

06  
ИБВВ

ISSN 0320—3557

Российская академия наук

---

**ОРГАНИЧЕСКОЕ  
ВЕЩЕСТВО**  
*ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ  
ВОЛЖСКИХ  
ВОДОХРАНИЛИЩ*

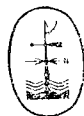
---



Российская академия наук  
Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина

**Труды, вып. 66(69)**

**ОРГАНИЧЕСКОЕ  
ВЕЩЕСТВО  
ДОННЫХ  
ОТЛОЖЕНИЙ  
ВОЛЖСКИХ  
ВОДОХРАНИЛИЩ**



ИВВ

Санкт-Петербург Гидрометеоиздат 1993

УДК 556.555.6(47)+556.551.47(47)

Ответственный редактор Э. С. Бикбулатов

Рецензенты: Ю. М. Лебедев, М. Я. Прыткова

Сборник содержит информацию о различных аспектах процессов формирования органического комплекса донных отложений водохранилищ Волжского каскада. Включены работы по седиментации, аккумуляции и микробиологической трансформации (метаногенезу, сульфатредукции, нитрификации, аэробной и анаэробной деструкции) природных органических соединений. Рассматриваются их связи с обилием бентосных организмов.

Для специалистов по водной экологии—лимнологов, гидробиологов, гидрохимиков.

Институт биологии внутренних вод  
им. И. Д. Папанова  
АН СССР  
БИБЛИОТЕКА  
ИНВ. № 37176-1

О 1903040100-055 без объявл.  
069(02)-93

© Институт биологии внутренних вод  
им. И. Д. Папанова. РАН (ИБВВ РАН),  
1993 г.

ISBN 5—28601120—9

## АККУМУЛЯЦИЯ БИОГЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ В ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ ВОДОХРАНИЛИЩ ВОЛГИ

В работе обобщены материалы, опубликованные ранее. Приводятся закономерности распределения биогенных элементов в донных отложениях, общая сводка величин аккумуляции и среднегодовые скорости их накопления в каскаде волжских водохранилищ.

Теоретические аспекты озерного накопления веществ рассмотрены в работе Л. Л. Россолимо [33], который предложил использовать этот параметр в качестве типологического показателя при классификации озер. В предложенной им схеме выделен тип озер-аккумуляторов наносов, который включает в себя и искусственные водоемы — пруды и водохранилища. Осадконакопление в них связано прежде всего с процессами заиления и переформирования чаши. Аккумуляция органического вещества и биогенных элементов не является ведущим типом накопления в этих водоемах, но в силу большой экологической значимости требует изучения и количественной оценки.

В зависимости от соотношения скоростей накопления биогенных элементов в донных отложениях и противоположно направленных процессов выноса в водную фазу они или выходят из биотического круговорота, или многократно участвуют в нем, поддерживая уровень трофии. Скорость аккумуляции биогенных элементов в донных отложениях является, таким образом, важным фактором биотического круговорота.

В многочисленные динамические модели экосистем аккумуляция биогенов в седиментах также входит как один из существенных параметров. Однако, несмотря на наличие большого числа исследований содержания и распределения отдельных биогенных элементов в отложениях водоемов, количественные оценки скоростей накопления биогенов малочисленны. В большинстве случаев они основываются на балансовых расчетах, когда аккумуляция биогенов рассчитывается как разность между поступлением их в водоем и сбросом из него. Таким способом определена аккумуляция органического углерода в донных отложениях озер Святого Лаврентия [44] и Мирор [42], которая составила соответственно 8 и 11 % общего прихода  $C_{орг}$ . В обзоре Ларсена и Мерсье [41] приведены сведения о рассчитанной по балансам аккумуляции фосфора в 73 водоемах, различающихся по морфометрическим характеристикам, трофическому статусу, концентрации в питающих водотоках и удельной нагрузке этого элемента на водоем. Балансовым методом определено накопление фосфора (70 % прихода) и

азота (26 % прихода) в Ладожском озере [2]. Этот же метод применен К. К. Вотинцевым на оз. Байкал [6].

Подобные расчеты проведены и для ряда водохранилищ. Так, в Каховском водохранилище накопление  $S_{орг}$  в отложениях в 1956—1957 гг. составило около 58 % [30]. Для Куйбышевского водохранилища аналогичная величина за 1984 г. близка к 28 % [7]. За ряд лет рассчитана аккумуляция биогенных элементов в Цимлянском и днепровских водохранилищах [10, 11, 38]. Без разделения на аккумуляцию в воде и отложениях определено сезонное и среднегодовое (за 1965 г.) накопление азота, фосфора и органического вещества в Троицком водохранилище [27]. Подобным образом рассчитано накопление азота в Рыбинском водохранилище за период с середины мая до конца июля 1960 г. [34]. Необходимо, однако, отметить, что при использовании балансового метода возможные ошибки расчетов и учет тех или иных статей могут привести к значительным просчетам в определении аккумуляции элементов в отложениях.

Трудность непосредственного определения аккумуляции биогенов связана с необходимостью датировки отложений и отсутствием в большинстве случаев массовых данных о содержании биогенов. Первые попытки таких оценок выполнены на ограниченном материале и носят ориентировочный характер. Примером могут служить работы В. Г. Дацко и В. Л. Васильевой [8, 9] на Цимлянском и Веселовском водохранилищах, в которых на основании данных о накоплении грунтообразующего материала и о содержании в нем  $S_{орг}$  было рассчитано количество органического вещества, захороняемого ежегодно (23 и 19 % соответственно). С методической точки зрения представляет интерес статья Н. А. Трифоновой [36], в которой по результатам определений мощности отложений на 170 станциях Рыбинского водохранилища и содержания органического углерода и общего азота в 60 пробах определен запас органического вещества (10.3 млн т) и азота (0.22 млн т), накопившихся в илистых отложениях водоема к 1962 г. Эти данные впоследствии были уточнены на большом фактическом материале для всех типов отложений [21, 22]. Подобная работа выполнена на Киевском водохранилище, где запасы углерода составили 1.9 млн т, азота — 0.46 млн т и фосфора — 0.09 млн т [31].

Из зарубежных исследований следует отметить работу Фолленвейдера [43], в которой скорость аккумуляции фосфора в ряде швейцарских озер рассчитана по данным непосредственных измерений (на одной станции в глубоководной части) количества осаждающегося вещества и содержания фосфора в нем. При больших пространственных различиях скоростей аккумуляции биогенов в пределах чаши водоема такая оценка может дать искаженное представление об интенсивности аккумуляции в целом для водоема. Обращает на себя внимание обстоятельная работа Де Марча [39], определившего скорости аккумуляции биогенных элементов в небольшом арктическом озере на основании данных об осадко-накоплении, установленных с помощью радиоизотопного метода

(Рb-210) и детальной грунтовой съемки с отбором проб отложений на 50 станциях и последующим послойным определением в пробах содержания углерода, азота и фосфора. При расчетах общего запаса биогенов учитывались площади, занимаемые разными типами отложений.

Метод оценки запаса биогенных элементов в донных отложениях по данным непосредственных измерений дает наиболее надежные результаты, поэтому ему было отдано предпочтение при исследованиях водохранилищ р. Волги.

Основой работы послужили грунтовые съемки, выполненные по единым методикам [5, 13]. По полученным результатам рассчитывали средние многолетние темпы осадконакопления и аккумуляции биогенных элементов. Для определения осадконакопления каждое водохранилище делили на плесы и участки, в пределах которых однородны морфометрия, гидрологический режим и, следовательно, условия седиментации взвесей. Наличие в осадках маркирующего слоя в виде первичного грунта позволило определить мощности вторичных отложений, накопившихся за время существования водоемов. На каждом участке рассчитывали среднюю высоту слоя отложений в соответствии с заданным интервалом глубин. Объем грунтообразующего материала определяли как произведение средней высоты слоя отложений на площадь, занимаемую данными глубинами. Общий объем вторичных донных отложений водохранилищ находили, суммируя объемы отложений на всех участках. Массу донных осадков вычисляли по объемной массе отдельных типов отложений. Гранулометрический анализ сделан по методике, исключающей кипячение пробы [12]. Это позволило избежать искажений в механическом и химическом составе осадков и надежно определить содержание биогенных элементов во всех выделенных фракциях.

Пробы для химических и гранулометрических анализов отбирали из колонок послойно (по 2 см) через каждые 10 см до первичного грунта, а в мощных колонках Рыбинского и Куйбышевского водохранилищ через 20—30 см. Каждую пробу в сыром виде тщательно перемешивали и высушивали на воздухе в чашках Петри. Далее в лабораторных условиях часть пробы перетирали в агатовой ступке и доводили до массы абсолютно сухого вещества.

Общий углерод определяли методом сухого сжигания, а углерод карбонатов — путем титрования раствора  $\text{Ba}(\text{OH})_2$  0.01 н.  $\text{HCl}$  после отгонки в него  $\text{CO}_2$ , образовавшегося в результате разрушения карбонатов 0.05 н. раствором  $\text{H}_2\text{SO}_4$  [1, 4]. Общий азот определяли микродиффузионным методом после сжигания органических соединений седиментов по Кьельдалю, а общий фосфор — персульфатным методом [1, 3, 37]. В пробах Рыбинского и всех нижележащих водохранилищ Волги содержание  $\text{C}_{\text{общ}}$  и  $\text{N}_{\text{общ}}$  получали на  $\text{CHN}$ -анализаторе. Разность между содержанием углерода общего и карбонатного принимали за содержание органического. Общий азот, определенный методом Кьельдаля, может рассматриваться как органический, поскольку содержание обменного

аммонийного азота в донных отложениях водохранилищ, по нашим единичным анализам и по данным, приведенным в работе Н. А. Трифоновой [36], не превышает сотых-тысячных долей процента сухой массы. Проведенные нами сравнения данных, полученных по Кьельдалю и на СНН-анализаторе, дали удовлетворительные результаты. Все определения проводили в трехкратной повторности. Проанализировано около 3,5 тыс. проб донных отложений, отобранных более чем на 2 тыс. станций.

Накопление биогенных элементов рассчитывали путем умножения общего запаса донных отложений на содержание в них  $S_{орг}$ ,  $N_{общ}$  и  $R_{общ}$ . По нашим оценкам, ошибка расчета аккумуляции отдельных химических элементов в донных отложениях составляет примерно 20 % и определяется ошибками определения осадконакопления (10—20 %) и среднего содержания элемента в отложениях от 10 до 30 % (в зависимости от глубины) [17, 23].

Время существования волжских водохранилищ на момент проведения грунтовых съемок составило от 18 (Саратовское) до 40 лет (Иваньковское), за исключением Чебоксарского (2 года после начала заполнения). За этот период водоемы замедленного водообмена накопили большое количество вторичных донных отложений, поступивших за счет абразии берегов, размыва дна, твердого стока питающих их рек, отмерших организмов фитопланктона и высшей водной растительности. Каждый из этих источников приносил и биогенные элементы, которые в значительной мере аккумуляровались в донных отложениях (от 2 до 74 %) [13, 18, 19]. Их доля в приходной части балансов верхневолжских водохранилищ может составлять от 1 до 87 % [13]. Однако содержание и распределение биогенов в донных отложениях зависит не только от интенсивности поступления их в водоемы из различных источников, но и от гидродинамической активности водных масс, влияющих на ход физико-химических и биологических процессов. В длинных водохранилищах, каковыми являются по существу все водохранилища Волги (за исключением озеровидного Рыбинского), содержание биогенов в осадках, отобранных в русловой части, увеличивается от места выклинивания подпора к плотине. В среднем по участкам, расположенным последовательно по длине водохранилищ, это четко выражено [16, 17]. В отложениях Рыбинского водохранилища содержание биогенов увеличивается также от речных плесов к Главному, но причины повышения иные. Высокое содержание органического вещества в нем связано с наличием торфяных сплавин и обогащением продуктами их размыва всех типов отложений. Исключение составляет Горьковское водохранилище, в котором повышенное содержание углерода и азота отмечается и в верховьях (ниже г. Костромы), где начинают формироваться вторичные донные отложения за счет аккумуляции взвесей, приносимых из Рыбинского водохранилища.

Повышенное содержание биогенов в отложениях наблюдается в устьях притоков и на выходах из заливов. Это связано с уменьшением транспортирующей способности потоков в устьях рек и ин-

интенсивным накоплением взвешенного органического вещества, как приносимого с речным стоком, так и продуцируемого в зарастающих заливах. При этом немаловажную роль здесь играют конфигурация залива и морфологические показатели. Так, в небольших заливах Ивановского и Куйбышевского водохранилищ идет интенсивное накопление отложений из макрофитов, богатых органикой. Минимальным содержанием биогенов характеризуются донные отложения Костромского расширения. Мелководность этого участка обуславливает полное ветровое перемешивание вод, хорошую прогреваемость и, как следствие, интенсивную минерализацию органических взвесей в водной массе, значительный вынос их в основную акваторию и снижение скорости аккумуляции биогенов [20].

Изменения транспортирующей способности водных масс проявляются не только по длине водохранилищ, от верховьев к плотине, но и по их поперечному сечению. При этом с увеличением глубины водоемов происходит возрастание интенсивности осадконакопления, меняется дисперсность осадков и увеличивается содержание биогенных элементов (табл. 1). Так, во всех без исключения водохранилищах песчанистые отложения накапливаются преимущественно на отметках глубин 0—10 м. Содержание в них биогенных элементов зависит от количества илистых фракций. Глубже изобаты 10 м распространяются илистые отложения и соответственно возрастает содержание биогенов. Исключения наблюдаются в Рыбинском водохранилище, когда торфянистый ил накапливается в заливах и заостровных пространствах — выше зоны аккумуляции илистых отложений.

В сухой массе отложений содержится 0—1.5 % углерода карбонатов, что составляет от 0 до 40 % общего углерода, а в среднем от 5 % в Рыбинском водохранилище до 20 % в Горьковском. Максимальной карбонатностью характеризуются бурые илы, образовавшиеся из продуктов размыва коренного берега, сложенного мергелем и «глинистой брекчией», и залегающие на правом склоне русла Волги [25]. Они начинаются от Горьковского водохранилища и прослеживаются далее вниз по всему каскаду.

