

УДК 577.475

ОТНОСИТЕЛЬНОЕ ЗНАЧЕНИЕ ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ ВОДОРΟΣЛЕЙ В ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ПЛАНКТОНА

Б. Л. ГУТЕЛЬМАХЕР

(Зоологический институт АН СССР, Ленинград)

С помощью метода радиоавтографии получены количественные данные, характеризующие участие отдельных видов водорослей в создании первичной продукции планктона и фотосинтетическую активность разных размерных групп водорослей. Приведено уравнение зависимости между П/Б-коэффициентом и объемом клетки.

При изучении биологической продуктивности водоемов первичную продукцию планктона измеряют по интенсивности фотосинтеза и выражают суммарной величиной, относящейся к планктону в целом. С помощью фильтров с разным диаметром пор или мельничного газа разной густоты многими авторами было установлено, что роль в первичной продукции единицы биомассы мелких и крупных видов водорослей не равнозначна [10, 11]. Отношение продукции к биомассе у фитопланктона выше, когда преобладают мелкие виды водорослей [2, 5, 8, 9]. Эти методы, однако, характеризуют только относительное участие в первичной продукции разных размерных групп водорослей и не дают представления о роли отдельных видов и колоний их. В последнее время предложен радиоавтографический метод, с помощью которого можно определить продукцию отдельных водорослей в смешанном природном или лабораторном сообществе фитопланктона [3, 12]. Он основан на радиоавтографическом определении относительной радиоактивности отдельных клеток, пропорциональной количеству фотосинтетически усвоенного углерода. Число β -частиц, вылетевших из клетки за время экспозиции, учитывается по следам (трекам), оставленным ими в фотоэмульсии.

Для определения первичной продукции отдельных видов водорослей* были выполнены исследования на двух высокоэвтрофных озерах Верхне- и Нижне-Суздальском, расположенных в северной части г. Ленинграда, а также в лаборатории пресноводной и экспериментальной гидробиологии ЗИН АН СССР с мая по октябрь 1972 г.

В эпилимнионе оз. В.-Суздальского (0—4 м) и от поверхности до дна (0—3 м) в оз. Н.-Суздальском батометром через каждый метр начиная с поверхности брали пробы воды и равное количество их сливали в полиэтиленовый баллон. Часть воды использовали для определения видового состава водорослей и количественного учета их с помощью осадочного метода, другую — для определения первичной продукции. С этой целью воду разливали в три колбы по 250 мл и добавляли 5 мккюри изотопа углерода C^{14} в составе бикарбоната натрия. Одна колба служила для темновой фиксации CO_2 , которую учитывали при определении суммарной первичной продукции. После четырехчасовой экспозиции на подоконнике лаборатории все пробы фиксиро-

* Автор выражает искреннюю благодарность сотруднику лаборатории пресноводной и экспериментальной гидробиологии ЗИН АН СССР В. Н. Никулиной за помощь в определении видов водорослей.

вали формалином. Температура воды в опытах колебалась от 13 до 25° и превышала озерную на 1—2°. 50 мл пробы использовали для определения первичной продукции [7]. Из остальной части ее готовили радиоавтографы клеток водорослей [3].

В фитопланктоне оз. В.-Суздальского отмечено 20 доминирующих видов водорослей. В течение всего периода исследований ведущими как по численности, так и по биомассе были протококковые. *Scenedesmus obliquus* (Turp.) составлял половину всей биомассы, остальная ее часть складывалась из *Chlorella pyrenoidosa* Chick., *Tetraedron triangulare* Korschik., *Peridinium valzii* Lemm., *Glenodinium elpatiewsky* (Ostf.) Schiller, *G. penardii* Lemm., *Fragilaria crotonensis* Kitt., *Microcystis pulwerea* (Wood) Fortif. emend. Elenk. В начале июля шло быстрое нарастание биомассы фитопланктона. К середине месяца величина ее достигла максимума — 11,39 мг/л, затем начала постепенно снижаться и в сентябре составила 2,16 мг/л (рис. 1).

