

ПРОДУКЦИЯ ФИТОПЛАНКТОНА В ПЕЛАГИАЛИ ЧУДСКОГО ОЗЕРА В 1985—1986 ГГ.

Растительная взвесь — фитопланктон — является главным энергетическим входом озерных экосистем, особенно в крупных пресноводных водоемах, где доля высших растений в суммарном фотосинтезе мала. Способность утилизации солнечной энергии зависит от количества и физиологического состояния фитопланктона. В оптимальных световых условиях при достатке биогенных веществ фитопланктон может поглощать до 4% падающей на поверхность водоема солнечной энергии (Винберг, 1960). В природных условиях эта величина, как правило, не превышает 1% (Пырина, 1967). Причиной этого является недостаток азота и (или) фосфора, которые ограничивают наличие необходимого количества планктона в воде. Иногда в случае содержания в воде больших количеств гуминовых веществ или частиц детрита лимитирующими факторами оказываются световые условия.

Трофность водоема и его биологический потенциал характеризуются продуктивностью фитопланктона. С точки зрения круговорота веществ важно, какие виды водорослей в планктоне доминируют. Мелкоклеточные диатомовые и зеленые водоросли употребляются в пищу зоопланктона и заключенная в них энергия передвигается по пищевой цепи с относительно большим коэффициентом полезного действия. Как известно, при переходе с одного трофического состояния на другое 80—90% энергии превращается в теплоту (Одум, 1975).

Материал и методика

В настоящей статье представлены материалы, характеризующие фитопланктон пелагиали Чудского озера с мая по ноябрь 1985 и 1986 гг. Станции были расположены в центральной части озера между Калласте—Раскопель (рис. 1, А) и между Муствез—Гдовом (рис. 1, Б).

Пробы воды отбирали с трех глубин эвфотической зоны (с поверхности и с двух слоев, которые соответствовали одно- и двукратной прозрачности по диску Секки — 1S и 2S), а также с придонного слоя воды (10 м).

Измеряли содержание хлорофилла *a* (Хл *a*), феопигментов и аденозинтрифосфата (АТФ), последний из которых является специфическим параметром при оценке количества живого вещества. Кроме этого определяли скорость фотосинтеза и видовой состав фитопланктона.

Условия в среде обитания характеризуются шестью показателями: содержанием в воде общих фосфора и азота ($P_{\text{общ}}$, $N_{\text{общ}}$), количеством sestona (органической взвеси), прозрачностью воды по диску Секки и суммарной солнечной радиацией, падающей на поверхность воды (Q). Данные по солнечной радиации были получены от метеостанции Тийрикоя.

Содержание в воде хлорофилла *a* и феопигментов определяли спектрофотометрически после сгущения планктона и экстрагирования 90%-ным ацетоном (Recommendations..., 1979) с применением уравне-

ния Лоренцена (Lorenzen, 1967); концентрацию АТФ — по методике Холм-Хансена (Holm-Hansen, Booth, 1966; Holm-Hansen, Paerl, 1972).

Для удаления зоопланктона воду (100—200 мл) отфильтровывали через сетку с диаметром пор 150 мкм, а затем через фильтр GF/C. Фильтры сразу переносили в кипящий (5 мл) трис-НСl-буфер (0,02 М; рН 7,8), кипятили 3 мин и сохраняли до анализа в замороженном состоянии при -20°C . Количество АТФ определяли люциферин-люциферазным методом люцинометром марки 1251 фирмы ЛКБ (Швеция), продукцию фитопланктона — методом радиоактивного углерода (Guidelines..., 1984).

Для определения концентраций $N_{\text{общ}}$ и $P_{\text{общ}}$ органические соединения минерализовали с помощью персульфата до нитрата и фосфата, содержания которых определяли по стандартным методикам (New Baltic Manual..., 1972). Гидрохимические анализы проводили на Выртыярвской лимнологической станции и их результаты опубликованы ранее (Ныгес и др., 1987).