Колебания содержания общего фосфора в различных типах, донных отложений самые незначительные — от 0.01 до 0.30 %, а в среднем 0.09 % (0.07—0.11 %). В продуктах абразии берега эта величина несколько ниже, 0.07 % [32]. Большая часть фосфора в осадках Шекснинского водохранилища представлена неорганическими формами (70—80 %) и только 20—30 % приходится на органические и легкоподвижные [29]. Надо полагать, что такое соотношение характерно и для донных отложений водохранилищ Волги.

Отношение углерода к азоту в органическом веществе донных отложений меняется в основном от 7 до 17. Оно зависит от характера грунта и в песках составляет 7—9, илистых песках — 8—12, серых песчанистых илах — 9—15, серых и переходных (торфянистых) илах — 13—17 и торфянистых илах — больше 20. Целесо-



**Среднее содержание биогенных элементов в донных отложениях,  
% (по массе)**

Водохранилище	Тип отложений	Глубина, м	Высота слоя отло- жений, см	C <sub>орг</sub>	N <sub>общ</sub>	P <sub>общ</sub>
Иваньковское	Песок	0—3	5,4	0,6	0,08	0,03
	Илистый песок	3—6	10,6	1,4	0,16	0,06
	Серый песчани- стый ил	6—9	16,6	2,3	0,25	0,08
	Серый ил	>9	27,4	3,1	0,32	0,13
Угличское	Песок	0—3	0,8	1,2	0,14	0,06
	Илистый песок	3—9	7,5	1,9	0,21	0,10
	Серый песча- нистый ил	>9	17,4	2,2	0,24	0,11
Рыбинское	Песок	0—4	2,9	0,9	0,10	0,05
	Илистый песок	4—8	5,4	2,5	0,27	0,06
	Серый песча- нистый ил	8—10	10,6	4,6	0,38	0,08
	Серый ил	10—14	17,7	7,7	0,52	0,10
	Переходный ил	>14	32,1	10,3	0,68	0,14
	Торфянистый ил	2—6	6,4	22,4	1,08	0,05
Горьковское	Песок	0—2	0,6	0,7	0,08	0,03
	Илистый песок	2—4	3,3	1,4	0,16	0,07
	Серый песчани- стый ил, бурый ил	4—6	9,1	1,6	0,18	0,07
	Серый ил	>6	10,0	2,5	0,29	0,12
Куйбышевское	Песок	0—3	—	0,6	0,08	0,03
	Заиленный песок	3—7	2,1	0,8	0,09	0,04
	Илистый песок, бурый ил	7—10	15,6	1,3	0,15	0,06
	Серый песча- нистый ил	11—15	30,6	2,2	0,23	0,09
	Серый ил	>15	28,6	2,4	0,26	0,10
Саратовское	Песок	0—4	—	0,6	0,08	0,05
	Илистый песок	4—10	9,0	1,7	0,16	0,08
	Серый песча- нистый ил	10—18	13,6	2,5	0,27	0,11
	Серый ил	>18	12,9	3,4	0,35	0,12
Волгоградское	Песок	0—3	0,4	0,5	0,05	0,03
	Илистый песок	3—6	10,7	0,9	0,10	0,04
	Серый песчани- стый ил, бурый ил	6—9	16,5	1,3	0,15	0,07
	Серый ил	>9	23,9	2,4	0,24	0,09

образно отметить, что значения отношения С : N в органическом веществе верхнего слоя осадков (7—15) и взвешенных веществах (5—17) верхневолжских водохранилищ близки между собой [24] и превышают значения, характеризующие органическое вещество пахотного слоя дерново-среднеподзолистых почв бассейна (6—10) [26]. Наибольшее значение этого показателя характерно для донных отложений Рыбинского водохранилища, особенно для переходных и торфянистых илов, из-за их перегруженности трудноминализуемыми лигнино-гумусовыми веществами, составляющими 35—50 % массы ила и около 80 % общего органического вещества [35]. В торфе, служащем исходным материалом для формирования торфяных и переходных илов, отношение С : N равно 75 при содержании органического вещества 82 %.

На большинстве станций, имеющих значительную мощность отложений, отмечено уменьшение содержания биогенных элементов по толщине колонок, связанное с увеличением доли песчанистой фракции (табл. 2). Накопление их характерно для начальной

Таблица 2

Изменение объемной массы, гранулометрического состава и содержания биогенных элементов по высоте колонок

Водохранилище	Глубина станции, м	Мощность отложений, см	Горизонт, см	Объемная масса, г/см <sup>3</sup>	Сумма фракций, % (по массе)		C <sub>орг</sub>	N <sub>общ</sub>	P <sub>общ</sub>	C : N
					>0,1 мм	<0,01 мм				
Иваньковское	18	43	0—2	0,31	7,8	32,0	5,1	0,62	0,12	8
			20—22	0,33	3,5	33,0	4,4	0,48	0,09	9
			40—42	0,43	20,1	20,5	3,2	0,21	0,11	15
Угличское	16,5	23	0—2	0,50	13,3	24,3	2,9	0,41	0,16	7
			10—12	0,55	14,5	28,0	2,5	0,34	0,10	7
			20—22	0,99	56,0	7,0	0,9	0,14	0,04	6
Рыбинское (Волжский плес)	17,0	42	0—2	0,30	2,8	25,0	6,1	0,46	0,07	13
			20—22	0,36	10,2	19,3	4,7	0,31	0,07	15
			40—42	0,87	42,2	8,5	2,5	0,25	0,04	10
Рыбинское (Главный плес)	16,8	96	0—2	0,34	13,0	29,5	5,3	0,38	0,15	14
			40—42	0,30	0,4	44,3	6,0	0,40	0,14	15
			80—82	0,29	0,4	50,2	8,7	0,54	0,14	16
Горьковское	17,0	23	0—2	0,39	4,7	45,0	3,0	0,40	0,11	8
			10—12	0,46	8,0	26,8	2,5	0,18	0,09	14
			20—22	1,00	36,3	19,3	1,4	0,17	0,12	8
Куйбышевское (Волго-Камское расширение)	31	82	0—2	0,26	3,2	68,7	2,8	0,25	0,09	11
			40—42	0,45	9,9	42,1	1,8	0,19	0,09	9
			80—82	0,57	12,1	38,7	1,5	0,18	0,09	8
Куйбышевское (Приплотинный участок)	26	92	0—3	0,50	9,2	42,3	2,0	0,18	0,16	11
			42—45	0,45	12,1	34,8	2,0	0,26	0,12	8
			86—89	0,67	24,4	32,2	1,7	0,25	0,10	7
Саратовское	21,5	62	0—2	0,45	2,2	52,5	3,4	0,39	0,11	9
			30—32	0,65	26,0	25,5	2,8	0,27	0,12	10
			60—62	0,50	14,5	39,4	2,6	0,31	0,10	8
Волгоградское	34	53	0—2	0,47	5,4	63,6	3,0	0,29	0,15	10
			20—22	0,62	11,3	46,2	2,3	0,23	0,08	10
			40—42	0,86	21,2	38,2	1,8	0,17	0,09	11

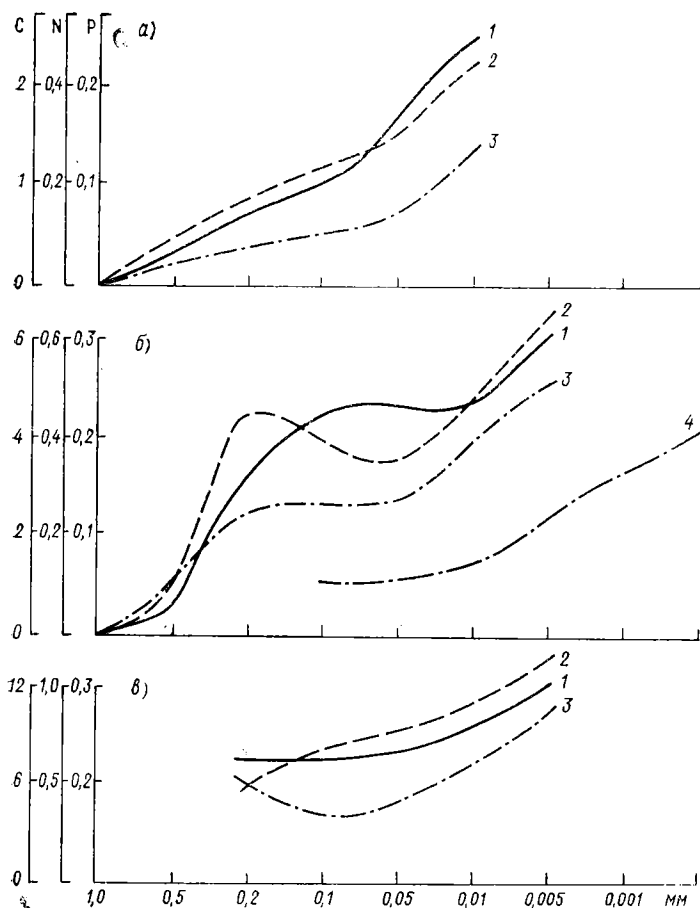
фазы формирования грунтового комплекса, когда происходит интенсивный процесс размыва ложа и берегов. С течением времени в формировании отложений все большую роль начинают играть речные взвеси и автохтонное органическое вещество, в связи с чем верхние наиболее молодые горизонты имеют максимальное содержание биогенов. Однако в ряде случаев эта закономерность нарушается. В первую очередь это касается Главного плеса Рыбинского водохранилища, в котором интенсивно происходил размыв торфяных сплавин, а также Куйбышевского и Саратовского водохранилищ, где вторичные отложения на отдельных станциях формировались из размытых и трансформированных черноземных почв с высоким содержанием углерода и азота. Проведенный нами анализ содержания биогенных элементов в маркирующем слое показал, что оно неодинаково: от 0.8 %  $C_{орг}$ , 0.13 %  $N_{общ}$  и 0.05 %  $P_{общ}$  в аллювиальных песках до 40 %  $C_{орг}$ , 1.5 %  $N_{общ}$  и 0.03 %  $P_{общ}$  в затопленном торфе. Погребенные супесчаные и суглинистые почвы содержат  $C_{орг}$  от 0.8 до 1.8 %,  $N_{общ}$  от 0.05 до 0.20 % и  $P_{общ}$  от 0.05 до 0.14 %, а черноземные почвы поймы — до 3.8 %  $C_{орг}$ , 0.33 %  $N_{общ}$  и 0.06 %  $P_{общ}$ , что зачастую ниже, чем во вторичных отложениях. Конечное распределение биогенных элементов по толщине колонки в каждом конкретном случае определяется теми изменениями, которые произошли в качественном составе грунтообразующего материала на протяжении существования водоемов в результате самых разнообразных процессов (седиментации, микробиальной деструкции органического вещества, диффузии и т. п.).

Во всех водохранилищах Волги в основных типах донных отложений наблюдается увеличение содержания биогенных элементов с уменьшением размеров частиц (см. рисунок). Так, в илистом песке, сером и особенно сером песчанистом иле оно происходит до размерной фракции 0.2 мм. В пределах 0.2—0.01 мм содержание биогенов находится примерно на одном уровне, а затем вновь увеличивается. Анализ фракций от 0.2 до 0.1 мм под микроскопом показал, что они представлены средним и мелким песком с небольшим включением частиц органического происхождения такой же гидравлической крупности. Для фракций 0.1—0.01 мм характерно равное количество минеральных и органических частиц, а менее 0.01 мм — преобладание органических. Распределение общего фосфора по фракциям гранулометрического состава аналогично распределению его в донных отложениях одного из водохранилищ Северной Америки на р. Саут-Соскочеван [40]. Как видно из рисунка, помимо сходства форм кривых, сохраняется и порядок значений содержания  $P_{общ}$  по фракциям.

Пространственные различия в скоростях накопления донных отложений и в содержании биогенных элементов в них определяют неравномерное распределение их запасов в чаше водохранилищ (табл. 3).

**Иваньковское водохранилище.** Основной аккумулятор биогенных элементов — Иваньковский плес, в донных отложениях которого заключено около половины их общего запаса. На долю Шо-

шинского плеса приходится 24 % органического углерода, 27 % общего азота и 22 % общего фосфора. На глубинах, превышающих 6 м и занимающих всего 16 % площади водоема, сосредоточено 50 % количества биогенных элементов. В среднем по водохрани-



Распределение биогенных элементов (в процентах) по гранулометрическим фракциям (мм) в донных отложениях водохранилищ Волги (1—3) и Саут-Соскочеван (4) [40].

а — илстый песок, б — серый песчаный ил, в — серый ил. 1 — углерод органический; 2 — азот общий; 3, 4 — фосфор общий.

лишу за 40-летний период скорость аккумуляции биогенов равна: углерода 10 тыс. т/год, азота 1.1 тыс. т/год и фосфора 0.4 тыс. т/год [17].

**Угличское водохранилище.** Распределение запасов биогенов по участкам довольно равномерно, что определяется сравнительным однообразием гидрохимического режима водоема и отсутствием

существенных местных источников биогенных элементов. Около 80 % запаса биогенов сосредоточено на глубинах более 6 м, половина запаса — на глубинах более 9 м, занимающих 15 % площади дна. Средняя для всего водохранилища многолетняя (38 лет) скорость аккумуляции биогенов в донных отложениях равна: углерода 5 тыс. т/год, азота 0.6 тыс. т/год и фосфора 0.2 тыс. т/год [16].

