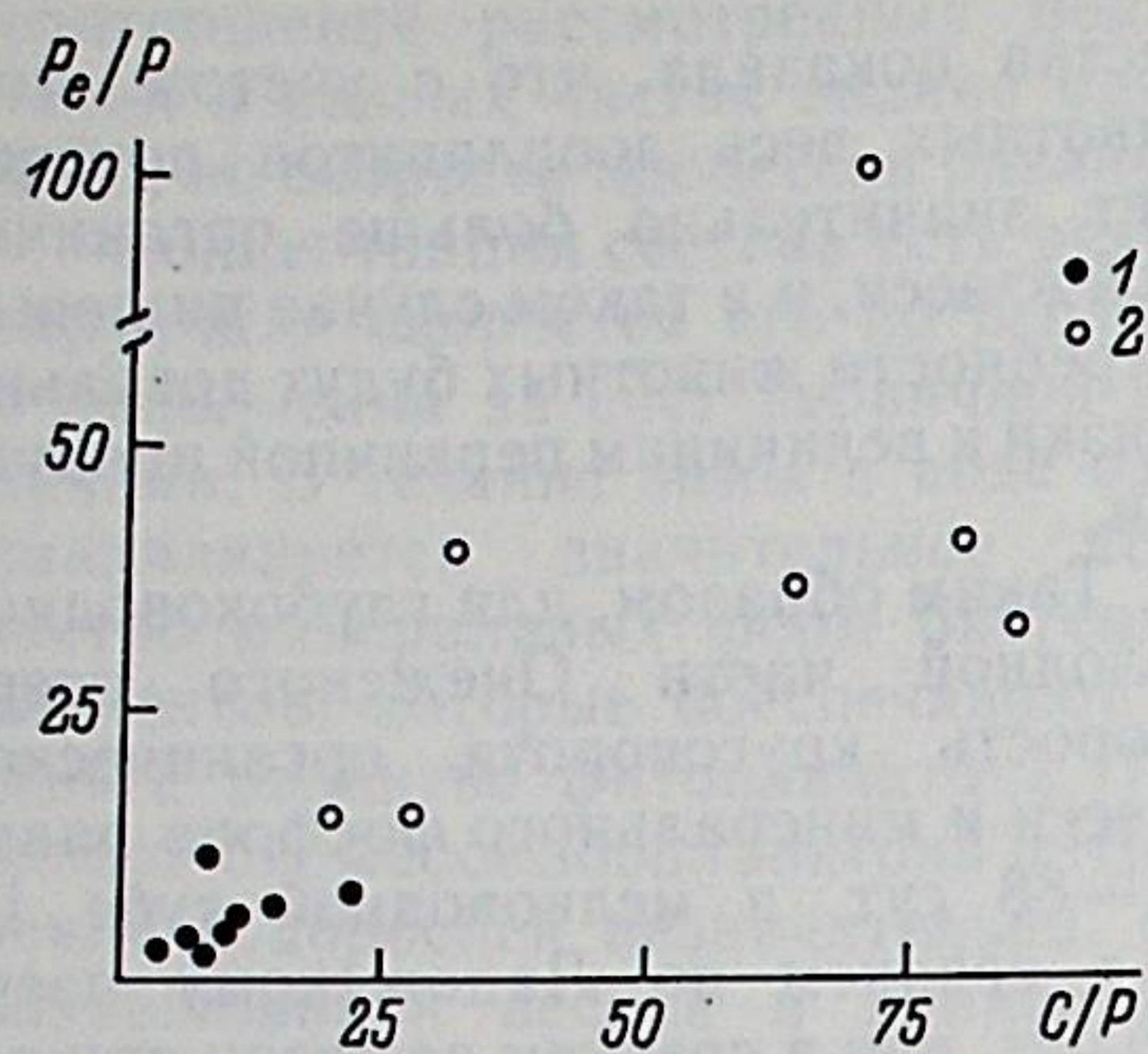


Рис. 45. Доля рациона (C/P, %) и первичной продукции, образуемой за счет экскретированного ракообразными фосфора (P_e/P , %), от общей первичной продукции в эвтрофируемых (1) и неэвтрофируемых (2) водоемах.

их поступления с водосбора, минерализации донных осадков и других источников. Следовательно, зоопланктон служит очень важным звеном в трансформации вещества тех водоемов, в которых мало поступление азота и фосфора из внешних источников. Интересные данные по 31 водоему, исследованному по Международной биологической программе, привели Голтерман и Коуве (Golterman, Kouwe, 1980). Они подсчитали, какое время имеющийся в воде запас минерального фосфора может поддерживать фотосинтез, измеренный в озерах и водохранилищах, при условии, что в водорослях $C:P = 60$ и отсутствует его минерализация. Оказалось, что в 7 озерах его хватит менее чем на 1 сут, а в оз. Джорж (Уганда) всего лишь на 4 ч. Напомним, что в специальных исследованиях определена способность зоопланктона регенерировать почти весь азот и фосфор в этом озере (Gapf, Blazka, 1974). В течение 1—5 сут весь фосфор потребится фитопланктоном в 10 озерах, 5—20 сут — в 5 озерах, а в других водоемах запас фосфора исчерпался бы за более продолжительный срок. С этой точки зрения можно рассмотреть данные, собранные на озерах, которые обрабатывались полихлорпирином (ПХП) (Гутельмахер, Лаврентьева, 1983).

Известно, что это вещество действует губительно на гидрофауну. На опытных озерах северо-запада СССР было установлено, что ПХП в концентрациях 0.07—0.17 мг/л убивает за короткий срок ихтиофауну, планктонных и донных беспозвоночных (Бурмакин, 1963; Владимирова, 1963). На фитопланктон это соединение оказывало избирательное действие, которое выражалось в том, что из его состава выбывали только крупные жгутиковые формы (Лаврентьева, 1967, 1977). На остальные виды водорослей, как было показано в лабораторных опытах и при измерении фотосинтеза в природных условиях, указанные концентрации ПХП не оказывали ингибирующего действия (Лаврентьева, 1967, 1976; Рассашко, 1970). От момента действия ПХП до детоксикации водоема, которая наступает в течение промежутка времени от месяца до года, имеет место развитие фитопланктона в отсутствие зоопланктона. Эту ситуацию мы попытались проанализировать на примере 2 водоемов.

Озеро Двойное, расположенное на Карельском перешейке, имеет площадь 15 га, максимальную глубину 23.0 м, среднюю — 4.8 м. Вода озера характеризуется низкой минерализацией (26.0 мг/л) и кислой активной реакцией (среднегодовое $pH = 5.4$). Фитопланктон озера в естественном состоянии был представлен небольшим числом видов с преобладанием золотистых и диатомовых. Сезонная динамика биомассы имела один пик, образуемый золотистыми (*Dinobryon bavaricum*) и диатомовыми (*Tabellaria fenestrata*, *Melosira islandica*, *Asterionella formosa*), который приходился на раннее лето (июнь). Среднегодовая биомасса альгофлоры была около 1 мг/л, первичная продукция около 50 гС/м² за вегетационный сезон. P/B-коэффициент водорослей за этот период равнялся 80. Биомасса зоопланктона в середине лета составляла 1.37 г/м³. Среди планктонных животных доминировали коловратки (*Notolca longispina*, *Keratella cochlearis*, *Asplanchna* sp.), науплиальные и копеподитные стадии циклопов и диап-

томусов и ветвистоусые рачки *Bosmina coregoni*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Daphnia longispina*, *Ceriodaphnia* sp. Водоем характеризуется как полигузмозный и низкопродуктивный.

Озеро Мостище находится в Псковской обл. Оно имеет площадь 12 га, максимальную глубину 7.2 м, среднюю — 3.4 м. Вода в озере тоже с низкой минерализацией (15.2 мг/л) и имеет среднегодовую величину pH , равную 5.0. Фитопланктон озера в естественном состоянии характеризовался бедным видовым составом с преобладанием пирокитовых и протококковых. Сезонная динамика биомассы имела один пик в начале лета благодаря развитию перидиниевых (*Glenodinium palustre*) и протококковых (*Oocystis solitaria*). Среднегодовая биомасса водорослей составляла около 0.1 мг/л, первичная продукция — 50 гС/м² за вегетационный сезон. Годовой P/B-коэффициент фитопланктона имел величины порядка 150. Биомасса зоопланктона в этом водоеме в начале лета перед обработкой его ПХП была 0.74 г/м³. Видовой состав планктонных животных был представлен коловраткой *Kellicottia longispina*, веслоногими *Eudiaptomus glaciloides*, *Mesocyclops leuckarti* и ветвистоусыми ракообразными *Diaphanosoma brachyurum*, *Holopedium gibberum*, *Ceriodaphnia quadrangula*. Водоем характеризуется как мезогумозный и низкопродуктивный.

На оз. Двойном были установлены 2 станции, расположенные в разных плесах, на оз. Мостище — 1 в центре водоема.

Для определения видового состава, численности и биомассы фитопланктона в исходном состоянии брали пробу воды с поверхности, на глубине 3 и 6 м и рассчитывали средневзвешенную величину биомассы на единицу объема. После внесения ПХП в концентрации около 0.10 мг/л через каждые 3—7 дней учитывали те же показатели.

Основу биомассы фитопланктона (0.81 мг/л) оз. Двойного за день до внесения ПХП (16 VII 1964) составляли диатомовые при доминировании

Tabellaria fenestrata. Среди мелких форм отмечена *Merismopedia tenuissima* (биомасса 10 мкг/л) и 5 видов зеленых — *Chlamydomonas monadina*, *Oocystis lacustris*, *Ankistrodesmus longissimus*, *Sphaerocystis Schroeterii*, *Dictyosphaerium pulchellum* с одинаковой концентрацией — около 1 мкг/л. После внесения ПХП *Tabellaria fenestrata* через 3 дня достигла максимума развития, а затем ее вегетация пошла на убыль в соответствии с обычной сезонной динамикой, а 2 вида водорослей, характеризующиеся наиболее мелкими клетками, — *Merismopedia tenuissima* и *Dictyosphaerium pulchellum* — начали активно размножаться. Так, на следующий день (18 VII) биомасса *Merismopedia tenuissima* возросла в 2, а через 3 сут в 4—5 раз. Максимальная концентрация этого вида была отмечена на 10-е сутки — около 100 мкг/л. Затем она постепенно снизилась и к 20-м суткам (7 VIII) составила 20 мкг/л. Такая же динамика развития наблюдалась у *Dictyosphaerium pulchellum*, биомасса которого с 1 мкг/л за 20 сут возросла до 170 и 380 мкг/л (рис. 46).

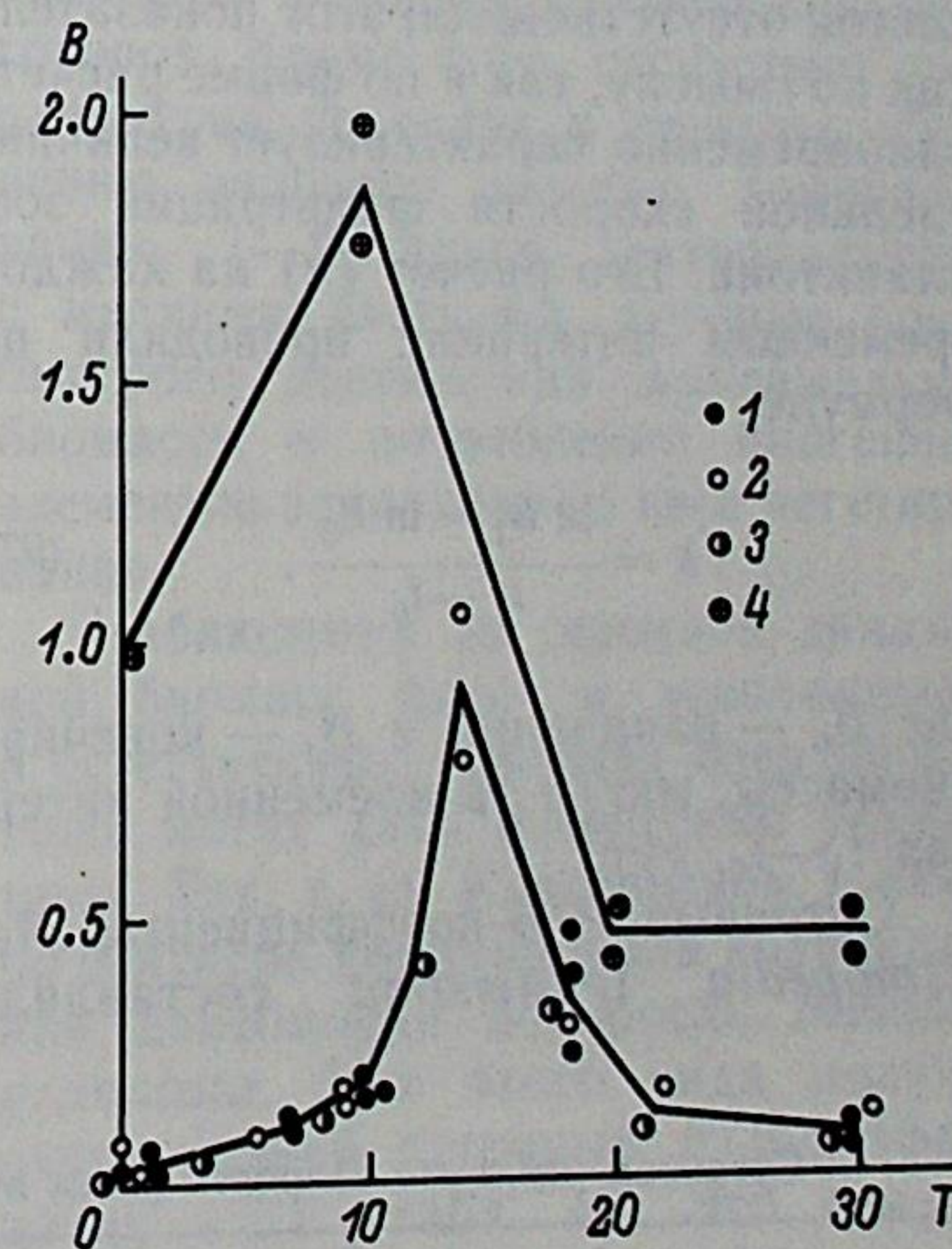


Рис. 46. Развитие фитопланктона в отсутствие зоопланктона в мезотрофных озерах Двойное (1), Мостище (2), Ленивец (3) и в эвтрофном оз. Выселки (4).

По оси абсцисс — время (T, сут); по оси ординат — биомасса (B, мг/л).

Основу биомассы фитопланктона (0.2 мг/л) оз. Мостище в день вне- сения ПХП (10 VI 1966) составлял *Glenodinium palustre* (85 % общей биомассы), субдоминировал *Oocystis solitaria* (15 % от общей биомассы), *Glenodinium palustre* выпал из планктона под влиянием ПХП, а количество *Oocystis solitaria* за 14 сут возросло в 27 раз — с 40 до 1080 мкг/л. Затем оно постепенно снизилось (рис. 46).

Такая же одновершинная форма кривой, характеризующая развитие мелких видов фитопланктона при обработке ПХП, получена и на других озерах, например Линевец и Выселки, для которых имеется значительно меньше данных. Однако в оз. Выселки с более высоким уровнем биологической продуктивности отмечен значительно больший абсолютный прирост биомассы *O. solitaria*, чем в менее продуктивных водоемах (рис. 46).

Подробные наблюдения за изменениями биомассы отдельных видов водорослей в отсутствие зоопланктона на озерах Двойном и Мостище дали возможность рассчитать удельную скорость их роста по восходящей части кривой. При условии, что элиминация клеток отсутствовала, этот показатель как по смыслу, так и по форме расчета одновременно характеризует величину удельной скорости фильтрации зоопланктона. Его расчет (k) на каждом временном интервале проводили по формуле

$$k = \frac{\ln B_1 - \ln B_0}{t_1 - t_0}, \quad (97)$$

где B_0 — начальная и B_1 — конечная биомассы, мкг/л за временной интервал $t_1 - t_0$, сут.

Суточные P/B -коэффициенты *Merismopedia tenuissima* составляли

0.08—0.37, *Dictyosphaerium pulchellum* 0.03—0.57, *Oocystis solitaria* 0.12—0.39. Максимальные значения этого показателя отмечены в оз. Двойном в начале наблюдений, а в оз. Мостище на 9—14-е сутки (табл. 45).

Таким образом, до обработки водоемов ПХП виды водорослей с мелкими клетками имели очень низкую биомассу, которая резко возрастала в отсутствие зоопланктона. Можно предположить, что планктонные животные, интенсивно потребляющие мелкие клетки фитопланктона, сдерживали его рост. В этом случае для поддержания фитопланктона на начальном уровне в отдельные периоды наблюдений скорость фильтрации «мирного» зоопланктона должна была находиться в пределах от 30 до 570 мл/мг сырой массы · сут, что вполне реально для данных трофических условий (табл. 45).