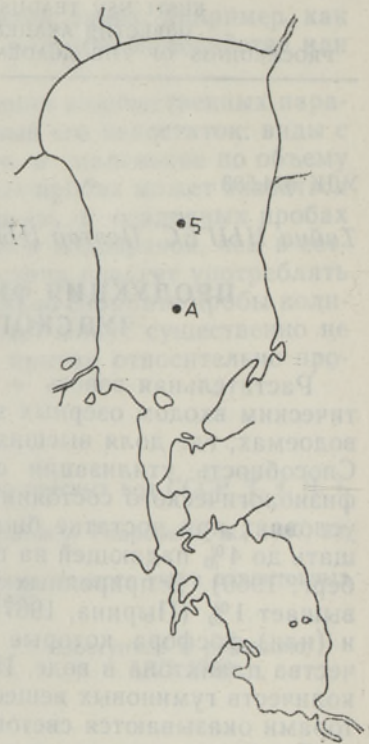


Рис. 1. Расположение станций.

Результаты и обсуждение

Сезонные показатели двух сравниваемых лет сильно различаются между собой. В августе 1985 г. наблюдался сильный максимум первичной продукции, концентраций хлорофилла, АТФ и $N_{\text{общ}}$ (рис. 2, 3). В 1986 г. такого пика не наблюдалось (или измерения не попадали на этот период) и скорость фотосинтеза (=первичная продукция) была более-менее постоянной с июля по сентябрь. Сезонная динамика первичной продукции совпала в 1985 г. с изменениями содержания $N_{\text{общ}}$, а в 1986 г. — с изменениями содержания $P_{\text{общ}}$. В 1985 г. первичная продукция положительно зависела от отношения N/P ($r=0,6$; $n=12$), в 1986 г. такой зависимости не наблюдалось и положительная корреляция существовала лишь между скоростью фотосинтеза и количеством $P_{\text{общ}}$ ($r=0,52$; $n=24$). Несмотря на существенные различия в сезонной динамике показателей, суммарная продукция за вегетационный период разных годов оказалась почти одинаковой: $150 \text{ г С} \cdot \text{м}^{-2}$ ($7,085 \text{ МДж} \cdot \text{м}^{-2}$) в 1985 г. и $155 \text{ г С} \cdot \text{м}^{-2}$ ($6,894 \text{ МДж} \cdot \text{м}^{-2}$) в 1986 г. На основе этих величин исследованную нами часть озера можно считать эвтрофной (Методические..., 1981).

7 августа 1985 г. максимум фотосинтеза ($\text{ПП}_{\text{макс}}$) по вертикальному профилю находился на глубине, равной прозрачности воды (S) и составлял $213 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-3} \cdot \text{ч}^{-1}$, суточная интегральная первичная продукция ($\text{ПП}_{\text{инт}}$) была $3496 \text{ мг С} \cdot \text{м}^{-2}$, эффективность утилизации суммарной солнечной радиации $0,83\%$ и ассимиляционное число (АЧ) $9,3 \text{ мг С} \cdot \text{мг Хл а}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$. Эти показатели оказались наибольшими среди определенных нами величин.

Максимальные концентрации АТФ наблюдались в 1985 г. в июле и августе ($0,7 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$), в 1986 — в конце мая и начале июня ($1,0 \text{ мг} \cdot \text{м}^{-3}$).