Аккумуляция биогенных элементов в донных

Водохранилище	Площадь водохранилища, км <sup>2</sup>	Средняя глубина, м	Водообмен, год <sup>-1</sup>	Скорость осадконакопления, мм/год	Масса донных отложений, млн т
Иваньковское	327	3,4	8,0	2,3	21,5
Угличское	249	5,0	9,0	1,7	10,0
Рыбинское	4550	5,6	1,9	2,5	175,6
Горьковское	1591	6,4	7,0	2,4	49,5
Куйбышевское	6450	9,0	4,5	4,5	520,0
Саратовское	1831	6,9	18,6	0,6	17,1
Волгоградское	3117	10,2	9,3	3,5	204,6

**Рыбинское водохранилище.** Основной аккумулятор биогенных элементов — Главный плес, где накопилось 75—85 % общего запаса, на долю Волжского плеса приходится 6—10 %, а на Моложский и Шекснинский плесы — от 3 до 10 %. На глубинах, превышающих 6 м и занимающих 45 % площади дна водоема, сосредоточено 75 % объема и 60 % массы осадочного материала — 80 % органического углерода и общего азота и 66 % общего фосфора, а на глубинах более 10 м (13 % площади) — 40 % объема и 27 % массы вещества — свыше 50 % органического углерода и общего азота и около 40 % общего фосфора. Средняя за период (38 лет) скорость аккумуляции углерода равна 215 тыс. т/год, азота — 16.3 тыс. т/год и фосфора 3.5 тыс. т/год [14].

**Горьковское водохранилище.** Аккумуляция основной массы биогенов (60—68 %) происходит в озеровидной части водохранилища на глубинах более 4 м. В Костромском расширении накоплено всего 5 % общего запаса. Скорость аккумуляции биогенов за 25-летний период составила 50 тыс. т/год углерода, 5.1 тыс. т/год азота и 2.2 тыс. т/год фосфора [20].

**Куйбышевское водохранилище.** За 28-летний период существования водохранилища скорость аккумуляции биогенов составила: углерода 407 тыс. т/год, азота 41.9 тыс. т/год и фосфора 16.7 тыс. т/год. На глубинах до 7 м накопилось 4—6 %, а свыше 15 м — около 48 % их общего запаса. В основной акватории долины Волги, занятой водохранилищем, сосредоточен почти весь запас биогенных элементов — 70—75 %, в Камском плесе — 16—19 %.

а в Черемшанско-Сусканском заливе — 9—10 %. Скорость аккумуляции биогенов в донных отложениях Куйбышевского водохранилища в пересчете на площадь водоема в 1,5—6 раз выше, чем в других водохранилищах каскада.

**Саратовское водохранилище.** Основная масса биогенных элементов накапливается в приплотинной части на глубинах более 10 м в песчанистых и серых илах, площадь распространения ко-

Таблица 3

отложениях водохранилищ Волги

Среднее содержание, % (по массе)			Аккумуляция за период, тыс. т			Скорость аккумуляции, г/(м <sup>2</sup> ·год)		
С	N	P	С	N	P	С	N	P
1,9	0,20	0,07	416	43	15	32	3,4	1,2
1,8	0,21	0,09	180	21	9	19	2,3	1,0
4,7	0,35	0,07	8176	619	124	47	3,6	0,7
2,5	0,26	0,11	1240	127	56	31	3,2	1,4
2,2	0,28	0,09	11 400	1000	500	63	6,5	2,6
2,0	0,20	0,09	341	34	15	10	1,0	0,5
1,6	0,18	0,08	3350	373	163	38	4,3	1,8

торых не превышает 10 % площади дна. Средняя скорость аккумуляции биогенов за 18-летний период составила 19 тыс. т/год углерода, 1,9 тыс. т/год азота и 0,9 тыс. т/год фосфора.

**Волгоградское водохранилище.** Максимум накопления биогенных элементов происходит в серых песчанистых и серых илах на глубинах более 8 м, но с гораздо большей площадью их распространения (44 %), чем в Саратовском. За 28-летний период средняя скорость аккумуляции биогенов равна: углерода 120 тыс. т/год, азота 13,4 тыс. т/год и фосфора 5,7 тыс. т/год.

В исследованных водохранилищах скорость аккумуляции биогенных элементов в донных отложениях в значительной мере определяется коэффициентом водообмена: чем он меньше, тем выше скорость (см. табл. 3). При равном водообмене на скорость аккумуляции оказывает влияние соотношение взвешенной и растворенной форм элементов в общем их приходе в водоем. Например, интенсивность накопления углерода и азота в Угличском водохранилище в 2 раза, а фосфора в 1,5 раза меньше, чем в Ивановском. Объясняется это тем, что Ивановское водохранилище удерживает часть взвешенной формы биогенов волжского стока, поступающего в Угличское водохранилище [15]. Аналогичная картина наблюдается в Волгоградском водохранилище, когда взвеси, образовавшиеся в вышележащих водохранилищах Волги и Камы, проносятся транзитом через Саратовское (коэффициент водообмена — 19) и аккумулируются в донных отложениях в замыкающем водоеме каскада. В Рыбинском, Куйбышевском и Волгоградском

водохранилищах на интенсивность аккумуляции биогенных элементов кроме указанных параметров влияет скорость осадконакопления (она самая высокая в каскаде — 2.5—4.5 мм/год), а также наличие в седиментах органического вещества, содержащего значительное количество трудноминерализуемых соединений, и степень однородности осадочного грунтообразующего материала, поступающего из различных источников.

Вертикальное распределение биогенных элементов в донных отложениях характеризуется, как правило, их повышенным содержанием в поверхностных слоях. Поэтому можно утверждать, что интенсивность аккумуляции биогенов со временем возрастает. Если это так, то между содержанием элементов и возрастом слоя должна существовать тесная связь. Попытка ее определения была предпринята для донных отложений Иваньковского водохранилища. Для этого возраст 2-сантиметрового слоя определяли по средней скорости осадконакопления на каждой станции. Вычисленные частные коэффициенты корреляции между содержанием элементов (C, N, P) и возрастом поверхностного слоя ( $t$ ) при постоянной глубине водоема ( $h$ ) имеют следующие значения:

$$r C_t(h) = -0.35, \quad r N_t(h) = -0.35, \quad r P_t(h) = -0.18.$$

Полученные значения коэффициентов показывают, что связь между содержанием углерода и азота и возрастом слоя сомнительна, а между содержанием фосфора и возрастом слоя — отсутствует [18]. Это вполне естественно, так как содержание органического вещества в поверхностном слое отложений зависит не только от возраста, но и от условий седиментации в данном месте (отложения глубоководных участков богаче органическим веществом, чем отложения того же возраста мелководных участков, благодаря меньшей гидродинамической активности водных масс и более благоприятным условиям седиментации легких органических частиц).

Беря во внимание схожесть процессов осадконакопления в водохранилищах Волги и близость средних показателей содержания биогенов в них, можно предположить, что при современном состоянии водоемов заметного увеличения темпов аккумуляции биогенных элементов в донных отложениях не происходит.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алекин О. А., Семенов А. Д., Скопинцев Б. А. Руководство по химическому анализу вод суши. Л., 1973.
2. Антропогенное эвтрофирование Ладожского озера. Л., 1982.
3. Бикбулатов Э. С. О методе определения общего фосфора в природных водах//Гидрохим. мат.-лы. 1974. Т. 60.
4. Бикбулатов Э. С., Скопинцев Б. А., Бикбулатова Е. М. Определение органического углерода в пресных водах персульфатным методом//Материалы к совещанию по прогнозированию содержания биогенных элементов и органического вещества в водохранилищах. Рыбинск, 1969.
5. Буторин Н. В., Зимина Н. А., Курдин В. П. Донные отложения верховолжских водохранилищ. Л., 1975.

6. **Вотинцев К. К.** Химический баланс как показатель процессов круговорота вещества в озерах (на примере оз. Байкал)//Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. М., 1967.
7. **Выхристюк Л. А.** Роль донных отложений в круговороте веществ в Куйбышевском водохранилище//5-й съезд Всесоюз. гидробиол. об-ва: Тез. докл. Тольятти, 1986. Ч. 2.
8. **Дацко В. Г., Васильева В. Л.** Ориентировочный баланс органических веществ в Цимлянском водохранилище//Гидрохим. мат-лы. 1965. Т. 39.
9. **Дацко В. Г., Васильева В. Л.** Ориентировочный баланс органических и биогенных веществ в Веселовском водохранилище//Гидрохим. мат-лы. 1965. Т. 40.
10. **Денисова А. И.** Ионно-солевой и биогенный баланс водохранилищ р. Днепра//Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. М., 1967.
11. **Денисова А. И.** Формирование гидрохимического режима водохранилищ Днепра и методы его прогнозирования. Киев, 1979.
12. **Законнов В. В.** К методике механического анализа донных отложений//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1980. № 46.
13. **Законнов В. В.** Аккумуляция биогенных элементов в донных отложениях верхневолжских водохранилищ: Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Пермь, 1983.
14. **Законнов В. В., Зиминова Н. А.** Осадконакопление и аккумуляция биогенных элементов в донных отложениях Рыбинского водохранилища//Гидрохимические исследования волжских водохранилищ. Рыбинск, 1982.
15. **Зиминова Н. А.** Влияние верхневолжских водохранилищ на состав стока взвешенных веществ Волги//Гидрологические и гидрохимические аспекты изучения водохранилищ. Борок, 1977.
16. **Зиминова Н. А., Законнов В. В.** Аккумуляция биогенных элементов в донных отложениях Угличского водохранилища//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1980. № 48.
17. **Зиминова Н. А., Законнов В. В.** Накопление углерода, азота и фосфора в донных отложениях Ивановского водохранилища//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1980. № 45.
18. **Зиминова Н. А., Законнов В. В.** Балансы биогенных элементов в Ивановском водохранилище//Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982.
19. **Зиминова Н. А., Законнов В. В.** Балансы биогенных элементов в Угличском водохранилище//Гидробиологические характеристики водохранилищ Волжского бассейна. Л., 1982.
20. **Зиминова Н. А., Законнов В. В.** Аккумуляция биогенных элементов в донных отложениях Горьковского водохранилища//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1988. № 77.
21. **Зиминова Н. А., Курдин В. П.** Накопление донных отложений в Рыбинском водохранилище//Химизм внутренних водоемов и факторы их загрязнения и самоочищения. Л., 1968.
22. **Зиминова Н. А., Курдин В. П.** Формирование рельефа и грунтов мелководий Рыбинского водохранилища//Биологические и гидрологические факторы местных перемещений рыб в водохранилищах. Л., 1968.
23. **Зиминова Н. А., Курдин В. П.** Баланс взвешенных веществ в Ивановском водохранилище//Факторы формирования водных масс и районирование внутренних водоемов. Л., 1974.
24. **Зиминова Н. А., Трифонова Н. А., Григорьева Е. Р.** Органическое вещество и биогенные элементы во взвесах Верхней Волги//Биологические и продукционные процессы в бассейне Волги. Л., 1976.
25. **Иконников Л. Б.** Формирование берегов водохранилищ. М., 1972.
26. **Кононова М. Н.** Органическое вещество почвы, его природа, свойства и методы изучения. М., 1963.
27. **Кривопалова З. Ф.** Аккумуляция биогенных элементов и органического вещества Троицким водохранилищем//Материалы к совещанию по прогнозированию содержания биогенных элементов и органического вещества в водохранилищах. Рыбинск, 1969.
28. **Крылова Л. П.** Определение углерода органического вещества природных вод методом сухого сжигания//Гидрохим. матер. 1957. Т. 26.



29. Кудрявцева Н. В. Химический состав донных отложений Шекснинского водохранилища//Гидрохимические исследования волжских водохранилищ. Рыбинск, 1982.
30. Майстренко Ю. Г. Баланс органического вещества Каховского и Кременчугского водохранилищ//Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. М., 1967.
31. Новиков Б. И., Денисова А. И. Формирование запасов некоторых химических элементов в илах Киевского водохранилища//Гидробиол. журн. 1978. Т. 14, № 3.
32. Ронов А. Б., Корзина Г. А. Фосфор в осадочных породах//Геохимия. 1960. № 8.
33. Россолимо Л. Л. Основы типизации озер и лимнологического районирования//Накопление вещества в озерах. М., 1964.
34. Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л., 1972.
35. Сорокин Ю. И. Биомасса бактерий и химический состав грунтов Рыбинского водохранилища//Бюл. Ин-та биол. водохранилищ. М.; Л., 1959. № 4.
36. Трифонова Н. А. Содержание и выделение соединений азота донными отложениями Рыбинского водохранилища//Биогенные элементы и органическое вещество в водохранилищах. Рыбинск, 1974.
37. Трифонова Н. А., Калинина Л. А. Об определении общего азота в воде//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1973. № 17.
38. Фесенко Н. Г., Рогожкин В. И. Аккумуляция соединений фосфора и азота Цимлянским водохранилищем за 1954—1957 гг. и изменение их стока в створе гидроузла//Гидрохим. мат.-лы. 1960. Т. 30.
39. De March. Permanent sedimentation of nitrogen, phosphorus & organic carbon in a high arctic lake//J. Fish. Res. Board Canada. 1978. Vol. 35, N 8.
40. Hwang C. P., Huang P. M., Lackie T. N. Phosphorus distribution in black-strap Lake sediments//J. Water Pollut. Contr. Fed. 1975. Vol. 77, N 5.
41. Larsen D. P., Mercier H. T. Phosphorus retention capacity of lakes//J. Fish. Res. Board Canada. 1976. Vol. 33, N 8.
42. Likens C. Primary production of inland aquatic ecosystems//Ecol. Stud. 1975. N 14.
43. Vollenweider R. A. Möglichkeiten und Grenzen elementarer Modelle der Stoffbilanz von Seen//Arch. Hydrobiol. 1969. Bd. 66, N 1.
44. Wetzel R. G., Rich P. N., Miller M. C. Metabolism of detrital carbon in a temperate hard-water lake//Memorie Ist. Ital. Idrobiol. 1972. Vol. 29.

УДК 574.583(285.2) : 581+551.3.051

*Е. М. Бикбулатова*

## ОЦЕНКА МАСШТАБОВ СЕДИМЕНТАЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА ФИТОПЛАНКТОНА В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Рассмотрены два способа оценки степени разложения органического вещества (ОВ) фитопланктона в водной массе Рыбинского водохранилища. Показано, что около 40 % ОВ образующейся при отмирании водорослей взвеси могут принимать участие в формировании ОВ донных отложений.