Взаимоотношения фито- и зоопланктона не ограничиваются только потреблением водорослей фильтраторами. Животные имеют большое значение в регенерации биогенных элементов. Когда они отсутствуют в водоеме, водоросли используют имеющийся в воде запас азота и фосфора. Так, для синтезирования максимальной биомассы фитопланктона в оз. Двойном, равной 380, в Мостище 1080 и в Выселках 2030 мкг/л водоросли потребили соответственно 1, 3 и 5 мкгР/л (органический углерод составляет 10 % от сырой биомассы водорослей, отношение С:Р в сухом веществе равно 40). Дальнейшие наблюдения за такими водоемами показали, что развитие фитопланктона продолжается только после восстановления животного населения планктона. Рассмотренные нами данные, по-видимому, пока единственные, ко-

Таблица 45

Суточная удельная скорость роста отдельных видов фитопланктона и их объем

Водоросли	Объем, мкм ³	Временной интервал, сут					
		0—3	0—5	3—10	5—9	9—14	10—20
<i>Merismopedia tenuissima</i>	65	0.37	—	0.08	—	—	—
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i>	65	0.57	—	0.03	—	—	0.06
<i>Oocystis solitaria</i>	290	—	0.14	—	0.12	0.39	—

которые показывают, как развивается фитопланктон в водоеме при отсутствии животных.

Наши данные можно сопоставить с материалами опытов, в которых, наоборот, к природному планктону добавляли животных и следили за продуцированием водорослей. Так, Л. М. Сушеня (19586) один из первых показал, что добавление рачков в экспериментальные склянки, заполненные природной водой, приводит к увеличению интенсивности фотосинтеза прудового и озерного фитопланктона. Р. З. Ковалевская с соавторами (1974) помещали *Daphnia magna* (8—10 мг сырой массы) в 120-миллилитровые склянки с естественным планктоном оз. Баторин, в котором биомасса фитопланктона в период исследований составляла около 20 мг/л. Можно было ожидать снижения величины первичной продукции вследствие выедания водорослей рачками, однако при точной экспозиции опытных склянок не наблюдалось не только значительного уменьшения валового фотосинтеза по сравнению с контролем, но в ряде случаев отмечалось даже его увеличение. Гливич (Gliwicz, 1975) в пластиковые мешки (100 л), заполненные водой из пруда, вносил *Daphnia pulex* (от 3 до 93 экз./л). Через 3—5 сут интенсивность фотосинтеза в этих емкостях возрастала с 2.7 до 8.8 мгО₂/мг хлорофилла · ч. Аналогичные опыты на оз. Кестл проводил Редфилд (Redfield, 1980), который в течение 4 дней измерял первичную продукцию в 220-литровых полиэтиленовых мешках, заполненных озерной водой с естественным дневным и ночным количеством зоопланктона и без него (контроль). В 4 опытах из 5 скорость фотосинтеза превышала контрольную на 4-е сутки в 1.4—2.5 раза.

Интересную особенность продуцирования «зеленой бактерии» *Synechococcus* sp. в естественных условиях 2 биологических очистных прудов при разном соотношении биомасс фито- и зоопланктона наблюдали Н. М. Крюкова и Т. М. Михеева (1981). В одном водоеме биомасса планктонных животных и водорослей была в среднем

за месяц 330 и 12, а в другом соответственно 73 и 292 мг/л. В первом пруду, где биомасса зоопланктона почти в 5 раз больше, часовой P/B -коэффициент равнялся 0.31, а во втором был на порядок ниже.

В наших исследованиях интенсивность фотосинтеза сравнительно мелких видов водорослей была низкой — от 0.03 до 0.57 сут⁻¹ (табл. 45). По обобщенным уравнениям связи между P/B -коэффициентом и объемом клетки в естественных водоемах можно ожидать для *Merismopedia tenuissima* и *Dictyosphaerium pulchellum* (объем клетки 65 мкм³) суточные величины интенсивности фотосинтеза около 4, а для *Oocystis solitaria* (объем клетки 290 мкм³) около 2. Низкая скорость роста водорослей в отсутствие планктонных животных еще раз подтверждает, что сложное и многостороннее взаимодействие фито- и зоопланктона выражается в потреблении животными водорослей, снижении их биомассы. В то же время выделяемые зоопланктоном метаболиты стимулируют фотосинтез и прирост биомассы, т. е. присутствие животных ускоряет биотический круговорот. Кроме того, отсутствие зоопланктона приводит к резкому обеднению видового состава, доминированию 1—2 видов фитопланктона с мелкими клетками, которые после быстрого достижения максимальной биомассы и потребления биогенных элементов заканчивают свое вегетирование.

Наблюдения за сезонной динамикой биомасс фито- и зоопланктона в естественных условиях озер иногда тоже могут дать интересные результаты. Так, в оз. Кургоярском с июня по сентябрь доминировала колониальная диатомовая водоросль *Melosira granulata*. Для этого вида получен очень низкий суточный P/B -коэффициент — 0.1 (табл. 4). Это связано с тем, что рачки-фильтраторы в периоды массового развития этой водоросли (13 и 15 мг/л) не только ее не потребляли, но даже снижали свою биомассу, так как цепочки клеток мешали работе фильтрационных

аппаратов животных. Поэтому цветение мезозои быстро заканчивалось, по-видимому, из-за слабой регенерации биогенных элементов.

Влияние животных на водоросли неоднозначно. Портер (Porter, 1972, 1973) на основе своих опытов, проведенных в пластиковых мешках объемом 0.5 м³ с естественной концентрацией фитопланктона и увеличенной плотностью планктонных животных, констатировала снижение численности большинства видов водорослей в присутствии *Daphnia galeata mendota*, *Diatomus minutus*, *Cyclops scutifer*, *Epischura lacustris*. Портер отмечает также, что некоторые водоросли, имеющие слизистую оболочку (сине-зеленые *Aphanothece elabens*, *Chroococcus limneticus*, *Dactylococcopsis smithii*, зеленые *Sphaerocystis Schroeteri*, *Elakatothrix helatinosa*), при прохождении через кишечник остаются неповрежденными. Слизистые колонии *Sphaerocystis Schroeteri* и *Elakatothrix gelatinosa* потребляются дафниями, но не усваиваются. При прохождении через кишечник колонии дробятся на мелкие части, увеличивается поверхность контакта водорослей с водой, что, по ее мнению, способствует в дальнейшем их ускоренному размножению. Численность этих водорослей в эксперименте всегда возрастала в присутствии животных.

Многие авторы и ранее отмечали, что большое количество клеток водорослей проходит через кишечник непереваренным (Naumann, 1923; Рылов, 1930; Родина, 1950). Однако как это может отразиться на естественной популяции фитопланктонного сообщества, впервые рассмотрела Портер (Porter, 1975, 1976). Она показала, что при скормлении дафниям смеси 2 видов водорослей не усваиваемые рачками слизистые колонии *Sphaerocystis Schroeteri*, еще находясь в кишечнике, могут потреблять биогены и метаболиты, выделяемые при усвоении дафниями *Ankistrodesmus falcatus*, меченного радиоактивным фосфором. По мнению Портер, прохождение через кишечник стимулирует развитие слизистых колониальных водорослей.

Верс и Зарет (Weers, Zaret, 1975) отметили увеличение численности некоторых одноклеточных Chlorophyta и жгутиковых, не принадлежавших к слизистым колониальным водорослям, в присутствии потребителей. Поэтому все виды водорослей по отношению к зоопланктону делят на потребляемые, увеличивающие свою численность в присутствии рачков и безразличные к их присутствию (Porter, 1973; Крючкова, Рыбак, 1981).

В этих исследованиях рассмотрены возможные взаимоотношения между фито- и зоопланктоном. Однако эти взаимоотношения значительно усложняются, если в планктонном сообществе присутствуют беспозвоночные хищники. Это показано Лампертом (Lampert, 1978) на Боденском озере, где, как и на других озерах умеренной зоны, ежегодно наблюдается весеннее цветение воды, прекращающееся в начале лета. Он объяснил это явление, изучая трофические связи между минеральным фосфором, водорослями, дафниями и циклопами. В середине весны, до установления стратификации содержание фосфатного фосфора в воде равно около 50 мкг/л. Начинает развиваться фитопланктон, состоящий из мелких клеток *Stephanodiscus hantzschii*, *Cryptomonas* и жгутиковых. Количество хлорофилла в воде возрастает до 35 мкг/л, а прозрачность и количество минерального фосфора снижается соответственно до 1 м и 2—3 мкг/л. В зоопланктоне доминируют взрослые особи *Cyclops vicinus* — 15 экз./л. При высокой удельной рождаемости дафний (0.3 сут⁻¹) их численность контролируется хищниками: она в 10 раз ниже, чем таковая циклопов. В мае *C. vicinus* дает новую генерацию и в планктоне появляются науплии и копепоиды. В этот период дафнии достигают пика развития — 60 экз./л. Расчетные величины пищевых потребностей дафний и младших возрастных стадий циклопов показывают, что они равны или даже превосходят значения первичной продукции.

Поэтому в начале лета содержание хлорофилла снижается до 5 мкг/л,

прозрачность возрастает до 6—8 м, а количество минерального фосфора увеличивается до 20—30 мкг/л. Затем после паузы в планктоне появляются старшие копепоиды и взрослые особи циклопов, которые в июле опять снижают численность дафний. Следовательно, биомасса мелких водорослей контролируется дафниями, дафнии — половозрелыми циклопами, которые опосредованно поддерживают развитие весеннего цветения. Регуляция цветения фитопланктона в зал. Наррагансетт тоже связана с сезонной динамикой развития хищника — гребневика *Mnemiopsis leidyi*, который влияет на численность водорослей опосредованно, через выедание зоопланктона (Deason, Smauda, 1982).

В действительности трофические взаимоотношения в планктоне еще сложнее, поскольку наряду с беспозвоночными хищниками в водоеме имеются рыбы. При высокой плотности рыб происходит смена доминирующих видов ракообразных и изменение их размерной структуры в сторону уменьшения средней массы зоопланктеров, так как рыбы постоянно выедают более крупных рачков. Это явление, впервые замеченное Грбачеком (Grbacek, 1962), стало основой теории размерной избирательности питания гидробионтов (Brooks, Dodson, 1965) и постоянно отмечается при изучении влияния рыб на зоопланктон (Гиляров, 1982). С массой тела животных количественно связаны скорости питания и выделения биогенных элементов. Интенсивность этих процессов ускоряется при снижении индивидуальной массы организмов, и, следовательно, скорость круговорота веществ возрастает. Это можно показать на конкретном примере, в котором качественные трофометаболические связи между отдельными компонентами планктона (рис. 1) выражены количественными характеристиками, выясненными в данной монографии.

Предположим, что в мезотрофном озере со средней глубиной 5 м и биомассой зоопланктона 2 г/м³ средняя длина тела зоопланктеров снизилась с 1.2 (I вариант) до 0.8 (II вариант)

Таблица 46
Расчет эколого-физиологических показателей зоопланктона ($V=2$ г/м³) и рыб ($W=10$ г) для водоема со средней глубиной 5 м и температурой воды 20 °С

Показатель	Расчетные величины	
	I вариант	II вариант
Длина тела рачка, мм	1.2	0.8
Сырая масса рачка, мг	0.128	0.040
Численность, экз./м ³	15000	50000
Продукция, мгС/м ³ · сут	10.88	13.00
P/B-коэффициент, сут ⁻¹	0.108	0.130
Скорость фильтрации, л/м ³ · сут	400	520
Рацион рыб, мгС/экз. × сут	80	80
Численность рыб, экз./м ²	55	65
Биомасса рыб, кг/га	0.69	0.81
Экскреция зоопланктона, мгР/м ² · сут	6900	8100
Экскреция рыб, мгР/м ² × сут	69	81
	2.40	3.15
	0.088	0.104

Примечание. Рацион рыб рассчитан по балансовому равенству: при $K_2=0.5$, усвояемости пищи, равной 0.8, и скорости потребления кислорода по уравнению для лососевых (Алимов, 1979).

мм, а масса с 0.128 до 0.040 мг (табл. 46). Расчет скорости продуцирования, экскреции минерального фосфора, а также фильтрации воды показывает, что интенсивность процессов с уменьшением массы в данных пределах ускоряется на треть. При этих условиях и допущении, что вся продукция рачков потребляется рыбой, за счет зоопланктона можно удовлетворить пищевые потребности рыб-планктонофагов со средней массой 10 г в количестве 69 и 81 кг/га (табл. 46). В зависимости от плотности посадки рыб их влияние на процессы в водоемах может быть разным (Bartell, Kitchell, 1978; Bartell, 1981), но то, что интенсивность процессов возрастает, не подлежит сомнению. Поэтому обезрыбление небольшого шведского озера привело к снижению первичной продукции на 90 % и изменению таких связанных с ней показателей, как величины активной реакции воды с 8 до 7, увеличению прозрачности в 2—3 раза. Отмеченные изменения связаны с замедлением скорости круговорота (Stenson et al., 1978). Поэтому

важно понимать, что в водоемах с избыточным развитием фитопланктона его устранение путем выращивания питающихся водорослями рыб, например толстолобика, не может привести к ограничению первичной продукции (Винберг, 1977а). В действительности выращивание толстолобика в лучшем случае может способствовать более эффективной утилизации избыточной биомассы фитопланктона, но не ограничивает его продукцию. Даже при самом благоприятном кормовом коэффициенте только малая часть потребленных и усвоенных биогенных элементов входит в состав прироста (продукции) рыб. Большая часть потребленной и усвоенной пищи минерализуется в процессе обмена, а содержащиеся в ней биогенные элементы возвращаются в воду в виде легкоусвояемых планктонными водорослями соединений. В результате скорее можно ждать увеличения скорости круговорота биогенных элементов, повышения P/B -коэффициента фитопланктона и стимуляции первичной продукции, чем ее ограничения. Оздоровлению водоема может способствовать изъятие азота и фосфора, заключенных в рыбе. Но даже при значительно большем, чем в других гидробионтах, содержании в рыбе фосфора — 0.4 % от сырой биомассы (Винберг, Ляхнович, 1965; Bull, Mascau, 1976), она составляет малую долю от общего фосфора. Используя тот же пример (табл. 46), легко подсчитать, что при численности 0.69 экз./м² и биомассе 0.69 г/м² доля фосфора, заключенного в рыбе, составляет 560 мкгР/м³, или 0.56 мкгР/л. При содержании общего фосфора в воде мезотрофного водоема в количестве

около 50 мкгР/л на долю рыбы приходится всего 1 %. Однако в некоторых случаях рыба как депо биогенных элементов может играть важную роль. Так, снижение продуктивности оз. Дальнего, расположенного на Камчатке, в котором трупы отмерших производителей тихоокеанских лососей служат удобрением, объясняется заходом недостаточного количества рыбы. Это оказывает не только прямое отрицательное воздействие на ее численность, но одновременно вызывает глубокие изменения в круговороте веществ в озерах, которые косвенным образом, через кормовую базу, могут дополнительно снижать эффективность воспроизводства (Крохин, 1959).

Большое значение животных высших трофических уровней в стабилизации всего сообщества планктона показано неоднократно в модельных опытах (Hurlbert et al., 1972; Neill, 1975). В естественных условиях оз. Сиверсон, в котором ежегодные зимние заморы приводят к гибели всей рыбы, Шиндлер с соавторами (Schindler et al., 1972) наблюдали резкие чередующиеся колебания сезонной динамики биомассы фито- и зоопланктона, что обычно не отмечается в присутствии рыбы. Следовательно, значение любого организма в функционировании экосистемы нельзя рассматривать отдельно от тех отношений, которыми он прямо или косвенно связан с другими компонентами. Очевидно, что фотосинтез, в результате которого происходит образование органического вещества, обогащение воды кислородом, есть свойство планктона в целом, а рыбопродуктивность — функция всего водоема.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В современной гидробиологии, как и в большинстве других наук, происходит быстрое накопление экспериментальных данных, результатов полевых наблюдений и другой важной и необходимой информации. Значение эмпирических данных многократно возрастает, когда на их основе создаются теоретические положения, стимулирующие дальнейшие исследования. Именно такая попытка и была предпринята в данной работе при рассмотрении метаболизма планктона как единого целого. Это позволило обобщить в рамках одной проблемы полученные с помощью разнообразных методов на морских и пресных водах результаты по скорости фотосинтеза массовых видов фитопланктона, питания зоопланктона, экскреции им минерального фосфора и включения его вновь в биотический круговорот. Такой подход дал возможность подвести определенные итоги исследований взаимодействия компонентов планктона и заострить внимание на нерешенных вопросах.