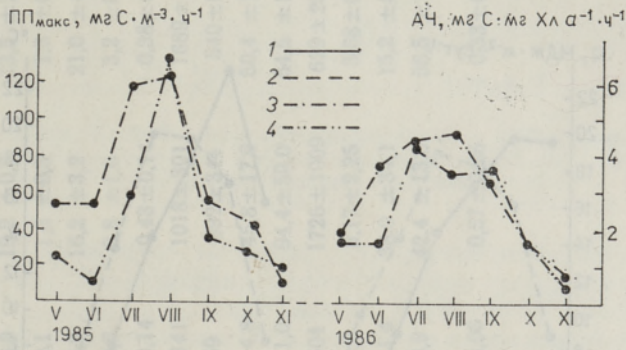
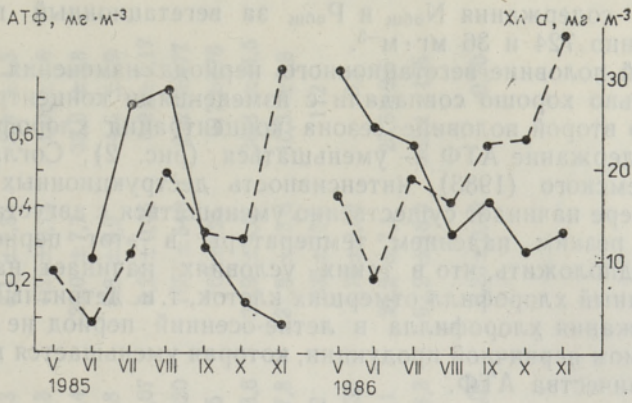


Рис. 2. Динамика содержания АТФ (1), Хл а (2), АЧ (3) и ПП_{макс} (4) с мая по ноябрь (V—XI).

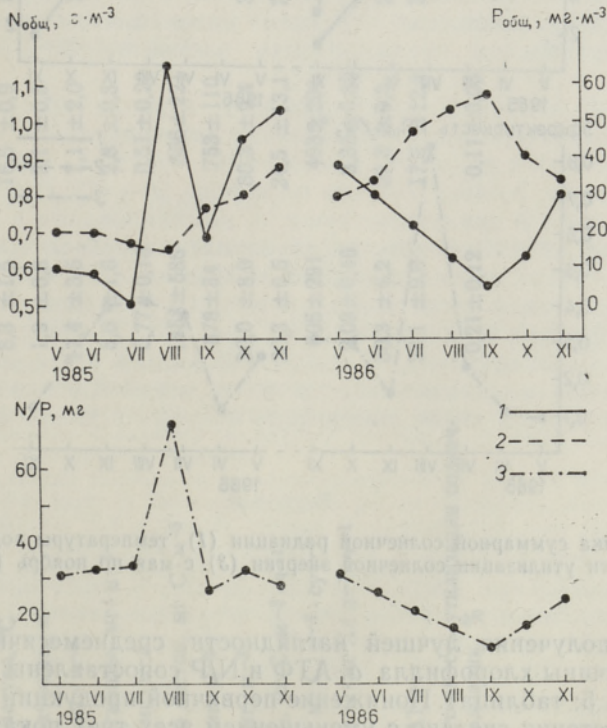


Рис. 3. Динамика содержания N_{общ} (1), P_{общ} (2) и отношения N/P (3) с мая по ноябрь (V—XI).

Средние содержания $N_{\text{общ}}$ и $P_{\text{общ}}$ за вегетационный период были соответственно 724 и 36 $\text{мг} \cdot \text{м}^{-3}$.

В первой половине вегетационного периода изменения содержания АТФ довольно хорошо совпадали с изменениями концентрации хлорофилла a , во второй половине сезона концентрация хлорофилла начала расти, а содержание АТФ — уменьшаться (рис. 2). Согласно данным В. В. Ястремского (1983), интенсивность деструкционных процессов в Чудском озере начинает существенно уменьшаться с августа. Это можно объяснить резким падением температуры в этот период (рис. 4). Можно предположить, что в таких условиях начинает накапливаться неразложенный хлорофилл отмерших клеток, т. н. детритный хлорофилл. Рост содержания хлорофилла в летне-осенний период не сопровождается подъемом первичной продукции, которая уменьшается вместе с убыванием количества АТФ.