Одним из важных источников грунтообразующего материала в водоемах замедленного водообмена являются первичные продуценты, прекращение жизнедеятельности которых ведет к появлению детрита, неспособного удерживаться в водной массе и оседаю-

---

© Е. М. Бикбулатова

щего на дно. Количество (и качество) достигающей дна взвеси зависит от множества факторов, среди которых определяющую роль, в случае отсутствия специфических источников загрязнения, играют исходный состав фотосинтезирующих организмов (диатомовые в сравнении с другими видами), температура воды, морфометрические особенности водоема и др., и в первую очередь те из них, которые определяют время пребывания взвешенных веществ в водной массе.

Имеются различные оценки доли органического вещества (ОВ) фитопланктона, способной подвергаться разложению непосредственно в воде задолго до достижения отмершими организмами дна водоема, и, тем самым, масштабов седиментации за счет рассматриваемого источника. Согласно расчету С. И. Кузнецова [11], проведенному по химическому составу водорослей и иловых отложений оз. Белого в Косине, в 12-метровом водном столбе распадается около 90 % продуцируемого фитопланктоном органического вещества. По данным Оле [20], в озерах с глубинами менее 10 м минерализуется около 85 %, а со средней глубиной более 20 м до 99 % синтезированного вещества. Таким образом, существует прямая связь между глубиной водоема и степенью минерализации ОВ. В водной толще мезо- и эвтрофных водоемов, по другим данным [8, 12], нацело разрушается от 40 до 75 % ОВ, образованного в результате жизнедеятельности первичных продуцентов. Поскольку валовая продукция фитопланктона в водоемах замедленного водообмена обычно составляет преобладающую статью приходной части баланса взвешенных органических веществ, то в зависимости от принятого для дальнейших расчетов значения деградации ОВ в воде вычисленные темпы осадконакопления могут различаться в 2 раза и более и не стыковаться с прямыми измерениями.

В мелководном (средняя глубина 5—6 м) с большой площадью водного зеркала Рыбинском водохранилище частые ветры различного направления создают высокую гидродинамическую активность водных масс. Происходит практически постоянное перемешивание водной толщи, взрыхление верхнего слоя ила и возврат в воду остатков неразложившегося фитопланктона. Основываясь на фактах подобного рода, Ю. И. Сорокин [19] полагал, что почти весь отмирающий планктон должен минерализоваться в самой водной толще, не пополняя донные отложения усвояемыми ОВ. Эта гипотеза подкреплялась ссылкой на большие незаиленные площади дна и бедность бентоса в центральной части водохранилища в 60-е годы.

Исследование деградации ОВ в илах привело к величине, эквивалентной 30 % продукции органического вещества фитопланктона [14]. Однако В. И. Романенко [14, с. 27] пришел к выводу, что «если принять во внимание, что значительная часть органического вещества в Рыбинском водохранилище попадает со стоком и часть его используется микрофлорой иловых отложений, то общее количество ОВ водорослей, разрушаемого в илах, не превы-

сит 10 %». Согласно работам [14, 19], минерализация ОВ фитопланктона в водной толще Рыбинского водохранилища была принята равной 90 % [16], значению, по существу полученному на недостаточно строго обоснованных материалах. Более поздние исследования уровня развития бентоса в Рыбинском водохранилище показали, что со времени его заполнения вплоть до 1968 г. «количественные показатели бентоса были примерно одинаковыми, основная его площадь была малокормной, речные плесы — среднекормными. С начала 70-х годов началось повышение биомассы бентоса, продолжающееся и в настоящее время. В открытой части водоема появились площади, пригодные для нагула рыб-бентофагов, нагульные участки речных плесов стали высококормными» [2, с. 223]. Это могло произойти только в случае поступления в донные отложения повышенных количеств ОВ планктонного происхождения, обладающих высокой лабильностью, которые являются хорошим субстратом для развития микрофлоры, а опосредованно или прямо и для большинства бентосных организмов.

В настоящей работе предпринята попытка двумя способами оценить седиментацию свежееобразованного детрита. Первый способ базируется на анализе собственных экспериментальных данных по бактериальной трансформации ОВ фитопланктона. При длительной экспозиции ( $\sim 1$ ) год в аэробных условиях и температуре ( $20 \pm 2$ ) °C степень минерализации ОВ отмерших синезеленых и диатомных водорослей, собранных на Рыбинском водохранилище, составила 80 % [18]. Анализ кинетики процесса бактериальной деструкции ОВ привел к необходимости рассматривать в исходном материале две, различающиеся по скоростям распада, фракции — легкоразлагаемую (лабильную) и относительно трудноразлагаемую («стабильную») [4]. Количество последней составляет 40—45 %, остальная часть приходится на долю лабильной фракции, распад которой при температуре 20 °C заканчивается за первые 25—30 сут эксперимента. В последующие сроки продолжается медленное разложение только трудноокисляемых компонентов. Из минерализовавшихся за годичный срок 80 % ОВ примерно 60 % приходится на долю лабильной фракции, а около 20 % связано со «стабильной компонентой».

Опыты подобного рода моделируют суммарные процессы деструкции ОВ, т. е. происходящие одновременно как в жидкой, так и твердой фазах микрокосма или природной экосистемы. Поэтому априори можно полагать, что степень разложения только в одной водной фазе будет заметно ниже 80 % и в донные отложения может поступать более 20 % фотосинтезированного органического вещества (в случае отсутствия существенной трансформации детрита зоопланктоном).

В Рыбинском водохранилище главным продуцентом органического вещества являются синезеленые водоросли, пик развития которых приходится на конец вегетационного сезона. Осенью происходит массовое отмирание синезеленых; в этот период (до ледостава) частая штормовая погода поддерживает высокую гидроди-

намическую активность водных масс и образовавшийся свежий детрит относительно продолжительное время (2—3 мес) может находиться во взвешенном состоянии, продолжая подвергаться деструкции. Однако значительно более низкие температуры воды, характерные для осеннего периода, снижают скорость процесса. Совокупностью этих двух противоположно направленных, в смысле воздействия на степень разложения, процессов определяется конечный результат. Ранее нами было показано [3, 4], что процесс бактериального разложения лабильной фракции водорослей подчиняется известному правилу Вант-Гоффа со значением температурного коэффициента, равным 2.3, и что для практически полной минерализации легкодоступного органического вещества фитопланктона, составляющего примерно 60 % исходной величины, при  $(20 \pm 2)^\circ\text{C}$  требуется около 30 сут. Тогда для завершения того же процесса осенью при средней температуре воды  $8\text{—}10^\circ\text{C}$  будет необходимо около 2—2.5 мес.

Совпадение (точнее, близость) возможного времени пребывания свежееобразованного детрита в водной толще со временем, потребным для полной деструкции его лабильной компоненты, свидетельствует о том, что реальная степень микробиального разложения органического вещества фитопланктона в конкретных условиях Рыбинского водохранилища должна быть существенно меньше принятого значения 90 %. Даже с учетом одновременно проходящей минерализации части «стабильной» фракции за осенний период она, по всей вероятности, не может превысить 60 %; остальная масса ОВ поступает в донные отложения, где претерпевает относительно медленную трансформацию. Летом более высокая температура могла бы способствовать более полной минерализации ОВ в водной толще, однако штилевая погода, господствующая в это время, и небольшие глубины приводят к относительно быстрому прохождению свежих частиц детрита через водную толщу. В результате в донные отложения поступает органическое вещество в количествах, вряд ли существенно отличающихся от 40 % исходной продукции фитопланктона.

Другим способом оценки доли детритных частиц планктонного происхождения, достигающих дна водоема, является рассмотрение материального баланса взвешенного органического вещества (ВОВ).

Основными источниками поступления ВОВ в Рыбинское водохранилище являются речной сток, продукция фитопланктона, гетеротрофная ассимиляция углекислоты, размыв берегов и дна, размыв торфяных сплавин и атмосферные осадки. Продукция высшей водной растительности не имеет существенного значения и ею можно пренебречь. Вследствие малого объема сточных вод можно пренебречь и количеством ВОВ, поступающих с этой составляющей водного баланса. Не играют существенной роли и ВОВ, содержащиеся в атмосферных осадках: с учетом объема последних и осадочной нами экспериментально средней концентрации ОВ в осадках 1981 г., равной  $1.9\text{ мг/л } C_{\text{орг}}$ , 35 % из которых находятся

во взвешенном состоянии [17], на их долю приходится всего 1.1 тыс. т  $S_{орг}$ .

Расходную часть баланса составляют сброс через Рыбинский гидроузел, деструкция в водной толще и седиментация. В случае отсутствия данных по седиментации возможно включение известных составляющих — деструкции и аккумуляции в донных отложениях. Рассмотрим некоторые статьи баланса.

1. Для оценки поступления ВОВ в Рыбинское водохранилище с речным стоком использованы собственные экспериментальные материалы, собранные в среднем по водности 1981 г. Нормальное внутригодовое распределение стока служит гарантом применимости полученного значения в качестве среднего многолетнего статистического параметра.

Интегрированные пробы воды на притоках водохранилища отбирали ежемесячно, а во время весеннего половодья гораздо чаще — через сутки. Фильтрацией через мембранные фильтры № 2 с нанесенным порошком двуокиси кремния выделяли взвеси и в них определяли содержание органического углерода [1]. Наблюдениями охвачены как основные притоки — Волга, Шексна, Молога, так и более мелкие — Суда, Ухра, Согожа, Сить, Ягорба (табл. 1). Чтобы учесть поступление ВОВ с водами других малых рек использовали метод аналогов; согласно рекомендациям В. И. Рутковского и Т. Н. Курдиной [15], бассейн Рыбинского водохранилища был разделен на три района. В каждом из них выбирали реку-аналог и по содержанию в ее воде ВОВ и суммарному объему водного стока рек рассчитывали сток ВОВ. В результате получено, что за 1981 г. с речным стоком в водохранилище поступило 33.6 тыс. т  $S_{орг}$  (табл. 2).

2. Под воздействием ветрового волнения за 1941—1965 гг. в водохранилище разрушено  $660 \cdot 10^5 \text{ м}^3$  торфяных сплавин [10], а за 1941—1967 гг. —  $684 \cdot 10^5 \text{ м}^3$  [6], откуда следует, что за 1965—1967 гг. объем разрушенного материала составил  $24 \cdot 10^5 \text{ м}^3$ . Объемная масса абсолютно сухого торфа равна  $0.08 \text{ г/см}^3$  [10], содержание  $S_{орг}$  в нем примерно 35 % [5]. Несложный расчет показывает, что в 1965—1967 гг. из этого источника в водную толщу Рыбинского водохранилища ежегодно поступало 33.6 тыс. т  $S_{орг}$ . Вынос взвешенного материала из торфяных сплавин с каждым годом уменьшается, и фактическое его количество для 1981 г. должно быть меньше. Однако отсутствие непосредственных измерений и конкретных расчетов для этого года вынуждает нас к оценке сверху, т. е. в первом приближении принять указанное для 1965—1967 гг. значение.

3. Данные по валовой продукции фитопланктона получены кислородным методом в лаборатории альгологии ИБВВ РАН [13]. Пробы отбирали одновременно с отбором проб воды на анализ ВОВ.

4. Для оценки количества ВОВ, сбрасываемого через гидроузел, использованы результаты наших ежемесячных измерений в створе Рыбинской ГЭС.

**Средневзвешенная по стоку концентрация и речной сток  
взвешенного органического углерода в водохранилище**

Район	Реки	C <sub>орг</sub> , мг/л	Сток взвешенного C <sub>орг</sub>	
			тыс. т	% от общего
1	Волга	0,9	11,8	35,1
	Притоки Волжского плеса	1,1	1,0	3,0
	Сить, Лама, Кесьма, Реня	0,9	0,8	2,4
2	Молога, Чагодоша, Шалочь	1,3	10,3	30,7
	Суда, Ворон, Колпь, Андога	1,2	4,6	13,8
	Ягорба	2,6	0,3	1,0
3	Шексна	0,7	3,6	10,7
	Ухра	0,8	0,3	1,0
	Согожа	0,8	0,8	2,5
	Суммарный приток	—	33,6	100

Таблица 2

**Основные статьи баланса взвешенного органического вещества  
в водохранилище**

Статья баланса	Приход		Статья баланса	Расход	
	тыс. т	%		тыс. т	%
Речной сток	33,6	4	Сброс через гидроузлы	57,4	6,6
Атмосферные осадки	1,0	0,5	Аккумуляция в донных отложениях	215	24,7
Валовая продукция фитопланктона	762	7	Деструкция в водной толще	406	46,6
Гетеротрофная ассимиляция CO <sub>2</sub>	8,6*	1	Деструкция в донных отложениях	193	22
Размыв торфяных славин	33,6	4			
Размыв берегов и дна	27,3 [9]	3			
Всего	871	100		871	100

Данные лаборатории микробиологии.

В течение 1981 г. концентрация взвешенного органического углерода изменялась от 0.9 зимой до 3.2 мг/л в пору интенсивного «цветения» при средневзвешенном по водному стоку значению 1.5 мг/л. Расчеты, базирующиеся на этих данных, показывают, что через гидроузел было сброшено около 57.4 тыс. т  $C_{орг}$ .

5. Суммарная деструкция (аэробная и анаэробная) в илах за годичный цикл наблюдений (1981—1982 гг.) определена по выделению углекислоты [7]. Такая оценка может быть несколько заниженной, поскольку не учитывается путь распада органических веществ, ведущего к образованию метана.

6. Средняя многолетняя аккумуляция ОВ в донных отложениях рассчитана В. В. Законновым по массе отложений и среднему содержанию органического углерода в колонке грунта [9]. Использование среднего многолетнего значения в балансовых расчетах может внести значительную ошибку при оценке за конкретный год. Однако для среднего по водности и некоторым другим параметрам года можно полагать, что приведенное в табл. 2 значение не будет значительно отклоняться от истинного.