При изучении роли отдельных видов фитопланктона в общей продуктивности с помощью автордиографического метода нами была измерена скорость фотосинтеза почти 100 массовых видов пресноводных и морских водорослей и получены количественные связи между скоростью, интенсивностью продуцирования органического вещества и объемом клетки. Интенсивность фотосинтеза изменяется почти обратно пропорционально корню квадратному из величины объема клетки. Дальнейшее уточнение

этой связи должно идти по пути определения содержания органического углерода в клетках фитопланктона. Найденные количественные связи показывают, что единица биомассы водорослей с малыми размерами клеток значительно продуктивнее, чем с крупными, независимо от их видовой принадлежности. Поэтому синезеленые и хлорококковые с мелкими клетками имеют более высокие P/B -коэффициенты, чем крупные диатомовые и пиропитовые. Благодаря высокой удельной скорости роста фитопланктона с малыми размерами клеток создается кормовая база для «мирного» зоопланктона, у которого фильтрационный аппарат приспособлен для улавливания мелкоразмерной взвеси. Размер потребляемых частиц пресноводными и морскими ракообразными зависит от длины их тела и находится в пределах от 1 до 100 мкм. У рачков с длиной тела 1 мм оптимальный размер потребляемых частиц составляет около 20 мкм, у более крупных, особенно морских, он значительно больше. Большинство ракообразных механически фильтруют природную взвесь и потребляют ту ее часть, которая имеет максимальную концентрацию. Крупные веслоногие рачки способны активно захватывать пищевые объекты большого размера. Соотношение водорослей, бактерий и детрита в рационах животных в природных условиях находится на начальной стадии изучения. Было показано, что роль водорослей в рационе животных возрастает от олиготрофных к эвтрофным водам, а детрита, наоборот,

уменьшается, что хорошо соответствует относительному значению этих компонентов в сестоне вод разной продуктивности. Доля бактерий в питании зоопланктона значима в высокоэвтрофных водоемах при разложении автохтонного и аллохтонного органического вещества. Особое внимание необходимо обратить на разработку прямых методов изучения питания рачков естественным детритом.

Концентрация пищи сильнее других факторов влияет на скорость фильтрации. Для обеспечения пищевых потребностей фильтраторы зоопланктона в олиготрофных, мезотрофных и эвтрофных водах за сутки облавливают объемы воды, равные соответственно 600—250, 250—150 и 150—25 мл/мг сырой массы. При одинаковых биотических и абиотических условиях скорости фильтрации воды пресноводных и морских ракообразных близки. Обитая в разных водоемах и обычно доминируя в зоопланктоне, они за сутки способны обловить от 5 до 90 % объема водной массы или осветлить ее почти за 1—20 сут.

Животные в результате своей жизнедеятельности минерализуют и выделяют низкомолекулярные соединения биогенных элементов. Получена зависимость между скоростью экскреции фосфора и массой тела ракообразных. С увеличением массы животных количество выделенного фосфора возрастает почти с той же скоростью, что и потребление кислорода. Показано, что наиболее вероятное и часто получаемое в опытах содержание фосфора в сухой массе рачков находится в пределах от 1.0 до 1.5 %. При таком содержании фосфора в теле относительные показатели энергетического и фосфорного обмена в организмах рачков почти равны. Это дало возможность разработать и применить метод оценки роли ракообразных в регенерации фосфора.

Исследование отдельных звеньев биотического круговорота взвешенных органических веществ показало, что его скорость в олиготрофных озерах очень низка. Время оборота всего

сестона в летний период составляло 42—68 сут, т. е. сестон обновлялся всего лишь 2—3 раза за вегетационный сезон, а в более продуктивных водах эта величина возрастала до 9—16 раз. Следовательно, олиготрофные воды характеризуются низкими скоростями биотических процессов, а мезотрофные и эвтрофные — высокими. Это связано с тем, что биомассы фито- и зоопланктона и других компонентов экосистемы в низкопродуктивных водах малы. Они возрастают с увеличением биологической продуктивности.

Значимость проведенных исследований возрастает, если учесть, что антропогенное воздействие на гидросферу усиливается и под его влиянием формируется большая часть стока суши. Мировой природный поток, например, фосфора снизился с 6 в 1900 г. до 3 млн. тР/год в 1980 г., а антропогенный вырос с 1 до 10 млн. тР/год соответственно (Коплан-Дикс, 1983). Поэтому функционирование ненарушенных водных экосистем служит эталоном сбалансированности взаимоотношений между организмами. В водоемах, не подверженных антропогенному эвтрофированию, зоопланктон играет основную роль в элиминации органической взвеси и регенерации фосфора. Он потребляет в летний период за сутки от 40 до 90 % от общей первичной продукции и обеспечивает такой же прирост фитопланктона за счет регенерации биогенных элементов. Скорости продуцирования водорослей, питания ракообразных и экскреции ими минерального фосфора сбалансированы и взаимосвязаны между собой. В отсутствие зоопланктона интенсивность фотосинтеза снижается, а при высокой его концентрации значительно возрастает.

Совершенно другая ситуация складывается при эвтрофировании, когда развитие фитопланктона определяется поступлением биогенных элементов с водосбора. В этом случае зоопланктон в летний период за сутки потребляет не более 10—20 % первичной продукции и столько же регенерирует необходимого для фотосинтеза

минерального фосфора. При столь малом значении зоопланктона в биотическом круговороте эвтрофируемых водоемов планктонные животные не ограничивают развитие водорослей, что приводит к их цветению и вторичному загрязнению вод. Роль бактерий в минерализации биогенных элементов пока остается неизученной.

Экспериментальное изучение взаимоотношений между фито- и зоопланктоном позволило выяснить механизмы связей, часто определяющие динамику развития массовых видов водорослей и рачков в водоемах. Виды фитопланктона с одиночными клетками малых размеров в летний период редко преобладают по биомассе, даже несмотря на высокую скорость их продуцирования, так как выедаются фильтраторами, а крупные или колониальные формы — обычные доминанты альгофлоры большинства водоемов.

Антропогенное воздействие на водоемы и его последствия трудно предсказуемы, а взаимоотношения между организмами могут служить теми необходимыми индикаторами,

которые раньше других свидетельствуют о возможных нарушениях в экосистеме. Необходимо дальнейшее изучение биотических связей между организмами не только планктона, но и других сообществ водных экосистем. Следовательно, выяснение механизмов взаимоотношений между организмами в естественных условиях и те нарушения, которые происходят в результате антропогенных воздействий, должны стать одним из основных направлений развития современной гидробиологии.

Таким образом, проведенные исследования, в основу которых положены экосистемная и аутоэкологическая методологии, дали количественные представления о биотическом круговороте в планктоне и об участии в нем живых организмов. Сделан важный шаг в понимании механизмов взаимоотношений между растительным и животным населением пресных и морских вод, благодаря которым создается биологическая продуктивность и осуществляются процессы самоочищения и формирования чистой воды.

- Аксенова Е. И., Богучарскова Г. И., Зозулина М. И. Роль фито- и бактериопланктона в питании доминирующих ветвистоусых ракообразных Нижнего Дона. — Гидробиол. журн., 1969, т. 5, № 5, с. 41—48.
- Алимов А. Ф. Обзор исследований по биологической продуктивности донных животных в пресноводных водоемах Советского Союза (из итогов Международной биологической программы). — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1975, № 1, с. 94—103.
- Алимов А. Ф. Интенсивность обмена у водных пойкилотермных животных. — В кн.: Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979, с. 5—20.
- Андроникова И. Н. Количественная оценка участия зоопланктона в процессах самоочищения на примере озера Красного. — В кн.: Гидробиологические основы самоочищения вод/Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1976, с. 30—35.
- (Андроникова И. Н.) Andronikova I. Estimation of the role of zooplankton in the processes of selfpurification. — Verh. Int. Ver. Limnol., 1978, vol. 20, N 2, p. 1022—1025.
- Антипова Н. Л., Закоренко Г. Ф. К вопросу об определении суточной продукции некоторых видов байкальского фитоопланктона. — Изв. Биол.-геогр. НИИ при Иркут. ун-те, 1971, т. 25, № 1, с. 20—29.
- Арашкевич Е. Г. Продолжительность переваривания пищи у морских копепод. — Тр. Ин-та океанологии, 1975, т. 102, с. 351—357.
- Арашкевич Е. Г., Флинт М. Б., Пельмский А. Г. Качественная характеристика питания массовых видов зоопланктона Перуанского прибрежного района. — Океанология, 1982, т. 22, № 4, с. 645—651.
- Афанасьева Э. Л., Мессинева М. А. К вопросу о взаимодействии бактерио- и зоопланктона в олиготрофных водоемах. — Вод. ресурсы, 1981, № 4, с. 180—184.
- Балушкина Е. В., Винберг Г. Г. Зависимость между массой и длиной тела у планктонных животных. — В кн.: Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979, с. 169—172.
- Беклемишев К. В. Питание некоторых массовых планктонных копепод в дальневосточных морях. — Зоол. журн., 1954, т. 33, вып. 8, с. 1210—1230.
- Беляцкая Ю. С. Количественные данные по бактериальному питанию зоопланктона. — В кн.: Биологические основы рыбного хозяйства на внутренних водоемах Прибалтики. Минск, 1964, с. 277—282.
- Бикбулатов Э. С. Химический состав органического вещества фитопланктона. — Тр. Ин-та биологии внутр. вод, 1979, № 37/40, с. 151—158.
- Биохимическая трофодинамика в морских прибрежных экосистемах/ Под ред. К. М. Хайлова. Киев, 1974. 176 с.
- Богатова И. Б. Питание дафний и диаптомусов в прудах. — Тр. ВНИИПРХ,¹ 1965, т. 13, с. 165—178.
- Богатова И. Б. Экспериментальное исследование питания *Daphnia longispina* O. F. Müller и *Daphnia pulex* (de Geer). — Тр. ВНИИПРХ, 1966, т. 14, с. 83—94.
- Богатова И. Б. К вопросу о питании *Moira rectirostris* (Leydig). — Тр. ВНИИПРХ, 1967, т. 15, с. 106—116.
- Богатова И. Б. Питание и пищевые отношения *Bosmina longirostris* (O. F. Müller), *Ceriodaphnia quadrangula* (O. F. Müller) и *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin) в прудах. — В кн.: Сб. н.-и. работ ВНИИПРХ. М., 1969, № 2, с. 72—89.
- Богатова И. Б. Питание и пищевые взаимоотношения массовых форм прудового зоопланктона. — Тр. ВНИИПРХ, 1971, т. 17, с. 17—35.
- Богоров В. Г. Роль планктона в обмене веществ в океане. — Океанология, 1969, т. 9, вып. 1, с. 156—161.
- Бульон В. В. Первичная продукция планктона в Тюпском заливе озера Иссык-Куль. — В кн.: Гидробиологические исследования на реке Тюп и в Тюпском заливе озера Иссык-Куль/ Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1977, с. 20—30.
- Бульон В. В. Взаимосвязь между содержанием хлорофилла «а» в планктоне и прозрачностью воды по диску Секки. — Докл. АН СССР, 1977, т. 236, № 2, с. 505—508.
- Бульон В. В. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Фитопланктон и его продукция/Гос. НИОРХ.² Л., 1981. 32 с.
- Бурмакин Е. В. Летальные концентрации полихлорпинена для некоторых пресноводных рыб. — Изв. Гос. НИОРХ, 1963, т. 55, с. 26—29.

¹ Здесь и далее ВНИИПРХ — ВНИИ прудового рыб. хоз-ва.

² Здесь и далее Гос. НИОРХ — Гос. НИИ озерного и речного рыб. хоз-ва.

- Вардапетян С. М. Трофические связи хищных ракообразных в озерном зоопланктоне. — Экология, 1972, № 3, с. 33—44.
- Васильева Г. Л. Исследования по экологии ветвистоусых в связи с выращиванием их как живого корма для рыб. — Тр. Моск. техн. ин-та рыб. пром. и хоз-ва, 1959, вып. 10, с. 88—138.
- Ведерников В. И., Коновалов Б. В., Кобленц-Мишке О. И. Особенности распределения первичной продукции и хлорофилла в Черном море осенью 1978 г. — В кн.: Экосистемы пелагиали Черного моря. М., 1980, с. 105—117.
- Винберг Г. Г. Опыт изучения фотосинтеза и дыхания в водной массе озера. К вопросу о балансе органического вещества. Сообщ. 1. — Тр. Лимнол. ст. в Косине, 1934, т. 18, с. 5—24.
- Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. Минск, 1960. 330 с.
- Винберг Г. Г. Скорость роста и интенсивность обмена у животных. — Успехи соврем. биологии, 1966, т. 61, вып. 2, с. 274—293.
- Винберг Г. Г. Гидробиология пресных вод. — В кн.: Развитие биологии в СССР. М., 1967, с. 307—322.
- 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 в Тюпском заливе оз. Иссык-Куль. — В кн.: Гидробиологические исследования на р. Тюп и в Тюпском заливе озера Иссык-Куль/Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1977а, с. 132—139.
- Винберг Г. Г. Сопоставление биомасс фито- и зоопланктона озер. — Гидробиол. журн., 1977б, т. 13, № 6, с. 14—24.
- Винберг Г. Г. Температурный коэффициент и управление Аррениуса в биологии. — Журн. общ. биологии, 1983, т. 44, № 1, с. 31—42.
- Винберг Г. Г., Анисимов С. И. Опыт исследования математической модели водной экосистемы. — Тр. ВНИИ хоз-ва и океанографии, 1969, т. 67, с. 49—75.
- Винберг Г. Г., Ляхнович В. П. Удобрение прудов М., 1965. 272 с.
- Винберг Г. Г. и др. Биологическая продуктивность озер разного типа. — В кн.: Биологическая продуктивность озер Белоруссии. Минск, 1971, с. 5—33.
- Виноградов А. П. Химический состав морского планктона. — Тр. ВНИИ мор. рыб. хоз-ва и океанографии, 1938, т. 7, с. 97—112.
- Владимирова Т. М. Изменение зоопланктона и зообентоса оз. Жемчужного, обработанного полихлорпиненом. — Изв. Гос. НИОРХ, 1963, т. 55, с. 70—83.
- Волошина Г. В. Качественный состав пищи и суточный ритм питания массовых копепод Северного моря. — Тр. Атлант. НИИ рыб. хоз-ва и океанографии, 1978, № 76, с. 85—93.
- Воронина Н. М., Суханова И. Н. Состав пищи у массовых видов растительных копепод Антарктики. — Океанология, 1978, т. 16, № 6, с. 1082—1086.
- Вышкварцев Д. И. Анализ трофодинамической роли копепод в планктонных сообществах мелководных бухт залива Посьета. — В кн.: Прибрежный планктон и бентос северной части Японского моря. Владивосток, 1980, с. 9—19.
- Вышкварцева Н. В. Функциональная морфология ротовых конечностей видов *Calanus* s. l. (Copepoda, Calanoida). II. Функционирование ротового комплекса и питание каланусов. — В кн.: Экология морского планктона. Л., 1977, с. 5—28. (Исслед. фауны морей; Т. 19(27)).
- Вышкварцева Н. В., Гутельмахер Б. Л. Об улавливающей способности фильтрационного аппарата рачков *Calanus* (Copepoda). — Гидробиол. журн., 1971, т. 7, № 3, с. 66—72.
- Гак Д. З. Бактериопланктон и его роль в биологической продуктивности водохранилищ. М., 1975. 256 с.
- Гамбарян М. Е. Роль бактерий в питании зоопланктона озера Севан. — Гидробиол. журн., 1966, т. 2, № 3, с. 19—26.
- Гейрих А. К. О фильтрующей способности копепод борейальной и тропической областей Тихого океана. — Тр. Ин-та океанологии АН СССР, 1963, т. 71, с. 60—71.
- Гигиняк Ю. Г. Калорийность водных беспозвоночных животных. — В кн.: Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979, с. 43—56.
- Гиляров А. М. Факторы регуляции численности пресноводных планктонных ракообразных. — Гидробиол. журн., 1982, т. 18, № 5, с. 26—40.
- Гутельмахер Б. Л. Питание фильтраторов зоопланктона озера Верхне-Суздальского. — В кн.: Лимнология северо-запада СССР. Таллин, 1973а, т. 1, с. 159—162.
- Гутельмахер Б. Л. Относительное значение фито- и бактериопланктона в питании планктонных ракообразных. — Гидробиол. журн., 1973б, т. 9, № 4, с. 20—25.
- Гутельмахер Б. Л. Радиоавтографический метод определения относительного значения отдельных видов водорослей в первичной продукции планктона. — Гидробиол. журн., 1973в, т. 9, № 1, с. 103—107.
- Гутельмахер Б. Л. Относительное значение отдельных видов водорослей в первичной продукции планктона. — Гидробиол. журн., 1974а, т. 10, № 1, с. 5—10.
- Гутельмахер Б. Л. Экспериментальное исследование трофических взаимоотношений пресноводного зоо- и фитопланктона: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1974б. 24 с.
- Гутельмахер Б. Л. Питание пресноводных планктонных ракообразных. — Успехи соврем. биологии, 1974в, т. 78, № 5, с. 294—311.
- Гутельмахер Б. Л. Скорость фильтрации и рацион планктонных ракообразных в водоемах разной биологической продуктивности. — В кн.: Основы биопроductивности внутренних водоемов Прибалтики. Вильнюс, 1975а, с. 365—368.
- (Гутельмахер Б. Л.) Gutelmacher B. L. Relative significance of some species of algae in plankton primary production. — Arch. Hydrobiol., 1975б, Bd 75, N 3, S. 318—328.