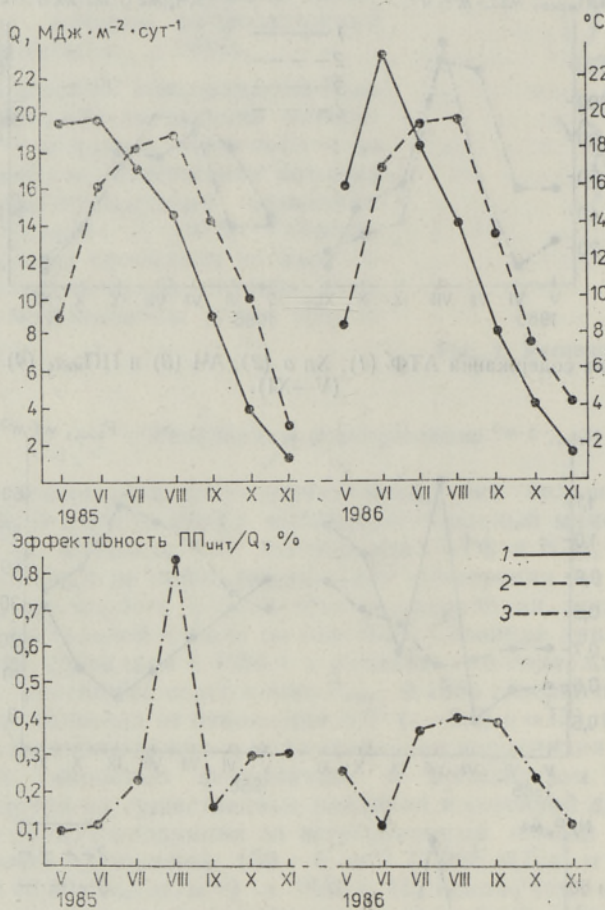


Рис. 4. Динамика суммарной солнечной радиации (1), температуры воды (2) и эффективности утилизации солнечной энергии (3) с мая по ноябрь (V—XI).

В целях получения лучшей наглядности, среднемесячные за 1985—1986 гг. величины хлорофилла a , АТФ и N/P сопоставлены с величинами $ПП_{\text{макс}}$ (рис. 5; таблица). Понижение первичной продукции в июне после весеннего цветения связано с уменьшением всех трех показателей. Произошла замена весеннего сообщества фитопланктона, состоящего в большинстве случаев из крупных диатомовых водорослей (*Melosira islan-*

Среднемесячные величины показателей воды в Чудском озере с мая 1985 по ноябрь 1986 ($P=0,1$)

Показатель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь
Температура, °С	8,3 ± 1,5	16,6 ± 0,9	18,9 ± 0,6	19,2 ± 0,7	13,5 ± 2,3	8,1 ± 1,3	3,9 ± 1,3
Прозрачность, м	1,9 ± 0,3	2,1 ± 0,5	1,9 ± 0,1	1,6 ± 0,3	1,3 ± 0,3	1,25 ± 0,15	1,05 ± 0,6
Хл а, мг · м ⁻³	17,4 ± 3,5	7,1 ± 2,0	18,2 ± 1,9	16,2 ± 3,2	21,0 ± 4,4	23,0 ± 7,7	33,0 ± 3,8
Феопигменты, мг · м ⁻³	3,6 ± 1,6	2,8 ± 0,8	4,4 ± 0,6	3,8 ± 1,0	3,2 ± 0,8	5,8 ± 0,9	4,6 ± 4,9
АТФ, мг · м ⁻³	0,77 ± 0,18	0,51 ± 0,22	0,55 ± 0,14	0,43 ± 0,14	0,38 ± 0,07	0,22 ± 0,05	0,21 ± 0,17
Общий seston, мг · м ⁻³	1458 ± 588	866 ± 221	952 ± 141	1018 ± 301	1689 ± 520	1657 ± 540	2121 ± 477
N _{общ} , мг · м ⁻³	878 ± 34	753 ± 110	687 ± 59	892 ± 344	540 ± 65	767 ± 125	917 ± 376
P _{общ} , мг · м ⁻³	30,0 ± 8,0	30,3 ± 9,4	39,5 ± 14,8	45,8 ± 17,9	50,4 ± 13,6	36,9 ± 4,0	36,8 ± 14,5
ПП _{макс} , мг С · м ⁻³ · ч ⁻¹	30,3 ± 6,5	24,5 ± 13,1	75,5 ± 11,0	94,4 ± 59,0	64,5 ± 17,8	31,3 ± 13,6	16,3 ± 8,8
ПП _{лит} , мг С · м ⁻² · сут ⁻¹	605 ± 291	493 ± 201	1390 ± 404	1726 ± 1009	629 ± 202	235 ± 135	112
АЧ, мг С · мг Хл а ⁻¹ · ч ⁻¹	2,09 ± 0,46	3,35 ± 0,89	4,94 ± 1,0	5,17 ± 2,25	3,08 ± 0,33	1,78 ± 0,82	0,5
N/P	30,3 ± 6,2	27,3 ± 9,3	24,2 ± 11,4	38,0 ± 34,1	15,2 ± 8,1	21,2 ± 7,1	25,5 ± 9,5
Хл а/АТФ	23,1 ± 9,6	17,2 ± 12,8	33,3 ± 8,9	42,4 ± 13,5	56,5 ± 18,3	92,2 ± 18,9	265,1 ± 155
Эффективность утилизации солнечной радиации, %	0,21 ± 0,12	0,11 ± 0,05	0,32 ± 0,06	0,57 ± 0,26	0,33 ± 0,09	0,25 ± 0,09	0,20