Разность между известными и рассмотренными выше приходными и расходными статьями баланса дает величину, которая характеризует масштабы деструкции взвешенного органического вещества в водной толще. Она составляет 46.6 % общего поступления взвешенного ОВ в водоем и 53 % валовой продукции фито-планктона.

Каковы возможные причины относительно низкой деструкции взвешенных частиц в толще воды?

Органическое вещество, поступающее в Рыбинское водохранилище в виде взвеси с речным стоком в результате размыва торфяных сплавин, берегов и дна, представляет собой в основном глубоко переработанный продукт, трудно поддающийся дальнейшей трансформации. Утилизация его микроорганизмами как в водной толще, так и в донных отложениях может происходить лишь с небольшой скоростью. Преобладающая часть этого вещества захороняется и входит в расходную статью «аккумуляция в донных отложениях». Лишь небольшая его доля сбрасывается через гидроузел, так как аллохтонная взвесь, привносимая в водоем реками, осаждается в основном в речных плесах, а поступающий за счет абразии берегов материал откладывается в пределах сравнительно узкой полосы береговой отмели [10]. В результате взвесь из вышеперечисленных источников, количество которой составляет ~11 % общего прихода, практически не принимает участия в деструкционных процессах. Около 7 % ОВ сбрасывается через гидроузел (см. табл. 2), причем преобладающая его часть представлена, по видимому, живыми и отмершими первичными продуцентами, так как относительно низкая гидродинамическая активность водных масс, характерная для теплого, маловетренного летне-осеннего периода 1981 г., не способствовала взмучиванию и, тем самым, обогащению водной толщи взвешенными частицами иной природы. Сказанное важно для центрального плеса водохранилища, воды ко-

торого непосредственно поступают в сбросной канал. Автохтонное новообразованное ОВ фитопланктона состоит из лабильной и стабильной фракций. Последняя составляет не менее 40 % исходного ОВ или в нашем случае — 35 % суммарного ВОВ в приходной части баланса.

Таким образом, по нашим подсчетам, около 50 % ВОВ из различных источников не будет подвергаться деструкции в воде, пополняя запасы ОВ донных отложений (часть сбрасывается через гидроузел).

Как следует из баланса (см. табл. 2), в водной толще Рыбинского водохранилища разлагается 406 тыс. т органического вещества (по углероду). Если пренебречь небольшой долей участия в деструкционных процессах ВОВ, стойкого к микробиальному воздействию, то эта величина составит 53 % валовой продукции фитопланктона. С учетом того, что часть свежесинтезированного ВОВ сбрасывается через гидроузел в нетрансформированном виде, степень минерализации ОВ фитопланктона в водной массе будет несколько выше и составит около 60 %, а не 90 %, как принималось ранее [16]. Остальная его часть достигнет дна и подвергнется дальнейшим преобразованиям уже в составе иловых отложений. О значительном поступлении в донные отложения остатков отмершего фитопланктона свидетельствует высокая среднегодовая деструкция ОВ в илах как в 1981 г. (28 % исходной первичной продукции), так и в предыдущие годы [7, 14], а также возрастание заиленных площадей водохранилища [9]. Появление максимума деструкции в илах в октябре 1981 г. [7] непосредственно вслед за массовым отмиранием водорослей, прямо указывает на масштабность поступления их неразложившихся остатков в седименты. Здесь следует подчеркнуть, что рассчитанная по балансу степень минерализации свежесинтезированного ОВ (~60 %) очень близка к той, которая получена нами на основании детального анализа экспериментальных данных по трансформации органического вещества фитопланктона. То, что два независимых подхода к оценке одной и той же составляющей баланса ВОВ приводят практически к одинаковому результату, свидетельствует об отсутствии существенных ошибок в расчетах.

Таким образом, в формировании грунтового комплекса Рыбинского водохранилища может принимать участие по крайней мере 40 % валовой продукции фитопланктона, а не ~10 %, как гипотетически предполагалось в более ранних работах.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алекин О. А., Семенов А. Д., Скопинцев Б. А. Руководство по химическому анализу вод суши. Л., 1973.
2. Баканов А. И., Митропольский В. И. Количественная характеристика бентоса Рыбинского водохранилища за 1941—1978 гг.//Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982.
3. Бикбулатова Е. М., Бикбулатов Э. С., Мельникова Н. И. Влияние температуры на распад органического вещества синезеленых водорослей//Микро-



биологические и химические процессы деструкции органического вещества в водоемах. Л., 1979.

4. Бикбулатов Э. С., Бикбулатова Е. М. Скорость распада органического вещества отмершего фитопланктона//Микробиологические и химические процессы деструкции органического вещества в водоемах. Л., 1979.

5. Буторин Н. В., Зиминова Н. А., Курдин В. П. Донные отложения верхневоловжских водохранилищ. Л., 1975.

6. Гидрометеорологический режим озер и водохранилищ СССР. Л., 1975.

7. Дзюбан А. Н. Микробиологические процессы деструкции органического вещества в донных отложениях внутренних водоемов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1983.

8. Драбкова В. Г. Накопление органического вещества в озерах как результат продукционных и деструкционных процессов//Проблемы экологии Прибайкалья. Иркутск, 1979. Ч. 1.

9. Законнов В. В., Зиминова Н. А. Балансы биогенных элементов в водохранилищах Верхней Волги//Взаимодействие между водой и седиментами в озерах и водохранилищах. Л., 1984.

10. Зиминова Н. А., Курдин В. П. Баланс взвешенных веществ в Рыбинском водохранилище//Органическое вещество и элементы гидрологического режима Волжских водохранилищ. Л., 1972.

11. Кузнецов С. И. Роль микроорганизмов в круговороте веществ в озерах. М., 1952.

12. Мартынова М. В. Накопление органических веществ в донных отложениях озер и водохранилищ//Гидрохим. мат-лы. 1986. Т. 96.

13. Минеева Н. М. Закономерности формирования первичной продукции фитопланктона в водоемах разного типа: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1987.

14. Романенко В. И., Романенко В. А. Деструкция органического вещества в иловых отложениях Рыбинского водохранилища//Физиология водных организмов и их роль в круговороте органического вещества. Л., 1969.

15. Рутковский В. И., Курдина Т. Н. Водный баланс Рыбинского водохранилища за период с 1947 по 1955 гг.//Тр. Ин-та биологии водохранилищ. М.; Л., 1959. Вып. 1(4).

16. Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л., 1972.

17. Скопинцев Б. А., Бакулина А. Г., Мельникова Н. И. Валовый органический углерод в атмосферных водах//Гидрохим. мат-лы. 1971. Т. 56.

18. Скопинцев Б. А., Бикбулатов Э. С., Бикбулатова Е. М., Мельникова Н. И. Изменение химического состава воды и взвесей при распаде органического вещества фитопланктона в аэробных условиях//Микробиологические и химические процессы деструкции органического вещества в водоемах. Л., 1979.

19. Сорокин Ю. И. Первичная продукция органического вещества в водной толще Рыбинского водохранилища//Тр. биол. ст. «Борок». М.; Л., 1958. Вып. 3.

20. Oie W. Bioactivity, production and energy utilization of lakes//Limnol., Oceanogr. 1956. Vol. 1, N 3.

УДК 579.68(28)

**А. Н. Дзюбан**

## **ТЕМНОВАЯ АССИМИЛЯЦИЯ CO<sub>2</sub> И ДЕСТРУКЦИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА В ГРУНТАХ ВОДОХРАНИЛИЩ ВОЛГО-КАМСКОГО КАСКАДА И НЕКОТОРЫХ ОЗЕР**

Проведены определения интенсивности темновой ассимиляции CO<sub>2</sub> и суммарной деструкции органического вещества в грунтах волжских и камских водохранилищ, а также некоторых озер разного уровня трофии. Выявлено влияние отдельных экологических факторов на интенсивность и направленность микробиологических процессов в грунтах.

© А. Н. Дзюбан

Вовлечение углекислоты в клеточный биосинтез — одна из универсальных функций микрофлоры, поэтому определения интенсивности бактериальной фиксации  $\text{CO}_2$  в водоемах крайне важны для решения ряда гидробиологических вопросов, в частности для оценки функционального состояния микробного сообщества того или иного биотопа. Сходной по универсальности является интегральная характеристика участия этого сообщества в процессах распада органического вещества — суммарная деструкция.

Целью настоящей работы было определение интенсивности темновой ассимиляции  $\text{CO}_2$  в сопоставлении с особенностями деструкционных процессов в грунтах водохранилищ Волго-Камского каскада и ряда озер, различающихся по уровню трофии, гидролого-гидрохимическому режиму и по степени антропогенного воздействия.

Исследования проводили в основном в летний период. В августе 1975 г. была осуществлена первая съемка на водохранилищах Горьковском, Куйбышевском, Камском и Воткинском, а также в ряде точек незарегулированных участков Волги и Камы. В июне—июле того же года обследовали некоторые озера юго-восточной части Латвии, а в 1983 г. — группу небольших и мелководных водоемов, относящихся к Северо-Двинской водной системе.

В августе 1987 г. была проведена еще одна съемка на водохранилищах Волго-Камского каскада; кроме перечисленных выше наблюдениями были охвачены Чебоксарское, Саратовское, Волгоградское и Нижнекамское.

Пробы грунтов для химических и микробиологических анализов извлекали дночерпателем Экмана—Берджи, позволяющим сохранять их структуру практически не нарушенной, или трубчатым стратометром.

Темновую фиксацию  $\text{CO}_2$  определяли в пробах поверхностного 0—2-сантиметрового слоя колонки, помещенных в пенициллиновые флаконы с винтовым герметичным запором, куда добавляли по 0.5 мл раствора  $\text{Na}_2^{14}\text{CO}_3$  активностью  $(1.1—1.4) \cdot 10^6$  имп./мин и инкубировали 12 ч в темноте. Дополнением к стандартной схеме эксперимента [9] явилось то, что при заполнении флаконов грунтами из аэрируемой зоны водоема для предотвращения анаэробно-биоза под пробкой оставляли пузырек воздуха. Радиоактивность подготовленных на мембранных ультрафильтрах препаратов измеряли под торцовым счетчиком с учетом поправки на самопоглощение. Содержание в илах подвижных карбонатов, необходимое для расчета ассимилируемой  $\text{CO}_2$ , а также органического углерода определяли в приборе, приспособленном для отгонки углекислоты и поглощения ее титрованным раствором щелочи [9]. Отгонку первых вели простым кипячением водной болтушки, органический углерод предварительно переводили в  $\text{CO}_2$ , сжигая пробу хромовой смесью в присутствии сернокислого серебра. Деструкцию органического вещества в грунтах водоемов измеряли в изолированных стеклян-

ных трубках. Монолит ила отбирали из того же дночерпателя, что и пробы для всех остальных анализов. О суммарном размере аэробных и анаэробных процессов судили по количеству выделившейся из ила углекислоты, о биогенном потреблении кислорода — по его убыли из надилловой воды за вычетом трат на чисто химические окислительные реакции [5, 9].

Отличительной особенностью всех обследованных водохранилищ является постоянная проточность. Хотя в отдельных водоемах она выражена неодинаково и обычно резко уменьшается от верховьев к плотине, тем не менее постоянное перемешивание водных масс обеспечивает грунты всех участков растворенным кислородом и анаэробные зоны в летний период на станциях отбора проб отсутствовали.

По интенсивности продуцирования органического вещества фитопланктоном волжские водохранилища оцениваются как мезотрофные [1, 10], хотя по средним многолетним данным в Волгоградском водохранилище этот процесс протекает вдвое интенсивнее, чем в Рыбинском.

По интенсивности фотосинтеза, соотношению продукции и деструкции, видовому разнообразию альгофлоры камские водохранилища соответствуют дистрофным озерам (кроме Нижнекамского, по которому нет полных данных), однако такое угнетение биопродукционных процессов обусловлено в них не природными условиями, а мощной антропогенной нагрузкой [7].

Наиболее отчетливо влияние хозяйственной деятельности на функционирование отдельных звеньев экосистемы проявляется близ больших промышленных центров, таких, как Горький, Казань, Саратов, Пермь, Уральский, Березники и другие. Здесь в воде обнаруживается большое количество бактерий, способных разрушать легкодоступные органические вещества и усваивать соединения, токсические для других гидробионтов: отмечаются различные изменения в физиологической активности бактериопланктона [1, 10]. Однако при хроническом поступлении загрязняющих веществ значительная их часть может оседать на дно уже вблизи источника, сорбироваться органо-минеральным комплексом грунтов и при анализе вод не улавливаться. В таких ситуациях необходимо изучать общее состояние бактериобентоса, используя наиболее универсальные интегрирующие показатели, одними из которых являются темновая ассимиляция  $\text{CO}_2$  и суммарная деструкция органического вещества.