- Гутельмахер Б. Л. Фильтрационное питание рачкового зоопланктона. — Экология, 1975в, № 4, с. 86—92.
- Гутельмахер Б. Л. Энергетический баланс доминирующих видов рачков-фильтраторов. — В кн.: Биологическая продуктивность озера Красного и условия ее формирования. Л., 1976а, с. 178—181.
- Гутельмахер Б. Л. Особенности функционирования планктонного сообщества оз. Глубокого. — В кн.: Гидробиологические основы самоочищения вод/ Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1976б, с. 69—79.
- Гутельмахер Б. Л. Фосфорный режим реки Тюп и Тюпского залива озера Иссык-Куль. — В кн.: Гидробиологические исследования на реке Тюп и в Тюпском заливе озера Иссык-Куль/ Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1977а, с. 17—19.
- Гутельмахер Б. Л. Количественная оценка роли зоопланктона в круговороте фосфора в водоеме. — Журн. общ. биологии, 1977б, т. 38, № 6, с. 914—922.
- Гутельмахер Б. Л. Роль зоопланктона в потреблении водорослей и в регенерации минеральных соединений фосфора в водоемах разной биологической продуктивности. — В кн.: Проблемы экологии Прибайкалья: Тез. докл. Рос. респ. совещ. Иркутск, 1979, с. 118—119.
- Гутельмахер Б. Л. Питание *Calanus helgolandicus* в Черном море. — В кн.: Экосистемы пелагиали Черного моря. М., 1980, с. 207—210.
- Гутельмахер Б. Л. Количественная оценка круговорота фосфора в начальных звеньях трофической цепи. — Океанология, 1981, т. 21, № 4, с. 634—638.
- Гутельмахер Б. Л. Функциональные связи между фито- и зоопланктоном и роль планктонных ракообразных в круговороте фосфора. — В кн.: Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера. Л., 1982а, с. 261—273.
- Гутельмахер Б. Л. Оценка скорости круговорота органического вещества сестона в заливе Большое Онего Онежского озера. — В кн.: Лимнологические исследования на заливе Онежского озера Большое Онего/ Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1982б, с. 160—170.
- Гутельмахер Б. Л., Алимов А. Ф. Количественные закономерности фильтрационного питания водных животных. — В кн.: Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979, с. 57—78.
- Гутельмахер Б. Л., Никулина В. Н. Питание *Arctodiaptomus salinus* Daday в Тюпском заливе озера Иссык-Куль. — В кн.: Гидробиологические исследования на реке Тюп и в Тюпском заливе озера Иссык-Куль/ Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1977, с. 87—90.
- Гутельмахер Б. Л., Петрова Н. А. Продукционная характеристика планктонных водорослей. — В кн.: Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера. Л., 1982а, с. 131—138.
- Гутельмахер Б. Л., Петрова Н. А.) Gutelmacher B. L., Petrova N. A. Production of individual species of algae and its role in productivity of phytoplankton in Ladoga Lake. — Int. Rev. ges. Hydrobiol., 1982б, vol. 67, N 5, p. 613—623.
- (Гутельмахер Б. Л., Петрова Н. А.) Gutelmacher B. L., Petrova N. A. Phosphorus and carbon assimilation rates of the individual species of algae in Ladoga Lake. — Int. Rev. ges. Hydrobiol., 1982в, vol. 67, N 6, p. 837—844.
- Гутельмахер Б. Л., Ведерников В. И., Суханова И. Н. Фотосинтетическая активность массовых видов фитопланктона Черного моря. — В кн.: Экосистемы пелагиали Черного моря. М., 1980, с. 118—122.
- Гутельмахер Б. Л., Фурсенко М. В., Белова М. А. Соотношение размерных фракций в сестоне Онежского озера и их роль в питании планктонных ракообразных. — В кн.: Основы изучения пресноводных экосистем/ Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1981, с. 52—57.
- Гутельмахер Б. Л. и др. Функционирование летнего планктона Ладожского озера в условиях антропогенного эвтрофирования. — В кн.: Трофические связи пресноводных беспозвоночных/ Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1980, с. 72—81.
- Дацко В. Г. Органическое вещество в водах южных морей СССР. М., 1959. 271 с.
- Делало Е. П. Предварительные данные по питанию *Pagacalanus pagvus* (Claus) в Черном море. — Тр. Севастоп. биол. ст., 1961, т. 14, с. 127—136.
- Дриц А. В. Особенности питания представителей различных трофических групп зоопланктона: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1982. 24 с.
- Елизарова В. А. Результаты экспериментального изучения скорости размножения фитопланктона в прибрежье Рыбинского водохранилища. — В кн.: Основы изучения пресноводных экосистем/ Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1981, с. 144—148.
- Епифанова О. И., Терских В. В., Захаров А. В. Радиоавтография. М., 1977. 246 с.
- Есипова М. А. Рост и размножение *Moina rectirostris* и *Ceriodaphnia quadrangula* при питании детритом. — В кн.: Прудовое рыбководство. М., 1969а, с. 79—89.
- Есипова М. А. Рост и размножение *Daphnia magna* (Straus) и *D. longispina* (O. F. Müller) при питании детритом. — Гидробиол. журн., 1969б, т. 5, № 5, с. 30—36.
- Жарова Т. В., Кузьмицкая Н. К. Микробиологические исследования. — В кн.: Биологическая продуктивность северных озер. I. Озера Кривое и Круглое. Л., 1975, с. 55—65.
- Жданова Г. А., Фриновская Т. В. Роль детрита в питании *Bosmina longirostris* в Киевском водохранилище. — В кн.: Самоочищение, биопроductивность и охрана водоемов и водотоков Украины. Киев, 1975, с. 25—26.
- Жизнь пресных вод СССР: В 4-х т./ Под ред. В. И. Жадиной и Е. Н. Павловского. М.; Л., 1940, т. 1. 460 с.; 1949, т. 2. 537 с.; 1950, т. 3. 910 с.; 1956, т. 4, ч. 1. 470 с.; 1959, т. 4, ч. 2. 320 с.
- Загородняя Ю. А. Питание и миграции черноморского *Pseudocalanus elongatus* (Boeck) в зимний период. — Гидробиол. журн., 1974, т. 10, № 5, с. 49—56.
- Загородняя Ю. А. Оценка величины суточного выедания фитопланктона веслоногим рачком *Pseudocalanus elongatus* (Boeck) на основе физиологического расчета его рациона. — Биология моря. Киев, 1977, вып. 42, с. 95—100.
- Зайка В. Е. Удельная продукция водных беспозвоночных. Киев, 1972. 148 с.
- Зайка В. Е. Сравнительная продуктивность гидробионтов. Киев, 1983. 208 с.
- Зернов С. А. Общая гидробиология. М.; Л., 1934. 503 с.
- Зернов С. А. Общая гидробиология. М.; Л., 1949. 588 с.
- Иванова М. Б. Влияние концентрации пищи на скорость фильтрации у *Cladocera*. — Журн. общ. биологии, 1970, т. 31, № 6, с. 721—731.
- Иванова М. Б. Продукция популяций планктонных ракообразных в озерах. — В кн.: Отчет. сес. по итог. работ 1972 г. Зоол. ин-та АН СССР. Л., 1973, с. 11—12.
- Иванова М. Б. Биолого-продукционные исследования зоопланктона в озерах и водохранилищах СССР (по итогам Международной биологической программы). — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1975, № 1, с. 104—113.
- Иванова М. Б. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1983. 29 с.
- Иванова М. Б., Гутельмахер Б. Л. Влияние хищных циклопов (*Cyclops vicinus* Uljanin) на формирование зоопланктонного комплекса. — Докл. АН СССР, 1977, т. 234, № 5, с. 1226—1229.
- Ивлев В. С. Экспериментальная экология питания рыб. М., 1955. 251 с.
- Ивлева И. В. Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных. Киев, 1981. 231 с.
- Киселев И. А. Планктон морей и континентальных водоемов. Л., 1969, т. 1. 655 с.
- Ковалевская Р. З., Крючкова Н. М., Михеева Т. М. Влияние зоопланктона на фотосинтез фитопланктона. — Вестн. Белорус. ун-та, 1974, сер. 2, № 1, с. 35—37.
- Кожова О. М. Питание *Epischura baicalensis* Sars на озере Байкал. — Докл. АН СССР, 1953, т. 90, № 2, с. 299—301.
- Кожова О. М. К биологии *Epischura baicalensis* Sars. — Изв. Биол. геогр. НИИ при Иркут. ун-те, 1956, т. 16, № 1—4, с. 92—120.
- Кожова О. М. и др. Сопоставление биомассы фито- и зоопланктона в Байкале, Хубсугуле и Братском водохранилище. — В кн.: Трофические связи пресноводных беспозвоночных/ Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1980, с. 10—18.
- Комарова И. В. Изучение питания *Ceriodaphnia quadrangula*, *C. pulchella*, *Moina rectirostris*, *M. brachiata*, *M. macrocra* и *Diaphanosoma brachyurum*. — Тр. ВНИИПРХ, 1966, т. 14, с. 213—225.
- Кондратьева Т. М. Определение суточной продукции фитопланктона в Севастопольской бухте. — В кн.: Первичная продукция морей и внутренних вод. Минск, 1961, с. 77—82.
- Кондратьева Т. М. Роль отдельных видов и размерных групп планктонных водорослей в первичной продукции тропической зоны Атлантического океана. — Биология моря. Киев, 1977, № 42, с. 73—82.
- Константинов А. С. Общая гидробиология. М., 1967. 431 с.
- Константинов А. С. Общая гидробиология. 2-е изд., испр. и доп., М., 1972. 472 с.
- Коплан-Дикс И. С. Влияние антропогенных факторов на формирование потока фосфора во внутренние водоемы. — В кн.: Органическое вещество и биогенные элементы во внутренних водоемах. Петрозаводск, 1983, с. 51—52.
- Крохин Е. М. О влиянии количества отнерестовавших в озере производителей красной (*Opsoglyphus perka*) на режим биогенных элементов. — Докл. АН СССР, 1959, т. 128, № 3, с. 626—627.
- (Крючкова Н. М.) Kryutchkova N. M. The role of zooplankton in the selfpurification in water bodies. — Hydrobiologia, 1968, vol. 31, N 3—4, p. 585—595.
- Крючкова Н. М. Зоопланктон как агент самоочищения водоемов. — В кн.: Теория и практика биологического самоочищения загрязненных вод. М., 1972, с. 58—61.
- Крючкова Н. М. Скорость и эффективность фильтрационного питания у некоторых видов пресноводных планктонных ракообразных. — Экология, 1976, № 1, с. 82—88.
- Крючкова Н. М., Кондратьев В. Г. Зависимость скорости фильтрационного питания от температуры у некоторых представителей отряда ветвистоусых ракообразных. — Докл. АН БССР, 1966, т. 10, № 2, с. 120—123.
- Крючкова Н. М., Михеева Т. М. Особенности продуцирования «зеленой бактерии» в биологических прудах при разном соотношении биомасс фито- и зоопланктона. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1981, № 4, с. 626—631.
- Крючкова Н. М., Рыбак В. Х. К вопросу о взаимоотношениях фито- и зоопланктона. — В кн.: Трофические связи пресноводных беспозвоночных/ Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1980а, с. 19—29.
- Крючкова Н. М., Рыбак В. Х. Об измельчении колониальных водорослей озерного планктона в присутствии *Eudiaptomus graciloides* Lill. — Науч. докл. высш. шк. Биол. науки, 1980б, № 7, с. 66—70.
- Крючкова Н. М., Рыбак В. Х. О питании *Eudiaptomus graciloides* (Lill.) естественным планктоном озер. — Биология внутр. вод. Информ. бюл., 1981, № 52, с. 38—43.
- Крючкова Н. М., Рыбак В. Х. О питании некоторых представителей озерного зоопланктона. — Гидробиол. журн., 1982, т. 18, № 3, с. 36—40.
- Крючкова Н. М., Рыбак В. Х. Особенности питания ракообразных планктоном водоемов различного трофического типа. — В кн.: Трофические связи и их роль в продуктивности природных водоемов/ Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1983, с. 48—53.
- Крылов П. И. Радиоизотопные методы изучения питания и трансформации энергии пищи зоопланктоном. — Гидробиол. журн., 1980, т. 16, № 6, с. 65—79.
- Крылов П. И., Гутельмахер Б. Л., Иванова М. Б. Экспериментальное изучение трофических связей планктонных ракообразных в Тюпском заливе. — В кн.: Гидробиологические исследования на реке Тюп и в Тюпском заливе озера