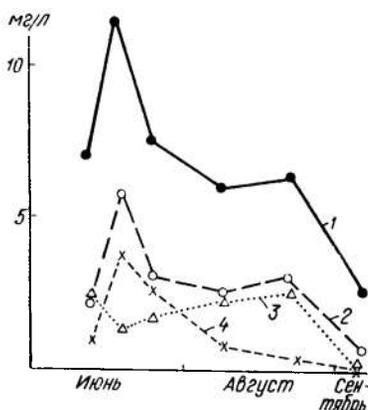


Рис. 1. Сезонная динамика биомассы фитопланктона в оз. В.-Суздальском:

1 — общая; 2 — *S. obliquus*; 3 — перидиниовые водоросли; 4 — *Ch. pyrenoidosa*.

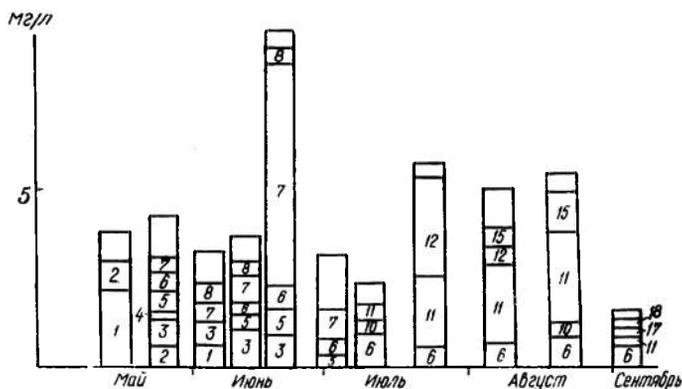


Рис. 2. Сезонная динамика биомассы фитопланктона в оз. Н.-Суздальском:

1 — *Stephanodiscus astrea*; 2 — *Diatoma elongatum*; 3 — *Synedra vausheria*; 4 — *Gleocapsa* sp.; 5 — *Chlorella pyrenoidosa*; 6 — *Trachelomonas planctonica*; 7 — *Synedra tenera*; 8 — *Stenokalyx densata*; 9 — *Synechocystis parvula*; 10 — *Staurastrum* sp.; 11 — *Ceratium hirundinella*; 12 — *Mallomonas radiata*; 13 — *Ankistrodesmus pseudomirabilis*; 14 — *Merismopedia punctata*; 15 — *Closterium* sp.; 16 — *Scenedesmus obliquus*; 17 — *Gomphosphaeria lacustris*; 18 — *Melosira* sp.

Фитопланктон оз. Н.-Суздальского характеризуется большим видовым разнообразием и значительными изменениями в видовом составе. Здесь выявлено 30 доминирующих видов. В мае и июне основную часть по биомассе и численности составляли диатомовые, доминировала *Synedra tenera* W. Sm. С середины июля начали развиваться пиропитовые, особенно *Ceratium hirundinella* (O. F. M.) Vergh., которая давала половину общей биомассы. При значительном преобладании этой водоросли иногда развивались и другие виды. Так, в конце июля биомасса *C. hirundinella* и *Mallomonas radiata* C. op. г. была почти одинаковой — соответственно 2,07 и 2,70 мг/л. В начале августа достиг максимальной численности *Scenedesmus obliquus* (3,66 млн. кл/л), но био-

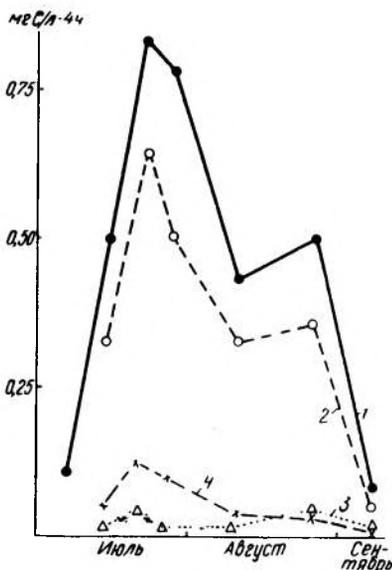
масса его была незначительной. То же касается и синезеленых (*Gomphosphaeria lacustris* Chod.), которые развивались в конце августа и в начале сентября. В течение всего периода исследований биомасса *Trachelomonas planctonica* Swig. оставалась почти неизменной (0,5 мг/л). Биомасса всех водорослей постепенно увеличивалась, и в середине июня отмечен ее максимум — 9,34 мг/л. Далее последовало резкое снижение с последующим нарастанием в конце июля и затем — снова снижение до 1,49 мг/л в сентябре (рис. 2).