В 1975 г. интенсивность бактериальной фиксации углекислоты в различных типах грунтов варьировала в широких пределах: от 2.36 мг/(дм<sup>3</sup> · сут)  $\text{C}_{\text{орг}}$  в иловых отложениях с высоким его содержанием до 0.01 мг/(дм<sup>3</sup> · сут) в песках речных участков (табл. 1). В целом бактериобентос волжских водохранилищ оказался в десятки раз активнее камских, несмотря на то что содержание органического вещества в последних не меньше, а общая численность бактерий иногда даже больше [2, 3]. Выявленные различия, повидимому, вызваны воздействием токсичных веществ. Имеющиеся

**Темновая ассимиляция CO<sub>2</sub> (ТА) и деструкция органического вещества (Д)  
(по углероду) в донных отложениях (слой 0—2 см)  
некоторых водохранилищ Волги и Камы в 1975 г.**

Водохранилище, участок	С <sub>орг</sub> , мг/см <sup>3</sup> ила	Д, мг/(м <sup>2</sup> ·сут)	ТА		ТА/Д, %
			мг/(дм <sup>3</sup> ·сут)	мг/(м <sup>2</sup> ·сут)	
Рыбинское приплотинный участок	24,7	600	0,81	16,2	2,7
Горьковское у г. Юрьевца	21,6	340	0,41	8,2	2,4
приплотинный участок Р. Волга	24,6	570	2,17	43,4	7,6
у г. Горького	1,1	20	0,01	0,2	1,0
Куйбышевское ниже г. Казани	17,4	314	0,89	17,8	5,6
у с. Камского Устья	18,5	130	2,36	47,2	36,3
у с. Шуран	3,7	105	1,14	22,8	21,7
у г. Чистополя	5,9	210	1,27	25,4	12,1
Камское у г. Березники	17,4	550	0,08	1,6	0,3
у с. Добрянки	17,6	180	0,10	2,0	1,1
устье р. Чусовой	17,2	140	0,21	4,2	2,3
приплотинный участок	15,2	65	0,04	0,8	1,3
Воткинское устье р. Очер	10,6	130	0,18	3,6	2,8
у с. Десятова	12,6	95	0,20	4,0	4,3
у с. Крюкова	16,3	60	0,09	1,8	3,1
приплотинный участок	19,7	125	0,13	2,6	2,1
Р. Кама у г. Набережные Челны	0,8	55	0,01	0,2	0,4
у с. Соколки	1,4	20	0,16	3,8	21,1
у д. Сухой Берсут	4,7	185	0,27	5,4	2,9

сведения о подобном влиянии промышленных стоков, поступающих в Каму, на микрофлору, подтверждают такие предположения [6]. Низкой в грунтах Воткинского и Камского водохранилищ оказалась и суммарная деструкция, за исключением черных илов у г. Березники, где распад органических соединений на 80 % шел за счет анаэробных процессов. На волжском участке работ в 1975 г. максимальная деструкция (по углероду) — до 500—600 мг/(м<sup>2</sup>·сут) регистрировалась на приплотинных участках Горьковского и Рыбинского водохранилищ, илы которых наиболее обеспечены С<sub>орг</sub>, причем на долю легкодоступной части в них приходилось до 20 % [2].

Поскольку оба показателя активности бактерий отражают совокупную деятельность всей микрофлоры, можно ожидать наличия определенных связей между ними. Такие связи, обнаруженные при

изучении бактериопланктона, выражаются эмпирическим коэффициентом, равным 30—50, или 3—5 % [10, 12], который позволяет переходить от темновой ассимиляции  $\text{CO}_2$  к деструкции. Однако этот коэффициент может использоваться лишь для строго аэробных бактерий, находящихся в одинаковых условиях, в основном в перемешиваемых водоемах или эпилимнионе стратифицированных озер. В придонных слоях воды, а тем более в донных отложениях, ситуация гораздо сложнее, что и отражается на результатах. На большинстве станций ассимиляция  $\text{CO}_2$  составляет 1—5 %, т. е. приближается к коэффициенту для водной массы и отражает, по видимому, превалирование здесь аэробного типа обмена гетеротрофных бактерий. Однако на станциях у сел Камское Устье, Шуран, Соколки и г. Чистополя это соотношение гораздо выше (табл. 1). Все они расположены в камском отроге Куйбышевского водохранилища или тесно связаны с ним. Можно предположить, что в этих грунтах в процессах фиксации углекислоты существенно большую роль играют хемоавтотрофные бактерии.

Ко времени второй съемки на Волго-Камском каскаде в 1987 г. были залиты еще два водохранилища — Чебоксарское на Волге и Нижнекамское на Каме. Повторные исследования позволяют не только провести сравнительный анализ интенсивности бактериальных процессов в одних и тех же водоемах во времени, но и выявить особенности их протекания в формирующихся биотопах.

В целом по всем водоемам интенсивность темновой ассимиляции  $\text{CO}_2$  бактериобентосом летом 1987 г. варьировала от 0.3—0.5 до 0.9—2.18 мг/(дм<sup>3</sup>·сут) углерода, причем минимум, как и прежде, был зафиксирован в проточных песках речных участков старых водохранилищ, а максимум — в грунтах вновь образованных (табл. 2). Отмеченные в 1976 г. особенности — пониженная физиологическая активность микробного населения грунтов Воткинского водохранилища и довольно высокая, причем без резких колебаний, Горьковского и Куйбышевского — сохранились и в 1987 г. Максимальная деструкция органического вещества характерна для участков недавно заполненных водоемов и некоторых точек продуктивного Волгоградского водохранилища. Это бесспорно свидетельствует об энергичной переработке органического материала залитых почв, привносимых остатков прибрежной растительности и других аллохтонных поступлений. Вблизи городов Кстово (у Нижнего Новгорода) и Сызрани песчанистые грунты подвергаются влиянию бытовых загрязняющих веществ; это проявляется не только в составе органического комплекса (легкоминерализуемая фракция  $\text{C}_{\text{орг}}$  достигает 25 %), но и в общей реакции бактериобентоса (табл. 2).

Соотношение между количеством  $\text{CO}_2$ , ассимилированной в темновых процессах и выделившейся в это же время при распаде органического вещества илов, на большей части обследованных водохранилищ колебалось в пределах 1—5 %. Большим значением этой величины, как и раньше, отличались грунты Куйбышевского водохранилища, особенно его камского отрога, а также некото-

Темновая ассимиляция  $\text{CO}_2$  (ТА) и деструкция органического вещества (Д)  
(по углероду) в донных отложениях водохранилищ Волги и Камы в 1987 г.

Водохранилище, участок	$\text{C}_{\text{орг}}, \text{ мг/см}^3$ пла	$\text{Д}, \text{ мг/(м}^2 \cdot \text{сут)}$	ТА		ТА/Д, %
			$\text{мг/(дм}^3 \cdot \text{сут)}$	$\text{мг/(м}^2 \cdot \text{сут)}$	
Горьковское					
ниже г. Ярославля	7,7	270	0,18	3,6	1,4
ниже г. Кинешмы	25,8	350	0,52	10,4	3,0
у г. Юрьевца	12,2	655	0,36	7,2	1,2
Чебоксарское					
у г. Котово	6,9	660	2,13	43,6	6,6
у с. Макарьева	2,6	120	0,44	8,8	7,4
у г. Васильурска	—	880	0,24	4,8	0,6
выше г. Чебоксары	5,4	340	0,16	3,2	0,9
Куйбышевское					
у г. Зеленодольска	5,7	160	0,60	12,0	7,6
ниже г. Казани	9,8	385	0,52	10,4	2,7
у с. Камского Устья	10,9	280	1,14	22,8	8,2
у г. Чистополя	6,4	140	1,20	24,0	34,1
у Нижнекамской ГЭС	3,0	115	0,48	9,6	8,2
у с. Ундоры	10,7	330	0,24	4,8	1,4
у г. Сengelей	9,0	410	0,04	0,8	0,2
Саратовское					
ниже г. Самары	2,0	15	0,03	0,6	2,0
ниже г. Сызрани	16,9	325	0,88	17,6	5,4
у г. Хвалынска	9,1	180	0,51	10,2	5,7
Волгоградское					
у г. Вольска	1,1	10	0,02	0,4	4,0
ниже г. Саратова	2,5	100	0,36	7,2	7,2
у с. Золотого	11,4	480	0,04	0,8	0,2
залив р. Еруслан	7,3	990	0,24	4,8	0,4
у плотины	8,2	460	0,64	12,8	2,4
Воткинское					
у пос. Уральское	9,1	20	0,06	1,2	6,0
ниже р. Очер	15,6	170	0,08	1,6	1,0
ниже р. Тулвы	16,7	155	0,16	3,2	2,0
у пос. Крюково	14,9	105	0,08	1,6	1,6
приплотинный плес	15,2	185	0,44	8,8	4,8
Нижнекамское					
выше р. Белой	3,2	20	0,05	1,0	5,0
устье р. Белой	20,7	855	0,76	15,2	1,8
ниже р. Иж	19,8	20	0,22	5,4	22,0
у г. Набережные Челны	6,1	120	0,88	17,6	14,7

рые вновь залитые участки новых водохранилищ, прямо указывая на повышенную роль в таких грунтах процессов хемосинтеза, так как при переработке остатков растительности, бытовой органики, залитых почв выделяется большое количество аммиака, метана и других соединений, являющихся субстратом для хемоавтотрофов. Следует обратить внимание и на противоположные случаи, когда темновая ассимиляция составляла менее 1 % деструкции. На всех участках, где отмечена подобная ситуация, была зарегистрирована максимальная интенсивность анаэробных процессов распада.

Обследованные озера Латвии различаются между собой по целому ряду самых существенных гидролого-гидрохимических и биологических признаков. Среди них и мелководные, с постоянно перемешиваемой водной массой, как евтрофное оз. Доткас, мезотрофное оз. Разнас, дистрофное оз. Кивренка, и озера с хорошо выраженной котловиной, где в период летней стагнации происходит расслоение водной толщи. Но и в подобных димиктических водоемах условия функционирования бактериобентоса различны: в олиготрофных (во время обследования) озерах Дридзас и Бригенес содержание растворенного кислорода в придонных слоях снижалось незначительно, в то время как в гипolimнионе мезотрофного гумифицированного оз. Заболотниеку над одной из впадин отмечалась полная аноксия, а над другой — микроаэробный режим. В перемешиваемых озерах илы находятся тоже в неодинаковых условиях. Деструкционные процессы в воде евтрофного оз. Доткас настолько энергичны [до  $10 \text{ мг}/(\text{дм}^3 \cdot \text{сут})$  молекулярного кислорода], что при глубине всего в 2.5—3 м придонные слои не успевают аэрироваться, и во время наших работ там отмечалась стойкая микроаэрофильная зона, а в проточном оз. Вишки до глубины 20 м снижения концентрации кислорода практически не происходило (табл. 3).

Если грунты водохранилищ формируются в основном из аллохтонного материала и насыщены минеральной составляющей, то в образовании озерных илов основная роль принадлежит растительному детриту. Они не только богаче по валовому содержанию органического вещества, но намного превосходят грунты искусственных водоемов по обеспеченности легкодоступными соединениями, доля которых в  $S_{\text{орг}}$  в мезотрофных и евтрофных озерах достигает 35 % [4].

Достаточная обеспеченность субстратом обуславливает высокую физиологическую активность бактериобентоса во всех обследованных в 1975 г. озерах Латвии. Лишь в торфянистых осадках дистрофного оз. Кивренка да в песках литоральной зоны олиготрофного оз. Дридзас темновая ассимиляция  $\text{CO}_2$  не превышала  $0.1 \text{ мг}/(\text{дм}^3 \cdot \text{сут})$  углерода. Во всех же остальных водоемах этот процесс шел значительно энергичней, чем в сходных грунтах водохранилищ, а на микроаэрофильных участках продуктивных озер Доткас и Заболотниеку достигал  $5.4\text{—}10.4 \text{ мг}/(\text{дм}^3 \cdot \text{сут})$ . Анализ полученных данных по суммарной деструкции органического вещества дает сходную картину в оценке активности бактериобентоса

Темновая ассимиляция  $\text{CO}_2$  (ТА) и деструкция органического вещества (Д)  
(по углероду) в донных отложениях ряда озер Латвии в 1975 г.

Озеро, участок	Уровень трофин	$\text{O}_2$ у дна, мг/л	$\text{C}_{\text{орг}}$ , мг/см <sup>3</sup> ила	Д, мг/(м <sup>2</sup> ·сут)	ТА		ТА/Д, %
					мг/(дм <sup>3</sup> ·сут)	мг/(м <sup>2</sup> ·сут)	
Дридзас	Олиготроф- ный	6,5	9,0	205	1,93	38,6	18,8
профундаль		8,2	3,0	75	0,08	1,6	2,1
литораль							
Бригенес	Мезотроф- ный	6,5	10,0	210	1,25	25,0	11,9
профундаль, ст. 1		7,3	7,0	180	0,93	18,6	10,3
ст. 2							
Разнас		6,0	12,5	345	0,93	18,6	5,4
профундаль		8,8	10,0	70	0,11	2,2	3,7
литораль							
Вишки		7,8	8,5	550	1,92	38,4	7,0
профундаль		10,1	6,0	220	0,64	12,8	5,8
литораль							
Лвкнас		6,2	12,5	480	1,22	24,4	5,1
профундаль		8,3	14,5	340	0,71	14,2	4,2
литораль							
Ата		6,4	14,5	300	0,91	18,2	6,1
профундаль							
Заболотниеку		3,8	24,5	340	5,44	108	32,0
профундаль ст. 1		0	26,0	520	0,31	6,2	1,2
ст. 2		9,4	5,0	60	0,22	4,4	7,3
литораль							
Доткас	Евтрофный	4,0	20,5	680	10,40	208	30,6
профундаль	Дистрофный	7,4	30,0	50	0,08	1,6	3,2
Кивренка							
центр							

донных отложений отдельных водоемов и различных участков (табл. 3).

Отношение двух показателей, интегрирующих совокупную деятельность микрофлоры, оказалось в озерных грунтах в целом выше, чем в водохранилищных. Однако и в них эти коэффициенты изменяются в основном в пределах 3—7 %, что довольно близко к характеристике бактериопланктона аэробных вод. Более высокие значения обычны для грунтов, находящихся в микроаэрофильных условиях. Минимальным это отношение оказалось в пробе иловых отложений единственного за эту съемку строго анаэробного участка, обнаруженного в котловине оз. Заболотниеку (см. табл. 3).

Из рассмотренных материалов следует, что в стандартную методику определения суммарной деструкции органического вещества в донных отложениях необходимо внести принципиальную поправку. Обычно основой расчетов служит количественное измерение выделяющейся из грунтов в надилую воду углекислоты. Однако в этой же колонке грунтов одновременно происходят про-



цессы ее бактериальной фиксации. На эти процессы расходуется чаще всего 2—6 % суммарной деструкции в аэробных условиях и до 30 % С в микроаэрофильных зонах, т. е. применение стандартной методики и расчетов может значительно исказить оценку как аэробной, так и анаэробной деструкции. Материалы сезонных наблюдений на озерах Северо-Двинской системы (табл. 4) убедни-

Таблица 4

Отношение темновой ассимиляции  $\text{CO}_2$  (ТА) к деструкции органического вещества (Д) (по углероду) в донных отложениях озер Северо-Двинской системы в 1983 г.