- Иссык-Куль/ Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1977, с. 78—86.
- Кузнецов С. И. Основные пути изучения микрофлоры водохранилищ. — Тр. Ин-та биологии водохранилищ, 1960, вып. 3, с. 3—8.
- Кузнецов С. И. Микрофлора и ее геохимическая деятельность. Л., 1970. 440 с.
- Кузьменко Л. В., Сергеева Л. М. Первичная продукция тропических районов Индийского океана. — Экология моря. Киев, 1981, № 5, с. 28—34.
- Кутикова Л. А., Гутельмахер Б. Л. Влияние состава пищи на рост и размножение *Asplanchna brightwelli* Gosse (Rotatoria). — В кн.: Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер/ Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1978, с. 21—28.
- Лаврентьева Г. М. Действие полихлорпинена и минеральных удобрений на фитопланктон малых озер северо-запада СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1967. 26 с.
- Лаврентьева Г. М. Влияние пестицида полихлорпинена на фитопланктон. — Изв. Гос. НИОХР, 1977, т. 121, с. 133—160.
- Ланская Л. А. Культивирование водорослей. — В кн.: Экологическая физиология морских планктонных водорослей. Киев, 1971, с. 5—21.
- Лебедева М. Н. Бактериальные нити, вынесенные из сероводородных глубин Черного моря, как возможный объект питания зоопланктеров-фильтраторов на примере *Calanus helgolandicus*. — Тр. Севастоп. биол. ст., 1959, т. 11, с. 29—42.
- Левина Р. И., Крючкова Н. М., Кондратюк В. Г. Потребление кишечной палочки ветвистоусым раком *Daphnia pulex*. — Докл. АН БССР, 1966, т. 10, № 12, с. 982—984.
- Макарцева Е. С. Видовой состав, численность и биомасса зоопланктона. — В кн.: Реакция экосистем озер на хозяйственное преобразование их водосборов. Л., 1983, с. 100—116.
- Маловицкая Л. М., Сорокин Ю. И. Экспериментальное исследование питания *Diatomus* (Crustacea, Sorepoda) с помощью C^{14} . — Тр. Ин-та биологии водохранилищ, 1961, вып. 4, с. 262—272.
- Мануйлова Е. Ф. Ветвистоусые рачки (*Cladocera*) фауны СССР. М.; Л., 1964. 326 с.
- Методы определения продукции водных животных/ Под ред. Г. Г. Винберга. Минск, 1968. 245 с.
- Мешкова Т. М. О причине угнетенного состояния пелагической дафнии оз. Севан в весенний период. — Докл. АН АрмССР, 1951, т. 14, № 3, с. 93—96.
- Михеева Т. М. Оценка продукционных возможностей единицы биомассы фитопланктона. — В кн.: Биологическая продуктивность эвтрофного озера. М., 1970, с. 50—70.
- Михеева Т. М. Кормовой фитопланктон в озерах разного биологического типа. — В кн.: Итоги исследований по Международной биологической программе в Белорусской ССР. Минск, 1974, с. 97.
- Михеева Т. М. О показателях удельной активности фитопланктона и некоторых причинах, их определяющих. — Гидробиол. журн., 1977, т. 13, № 3, с. 11—16.
- Моделирование процессов переноса и трансформации вещества в море/ Под ред. Ю. Н. Сергеева. Л., 1979. 291 с.
- Монаков А. В. Питание и пищевые взаимоотношения пресноводных копепод. Л., 1976. 170 с.
- Монаков А. В., Сорокин Ю. И. Количественные данные о питании дафний. — Тр. Ин-та биологии водохранилищ, 1961, вып. 4(7), с. 251—261.
- Монаков А. В., Сорокин Ю. И. Питание и пищевое поведение некоторых пресноводных *Calanoida*. — Тр. Ин-та биологии внутр. вод, 1971, вып. 21(24), с. 180—196.
- Набережный А. И., Кривенцова Т. Д. Обеспеченность бактериальным кормом как фактор, влияющий на скорость фильтрации у ветвистоусых рачков. — В кн.: Биологические ресурсы водоемов Молдавии. 1974, вып. 12, с. 85—95.
- Никулина В. Н. Опыт оценки влияния зоопланктона на фитопланктон олиготрофного озера. — Экология, 1977, № 1, с. 55—64.
- Никулина В. Н., Гутельмахер Б. Л. Фотосинтетическая активность отдельных видов водорослей планктона озера Кривого. — Экология, 1974, № 4, с. 101—104.
- Озерецковская Н. Г. Физико-географические и гидрохимические особенности озер Кривого и Круглого. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1975, т. 56, с. 10—31.
- Околотович Г. Определение теплосодержания некоторых видов и групп черноморского планктона калориметрической бомбой. — В кн.: Экосистемы пелагиали Черного моря. М., 1980, с. 216—219.
- Остапеня А. П. Детрит и его роль в водных экосистемах. — В кн.: Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979, с. 257—271.
- Остапеня А. П. и др. Трансформация энергии пищи некоторыми видами планктонных ракообразных (*Cladocera*). — Журн. общ. биологии, 1968, т. 29, № 3, с. 334—342.
- Павлова Е. В., Сорокин Ю. И. Бактериальное питание планктонного рачка *Penilia avirostris* Dana из Черного моря. — Биология моря. Киев, 1970, вып. 19, с. 182—198.
- Павлова Е. В., Петипа Т. С., Сорокин Ю. И. Роль бактериопланктона в питании морских пелагических организмов. — В кн.: Функционирование пелагических сообществ тропических районов океана. М., 1971, с. 142—151.
- Павловская Т. В., Кондратьева Т. М. Зависимость содержания органического углерода от объема клеток массовых видов фитопланктона Черного моря. — Океанология, 1981, т. 21, № 3, с. 523—528.
- Павловская Т. В., Печень-Финенко Г. А. Сравнительная оценка роли живого и мертвого органического вещества в питании *Pseudocalanus elongatus* (Voeck). — Биология моря. Киев, 1975, вып. 34, с. 65—70.
- Павлютин А. П., Остапеня А. П. Рацион и усвояемость пищи *Daphnia magna* при питании детритом. — Биология внутр. вод. Информ. бюл., 1976, № 29, с. 41—43.
- Панкратова В. Я. Личинки и куколки комаров подсемейства *Orthocladinae*. Л., 1970. 153 с. (Фауна СССР. Нов. сер.; № 102).
- Перуева Е. Г. О питании IV копеподитной стадии *Calanus glacialis* Jaschnov из Белого моря колониальной водорослью *Chaetoceros crinitus* Schütt. — Океанология, 1976, т. 16, № 6, с. 1087—1091.
- Петипа Т. С. Питание веслоногого рачка *Acartia clausi* Giesbrg. — Тр. Севастоп. биол. ст., 1959, т. 11, с. 72—100.
- Петипа Т. С. Суточный режим в питании и суточные рационы *Calanus helgolandicus* (Claus) в Черном море. — Тр. Севастоп. биол. ст., 1964, т. 15, с. 69—93.
- Петипа Т. С. Избирательная способность в питании у *Calanus helgolandicus* (Claus) — В кн.: Исследование планктона Черного и Азовского морей. Киев, 1965, с. 102—110.
- Петипа Т. С. Трофодинамика копепод в морских планктонных сообществах. Закономерности потребления и превращения вещества и энергии у особи. Киев, 1981. 243 с.
- Петипа Т. С., Сорокин Ю. И., Ланская Л. А. Исследование по питанию *Acartia clausi* Giesbrg. с помощью радиоуглеродного метода. — Биология моря. Киев, 1970, вып. 19, с. 166—182.
- Петипа Т. С. и др. Питание и баланс энергии у тропических копепод. — В кн.: Биологическая продуктивность южных морей. Киев, 1974, с. 136—152.
- Петрова Н. А., Гутельмахер Б. Л. Продуктивность сезонных комплексов фитопланктона и первичная продукция водоема. — В кн.: Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера. Л., 1982, с. 145—155.
- Петрова Н. А., Расплетина Г. Ф., Гусаков Б. Л. Изучение потребности фитопланктона озер различного типа в биогенных элементах методом планируемых добавок. — Ботан. журн., 1977, т. 62, № 7, с. 984—989.
- Печень-Финенко Г. А., Павловская Т. В. Живое и мертвое органическое вещество в питании *Pseudocalanus elongatus* из Черного моря. — В кн.: Материалы Всесоюз. симпоз. по изучению Черного и Средиземного морей, использование и охрана их ресурсов. Киев, 1973, ч. 2, с. 169—170.
- Пирожкова Г. П. Гидрохимическая характеристика залива Большое Онего. — В кн.: Лимнологические исследования на заливе Онежского озера Большое Онего/ Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1982, с. 35—48.
- Приймаченко А. Д. и др. Сестон Киевского водохранилища и количественные соотношения его компонентов. — Гидробиол. журн., 1974, т. 10, № 3, с. 12—19.
- Рассашко И. Ф. Первичная продукция некоторых водоемов Белоруссии и Карелии в связи с повышением их биопроductивности: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Новосибирск, 1970. 20 с.
- Рассашко И. Ф., Кудрявец Е. В., Мищенко О. В. Потребление фито- и бактериопланктона реки Березины зоопланктоном. — В кн.: Трофические связи пресноводных беспозвоночных/ Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1980, с. 30—36.
- Роджерс Э. Авторадиография. М., 1972. 303 с.
- Родина А. Г. Бактерии как пища водных животных. — Природа, 1949, № 10, с. 23—26.
- Родина А. Г. Экспериментальное исследование питания дафний. — Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва, 1950, т. 2, с. 169—193.
- Родина А. Г. Методы водной микробиологии (практическое руководство). Л., 1965. 325 с.
- Родина А. Г., Трошин А. С. Применение меченых атомов в изучении питания водных животных. — Докл. АН СССР, 1954, т. 98, № 2, с. 297—300.
- Романенко В. И., Кузнецов С. И. Экология микроорганизмов пресных водоемов. Л., 1974. 194 с.
- (Романовский Ю. Э.) Romanovsky Y. E. Individual growth rates as a measure of competitive advantage in cladoceran crustaceans. — Int. Rev. ges. Hydrobiol., 1984, vol. 69, N 5, p. 613—632.
- Ромейс Б. Микроскопическая техника. М., 1953. 718 с.
- Россолимо Л. Л. Задачи и установки лимнологии как науки. — Тр. Лимнол. ст. в Косине, 1934, с. 5—19.
- Россолимо Л. Л. Изменение лимнических экосистем под воздействием антропогенного фактора. М., 1977. 144 с.
- Рыбак В. Х., Крючкова Н. М. Потребление планктона мезотрофного озера веслоногим раком. — В кн.: Науч. конф. по изучению и освоению водоемов Прибалтики и Белоруссии. Минск, 1977, с. 128—130.
- Рылов В. М. Некоторые наблюдения над захватом сестона у *Diatomus coeugibus* Fischer. — Тр. Ленингр. о-ва естествоиспытателей, 1930, т. 60, с. 149—176.
- Рылов В. М. Об отрицательном значении минерального сестона в питании некоторых планктонических *Eptomotraca* в условиях речного течения. — Докл. АН СССР, 1940, т. 29, № 7, с. 522—524.
- Сажин А. Ф. Изменение с глубиной трофической структуры планктонных сообществ в бореальных и тропических районах Тихого океана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1982. 25 с.
- Семенова Л. М. О питании *Bosmina coregoni* Baird (*Cladocera*). — Гидробиол. журн., 1974, т. 10, № 3, с. 39—46.
- Сеничева М. И., Роухийнен М. И. Продукция мелких жгутиковых водорослей Севастопольской бухты. — Биология моря, 1978, вып. 47, с. 34—39.
- Смирнов Н. Н. *Chydoridae* фауны мира. Л., 1972. 531 с.
- Смирнов Н. Н. Биология ветвистоусых ракообразных. М., 1974. 117 с. (ВИНИТИ. Итоги науки и техники).
- Сорокин Ю. И. О применении радиоактивного углерода для изучения питания и пищевых связей водных животных. — Тр. Ин-та биологии внутр. вод, 1966, вып. 12(15), с. 75—119.
- Сорокин Ю. И. Об агрегированности морского бактериопланктона. — Докл. АН СССР, 1970, т. 192, № 2, с. 905—907.
- 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., Ковалевская Р. З. Биомасса и продукция бактериопланктона кислородной зоны Черного моря. — В кн.: Экосистемы пелагиали Черного моря. М., 1980, с. 162—168.
- Сорокин Ю. И. и др. Первичная продукция и фитопланктон района экваториальной дивергенции в восточной части Тихого океана. — В кн.: Экосистемы пелагиали Тихого океана. М., 1975, с. 108—122.
- Сушеня Л. М. Зависимость скорости фильтрации у планктонных ракообразных от концентрации пищевых частиц. — Тр. Биол. ст. на оз. Нарочь, 1958а, вып. 1, с. 241—260.
- Сушеня Л. М. Влияние зоопланктонных организмов на интенсивность фотосинтеза прудового и озерного планктона. — Тр. Биол. ст. на оз. Нарочь, 1958б, вып. 1, с. 233—240.
- Сушеня Л. М. Количественные данные о фильтрационном питании планктонных рачков. — Науч. докл. высш. шк. Биол. науки, 1959, № 1, с. 16—29.
- Сушеня Л. М. Эколого-физиологические особенности фильтрационного типа питания планктонных ракообразных. — Тр. Севастоп. биол. ст., 1963, т. 16, с. 256—276.
- Сушеня Л. М. Интенсивность дыхания ракообразных. Киев, 1972. 196 с.
- Сушеня Л. М. Количественные закономерности питания ракообразных. Минск, 1975. 208 с.
- Сушеня Л. М., Трубецкова И. Л. Скорость питания *Daphnia magna* Straus при длительной акклимации к различной температуре. — Журн. общ. биологии, 1981, т. 42, № 5, с. 669—672.
- Сушеня Л. М., Хмелева Н. Н. Потребление пищи как функция веса тела у ракообразных. — Докл. АН СССР, 1967, т. 176, № 6, с. 1428—1431.
- Трубецкова И. Л. Температурная зависимость фильтрационного питания ветвистоусых ракообразных (на примере дафний): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 1982. 24 с.
- Умнов А. А. Применение статистических методов для оценки параметров эмпирических уравнений, описывающих взаимосвязь между энергетическим обменом и массой тела животного. — Журн. общ. биологии, 1976, т. 37, № 1, с. 71—86.
- Умнов А. А. Оценка точности расчета скорости фильтрации воды и рациона водных животных с фильтрационным типом питания. — В кн.: Трофические связи и их роль в продуктивности природных водоемов / Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1983, с. 90—99.
- Умнова Л. П. Первичная продукция фитопланктона, содержание хлорофилла «а» и sestona в воде залива Большое Онего Онежского озера. — В кн.: Лимнологические исследования на заливе Онежского озера Большое Онего / Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1982, с. 81—93.
- Уморин П. П. Участие простейших в круговороте биогенов и самоочищении водоемов. — Биология внутр. вод. Информ. бюл., 1983, № 59, с. 35—37.
- Федоров В. Д. О методах изучения фитопланктона и его активности. М., 1979. 168 с.
- Филимонова Н. А., Фурсенко М. В. Бактериопланктон залива Большое Онего Онежского озера. — В кн.: Лимнологические исследования на заливе Онежского озера Большое Онего / Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1982, с. 49—70.
- Филиппов В. С. Взвешенный органический углерод в водах аэробной зоны Черного моря. — Экосистемы пелагиали Черного моря. М., 1980, с. 62—64.
- Финенко З. З. Содержание органического вещества в sestone Черного и Азовского моря. — В кн.: Исследования планктона Черного и Азовского морей. Киев, 1965, с. 12—16.
- Фурсенко М. В., Балькин А. В., Белова М. А. Бактериопланктон р. Тюп, Тюпского залива восточной части оз. Иссык-Куль. — В кн.: Гидробиологические исследования на реке Тюп и в Тюпском заливе озера Иссык-Куль / Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1977, с. 42—57.
- Хабернан Ю. Х. О влиянии детрита на ветвистоусых в озере Виртсъярв. — Гидробиол. исслед. (Тарту), 1980, № 9, с. 52—58.
- Хайлов К. М. Экологический метаболизм в море. Киев, 1971. 252 с.
- Черепнина Г. И. Потребление фитопланктона *Diatomus salinus* Dad и *Daphnia magna* Straus в озере Беле. — В кн.: Трофические связи пресноводных беспозвоночных / Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1980, с. 37—40.
- Щербakov А. П., Мурагина Т. А. Интенсивность дыхания щитня *Apus congeriformis* Schöff. — Зоол. журн., 1953, т. 32, вып. 5, с. 844—847.
- Экосистемы пелагиали Черного моря / Под ред. М. Е. Виноградова. М., 1980. 249 с.
- Эрман Л. А. О количественной стороне питания коловраток. — Зоол. журн., 1956, т. 35, вып. 7, с. 965—971.
- Adams J. A., Steele J. H. Shipboard experiments on the feeding of *Calanus finmarchicus* (Gruner). — In: Some contemporary studies in marine science. London, 1966, p. 19—35.
- Ahlgren J. Limnologiska studier av sjon Norrviken. III. Avlastningens effekter. — Scripta Limnol. Upsal., 1973, vol. 33, p. 1—45.
- Anderson R. S. Predator-prey relationship and predation rates of crustacean zooplankters from some lakes in western Canada. — Can. J. Zool., 1970, vol. 48, N 6, p. 312—344.
- Antraku M. Influence of the Cape Cod canal of the hydrography and on the copepods in Buzzardz Bay and Cape Bay, Massachusetts. II. Respiration and feeding. — Limnol. Oceanogr., 1962, vol. 9, N 2, p. 195—206.
- Banse K. Rates of growth, respiration and photosynthesis of unicellular algae as related to cell size — a review. — J. Phycol., 1976, vol. 2, p. 135—140.
- Banta A. M., Wood T. R., Brown L. A. Studies on the physiology, genetics and evolution of some Cladocera. — Carnegie Inst. Washington Publ., 1939, N 513, p. 1—285.
- Barnes H., Barnes M. Contenuto di fostoro totale in alcuni stadi di due comuni animali d'acqua dolce e suo rapporto con quello delle loro uova. — Mem. Ist. ital. Idrobiol., 1956, vol. 9, p. 113—124.
- Bartell S. M. Potential impact of size-selective planktivory on phosphorus release by zooplankton. — Hydrobiologia, 1981, vol. 80, N 2, p. 139—145.
- Bartell S. M., Kitchell J. F. Seasonal impact of planktivory on phosphorus release by Lake Wingra zooplankton. — Verh. Int. Ver. Limnol., 1978, vol. 20, N 1, p. 466—474.
- Beers J. R. Studies on the chemical composition of the major zooplankton groups in the Sargasso sea of Bermuda. — Limnol. Oceanogr., 1966, vol. 11, N 4, p. 520—528.
- Birch P. B., Spyridakis D. E. Nitrogen and phosphorus recycling in Lake Sammamish, a temperate mesotrophic lake. — Hydrobiologia, 1981, vol. 80, N 2, p. 129—138.
- Bishop J. W., Barlow J. P. Phosphorus release by zooplankton. — Limnol. Oceanogr., 1975, vol. 20, N 1, p. 148—149.
- Bogdan K. G. The relative abundancies and filter-feeding behaviour of zooplankton: Clues to coexistence in the pelagic environment. Ph. D. thesis. New York; Albany, 1976. 233 p.
- Bogdan K. G., Gilbert J. J. Seasonal patterns of feeding by natural populations of *Keratella*, *Polyarthra* and *Bosmina*: Clearance rates, selectivities, and contributions to community grazing. — Limnol. Oceanogr., 1982, vol. 27, N 5, p. 918—934.
- Bogdan K. G., McNaught D. C. Selective feeding by *Diatomus* and *Daphnia*. — Verh. Int. Ver. Limnol., 1975, vol. 19, N 4, p. 2935—2941.
- Borgne R. P. Influence of duration of incubation on zooplankton respiration and excretion results. — J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 1979, vol. 37, N 2, p. 127—137.
- Boyd C. M. Selection of particle sizes by filter-feeding copepods. A plea for reason. — Limnol. Oceanogr., 1976, vol. 21, N 1, p. 175—180.
- Boyd C. M., Smith S. L., Cowles T. J. Grazing patterns of copepods in the upwelling system off Peru. — Limnol. Oceanogr., 1980, vol. 25, N 4, p. 583—596.
- Brandt K., Raben E. Zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung des Planktons und Bodenorganismen. — Wiss. Meeresunters., Abt. Kiel N. F., 1919, Bd 19, S. 175—210.
- Braun J. G., Real F. Algunas comparaciones entre el nanoplankton y el fitoplancton de red en aguas de las islas canarias. — Biol. Inst. esp. oceanogr., 1981, vol. 6, N 1, p. 97—105.
- Brooks J. L., Dodson S. L. Predation body size and composition of plankton. — Science, 1965, vol. 150, N 8692, p. 28—35.
- Buikema A. L. Filtering rate of the cladoceran, *Daphnia ruxes* as a function of body size, light and acclimation. — Hydrobiologia, 1973, vol. 41, N 4, p. 515—527.
- Bull C. J., Mackay W. C. Nitrogen and phosphorus removal from lakes by fish harvest. — J. Fish. Res. Board Can., 1976, vol. 33, N 6, p. 1374—1376.
- Burns C. W. The feeding behaviour of *Daphnia* under natural conditions. — Ph. D. thesis. Toronto, 1966. 98 p.
- Burns C. W. Direct observations of mechanisms regulating feeding behaviour of *Daphnia* in lake water. — Int. Rev. ges. Hydrobiol., 1968, vol. 53, N 1, p. 83—100.
- Burns C. W. Particle size and sedimentation in the feeding behaviour of two species of *Daphnia*. — Limnol. Oceanogr., 1969, vol. 14, N 4, p. 392—402.
- Burns C. W., Rigler F. H. Comparison of filtering rates of *Daphnia rosea* in lake water and in suspensions of yeast. — Limnol. Oceanogr., 1967, vol. 12, N 4, p. 492—502.
- Burns M. M., Ross C. Nutrient relationship in a stratified eutrophic lake. — In: Proc. 14th conf. Great lakes res., 1971, p. 749—760.
- Butler E. I., Corner D. S., Marshall S. M. In the nutrition and metabolism of zooplankton. 6. Feeding efficiency of *Calanus* in term of nitrogen and phosphorus. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1969, vol. 49, N 5, p. 977—1001.
- Butler E. I., Corner D. S., Marshall S. M. On the nutrition and phosphorus excretion by *Calanus* in the Clyde sea area. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1970, vol. 50, N 3, p. 525—560.
- Chisolm S. W., Stross R. G., Nobbs P. A. Environmental and intrinsic control of filtering and feeding rates in arctic *Daphnia*. — J. Fish. Res. Board Can., 1975, vol. 32, N 2, p. 219—226.
- Coker R. E., Hayes W. J. Biological observation in mountain lake Virginia. — Ecology, 1940, vol. 21, N 2, p. 192—198.
- Conover R. J. Feeding on large particles by *Calanus hyperboreus* (Kroyer). — In: Some contemporary studies in marine science. London, 1966, p. 187—194.
- Conover R. J. Feeding interactions in the pelagic zone. — Rapp. Proc. Cons. Int. Explor. Mer., 1978a, vol. 173, p. 66—76.
- Conover R. J. Transformation of organic matter. — In: Marine ecology, 1978b, vol. 4, p. 221—499.
- Cooper L. H. N. Phosphorus, nitrogen, iron and manganese in marine zooplankton. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1939, vol. 23, N 3, p. 387—390.
- Corner E. D. S. Phosphorus in marine zooplankton. — Water Res., 1973, vol. 7, N 1—2, p. 93—110.
- Corner E. D. S., Davies A. G. Plankton as a factor in the nitrogen and phosphorus cycles in the sea. — In: Advances in marine biology. London; New York, 1971, vol. 9, p. 101—204.
- Cowles T. J. The feeding response of copepods from the Peru upwelling system: food size selection. — J. Mar. Res., 1979, vol. 37, N 3, p. 601—622.
- Curl H. J. Standing crops of carbon, nitrogen and phosphorus and transfer between trophic levels in continental shelf waters South of New York. — Rapp. Proc. Cons. Int. Explor. Mer., 1961, vol. 153, p. 183—189.
- Dagg M. J., Grill D. W. Natural feeding rates of *Centropages typicus* females in the New York Bight. — Limnol. Oceanogr., 1980, vol. 25, N 4, p. 597—609.
- Deason E. E. Potential effect of phytoplankton colony breakage on the calculation of zooplankton filtration rates. — Mar. Biol., 1980, vol. 57, N 4, p. 279—286.
- Deason E. E., Smayda T. J. Ctenophore-zooplankton-phytoplankton interaction in Narragansett Bay, Rhode Island, USA, during 1972—1977. — J. Plankton Res., 1982, vol. 4, N 2, p. 203—217.