Изменение первичной продукции в воде озер соответствовало колебаниям биомассы фитопланктона. Максимальные величины продукции приходились на пики биомасс и для оз. В.-Суздальского были равны 0,80, Н.-Суздальского — 0,41 мгС/л·4ч (рис. 3, 4). Эти величины сравнительно высоки, но вполне укладываются в пределы, указанные Г. Г. Винбергом [1] для евтрофных водоемов.

По радиоавтографам водорослей подсчитано число треков для 50 клеток каждого вида. Средние и другие статистические показатели для отдельных видов определены на ЭВМ Вычислительного центра АН СССР.

Рис. 3. Сезонная динамика первичной продукции в оз. В.-Суздальском:

1 — общая; 2 — *S. obliquus*; 3 — *Ch. pyrenoidosa*; 4 — *T. triangulare*.



Клетки водорослей каждого вида характеризовались довольно постоянным числом треков в течение всего периода исследований. Однако среди сравнительно фотосинтетически активных клеток изредка встречались и малоактивные, с небольшим количеством треков или без них. Коэффициент вариации числа треков для массовых видов водорослей в большинстве случаев был меньше 10% и редко превышал эту величину. Так, число треков на клетку для трех наиболее массовых видов фитопланктона оз. В.-Суздальского в шести опытах различалось незначительно и зависело от объема клеток данного вида:

	Число треков на клетку	Объем клетки, мкм ³
<i>S. obliquus</i>	9,9 ± 1,5	47
<i>Ch. pyrenoidosa</i>	12,0 ± 1,9	113
<i>T. triangulare</i>	24,6 ± 4,0	270

Таким образом, наименьшее число треков отмечено у водорослей с наименьшим объемом клетки — *S. obliquus*, наибольшее — у самой крупной из них *T. triangulare*. Еще убедительнее выражена та же закономерность для 13 видов из оз. Н.-Суздальского, объем клеток которых различался больше, чем на три порядка (рис. 5). Число треков на клетку характеризует фотосинтетическую активность водорослей. Понятно, что, чем больше объем клетки, тем выше ее общая фотосинтетическая активность. Если же число треков отнести не к единице численности, а к единице биомассы, то обнаруживается, что наиболее фотосинтетически активна единица биомассы более мелких видов водорослей.

По численности клеток и числу треков на клетку найдены величины продукции для каждого вида водорослей [12]. Большую часть пер-

вичной продукции в оз. В.-Суздальском создавали *S. obliquus*, меньшую — *Ch. pyrenoidosa* и *T. triangulare*; перидиниевые водоросли (*Peridinium valzii*, *Glenodinium elpatiewsky*, *G. penardii*), составлявшие $\frac{1}{3}$ биомассы, дали только 10% продукции (рис. 6).

В оз. Н.-Суздальском доминирующие весной и в первую половину лета, диатомовые, особенно *S. tenera*, синтезировали основную часть

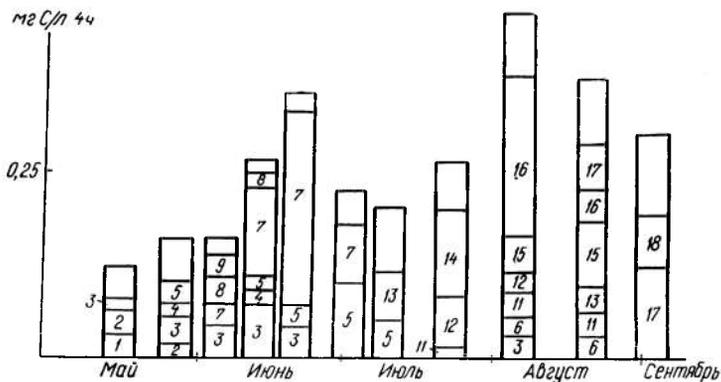


Рис. 4. Сезонная динамика первичной продукции в оз. Н.-Суздальском. Условные обозначения те же, что и на рис. 2.