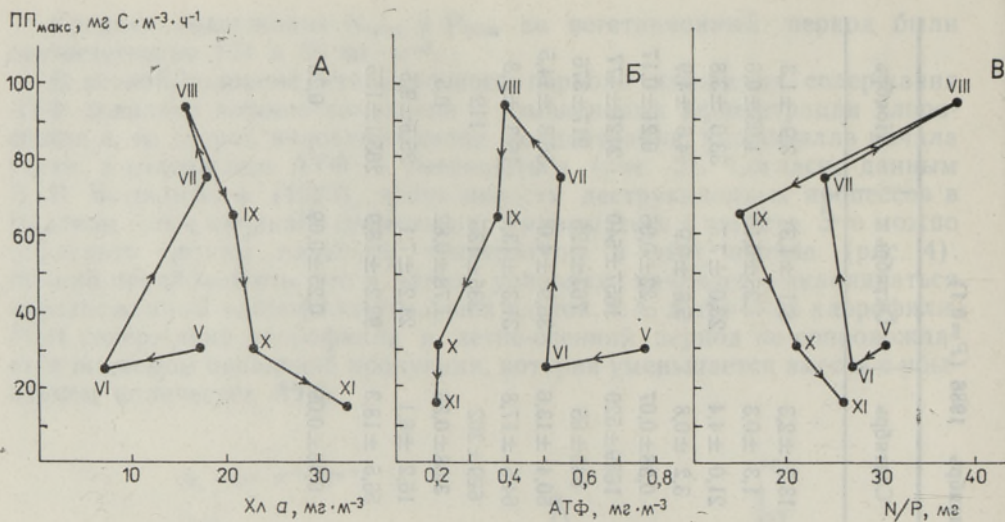


Рис. 5. Зависимость ПП_{макс} от содержания Хл *a* (А), АТФ (Б) и соотношения N/P (В) с мая по ноябрь (V—XI). Направление векторов характеризует одновременные изменения сопоставленных показателей.

dica subsp. *helvetica*, *M. italica* v. *valida*, *M. roesoeana*), сообществом, в котором доминируют мелкоклеточные диатомовые и зеленые водоросли (*Scenedesmus*, *Cyctotella* и *Stephanodiscus*).

Прямой зависимости первичной продукции как от хлорофилла *a*, так и от АТФ с июля по сентябрь не наблюдалось. В течение этого периода сильно колебалось отношение N/P, что позволяет предполагать лимитирование скорости фотосинтеза недостатком этих веществ. В некоторых случаях в 1986 г. отношение N/P упало ниже 10, что считается пределом в случае становления лимитирующим элементом N (De Haan, Moed, 1984).