Озеро	Деструкция, г/м <sup>2</sup> на период наблюдений	ТА/Д, %			За весь период наблюдений
		Весна	Лето	Осень	
Кубенское	14,5	25,3	31,2	—	28,4
Благовещенское	32,7	8,5	11,0	19,1	11,6
Кишемское	26,7	10,9	14,3	7,0	9,0
Вазеринское	13,7	12,7	17,0	3,8	14,6
Зауломское	18,2	8,6	12,9	16,4	12,6
Сиверское	17,8	5,9	10,9	28,3	9,7

Примечание. Данные за осенний период по оз. Кубенскому отсутствуют, и результаты получены методом экстраполяции.

тельно показывают справедливость внесения предлагаемых методических поправок, когда количество ассимилированной в опытах с илами углекислоты необходимо приводить к показателю с 1 м<sup>2</sup> площади и суммировать с тем количеством  $\text{CO}_2$ , которое измеряется по стандартной методике [11].

Наши исследования показали, что бентосное сообщество микроорганизмов чутко реагирует на изменения факторов среды, которые определяют превалирование в совокупном процессе тех или иных эколого-физиологических групп микрофлоры. Прямые определения значимости гетеротрофных или хемосинтезирующих бактерий в опытах по темновой фиксации  $\text{CO}_2$  в испытуемом слое грунтов часто затруднены или вообще невозможны. Для решения этой задачи можно попытаться воспользоваться физиологическим тестом, основанным на анализе соотношения количества потребляемого бактериальным сообществом в процессах дыхания кислорода и ассимилируемой за это же время углекислоты. В экспериментах с бактериопланктоном было показано, что при гетеротрофном обмене каждый миллиграмм поглощенного кислорода связывает до 12 мкг С/ $\text{CO}_2$ ; более высокие значения этого соотношения свидетельствуют о наличии или даже превалировании процессов хемосинтеза [8, 9].

Проведенное сопоставление, сделанное по материалам исследований 1975 г., показывает, что в поверхностных слоях грунтов большинства водохранилищ Волго-Камского каскада преобладают процессы гетеротрофного обмена, сопровождающиеся распадом

органических соединений. Лишь на некоторых участках Куйбышевского водохранилища значительная роль в аэробных деструкционных процессах принадлежит хемоавтотрофам (табл. 5).

Условия, в которых находится бентосное микробное сообщество донных отложений озер Латвии, отличаются большим разнообразием, отсюда большая пестрота в оценках доминирующих биохимических процессов. Лишь в поверхностных слоях хорошо аэрируемых литоральных грунтов соотношение между количеством ассимилированного  $C/CO_2$  и потребленного кислорода строго

Таблица 5

Отношение количества ассимилированной углекислоты (ТА по углероду,  $мг/(м^2 \cdot сут)$ ) к количеству поглощенного кислорода ( $O_2$ ,  $г/(м^2 \cdot сут)$ ) в грунтах озер Латвии и водохранилищ Волги и Камы в 1972 г.

Озеро, участок	ТА для слоя 0—0,5 см	$O_2$	ТА $мг. C / O_2 \cdot г O_2$	Водохранилище, участок	ТА для слоя 0—0,5 см	$O_2$	ТА $мг. C / O_2 \cdot г O_2$
Дридзас профундаль литораль	9,7 0,4	0,24 0,16	40,4 2,5	Рыбинское приплотинный участок	1,6	0,50	3,2
Бригенес профундаль, ст. 1 ст. 2	6,3 4,7	0,32 0,25	19,7 18,8	Горьковское у г. Юрьевца приплотинный участок	2,1 10,9	0,61 1,10	3,4 9,9
Разнас профундаль литораль	4,7 0,6	0,30 0,14	15,7 3,6	Р. Волга у г. Горького Куйбышевское ниже г. Казани	0,1 4,5	0,07 0,24	1,4 18,8
Вишки профундаль литораль	9,6 3,2	0,36 0,43	26,7 7,4	у с. Камского Устья у с. Шуран у г. Чистополя	11,8 5,7 6,4	0,21 0,15 0,46	56,2 38,0 13,9
Лукнас профундаль литораль	6,1 3,6	0,82 0,32	7,4 11,3	Камское у г. Березники	0,4	0,03	13,3
Ата профундаль	4,6	0,31	14,8	у с. Добрянки устье р. Чусовой	0,5 1,1	0,23 0,27	2,2 4,1
Заболотниеку профундаль, ст. 1 ст. 2	27,2 1,6	0,44 0	61,8 —	приплотинный участок	0,2	0,15	1,3
литораль	1,1	0,14	7,9	Воткинское устье р. Очер	0,9	0,29	3,1
Доткас профундаль	52,0	0,69	75,4	у с. Десятова	1,0	0,22	4,6
				у с. Крюкова	0,5	0,10	5,0
				приплотинный участок	0,7	0,21	3,3
Кивренка центр	0,4	0,08	5,0	Р. Кама у с. Соколки у д. Сухой	1,0 1,4	0,05 0,18	20,0 7,8
				Берсус			

соответствует гетеротрофному обмену. В большинстве илов профундальных участков наличие процессов хемосинтеза лишь регистрируется, а в таких озерах, как глубокоководные Дридзас и Заболотниек, в мезотрофном Вишки, в очень мелком, но высоко-трофном Доткас, процессы, связанные с окислением минеральных соединений, играют в поверхностных слоях илов, несомненно, существенную роль (табл. 5). Решающим экологическим фактором, регулирующим физиологическую активность тех или иных групп бактериобентоса в озерных системах, является, на наш взгляд, обеспеченность отложений легкодоступным органическим веществом. При его избытии интенсивные гетеротрофные деструкционные процессы, протекающие в самом поверхностном (0—0.3 см) слое илов, создают микроаэрофильные условия, в которых продукты анаэробного распада из подповерхностных слоев, такие как метан, аммиак, нитриты, поступают в нишу хемосинтетиков и обуславливают их массовое развитие и функционирование.

Таким образом, исследования, проведенные на большинстве водохранилищ Волго-Камского каскада и ряде озер Латвии, показали, что наиболее общие, универсальные, интегрирующие деятельность всего бактериального сообщества показатели физиологической активности — интенсивность процессов темновой ассимиляции  $\text{CO}_2$  и суммарная деструкция органического вещества — являются весьма информативными. Разнообразие характера грунтов обследованных водоемов позволило выявить влияние отдельных экологических факторов на интенсивность и направленность микробиологических процессов. Стало очевидным, что вблизи крупных городов существуют участки, где даже при достаточной аэрации грунтов в них превалируют анаэробные процессы, а общая активность бактериобентоса заметно снижается, несмотря на обеспеченность органическим веществом. Это — свидетельство постоянного антропогенного воздействия, и реакция микрофлоры на него является четким биологическим тестом. Удалось выявить, при каких условиях доминируют бактерии с гетеротрофным обменом и при каких — хемосинтезирующие, что может способствовать уточнению расчетов образования и деструкции органического вещества в водоемах.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Волга и ее жизнь. Л., 1975.
2. Дзюбан А. Н. Деструкция органического вещества в донных отложениях водохранилищ Волги и Камы//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1977. № 36.
3. Дзюбан А. Н. Микрофлора донных отложений водохранилищ Волги и Камы//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1977. № 36.
4. Дзюбан А. Н. Распад органического вещества и микрофлора в донных отложениях некоторых озер Латвийской ССР//Водные ресурсы. 1985. № 6.
5. Дзюбан А. Н. Определение деструкции органического вещества в донных отложениях водоемов//Гидробиол. журн. 1987. Т. 23, вып. 2.

6. Мосевич М. В. Влияние промышленных стоков на микробиологические процессы в Камском водохранилище//Тр. Совещ. по вопр. эксплуатации Камского водохранилища. Пермь, 1959.
7. Охапкин А. Г., Кузьмин Г. В. Сапробность вод Волги и Камы//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1977. № 36.
8. Романенко В. И. Соотношение между потреблением кислорода и углекислоты у гетеротрофных бактерий при росте на пептоне//Микробиология. 1965. Т. 34, вып. 3.
9. Романенко В. И., Кузнецов С. И. Экология микроорганизмов пресных водоемов: Лабораторное руководство. М., 1974.
10. Романенко В. И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. М., 1985.
11. Саралов А. И., Пашкаускас Р. А., Дзюбан А. Н., Симанавичене А. С. Темновая ассимиляция углерода и эффективность роста бактерий в димиктических озерах Плещеево и Друкия//Тр. АН ЛитССР. Сер. В. 1988. Т. 2(102).
12. Сорокин Ю. И., Мамаева Т. И. Бактериопланктон (распределение, продукция, деструкция)//Экосистемы пелагиали перуанского апвеллинга. М., 1980.

УДК 579.68(28)

*Э. Г. Добрынин*

## **ИНТЕНСИВНОСТЬ МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИХ ДЕСТРУКЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ В ИЛАХ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА**

В работе приведены результаты изучения интенсивности деструкционных микробиальных процессов. Представлены данные по динамике температуры, рН и окислительно-восстановительных потенциалов в придонной воде и иловых отложениях. Изучены скорости бактериальной редукции сульфатов, метаногенеза и их роль в деструкции органического вещества.

Подавляющее большинство встречающихся в природе микроорганизмов принадлежат группе хемоорганотрофов, традиционно называемых гетеротрофами. Они играют чрезвычайно важную роль, обеспечивая разложение органического вещества (ОВ) с высвобождением биогенных веществ в виде элементов или простых соединений, способных вновь быть включенными в биогеохимические циклы. В водной массе деструкция ОВ, по данным разных авторов [1, 6], на 60—70 % осуществляется микроорганизмами.

В трансформации ОВ в водоемах участвует также микрофлора донных отложений. Соотношение значений интенсивности этих процессов в летние месяцы в Рыбинском и Куйбышевском водохранилищах таково, что деструкция в илах составляла от 9 до 21 % суммарного ее значения [5], а в зимний период эта доля возрастала до 60 % [3].

Приведенные значения получены с помощью традиционных методов — по потреблению растворенного кислорода (аэробная деструкция) и выделению углекислоты (суммарная деструкция).

---

© Э. Г. Добрынин

Однако в цитированных работах не учтен ряд моментов. Кислород в условиях проведения анализа расходуется не только на разложение ОВ, но и на окисление неорганических соединений, например аммонийных ионов. Образующийся в донных отложениях метан должен, на наш взгляд, считаться одним из конечных продуктов анаэробных деструкционных процессов, так как он в илах не подвергается каким-либо дальнейшим превращениям. Необходимо считать также с существованием процессов темновой (гетеротрофной) ассимиляции  $\text{CO}_2$ .

Цель настоящей работы состояла в выявлении значимости процессов бактериального восстановления сульфатов, метанообразования, темновой фиксации углекислоты, нитрификации в илах Куйбышевского водохранилища для самоочищения водоема и их вклада в общую деструкцию органического вещества.

Работы выполнены в 1988—1989 гг. на семи разрезах, каждый из которых включал в себя станции в русловой и пойменной частях водохранилища (рис. 1). Были определены абиотические факторы среды: температура придонных слоев воды и ила, окислительно-восстановительный потенциал на поверхности грунта и на глубине 1.5—2.0 см. Температуру измеряли электрическим термистером, а pH и окислительно-восстановительный потенциал иономером «И-125» Гомельского завода.

Илы отбирали дночерпателем и затем без нарушения структуры переносили в стеклянные трубки диаметром 3.5—4,0 см и длиной 35—40 см. На слой ила сифоном осторожно (не допуская взмучивания) наливали придонную воду. Трубки с обеих сторон закрывали пробками и инкубировали 18—24 ч в темноте при температуре водоема. О количестве кислорода, потребленного микрофлорой донных отложений, судили по разности его содержания в контроле (трубка с водой без ила) и опыте. Аэробную деструкцию рассчитывали по известной формуле [7] и переводили в углеродные единицы умножением на 0.375 [5]. Основы этого метода были заложены Хайесом и Мак Эли [9]. В гидробиологическую практику в нашей стране он был введен М. Е. Гамбаряном [2].

В аналогичных по постановке опытах определяли содержание выделившейся в надилловую воду  $\text{CO}_2$ , количество углерода которой принимали равным (в соответствии с традиционным определением) суммарной деструкции ОВ [5, 7]. Из него вычитали значение аэробного распада ОВ, выраженного в углеродных единицах. И эту разницу принимали за уровень разложения ОВ за счет анаэробных микробных процессов.

Скорость нитрификации определяли радиоуглеродным методом с использованием специфического ингибитора этого процесса — нитрапирина (коммерческое название N-serve). В соответствии с методикой измеряли убыль темновой ассимиляции  $^{14}\text{CO}_2$  в пробах ила с внесенным нитрапирином (до 5 мг/г ила) и в контроле. Используя соотношение между углеродом ассимилированной углекислоты и окисленным в автотрофном процессе азотом аммония, установленное Сомвиллом ( $\text{N}:\text{C}=8.3$  при окислении  $\text{NH}_4$

до  $\text{NO}_3$ ) [10], рассчитывали интенсивность нитрификации. Остаточную радиоактивность в опытах с ингибитором относили к гетеротрофной ассимиляции  $\text{CO}_2$ .