продукции. В начале июля сравнительно мелкие клетки *Ch. pyrenoidosa* дали половину первичной продукции, хотя их роль в биомассе фитопланктона была незначительной — всего 7%. Во вторую половину лета продукция доминирующей по биомассе *C. hirundinella* была низкой и только благодаря развитию водорослей с мелкими клетками (*Meristopedia punctata* Мейен, *S. obliquus*, *G. lacustris*) она поддерживалась на сравнительно высоком уровне (см. рис. 4). Доминирующие по биомассе крупные клетки фитопланктона характеризовались низкой величиной продукции, мелкие — высокой. Соотношение продукций и биомасс отдельных видов водорослей показано, например, для фитопланктона оз. Н.-Суздальского по наблюдениям 21. VIII (рис. 6). Та же закономерность сохранялась во всех опытах.

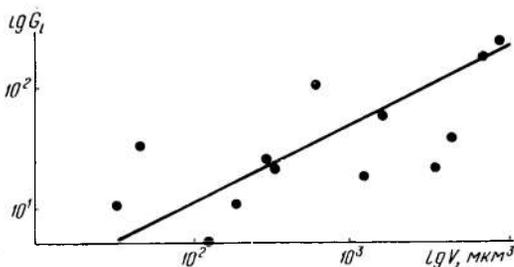


Рис. 5. Зависимость между средней величиной числа треков (G_i) и объемом клетки (V).

Для характеристики продукционных возможностей биомассы фитопланктона в целом и каждого вида были рассчитаны П/Б-коэффициенты в опыте продолжительностью 4 ч*. Для фитопланктона оз. Н.-Суздальского они колебались в пределах 0,32—0,83 (в среднем 0,57), для В.-Суздальского — 0,65—1,00 (0,78). Более высокий П/Б-коэффициент во втором случае можно объяснить преобладанием (по биомассе) сравнительно мелких протококковых водорослей. Во всех опытах наибольшие П/Б-коэффициенты получены для наименьших клеток. Так,

* Продукция выражена в $mg C/l \cdot 4 ч$, биомасса — в $mg C/l$. Для перевода сырого веса водорослей в углерод было принято, что он составляет 0,1 сырого веса [6].

для сравнительно мелких *Ch. pyrenoidosa*, *T. triangulare* и *S. obliquus* они приблизительно равны 1, для крупных (*Peridinium valzii*) — 0,1.

Определив П/Б-коэффициенты для каждого вида водорослей, можно количественно характеризовать снижение этих величин с увеличением размеров клеток в условиях опыта. Примером служат результаты

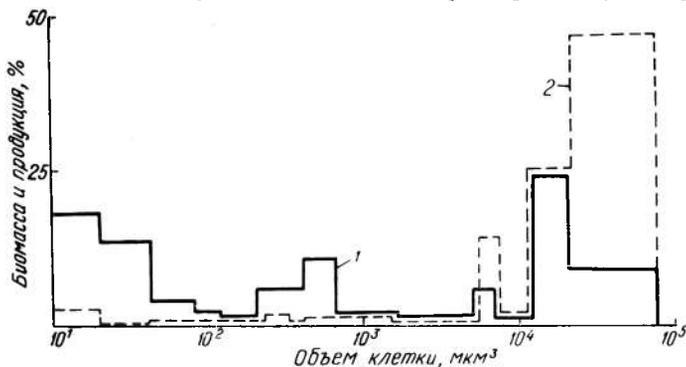


Рис. 6. Относительное значение клеток водорослей разных размеров в продукции (1) и биомассе (2).