Во второй половине вегетационного периода возросло отношение Хл *a*/АТФ, характеризующее равновесие автотрофных и гетеротрофных процессов (Paerl и др., 1976; Burns и др., 1984). С мая по август оно было в пределах 7—45, с августа по ноябрь 50—425. Высокие величины индекса Хл *a*/АТФ свидетельствуют о доминировании в водоеме автотрофных процессов. Это, видимо, обусловлено обилием больших колониальных и нитчатых форм водорослей (*Aphanothece saxicola*, *Melosira* spp.) и замедлением процессов разложения в холодной воде. Названные формы водорослей по причине своих больших размеров не употребляются в пищу зоопланктона. В результате этого в озере осенью происходит накопление малоактивной, частично мертвой водорослевой массы, которая осаждается после замерзания водоема и разлагается в течение зимы.

Выводы

1. По величине годовой продукции фитопланктона центральная и южная пелагиальные части Чудского озера — эвтрофные.

2. Фотосинтез и употребление его продуктов уравновешены в первой половине вегетационного периода. Начиная с конца августа превосходства достигают автотрофные процессы и накопленная к поздней осени водорослевая масса разлагается в озере в течение зимы.

3. Скорость фотосинтеза лимитируется биогенными веществами с июля по сентябрь. В разные периоды лимитирующими может оказаться как фосфор, так и азот.

ЛИТЕРАТУРА

- Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. Минск, 1960.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Фитопланктон и его продукция. Л., 1981.
- Ныгес Т. Х., Лартс М. Э., Коэметс Т. Р. Сезонная динамика содержания общих азота и фосфора и их связь с функциональным состоянием сообщества фитопланктона в пелагиали южной части Чудского озера // Тез. докл. XXIX Всесоюз. гидрохим. совещ. Ростов на Дону, 1987, 101—102.
- Одум Ю. Основы экологии. М., 1975.
- Пырина М. Л. Эффективность утилизации солнечной энергии при фотосинтезе планктона Волжских водохранилищ // Лучистые факторы жизни водных организмов. Л., 1967, 34—42.
- Ястремский В. В. Первичная продукция планктона Псковско-Чудского озера // Науч. тр. ГосНИОРХ. 1983, вып. 209, 3—17.
- Burns, O., Andrews, C., Craven, D., Orrett, K., Pierce, B., Karl, D. Microbial biomass, rates of DNA synthesis and estimated carbon production in Kaneohe Bay, Hawaii // Bull. Mar. Sci., 1984, 34, N 3, 346—357.
- De Haan, H., Moed, J. R. Phosphorus, nitrogen and chlorophyll *a* concentrations in a typical Dutch polder lake, Tjeukemeer, in relation to its water regime between 1968 and 1982 // Wat. Sci. Tech., 1984, 17, 733—743.
- Guidelines for the measurement of phytoplankton primary production // BMB Publ., 1984, N 1.
- Holm-Hansen, O., Booth, C. R. The measurement of adenosine triphosphate in the ocean and its ecological significance // Limnol. Oceanogr., 1966, N 11, 510—519.
- Holm-Hansen, O., Paerl, H. W. The applicability of ATP determination for estimation of microbial biomass and metabolic activity // Mem. Ist. Idrobiol., 29 Suppl., 1972, 149—168.
- Lorenzen, C. J. Determination of chlorophyll and pheopigments: Spectrophotometric equations // Limnol. Oceanogr., 1967, 12, 343—346.
- New Baltic manual with methods for sampling and analysis of physical, chemical and biological parameters // Coop. Res. Rep., Ser. A, 1972, N 29.
- Paerl, H. W., Tilzer, H. H., Goldman, C. R. Chlorophyll *a* versus adenosine triphosphate as algal biomass indicators in lakes // J. Phycol., 1976, 12, 242—246.
- Recommendations for marine biological studies in the Baltic Sea. Phytoplankton and chlorophyll // BMB Publ., 1979, N 5.