- DeMott W. R. Competition in natural cladoceran communities: Experimental manipulations and demographic analysis. — Ph. D. thesis, Dartmouth College, 1981. 253 p.
- Desortova B. Productivity of individual algal species in natural phytoplankton assemblage determined by means of autoradiography. — Arch. Hydrobiol., 1976, Suppl. Bd 49, N 4, S. 415—449.
- Devol A. H. Zooplankton respiration and its relation to plankton dynamics in two lakes of contrasting trophic state. — Limnol. Oceanogr., 1979, vol. 24, N 5, p. 893—905.
- Dillon P. J., Rigler F. H. A simple method for prediction the capacity of a lake development based on lake trophic status. — J. Fish. Res. Board Can., 1975, vol. 32, N 9, p. 1519—1531.
- Downing J. A., Peters R. H. The effect of body size and food concentration on the situ filtering rate of *Sida crystallina*. — Limnol. Oceanogr., 1980, vol. 25, N 5, p. 883—895.
- Dussart B. H. Limnologie. — L'étude eaux continentales. Paris, 1966. 618 p.
- Edmondson W. T. Fresh-water biology. New York, 1959. 1248 p.
- Egloff D. A., Palmer D. S. Size relations of the filtering area of two *Daphnia* species. — Limnol. Oceanogr., 1971, vol. 16, N 6, p. 900—905.
- Eppley R. W., Sloan P. R. Carbon balance experiment with marine phytoplankton. — J. Fish. Res. Board Can., 1965, vol. 22, N 9, p. 1083—1097.
- Eppley R. W. Growth rates of marine phytoplankton, correlation with light absorption by cell chlorophylla. — Physiol. Plant., 1966, vol. 19, N 1, p. 47—59.
- Ferguson A. J. D., Thompson J. M., Reynolds C. S. Structure and dynamics of zooplankton communities maintained in closed systems, with special reference to the algal food supply. — J. Plankton Res., 1982, vol. 4, N 3, p. 523—543.
- Fernandez F. Nutrition studies in the nauplius larva of *Calanus pacificus* (Copepoda: Calanoida). — Mar. Biol., 1979, vol. 53, N 2, p. 131—147.
- Ferrante J. G. The characterization of phosphorus excretion productions of a natural population of limnetic zooplankton. — Hydrobiologia, 1976, vol. 50, N 1, p. 11—15.
- Fiedler P. C. Zooplankton avoidance and reduced grazing responses to *Gymnodinium splendens* (Dinophyceae). — Limnol. Oceanogr., 1982, vol. 27, N 5, p. 961—965.
- Forbes S. A. The lake as a microcosm. Bull. Sc. A. Peoria, 1887. Reprinted in III. Nat. Hist. Surv. Bull., 1925, vol. 15, p. 537—550.
- Forel F. A. Handbuch der Seekunde. Stuttgart, 1901. 249 S.
- Frost B. W. Effects of size and concentration of food particles on the feeding behaviour of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*. — Limnol. Oceanogr., 1972, vol. 17, N 6, p. 805—815.
- Frost B. W. A threshold feeding behaviour in *Calanus pacificus*. — Limnol. Oceanogr., 1975, vol. 20, N 2, p. 263—266.
- Frost B. W. Feeding behavior of *Calanus pacificus* in mixtures of food particles. — Limnol. Oceanogr., 1977, vol. 22, N 3, p. 472—491.
- Frost T. M. Clearance rate determination for the fresh-water sponge *Spongilla lacustris*: Effects of temperature, particle type and concentration, and sponge size. — Arch. Hydrobiol., 1980, Bd 90, N 3, S. 330—356.
- Fuller J. L. Feeding rate *Calanus finmarchicus* in relation to environmental conditions. — Biol. Bull., 1937, vol. 72, N 2, p. 233—246.
- Fuller J. L., Clark G. L. Further experiments of the feeding of *Calanus finmarchicus*. — Biol. Bull., 1936, vol. 70, N 2, p. 308—320.
- Gächter R. Phosphorhaushalt und planktische Primärproduktion im Vierwaldstättersee (Horwer Bucht). — Schweiz. Z. Hydrol., 1968, Bd 130, N 4, S. 1—66.
- Gallepp G. Chironomid influence on phosphorus rebase in sedimentwater microcosm. — Ecology, 1979, vol. 60, N 3, p. 547—556.
- Ganf G. G., Blazka P. Oxygen uptake, ammonia and phosphate excretion by zooplankton of a shallow equatorial lake (Lake George, Uganda). — Limnol. Oceanogr., 1974, vol. 19, N 2, p. 313—325.
- Gauld D. T. The grazing rate of planktonic Copepodes. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1951, vol. 29, N 3, p. 675—706.
- Geller W., Müller H. The filtration apparatus of Cladocera: filtermesh-sizes and their implications on food selectivity. — Oecologia, 1981, vol. 49, N 3, p. 316—321.
- Gerritsen J., Porter K. G. The role of surface chemistry in filter feeding by zooplankton. — Science, 1982, vol. 216, N 4551, p. 1225—1227.
- Gliwicz Z. M. The use of anaesthetizing substance in studies on the food habits of zooplankton communities. — Ekol. Polska, 1968, A, vol. 16, N 13, p. 279—295.
- Gliwicz Z. M. Studies on the feeding of pelagic zooplankton in lakes with varying trophy. — Ekol. Polska, 1969, A, vol. 17, N 36, p. 663—708.
- Gliwicz Z. M. Effect of zooplankton grazing on photosynthetic activity and composition of phytoplankton. — Verh. Int. Ver. Limnol., 1975, vol. 19, N 2, p. 1490—1497.
- Gliwicz Z. M. Food size selection and seasonal succession of filter feeding zooplankton in an eutrophic lake. — Ekol. Polska, 1977, A, vol. 25, N 2, p. 179—225.
- Gliwicz Z. M., Siedlar E. Food size limitation and algae interfering with food collection in *Daphnia*. — Arch. Hydrobiol., 1980, vol. 88, N 2, p. 155—177.
- Glooschenko W. A., Moore J. E., Vollenweider R. A. The seasonal cycle of pheopigment in Lake Ontario with particular emphasis on the role of zooplankton grazing. — Limnol. Oceanogr., 1972, vol. 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 Can., 1974, vol. 31, N 3, p. 265—274.
- Golterman H. L. Methods for chemical analysis of fresh waters. Oxford; Edinburgh, 1969. 171 p.
- Golterman H. L. Physiological limnology. An approach to the physiology of lake ecosystems. Amsterdam etc., 1975. 489 p.
- Golterman H. L., Kouwe F. A. Chemical budgets and nutrient pathways. — In: The functioning of fresh-water ecosystems. Cambridge, 1980, p. 85—140.
- Gophen M. Feeding of *Daphnia* on *Chlamydomonas* and *Chlorobium*. — Nature, 1977, vol. 265, N 5591, p. 271—273.
- Gophen M., Cavari B. Z., Berman T. Zooplankton feeding of differentially labelled algae and bacteria. — Nature, 1974, vol. 247, N 5540, p. 393—395.
- Granhall U. *Aphanizomenon flos-aquae*: Infection by Cyanophages. — Physiol. Plant., 1972, vol. 26, N 3, p. 332—337.
- Gulati R. D. A study on the role of herbivorous zooplankton community as primary consumers of phytoplankton in Dutch lakes. — Verh. Int. Ver. Limnol., 1975, vol. 19, N 2, p. 1201—1210.
- Gulati R. D. Vertical changes in the filtering, feeding and assimilation rates of dominant zooplankters in a stratified lake. — Verh. Int. Ver. Limnol., 1978a, vol. 20, N 2, p. 950—956.
- Gulati R. D. The ecology of common planktonic crustacea of the freshwaters in the Netherlands. — Hydrobiologia, 1978b, vol. 59, N 2, p. 101—112.
- Gulati R. D., Siewertsen K., Postema G. The zooplankton: its community structure, food and feeding and role in the ecosystem of lake Vechten. — Hydrobiologia, 1982, vol. 95, N 2, p. 127—163.
- Haney J. F. An in situ method for the measurement of zooplankton grazing rates. — Limnol. Oceanogr., 1971, vol. 16, N 6, p. 970—977.
- Haney J. F. An in situ examination of the grazing activities of natural zooplankton communities. — Arch. Hydrobiol., 1973, Bd 72, N 1, S. 87—132.
- Harbison G. R., McAlister V. L. Fact and artifact in copepod feeding experiments. — Limnol. Oceanogr., 1980, vol. 25, N 6, p. 971—981.
- Hargis J. R. Comparison of techniques for the measurement of zooplankton filtration rates. — Limnol. Oceanogr., 1977, vol. 22, N 5, p. 942—945.
- Hargrave B. T., Geen G. H. Phosphorus excretion by zooplankton. — Limnol. Oceanogr., 1968, vol. 13, N 3, p. 332—343.
- Harnish O. Vergleichende Beobachtungen zum Nahrungserwerb von *Daphnia* und *Ceriodaphnia*. — Zool. Jb., 1949, Bd 78, N 2, S. 173—192.
- Harris E. The nitrogen cycles in Long Island Sound. — Bull. Bingham Oceanogr. Coll., 1959, vol. 17, N 1, p. 31—65.
- Harris E., Riley G. A. Oceanography of Long Island Sound, 1952—1954. VIII. Chemical composition of the plankton. — Bull. Bingham Oceanogr. Coll., 1956, vol. 15, N 3, p. 315—323.
- Harris R. P., Päffenhöfer G. A. Feeding, growth and reproduction of the marine planktonic copepod *Temora longicornis* Müller. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1976a, vol. 56, N 3, p. 675—690.
- Harris R. P., Päffenhöfer G. A. The effect of food concentration on cumulative ingestion and growth efficiency of two small marine planktonic copepods. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1976b, vol. 56, N 4, p. 875—888.
- Harvey H. W. Note on selective feeding by *Calanus*. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1937, vol. 22, N 1, p. 97—100.
- Heerkloss R., Gutelmacher B. L. Selective intake of different sized particles by *Calanus helgolandicus* when fed on natural and artificial food. — In: Bioproduktivität des Pelagials im Schwarzen Meer. Rostok, 1980, S. 53—60.
- Hollibaugh J. T., Fuhrman J. A., Azam F. Radioactively labeling of natural assemblages of bacterioplankton for use in trophic studies. — Limnol. Oceanogr., 1980, vol. 25, N 1, p. 172—181.
- Hrbacek J. Species composition and the amount of zooplankton in relation to fish stock. — Roz. Cesk. Akad. Ved., 1962, vol. 72, p. 3—116.
- Hurlbert S. H., Zedler J., Fairbanks D. Ecosystem alteration by Mosquitofish (*Gambusia affinis*) predation. — Science, 1972, vol. 175, N 4022, p. 639—641.
- Hutchinson G. A treatise on limnology. I. Geography, physics and chemistry. New York; London, 1957. 1015 p.
- Hutchinson G. A treatise on limnology. II. Introduction to lake biology and the limnoplankton. New York, 1967. 1115 p.
- Ikeda T. The effect of laboratory conditions on the extrapolation of experimental measurements to the ecology of marine zooplankton. IV. Changes in respiration and excretion rates of boreal zooplankton species maintained under fed and starved conditions. — Mar. Biol., 1977, vol. 41, N 3, p. 241—252.
- Infante A. Untersuchungen über die Ausnutzbarkeit verschiedener Algen durch das Zooplankton. — Arch. Hydrobiol., 1973, Suppl., Bd 42, N 3, S. 340—405.
- Infante A. A method for the study of food of herbivorous zooplankton. — Trans. Amer. Microsc. Soc., 1978a, vol. 97, N 2, p. 256—258.
- Infante A. Natural food of herbivorous zooplankton of Lake Valencia (Venezuela). — Arch. Hydrobiol., 1978b, Bd 82, N 1—4, S. 347—358.
- Iorgensen C. B. Quantitative aspects of filter feeding in invertebrates. — Biol. Rev., 1955, vol. 30, p. 391—394.
- Jacobs J. Quantitative measurement of food selection: a modification of the forage ratio and Ivlev's electivity index. — Oecologia, 1974, vol. 14, N 3, p. 413—417.
- Johannes R. E. Uptake and release of phosphorus by marine benthic amphipod. — Limnol. Oceanogr., 1964a, vol. 9, N 2, p. 235—242.
- Johannes R. E. Uptake and release of dissolved organic phosphorus by representatives of a coastal marine ecosystem. — Limnol. Oceanogr., 1964b, vol. 9, N 2, p. 224—234.
- Johannes R. E. Phosphorus excretion and body size in marine animals: microzooplankton and nutrient regeneration. — Science, 1964c, vol. 146, p. 923—924.
- Kalff J. Net plankton and nanoplankton production and biomass in a north temperate zone lake. — Limnol. Oceanogr., 1972, vol. 17, N 5, p. 712—720.
- Kersting K. Some features of feeding respiration and energy conversion of *Daphnia magna*. —