опыта на оз. В.-Суздальском 9. VIII (рис. 7). Как видим, мелким клеткам соответствуют более высокие П/Б-коэффициенты. Эту зависимость характеризует уравнение вида:

$$\text{П/Б} = 9V^{-0,54},$$

где П — продукция данного вида в мгС/л·4 ч, Б — его биомасса в мгС/л, V — объем клетки в $\mu\text{м}^3$. П/Б-коэффициенты в условиях опыта оказались неожиданно высокими, по-видимому, за счет большого участия в общей продукции неучтенных мельчайших форм наннопланктона, а возможно, и оптимальных условий фотосинтеза за время опыта (4 ч). Однако несмотря на высокие П/Б-коэффициенты не вызывает сомнений тот факт, что фотосинтетическая активность единицы биомассы сравнительно мелких видов водорослей выше, чем крупных. Эту же закономерность отмечает В. Е. Заика [4] и для животных. Следователь-

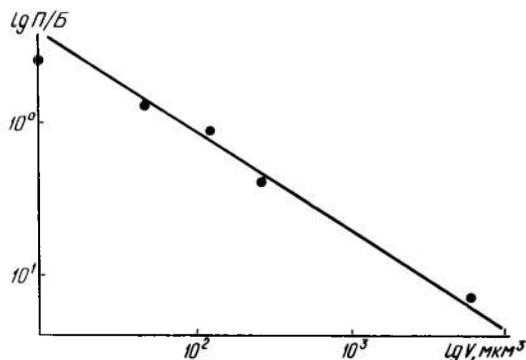


Рис. 7. Зависимость между П/Б-коэффициентом и объемом клетки (продолжительность опыта 4 ч).

но, как у растений, так и у животных продукционные возможности единицы биомассы более мелких организмов выше, чем крупных.

Результаты исследований подтвердили ранее высказанное предположение о пригодности метода радиоавтографии для решения многих вопросов в полевых и экспериментальных условиях.

ЛИТЕРАТУРА

1. Винберг Г. Г. 1960. Первичная продукция водоемов. Изд-во АН БССР, Минск.
2. Виноградова Л. А., Шемина Э. И. 1971. О зависимости величин продукции фитопланктона от состава и среднего объема клетки в экваториальной Атлантике. Тр. АтлантНИРО, 38.

3. Гутельмахер Б. Л. 1973. Радиоавтографический метод определения относительного значения отдельных видов водорослей в первичной продукции планктона. «Гидробиол. ж.», 9, 1.
4. Заика В. Е. 1972. Удельная продукция водных беспозвоночных. Изд-во «Наукова думка», К.
5. Михеева Т. М. 1973. Фитопланктон и продукция органического вещества. В кн.: «Биол. проц. и самоочищ. на загрязн. уч. реки», Изд-во, БГУ, Минск.
6. Обозначения, единицы измерения и эквиваленты, встречаемые при изучении продуктивности пресных вод. 1972. Советский национальный комитет МБП, Л.
7. Романенко В. И. 1971. Определение фотосинтеза фитопланктона во внутренних водоемах. В сб.: «Биол. и продукт. преснов. орган.», Тр. Ин-та биол. внутр. вод., 21 (24), изд-во «Наука», Л.
8. Федоров В. Д. 1968. О корреляции между биомассой особи и предельной численностью популяции в фитопланктонном сообществе. ДАН АН СССР, 188, 3.
9. Bagge P., Niemi A. 1971. Dynamics of phytoplankton, primary production and biomass in Loviisa archipelago (Gulf of Finland). Merentutkimuslait. Julk., Skr. 233.
10. Gliwicz Z. M. 1967. The contribution of nannoplankton in pelagical primary production in some lakes with varying trophy. «Bull. Acad. Pol. Sci.», 11, 15.
11. Malone T. C. 1971. The relative importance of nannoplankton and netplankton as primary producers in tropical oceanic and neritic phytoplankton communities. «Limnol. Oceanogr.», 16, 4.
12. Watt W. D. 1971. Measuring the primary production rates of individual phytoplankton species in natural mixed populations. «Deep-Sea Res.», 18, 3.

Поступила 25. VI 1973 г.

RELATIVE IMPORTANCE OF SINGLE ALGAE SPECIES IN THE PRIMARY PLANKTIC PRODUCTION

B. L. GUTELMACHER

(Zoological Institute, Academy of Sciences, USSR, Leningrad)

Summary

Quantitative data on the role of single Algae species in the plankton primary production and photosynthetic activity of different cell size phytoplankton species were obtained by autoradiographic method. Relatively small cell Algae species are found to form the deciduous part of the plankton primary production. Equation $P/B = 9V^{-0.54}$ expresses the relationship between P/B-coefficient and the cell volume.