Институт зоологии и ботаники
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию
6/VI 1988

Tiina NÖGES, Peeter NÖGES, Ingmar OTT

FÜTOPLANKTONI PRODUKTSIOON PEIPSI SUURJÄRVE PELAGIAALIS AASTAIL 1985—1986

Mõõtmisi tehti maist novembrini kaks korda kuus jooksul 1 näidatud punktides. Fütoplanktonit iseloomustavatest näitajatest mõõdeti klorofüll *a*, feopigmentide ja adenoosiintrifosfaadi sisaldus vees, fotosünteesi kiirus ning vetikate liigiline koosseis. Keskkonna iseloomustamiseks määrati üldfosfori ja üldlämmastiku sisaldus, orgaanilise sestoni hulk, vee läbipaistvus ja temperatuur ning veepinnale langev summaarne päikesekiirgus. Mõõdetud näitajate sesoonne dünaamika on esitatud joonistel 2—4, nende keskmised väärtused kuude kaupa on koondatud tabelisse.

Vegetatsiooniperioodi summaarne primaarproduksioon oli $157 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2}$ ($7 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2}$). Selle alusel võib järve kesk- ja lõunaosa pelagiaali pidada eutroofseks. Suurim ööpäevane fotosünteesi intensiivsus ($3,5 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2}$) mõõdeti 7. augustil 1985, siis oli maksimaalne ka päikeseenergia kasutamise efektiivsus (0,83%).

Joonisel 2 on näha, et augustikuust alates hakkas kogunema madala produktiivsusega nn. detriitne klorofüll. Selle põhjuseks oli ilmselt suurte, zooplanktoni toiduks kõlbmatute vetikate (*Melosira* spp., *Aphanothece saxicola*) domineerimine ning destruktsiooni aeglustumine madala temperatuuri tõttu. Sügisel kogunenud vetikamassi lagunemine toimub alles talvel järve põhjas. Keskmised üldfosfori ja üldlämmastiku sisaldused vegetatsiooniperioodil olid vastavalt 724 ja $36 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-3}$.

Juulist septembrini toimusid üheaegselt primaarproduktiooni kõikumistega suured muutused nende ainete sisaldustes (joon. 2, 3). Sellel ajavahemikul sõltus fotosünteesi intensiivsus oluliselt N:P suhte muutumisest (joon. 5). Võib oletada, et primaarproduktiooni limiteerisid sel perioodil vaheldumisi kord lämmastik, kord fosfor.

PHYTOPLANKTON PRODUCTION IN THE PELAGIAL OF LAKE PEIPSI
IN 1985—1986

Measurements were carried out twice a month from May to November at stations marked in Fig. 1. Chlorophyll *a*, pheopigments and adenosine triphosphate content, primary production, and algal species composition were estimated as indices of phytoplankton community. To characterize environmental conditions, total amount of solar radiation, temperature and transparency of water, total nitrogen, phosphorus and organic seston content were determined. Seasonal dynamics of the characteristics is represented in Figs 2—4, their monthly mean values are given in the Table.

According to the vegetative period primary production $157 \text{ g C}\cdot\text{m}^{-2}$ ($7 \text{ MJ}\cdot\text{m}^{-2}$) the observed part of the lake is eutrophic. The maximal daily production ($3.5 \text{ g C}\cdot\text{m}^{-2}$) was measured on Aug. 7, 1985. At the same time the efficiency of solar energy utilization reached the highest value of 0.83%.

As seen in Fig. 2 the accumulation of chlorophyll with low production ability (detrital chlorophyll) takes place in autumn (since August). Evidently it is caused by dominating large, non-edible for zooplankton algae (*Melosira* spp., *Aphanothece saxicola*) and reduced destruction activity in cold water.

The average contents of total nitrogen and phosphorus during two vegetative periods were 724 and $36 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-3}$, respectively. From July till September great changes took place in the biogene system simultaneously with fluctuations of primary production (Figs 2, 3). The rate of photosynthesis seemed to depend on N/P ratio in this period (Fig. 5). Obviously the primary production was limited alternatively by nitrogen and phosphorus during these three months.