- Hydrobiologia, 1978, vol. 59, N 2, p. 113—120.
- Kersting K., Leegwater C. Effect of food concentration on the respiration of *Daphnia magna*. — Hydrobiologia, 1976, vol. 49, N 2, p. 137—142.
- Ketchum B. H. Regeneration of nutrients by zooplankton. — Rapp. Proc. Cons. Int. Explor. Mer., 1962, vol. 153, p. 142—147.
- Khan M. A., Siddiqui A. Q. Water, nitrogen and phosphorus in fresh water plankton. — Hydrobiologia, 1971, vol. 37, N 3—4, p. 531—536.
- Khan M. A., Zutshi D. P. Relative contribution by nanno and net plankton towards primary production of two Kashmir Himalayan lakes. — J. Ind. Bot Soc., 1979, vol. 58, N 3, p. 263—267.
- Kibby H. V. Energetics and population dynamics of *Diaptomus gracilis*. — Ecol. Monogr., 1971a, vol. 41, N 4, p. 311—327.
- Kibby H. V. Effect of temperature on the feeding behaviour of *Daphnia rosea*. — Limnol. Oceanogr., 1971b, vol. 16, N 3, p. 580—581.
- Knoehel R., Kalff J. Track autoradiography: a method for the determination of phytoplankton species productivity. — Limnol. Oceanogr., 1976, vol. 21, N 4, p. 590—596.
- Knoehel R., Kalff J. The advantages and disadvantages of grain density and track autoradiography. — Limnol. Oceanogr., 1979, vol. 24, N 6, p. 1170—1171.
- Koehl M. A. R., Stricker J. R. Copepod feeding currents: food capture at low Reynolds number. — Limnol. Oceanogr., 1981, vol. 26, N 6, p. 1062—1073.
- Koeller P. A. et al. Winter condition of marine plankton population in Saanich inlet, B. C. Canada. III. Meso-zooplankton. — J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 1979, vol. 37, N 2, p. 161—174.
- Krishnamurthy K. Nitrogen and phosphorus in plankton. — Hydrobiologia, 1967, vol. 30, N 2, p. 273—279.
- Lampert W. A method for determining food selection by zooplankton. — Limnol. Oceanogr., 1974, vol. 19, N 6, p. 995—998.
- Lampert W. Studies on the carbon balance of *Daphnia pulex* de Geer as related to environmental conditions. IV. Determination of the «threshold» concentration as a factor controlling the abundance of zooplankton species. — Arch. Hydrobiol., 1977, Suppl., Bd 48, N 3—4, S. 361—368.
- Lampert W. Climatic conditions and planktonic interaction as factors controlling the regular succession of spring algal bloom and extremely clear water in Lake Constance. — Verh. Int. Ver. Limnol., 1978, vol. 20, N 2, p. 969—974.
- LaRow E. J. Secondary production of predatory zooplankton. US IBP EDFB Memo report, 1981. 44 p.
- LaRow E. J., McNaught D. C. Systems and organismal aspects of phosphorus remineralization. — Hydrobiologia, 1978, vol. 59, N 3, p. 151—154.
- LaRow E. J., Wilkinson J. W., Kumar K. D. The effect of food concentration and temperature on respiration and excretion in herbivorous zooplankton. — Verh. Int. Ver. Limnol., 1975, vol. 19, N 2, p. 966—973.
- Le Borgne R. P. Etude de la respiration et de l'excretion d'azote et de phosphore et de conditions zooplanctoniques de l'upwelling mauritanien (mars—avril, 1972). — Mar. Biol., 1973, vol. 19, N 3, p. 249—257.
- Le Leman a rougi; a qui la faute? — Bull. ARPEA, 1975, vol. 12, N 72, p. 29—35.
- Lenz J. On detritus as a food source for pelagic filterfeeders. — Mar. Biol., 1977, vol. 41, N 1, p. 39—48.
- Lucas C. E. On certain inter-relations between phytoplankton and zooplankton under experimental conditions. — J. Cons. Permanent Int. Explor. Mer., 1936, vol. 11, p. 342—362.
- Lund J. W. C. Studies on *Asterionella formosa* Hass. — J. Ecology, 1950, vol. 38, N 1, p. 1—14.
- Mackas D., Bohrer R. Fluorescence analysis of zooplankton gut contents and an investigation of diel feeding patterns. — J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 1976, vol. 25, N 1, p. 77—85.
- Malone T. C. The relative importance of nannoplankton and netplankton as primary producers in tropical oceanic and neritic phytoplankton communities. — Limnol. Oceanogr., 1971, vol. 16, N 4, p. 633—639.
- Malone T. C. Light saturated photosynthesis by phytoplankton size fractions in the New York Bight, USA. — Mar. Biol., 1977, vol. 42, N 4, p. 281—292.
- Marshall S. M., Orr A. P. On the biology of *Calanus finmarchicus*. VII. Factors affecting egg production. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1952, vol. 30, N 3, p. 527—547.
- Marshall S. M., Orr A. P. On the biology of *Calanus finmarchicus*. VIII. Food uptake, assimilation and excretion in adult and stage V *Calanus*. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1955, vol. 34, N 3, p. 495—529.
- Marshall S. M., Orr A. P. On the biology of *Calanus finmarchicus*. XII. The phosphorus cycle: excretion, egg production, autolysis. — J. Mar. Biol. Ass. U. K., 1961, vol. 41, N 3, p. 463—488.
- Marshall S. M., Orr A. P. Food and feeding in *Calanus*. — Rapp. Proc. Cons. Int. Explor. Mer., 1962, vol. 153, p. 92—98.
- Martin J. H. Phytoplankton-zooplankton relationships in Narragansett Bay. III. Seasonal changes in zooplankton excretion rates in relation to phytoplankton abundance. — Limnol. Oceanogr., 1968, vol. 13, N 1, p. 63—71.
- McCauley E., Kalff J. Empirical relationship between phytoplankton and zooplankton biomass in lakes. — Can. J. Fish. Aquat. Sci., 1981, vol. 38, N 4, p. 458—463.
- McMahon J. W. Some physical factors influencing the feeding behaviour of *Daphnia magna* Straus. — Can. J. Zool., 1965, vol. 43, N 4, p. 603—611.
- McMahon J. W. Environmental factors influencing the feeding behavior of *Daphnia magna* Straus. — Can. J. Zool., 1968, vol. 46, N 4, p. 759—762.
- McMahon J. W., Rigler F. H. Mechanisms regulating the feeding rate of *Daphnia magna* Straus. — Can. J. Zool., 1963, vol. 4, N 3, p. 321—332.
- McMahon J. W., Rigler F. H. Feeding rate of *Daphnia magna* Straus in different foods labeled with radioactive phosphorus. — Limnol. Oceanogr., 1965, vol. 10, N 1, p. 105—113.
- McQueen D. J. Grazing rates and food selection in *Diaptomus oregonensis* (Copepoda) from Marion Lake, British Columbia. — J. Fish. Res. Board Can., 1971, vol. 27, p. 13—20.
- Muck P., Lampert W. Feeding of freshwater filter-feeders at very low food concentrations: Poorevidence for «threshold» feeding and «optimal foraging» in *Daphnia longispina* and *Eudiaptomus gracilis*. — J. Plankton Res., 1980, vol. 2, N 4, p. 367—379.
- Mullin M. M. Selective feeding by calanoid Copepods from the Indian ocean. — In: Some contemporary studies in marine science. London, 1966, p. 545—554.
- Mullin M. M., Brooks E. R. The effect of concentration of food on body weight, cumulative ingestion and rate of growth of the marine copepod *Calanus helgolandicus*. — Limnol. Oceanogr., 1970, vol. 15, N 5, p. 748—755.
- Mullin M. M., Fugleister S. E., Fugleister F. J. Ingestion by planktonic grazers as a function of concentration of food. — Limnol. Oceanogr., 1975, vol. 20, N 2, p. 259—262.
- Nadin-Hurley G. H., Duncan A. A comparison of *Daphnia* gut particles with the sestonic particles present in two Thames Valley reservoirs throughout 1970 and 1971. — Freshwater Biol., 1976, vol. 6, N 2, p. 109—123.
- Narita T., Ward F. J. Ingestion and incorporation by *Daphnia similis* from carbon¹⁴ labelled *Scenedesmus* cultures. — Jap. J. Limnol., 1972, vol. 22, N 2, p. 36—43.
- Naumann E. Über die natürliche Nahrung des limnischen Zooplanktons. Ein Beitrag zur Kenntnis des Stoffhaushalts in Süßwasser. — Lunds Univ. Årsskr., N. F., 1918, Avd. 2, Bd 4, S. 1—31.
- Naumann E. Spezielle Untersuchungen über die Ernährungsbiologie des tierischen Limnoplanktons. I. — Lunds Univ. Årsskr., N. F., 1921, Avd. 2, Bd 17, N 4, S. 1—27.
- Naumann E. Spezielle Untersuchungen über die Ernährungsbiologie des tierischen Limnoplanktons. II. Über den Nahrungserwerb und die natürliche Nahrung der Copepoden und der Rotiferen des Limnoplanktons. — Lunds Univ. Årsskr., N. F., 1923, Adv. 11, Bd 19, N 6, S. 3—17.
- Nauwerck A. Zur Bestimmung der Filtrierleistung limnischer Planktoniere. — Arch. hydrobiol., 1959, Suppl., Bd 25, S. 83—101.
- Nauwerck A. Die Beziehungen zwischen Zooplankton und Phytoplankton im See Erken. — Symbd. Bot. Upsal., 1963, vol. 17, p. 1—163.
- Neill W. E. Experimental studies of microcrustacean competition community composition and efficiency or resource utilization. — Ecology, 1975, vol. 56, N 4, p. 809—826.
- Nival P., Nival S. Particle retention efficiencies of an herbivorous copepod, *Acartia clausi* (adult and copepodite stages): effects of grazing. — Limnol. Oceanogr., 1976, vol. 21, N 1, p. 24—38.
- O'Connors H. B., Biggs D. C., Ninivaggi D. V. Particle-size dependent maximum grazing rates for *Temora longicornis* fed natural particle assemblage. — Mar. Biol., 1980, vol. 56, N 1, p. 65—70.
- Paerl H. W. Ultraphytoplankton biomass and production in some New Zealand lakes. — N. Z. J. Mar. Freshwater Res., 1977, vol. 11, N 2, p. 297—305.
- Paerl H. W., Stull E. A. In defense of grain density autoradiography. — Limnol. Oceanogr., 1979, vol. 24, N 6, p. 1166—1169.
- Paffenhofer G.-A. Cultivation of *Calanus helgolandicus* under controlled conditions. — Helgol. wiss. Meeresunters., 1970, vol. 20, p. 346—359.
- Paffenhofer G.-A. Grazing and ingestion rates of nauplii, copepodids and adults of the marine planktonic copepod *Calanus helgolandicus*. — Mar. Biol., 1971, vol. 11, N 3, p. 286—298.
- Paffenhofer G.-A., Strickland J. D. A note on the feeding of *Calanus helgolandicus* on detritus. — Mar. Biol., 1970, vol. 5, N 2, p. 97—99.
- Paloheimo J. E. Indices of food type preference by a predator. — J. Fish. Res. Board Can., 1979, vol. 36, N 4, p. 470—473.
- Parsons T. R., Stephens K., Strickland G. D. H. On the chemical composition of eleven species of marine phytoplankters. — J. Fish. Res. Board Can., 1961, vol. 18, N 6, p. 1001—1016.
- Parsons T. R., LeBrasseur R. J., Fulton J. D. Some observations on the dependence of zooplankton grazing on the cell size concentration of phytoplankton blooms. — J. Oceanogr. Soc. Jap., 1967, vol. 23, p. 10—17.
- Peters R. H. Phosphorus regeneration by natural populations of limnetic zooplankton. — Verh. Int. Ver. Limnol., 1975, vol. 19, N 1, p. 273—278.
- Peters R. H., Lean D. The characterization of soluble phosphorus released by limnetic zooplankton. — Limnol. Oceanogr., 1973, vol. 18, N 2, p. 270—279.
- Peters R. H., Rigler F. H. Phosphorus release by *Daphnia*. — Limnol. Oceanogr., 1973, vol. 18, N 6, p. 821—839.
- Peterson B. J., Hobbie J. E., Haney J. F. *Daphnia* grazing on natural bacteria. — Limnol. Oceanogr., 1978, vol. 23, N 5, p. 1039—1044.
- Pomeroy L. R., Mathews H. M., Min H. S. Excretion of phosphate and soluble organic phosphorus compounds by zooplankton. — Limnol. Oceanogr., 1963, vol. 8, N 1, p. 50—55.
- Porter K. G. A method for the in situ study of zooplankton grazing effects on algal species composition and standing crop. — Limnol. Oceanogr., 1972, vol. 17, N 6, p. 913—917.
- Porter K. G. Selective grazing and differential digestion of algae by zooplankton. — Nature, 1973, vol. 244, N 5412, p. 179—180.
- Porter K. G. Viable gut passage of gelatinous green algae ingested by *Daphnia*. — Verh. Int. Ver. Limnol., 1975, vol. 19, N 4, p. 2840—2850.
- Porter K. G. Enhancement of algal growth and productivity by grazing zooplankton. — Science, 1976, vol. 192, N 4246, p. 1332—1334.
- Porter K. G., Gerritsen J., Orcutt D. J. The effect of food concentration on swimming patterns, feeding behaviour, ingestion, assimilation and respiration by *Daphnia*. — Limnol. Oceanogr., 1982, vol. 27, N 5, p. 935—949.
- Poulet S. A. Grazing of *Pseudocalanus minutus*

- on naturally occurring particulate matter. — *Limnol. Oceanogr.*, 1973, vol. 18, N 4, p. 564—573.
- Poulet S. A.** Seasonal grazing of *Pseudocalanus minutus* on particles. — *Mar. Biol.*, 1974, vol. 25, N 2, p. 109—123.
- Poulet S. A.** Feeding of *Pseudocalanus minutus* on living and nonliving particles. — *Mar. Biol.*, 1976, vol. 34, N 2, p. 117—125.
- Poulet S. A.** Grazing of marine copepod developmental stages on naturally occurring particles. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1977, vol. 34, N 12, p. 2380—2387.
- Poulet S. A.** Comparison between five coexisting species of marine copepods feeding on naturally occurring particulate matter. — *Limnol. Oceanogr.*, 1978, vol. 23, N 6, p. 1126—1143.
- Poulet S. A., Chanut J. P.** Nonselective feeding of *Pseudocalanus minutus*. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1975, vol. 32, N 5, p. 706—713.
- Pucher-Petkovic T., Homen B.** Etudes saisonnières de la photosynthese dense et biomasse du nanoplankton et du microplankton dans la baie de Kastela (Sdriatique moyenne). — *Acta adriat.*, 1979, vol. 19, N 4—10, p. 47—60.
- Redfield A. C.** On proportions of organic derivatives in sea water and their relation to the composition of plankton. — In: James Johnstone Memorial Volume. Liverpool, 1934, p. 176—192.
- Redfield A. C., Ketchum B. H., Richards F. A.** The influence of organisms on the composition of sea water. — In: *The Sea*. New York; London, 1963, vol. 2, p. 26—77.
- Redfield G. W.** The effect of zooplankton on phytoplankton productivity in the epilimnion of a subalpine lake. — *Hydrobiologia*, 1980, vol. 70, N 3, p. 217—224.
- Reeve M. R., Walter M. A.** Observations on the existence of lower threshold and upper critical food concentrations for the copepod *Acartia tonsa* Dana. — *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1977, vol. 29, N 3, p. 212—221.
- Richards F. A.** Anoxic basins and fjords. — In: *Chemical Oceanography*. London, 1965, vol. 1, p. 611—645.
- Richey J. E.** Patterns of phosphorus supply and utilization in lake Washington and Findley lake. — *Limnol. Oceanogr.*, 1979, vol. 24, N 5, p. 906—916.
- Richman S., Rogers J. N.** The feeding of *Calanus helgolandicus* on synchronously growing populations of the marine diatom *Ditylum brightwellii*. — *Limnol. Oceanogr.*, 1969, vol. 14, N 5, p. 701—709.
- Rigler F. H.** The uptake and release of inorganic phosphorus by *Daphnia magna* Straus. — *Limnol. Oceanogr.*, 1961a, vol. 6, N 2, p. 165—175.
- Rigler F. H.** The relation between concentration of food and feeding rate of *Daphnia magna* Straus. — *Can. J. Zool.*, 1961b, vol. 3, N 6, p. 857—868.
- Rigler F. H.** Nutrient kinetics and the new typology. — *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 1975, vol. 19, N 1, p. 197—210.
- Robertson S. B., Frost B. W.** Feeding by an omnivorous planktonic copepod *Aetideus divergens* Bradford. — *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1977, vol. 29, N 3, p. 231—244.
- Roger C.** Azote et phosphore chez un crustace macroplanktonique, *Meganyctiphanes norvegica* (M. Sars) (Euphausiacea): excretion minérale et constitution. — *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1978, vol. 33, N 1, p. 7—83.
- Roman M. R., Parke A. R.** Containment effects in copepod grazing experiments: A plea to end the black box approach. — *Limnol. Oceanogr.*, 1980, vol. 25, N 6, p. 982—990.
- Runge J. A., Ohman M. D.** Size fractionation of phytoplankton as an estimate of food available to herbivores. — *Limnol. Oceanogr.*, 1982, vol. 27, N 3, p. 570—576.
- Ruttner F.** Grundriss der Limnologie. Hydrobiologie des Süßwassers. Berlin, 1962. 332 S.
- Sakamoto M.** Primary production by phytoplankton community in some Japanese lakes and its dependence on lake depth. — *Arch. Hydrobiol.*, 1966, Bd 62, N 1, S. 1—28.
- Satomi M., Pomeroy L. R.** Respiration and phosphorus excretion in some marine populations. — *Ecology*, 1965, vol. 46, N 6, p. 877—881.
- Scavia D.** Examination of phosphorus cycling and control of phytoplankton dynamics in lake Ontario with an ecological model. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1979, vol. 36, N 9, p. 1336—1346.
- Schindler D. W.** Carbon, nitrogen and phosphorus and eutrophication of freshwater lakes. — *J. Phycol.*, 1971a, vol. 7, N 4, p. 321—329.
- Schindler D. W.** A hypothesis to explain differences and similarities among lakes in the experimental lake area, north-western Ontario. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1971b, vol. 28, N 2, p. 295—301.
- Schindler D. W., Comita G. W.** The dependence of primary production upon physical and chemical factors in a small, senescing lake, including the effects of complete winter oxygen depletion. — *Arch. Hydrobiol.*, 1972, Bd 69, N 4, S. 413—451.
- Schindler D. W. et al.** Eutrophication of lake 227 by addition of phosphate and nitrate: the second, third and fourth years of enrichment, 1970, 1971 and 1972. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1973, vol. 30, N 10, p. 1415—1440.
- Sharma P. C., Pant M. C.** Effect of food and temperature on filtering rates of *Simocephalus vetulus* (O. F. Müller). — *Ind. J. Exp. Biol.*, 1982, vol. 20, N 1, p. 100—102.
- Serruya C., Serruya S., Pollinger U.** Wind, phosphorus release and division rate of *Peridinium* in lake Kinneret. — *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 1978, vol. 20, N 2, p. 1096—1102.
- Steele J. H., Frost B. W.** The structure of plankton communities. — *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, 1977, B280, N 976, p. 485—534.
- Stenson J. A. E. et al.** Effects of fish removal from a small lake. — *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 1978, vol. 20, N 2, p. 794—801.
- Strathmann R. R.** Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume. — *Limnol. Oceanogr.*, 1967, vol. 12, N 3, p. 411—418.
- Strickland J. D. H.** Measuring the production of marine phytoplankton. — *Fish. Res. Board Can.*, 1960, N 122, p. 1—172.
- Strickland J. D. H., Parsons T. R.** A manual of sea water analysis. Ottawa, 1960. 185 p. (Bull. Fish. Res. Board Can.; N 125).
- Strickland J. D. H., Parsons T. R.** A practical handbook of seawater analysis. Ottawa, 1968. 311 p. (Bull. Fish. Res. Board Can.; N 167).
- Stuart C. A., McPherson M., Cooper H. J.** Studies on bacteriologically sterile *Moina* macrocopa and their food requirements. — *Physiol. Zool.*, 1931, vol. 4, N 1, p. 87—100.
- Stull E. A., Amezaga E., Goldman C. R.** The contribution of individual species of algae to primary productivity of Castle lake, California. — *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 1971, vol. 18, N 3, p. 1777—1783.
- Sverdrup H. J., Johnson M. W., Fleming R. H.** The oceans. New York, 1962. 1060 p.
- Szekilda K. H.** Ein chemisches Modell für den Auf- und Abbau organischen Materials und dessen Anwendung in der offenen See. — *J. Cons. Perman. Int. Explor. Mer.*, 1968, vol. 32, N 2, p. 180—187.
- Taguchi S.** Relationship between photosynthesis and cell size of marine diatoms. — *J. Phycol.*, 1976, vol. 12, N 2, p. 185—189.
- Takahashi M., Ikeda T.** Excretion of ammonia and inorganic phosphorus by *Euphasia pacifica* and *Metridia pacifica* at different concentrations of phytoplankton. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1975, vol. 32, N 11, p. 2189—2195.
- Taniguchi A.** Phytoplankton—zooplankton relationships in the western Pacific Ocean and adjacent seas. — *Mar. Biol.*, 1973, vol. 21, N 2, p. 115—121.
- Teft L., Taylor W. R., McCarthy J. J.** Uptake and release of phosphorus by phytoplankton in the Chesapeake Bay estuary, USA. — *Mar. Biol.*, 1975, vol. 33, N 1, p. 21—32.
- Thompson J. M., Ferguson A. J. D., Reynolds C. S.** Natural filtration rates of zooplankton in a closed system: the derivation of a community grazing index. — *J. Plankton Res.*, 1982, vol. 14, N 3, p. 545—560.
- Vanderploeg H. A.** Seasonal particle-size selection by *Diaptomus sicilis* in offshore lake Michigan. — *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1981, vol. 38, N 5, p. 504—517.
- Vanderploeg H. A., Scavia D.** Calculation and use of selectivity coefficients of feeding: Zooplankton grazing. — *Ecol. Modell.*, 1979a, vol. 7, N 1, p. 135—149.
- Vanderploeg H. A., Scavia D.** Two ele-
- ctivity indices for feeding with special reference to zooplankton grazing. — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1979b, vol. 36, N 4, p. 362—365.
- Vijverberg J., Frank T.** The chemical composition and energy contents of copepods and cladocerans in relation to their size. — *Freshwater Biol.*, 1976, vol. 6, N 4, p. 333—345.
- Watson S., Kalf J.** Relationships between nanoplankton and lake trophic status. — *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 1981, vol. 38, N 8, p. 969—977.
- Watt W. D.** Measuring the primary production rates of individual phytoplankton species in natural mixed population. — *Deep-Sea Res.*, 1971, vol. 18, N 3, p. 329—339.
- Webster K. E., Peters R. H.** Some size-dependent inhibitions of larger cladoceran filterers in filamentous suspensions. — *Limnol. Oceanogr.*, 1978, vol. 23, N 6, p. 1238—1245.
- Weers E. T., Zaret T. M.** Grazing effects on nanoplankton in Gatun lake, Panama. — *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 1975, vol. 19, N 2, p. 1480—1483.
- Williams R. B.** Division rates of salt marsh in relation to salinity and cell size. — *Ecology*, 1964, vol. 45, N 1, p. 887—889.
- Wium-Andersen S.** The influence of the zooplankton anaesthetising substance physostigmine salicylicum on photosynthesis. — *Arch. Hydrobiol.*, 1975, Bd 76, N 3, S. 379—383.
- Wojciechowska W.** The share of algae with different dimensions in the plankton of two lakes of different trophic character in the annual cycle. — *Acta Hydrobiol.*, 1976, vol. 18, N 2, p. 127—138.
- Wood E. G. F.** Direct count using fluorescent microscopy. — In: *Techniques for the assessment of microbiology: Production and decomposition in fresh water*. London, 1972, p. 50—51.
- Zankai N. P.** Jahreszeitliche Änderung der Filtrierrate des Copepoden *Eudiaptomus gracilis* (G. O. Sars) in Balaton-See. — *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 1979, vol. 20, N 4, p. 2551—2555.
- Zankai N., Ponyi J.** On the feeding of *Eudiaptomus gracilis* in Lake Balaton. — *Annal Biol. Tirany*, 1974, vol. 41, p. 363—371.
- Zankai N., Ponyi J.** Seasonal changes in the filtering rate of *Eudiaptomus gracilis* (G. O. Sars) in lake Balaton. — *Magy. tud. akad. Tihanyi biol. kut. int. evk.*, 1976, vol. 43, N 1, p. 105—116.

О Г Л А В Л Е Н И Е

Предисловие (Г. Г. Винберг)	3
Введение	5
Глава 1. Роль отдельных видов водорослей в первичной продукции планктона	12
1.1. Авторадиографический и альгологический методы определения продукции отдельных видов водорослей	14
1.1.1. Теоретические основы авторадиографического метода	14
1.1.2. Применение авторадиографического метода	17
1.2. Относительное значение массовых видов водорослей в фотосинтезе планктона	19
1.3. Скорость фотосинтеза массовых видов природного фитопланктона в зависимости от их систематического положения и размера клеток	22
1.4. Интенсивность фотосинтеза водорослей разных систематических групп	30
1.5. Сравнение скоростей роста отдельных видов водорослей, измеренных разными методами	34
1.6. Общие представления о фотосинтезе отдельных видов водорослей в природных условиях	36
Глава 2. Выедание пищевой взвеси, основные компоненты рациона и избирание пищи планктонными ракообразными	39
2.1. Методы изучения фильтрационного питания	40
2.2. Основные компоненты рациона ракообразных	49
2.2.1. Водоросли	49
2.2.2. Бактерии	53
2.2.3. Детрит	55
2.3. Избирательность питания планктонных ракообразных как необходимый элемент в понимании взаимоотношений зоо- и фитопланктона	57
Глава 3. Скорость потребления пищи планктонными ракообразными	72
3.1. Зависимость между скоростью фильтрации и массой тела ракообразных	72
3.2. Скорость фильтрации воды планктонными ракообразными при разных температурах	76
3.3. Влияние концентрации пищи на скорость фильтрации и рацион	77
3.4. Скорость фильтрации воды зоопланктоном в водоемах разной биологической продуктивности	83
3.5. Рацион планктонных ракообразных и относительная роль в нем водорослей, бактерий и детрита	89
Глава 4. Участие зоопланктона в регенерации фосфора	99
4.1. Методы определения основных форм фосфора и их классификация	99
4.2. Методы исследования экскреции фосфора	100
4.3. Зависимость скорости экскреции фосфора ракообразными от массы их тела	103
4.4. Содержание фосфора в теле ракообразных	107
4.5. Оценка участия зоопланктона в регенерации фосфора по скорости потребления им кислорода	110

Глава 5. Взаимосвязь трофометаболических процессов в планктоне	113
5.1. Соотношение между потреблением фитопланктона, его биомассой и скоростью фотосинтеза	113
5.2. Соотношение между регенерацией фосфора зоопланктоном и скоростью фотосинтеза	118
5.3. Скорость биотического круговорота взвешенного органического вещества как интегральный показатель метаболизма планктона	125
5.4. Трофометаболизм планктона — основа, объединяющая его в единое целое	129
Заключение	137
Литература	140

Борис Лейбович Гутельмахер
МЕТАБОЛИЗМ ПЛАНКТОНА КАК ЕДИНОГО ЦЕЛОГО:

**Трофометаболические взаимодействия
зоо- и фитопланктона**

(Труды Зоологического института АН СССР; Т. 133)

Утверждено к печати

Зоологическим институтом Академии наук СССР

Редактор издательства *Е. И. Васьковская*

Художник *А. Т. Пожванов*

Технический редактор *Е. В. Траскевич*

Корректоры *И. А. Корзинина* и *Л. Б. Наместникова*

ИБ № 21655

Сдано в набор 07.02.86. Подписано к печати 25.07.86.
М-18805. Формат 70×100¹/₁₆. Бумага офсетная № 1.
Гарнитура литературная. Фотонабор. Печать офсетная.

Усл. печ. л. 13. Усл. кр.-от. 14.8. Уч.-изд. л. 14.25.

Тираж 1050. Тип. зак. № 147.

Цена 2 р. 20 к.

Ордена Трудового Красного Знамени
издательство «Наука». Ленинградское отделение.
199034. Ленинград, В-34, Менделеевская лин., 1.

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

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

готовит к выпуску в 1987 году книгу

Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем:

Сборник научных трудов

20 л., 3 р. 40 к.

В сборнике изложены различные аспекты теории биологической продуктивности водных экосистем, активно разрабатываемой учениками и последователями Г. Г. Винберга. В статьях отражено современное состояние исследований по продуктивности различных водоемов, намечены пути дальнейшего развития теории биологической продуктивности водных экосистем, рассмотрены вопросы ее практического приложения в народном хозяйстве.

Для гидробиологов, экологов, лимнологов.

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

готовит к выпуску в 1987 году книгу

Е. В. Балущкина. Функциональное значение личинок хирономид в континентальных водоемах
16 л., 2 р. 50 к.

В монографии детально рассмотрены закономерности роста многих видов личинок хирономид в экспериментальных и природных условиях, обобщены материалы по энергетическому обмену у разных видов, разработаны экспресс-методы расчета продукции личинок хирономид, приведен индекс для оценки качества вод по населению хирономид. Оценивается участие личинок хирономид в круговороте вещества и трансформации энергии в водоемах.

Для гидробиологов, ихтиологов, экологов и специалистов по охране окружающей среды.

**КНИГИ ИЗДАТЕЛЬСТВА «НАУКА»
МОЖНО ПРЕДВАРИТЕЛЬНО ЗАКАЗАТЬ В МАГАЗИНАХ
ЦЕНТРАЛЬНОЙ КОНТОРЫ «АКАДЕМКНИГА»,
В МЕСТНЫХ МАГАЗИНАХ КНИГОТОРГОВ
ИЛИ ПОТРЕБИТЕЛЬСКОЙ КООПЕРАЦИИ.**

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

**117192 Москва, Мичуринский пр., 12, магазин
«Книга—почтой» Центральной конторы
«Академкнига»;**

**197345 Ленинград, Петрозаводская ул., 7,
магазин «Книга—почтой» Северо-За-
падной конторы «Академкнига»**

*или в ближайший магазин «Академкнига», имеющий отдел
«Книга—почтой»:*

**480091 Алма-Ата, ул. Фурманова, 91/97 («Кни-
га—почтой»);**

**370005 Баку, ул. Джапаридзе, 13 («Книга—
почтой»);**

232600 Вильнюс, ул. Университето, 4;

690088 Владивосток, Океанский пр., 140;

**320093 Днепропетровск, пр. Гагарина, 24
(«Книга — почтой»);**

**734001 Душанбе, пр. Ленина, 95 («Книга—
почтой»);**

375002 Ереван, ул. Туманяна, 31;

**664033 Иркутск, ул. Лермонтова, 289 («Кни-
га—почтой»);**

420043 Казань, ул. Достоевского, 53;

252030 Киев, ул. Ленина, 42;

252142 Киев, пр. Вернадского, 79;

252030 Киев, ул. Пирогова, 2;

**252030 Киев, ул. Пирогова, 4 («Книга—поч-
той»);**

**277012 Кишинев, пр. Ленина, 148 («Книга—
почтой»);**

- 343900 Краматорск Донецкой обл., ул. Марата,
1 («Книга—почтой»);
660049 Красноярск, пр. Мира, 84;
443002 Куйбышев, пр. Ленина, 2 («Книга—
почтой»);
191104 Ленинград, Литейный пр., 57;
199164 Ленинград, Таможенный пер., 2;
199004 Ленинград, 9 линия, 16;
220012 Минск, Ленинский пр., 72 («Книга—
почтой»);
103009 Москва, ул. Горького, 19а;
117312 Москва, ул. Вавилова, 55/7;
630076 Новосибирск, Красный пр., 51;
630090 Новосибирск, Академгородок, Мор-
ской пр., 22 («Книга—почтой»);
142284 Протвино Московской обл., «Академ-
книга»;
142292 Пущино 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 («Кни-
га—почтой»);
634050 Томск, наб. реки Ушайки, 18;
450059 Уфа, ул. Р. Зорге, 10 («Книга—
почтой»);
450025 Уфа, ул. Коммунистическая, 49;
720001 Фрунзе, бульв. Дзержинского, 42
(«Книга—почтой»);
310078 Харьков, ул. Чернышевского, 87 («Кни-
га—почтой»).