Бактериальную редукцию сульфатов устанавливали по количеству восстановленной в течение срока экспозиции меченой серы

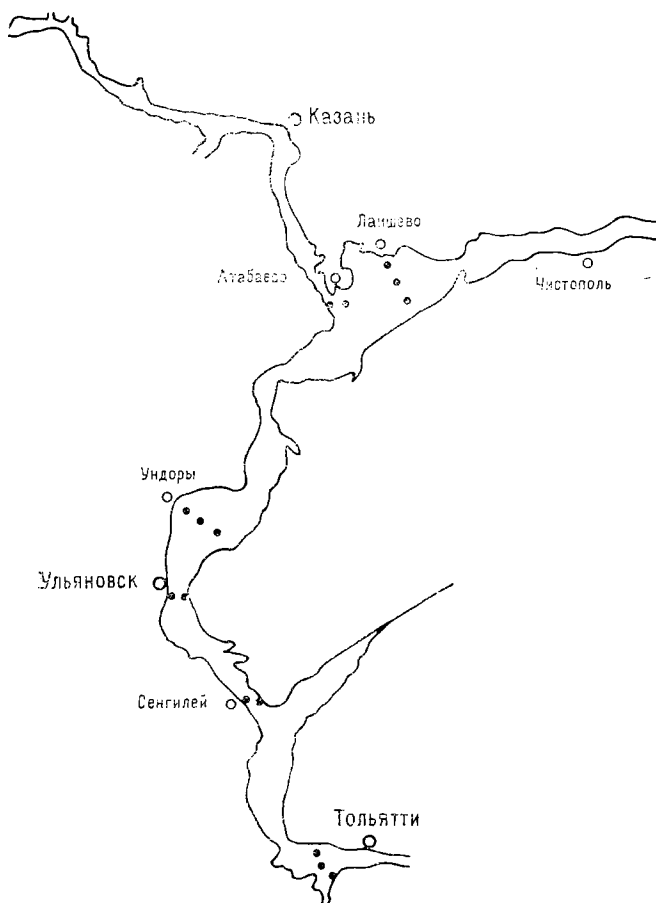


Рис. 1. Схема расположения станций отбора проб на Куйбышевском водохранилище.

( $^{35}\text{S}$ ) сульфат-иона. Образовавшиеся в опытных сосудах сульфиды и свободный сероводород отгоняли током азота высокой частоты в раствор  $\text{KMnO}_4$ ; раствор подкисляли  $\text{HCl}$  и вносили перекись водорода. При такой обработке все восстановленные соединения серы переходят в сульфаты. Добавляли 2 мл 10 %-ной  $\text{BaCl}_2$  и образовавшийся осадок отфильтровывали на мембранный фильтр. Активность осадка измеряли на сцинтилляционном счетчике. Расчеты производили по М. В. Иванову [4] и Н. М. Страхову [8].

Интенсивность метаногенеза вычисляли по разности содержания растворенного  $\text{CH}_4$  в пробе до и после суточной экспозиции. СклЯнку с илом заполняли водой доверху и закрывали так, чтобы не оставалось пузырьков воздуха. Исходную пробу фиксировали тотчас, опытную — через сутки. Раствор антисептика вводили шприцем через пробку. До анализа 5 мл жидкой фазы замещали гелием. После установления равновесия (5 мин после встряхивания) 0,5 мл газовой фазы вводили в хроматограф, снабженный детектором до теплопроводности.

Температура придонной воды в мае—начале июня варьировала в интервале 5—11 °C, в илах она была на 0,5—1,0 °C ниже. В летние месяцы температура выравнивалась, а в конце сентября—октябре в связи с более быстрым выхолаживанием водной массы она была на 0,6—1,5 °C выше в донных отложениях (табл. 1).

Активная реакция среды по всему водохранилищу была слабощелочной — 7,2—8,0; максимальные ее значения приурочены к периоду наиболее интенсивной вегетации фитопланктона. В донных отложениях pH было всегда ниже, чем в надилловой воде и временами на отдельных станциях переходило границу нейтральности в кислую сторону (район порта г. Ульяновска).

Окислительно-восстановительный (О—В) потенциал на поверхности ила по всему водохранилищу в течение всего периода наблюдений 1988 г. был положительным и высоким, свидетельствуя об окислительных условиях. Большая часть значений лежала в интервале 100—190 мВ, хотя нередко были значения, превышающие 200 мВ, и лишь в редких случаях они снижались до 60—90 мВ (табл. 1). Отмечена тенденция к небольшому снижению О—В потенциала в осенний период.

На глубине 2 см на большей части станций О—В потенциал донных отложений в начале периода наблюдений (май 1988 г.) был слабоположительным (25—60 мВ). Только на русловой станции Приплотинного плеса, в районе порта г. Ульяновска и на двух станциях у пос. Атабаево (район смещения вод рек Камы и Волги) он был отрицательным (восстановленные илы). За время вегетационного периода О—В потенциал по всему водохранилищу сменился на отрицательный. На станциях, где он был таким в мае, произошло дальнейшее его снижение. В отдельных случаях наблюдали значения до —200 мВ, т. е. в иловых отложениях сформировались резко восстановительные условия, благоприятные для протекания анаэробных микробных процессов.

В летние месяцы в связи с резким увеличением количества поступающего в илы легкоутилизируемого ОВ и более высокой температурой, способствующими протеканию бактериальных процессов в условиях, приближающихся к оптимальным, масштабы деструкции существенно возрастают. На многих участках летние значения в 3—4 раза превышают весенние. Осенью скорости и аэробных, и анаэробных процессов заметно понижаются, хотя и в этот период они остаются довольно высокими — в пределах 180—250 мг/(м<sup>2</sup> · сут) углерода.

## Абиотические параметры и интенсивность деструкции органического вещества (по углероду) в донных отложениях водохранилища в 1988 г.

Месяц	рН		О-В потенциал, мВ		Деструкция, мг/(м <sup>2</sup> ·сут)	
	Придон- ная вода	Ил	Почерх- ность ила	Ил на глуби- не 1,5–2 см	аэробная	анаэроб- ная
Приплотинный плес, русло						
Май	7,75	7,20	165	—25	96	186
Июнь	7,45	7,15	140	—70	141	630
Июль	7,30	7,05	80	—160	105	366
Август	7,65	6,85	165	—110	118	360
Сентябрь	7,80	7,25	210	—190	122	104
Октябрь	7,75	7,50	70	—190	140	86
Приплотинный плес, пойма 1						
Май	7,75	7,00	165	30	119	180
Июнь	8,10	6,75	190	65	130	161
Июль	8,60	7,55	125	35	311	264
Август	8,10	7,40	105	—30	262	106
Сентябрь	8,00	7,10	120	—90	297	202
Октябрь	8,10	7,15	145	—110	174	108
Приплотинный плес, пойма 2						
Май	7,30	6,80	155	45	81	174
Июнь	8,45	6,75	160	—10	41	149
Июль	9,25	7,25	125	35	162	224
Август	7,80	7,25	145	—35	210	298
Сентябрь	7,90	7,20	125	—80	116	209
Октябрь	7,85	7,10	65	—75	136	72
У пос. Сенгилей, русло						
Май	7,60	7,05	180	35	72	209
Июнь	7,75	7,10	195	—25	69	192
Июль	7,35	7,20	150	—110	109	283
Август	7,65	7,05	205	—125	179	82
Сентябрь	7,80	7,25	170	—90	138	168
Октябрь	7,45	7,10	145	—110	95	123
У пос. Сенгилей, пойма						
Май	7,70	7,45	175	45	52	146
Июнь	7,55	7,25	190	—25	76	146
Июль	7,60	7,30	250	—130	111	720
Август	7,75	6,90	210	—145	143	0
Сентябрь	7,60	7,00	185	—135	140	130
Октябрь	7,45	7,10	160	—110	55	92
У г. Ульяновска, русло						
Май	7,85	7,20	145	55	105	166
Июнь	7,65	7,05	185	—50	178	562
Июль	7,80	7,15	80	—140	206	121
Август	7,80	7,20	180	—115	118	50
Сентябрь	7,65	7,05	205	—155	163	504
Октябрь	7,50	7,20	170	—120	131	57



У г. Ульяновска, порт

Май	7,65	7,00	180	—65	125	338
Июнь	7,50	6,95	175	—130	247	691
Июль	7,75	7,05	130	—205	242	340
Август	7,50	7,25	180	—100	339	165
Сентябрь	7,40	6,50	200	—85	236	117
Октябрь	7,45	6,95	190	—115	145	67

Ундорское расширение, русло

Май	7,70	7,10	195	25	146	112
Июнь	7,55	7,00	160	—40	113	164
Июль	7,60	6,95	145	—170	—	—
Август	7,50	6,90	235	—185	353	250
Сентябрь	7,65	7,05	210	—170	84	97
Октябрь	7,45	7,20	125	—130	289	72

Ундорское расширение, пойма 1

Май	7,90	7,10	195	—60	129	227
Июнь	8,35	7,05	205	—110	148	65
Июль	7,70	7,40	170	—145	90	214
Август	7,60	7,00	170	—130	298	68
Сентябрь	7,65	7,10	205	—140	176	216
Октябрь	7,65	7,05	120	—130	251	84

Ундорское расширение, пойма 2

Май	7,70	7,00	175	25	184	194
Июнь	7,65	6,95	190	—40	122	114
Июль	7,90	7,30	250	70	105	231
Август	7,80	7,10	270	—140	254	297
Сентябрь	7,65	7,10	230	—125	125	146
Октябрь	7,45	7,25	185	—160	147	76

У пос. Атабаево, русло

Май	7,80	7,05	200	—10	111	147
Июнь	7,75	7,00	135	—65	181	198
Июль	7,60	7,15	60	—195	311	91
Август	8,10	6,05	115	—165	86	70
Сентябрь	8,10	7,10	160	—60	38	186
Октябрь	7,55	7,10	145	—110	86	40

У пос. Атабаево, пойма

Май	7,80	7,05	200	—70	180	104
Июнь	8,05	6,05	160	—115	106	117
Июль	7,80	7,00	100	—100	133	192
Август	7,60	7,10	170	—180	163	130
Сентябрь	7,70	7,25	140	—105	144	102
Октябрь	7,85	6,80	120	—110	101	74

Лаишевское расширение, русло

Май	7,95	7,10	195	45	88	72
Июнь	7,80	7,05	170	—70	79	77
Июль	7,60	7,15	130	—110	206	0

Месяц	рН		О—В потенциал, мВ		Деструкция, мг/(м <sup>2</sup> ·сут)	
	Придон- ная вода	Ил	Поверх- ность ила	Ил на глуби- не 1,5—2 см	аэробная	анаэроб- ная
Август	7,35	7,00	265	—80	203	432
Сентябрь	8,05	7,35	230	—140	157	135
Октябрь	7,80	7,55	165	—90	171	128
Лаишевское расширение, пойма 1						
Май	7,85	7,00	200	65	98	144
Июнь	7,70	6,95	195	—20	98	87
Июль	8,30	6,90	160	135	95	461
Август	7,85	7,00	250	—85	322	189
Октябрь	8,00	7,15	190	—115	—	—
Сентябрь	7,85	7,25	175	—145	—	—
Лаишевское расширение, пойма 2						
Май	7,50	7,00	—	—	88	268
Июнь	7,65	7,05	180	75	103	188
Июль	7,80	7,10	160	100	176	342
Август	7,80	6,90	150	—15	100	216
Сентябрь	—	—	—	—	130	176
Октябрь	7,55	7,05	185	—65	151	30

Средние для водохранилища значения суммарной (аэробная + анаэробная) деструкции варьировали в пределах 250—480 мг/(м<sup>2</sup> × сут) углерода, причем на пойменных участках водохранилища они были выше, чем на русловых (табл. 2).

Как вследствие этого, так и большей площади, пойменной зоне принадлежит и большая роль в самоочищении водоема.

Бактериальные процессы редукции сульфатов происходили в донных отложениях водохранилища с высокой для пресноводных континентальных водоемов скоростью (от 0.2 до 4.5 мг/дм<sup>3</sup> ила в сутки по сере). Как и в случае общих деструкционных процессов, сульфатредукция выше в Приплотинном и Ундорском плесах, а также в зоне смешения вод Камы и Волги, где характерные значения составляли 0.8—4.5 мг/дм<sup>3</sup> ила в сутки по сере. Чрезвычайно высока скорость восстановления сульфатов в районе порта г. Ульяновска. Процесс ослабевал лишь к осени, но еще и в сентябре—октябре его интенсивность оставалась здесь довольно высокой (табл. 3).

Таблица 2

Средние значения суммарной деструкции по Куйбышевскому водохранилищу в 1988 г., мг/(м<sup>2</sup>·сут) углерода

Участки	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
Русловые	253	430	360	382	331	236
Пойменные	359	404	481	452	380	254
Водохранилище	337	411	441	430	362	248

Интенсивность бактериальной редукции сульфатов  
[по сере — А мг/(л·сут), по углероду — Б мг/(м<sup>2</sup>·сут)]  
содержание растворенного метана (по углероду В мг/л),  
скорость метаногенеза [по углероду Г мг/(м<sup>2</sup>·сут)]  
в илах водохранилища в 1988 г.

Показатель	Ма й	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
Приплотинный плес, русло						
А	3,1	1,1	1,2	0,6	4,4	1,1
Б	84	30	32	16	119	30
В	3,3	6,6	5,5	7,2	6,4	5,2
Г	14	17	14	40	27	29
Приплотинный плес, пойма 1						
А	1,2	0,9	1,0	0,4	0,3	0,2
Б	32	24	27	11	8	5
В	3,1	3,8	4,2	6,8	4,7	1,9
Г	16	16	25	34	24	8,2
Приплотинный плес, пойма 2						
А	0,2	0,5	1,1	1,6	0,8	0,5
Б	5	14	30	43	22	14
В	3,7	7,1	6,6	8,9	3,3	1,1
Г	20	23	17	46	10	4,1
У пос. Сенгилей, русло						
А	1,3	0,8	1,1	1,4	0,7	1,0
Б	35	22	30	38	19	27
В	6,2	3,6	2,7	2,8	3,1	1,8
Г	18	9,8	14	12	10	5,5
У пос. Сенгилей, пойма						
А	1,0	0,8	0,5	0,6	0,5	0,2
Б	27	22	14	16	14	5
В	5,2	2,9	3,6	4,3	3,7	0,5
Г	9,5	8,0	12	11	15	2
У г. Ульяновска, порт						
А	10,9	6,7	8,4	11,5	2,7	1,4
Б	294	181	227	310	73	38
В	14	9,1	9,1	17	13	11
Г	91	22	42	47	23	31
У г. Ульяновска, русло						
А	0,8	0,6	0,5	6,6	1,6	1,3
Б	22	16	14	178	43	35
В	7,1	3,7	3,8	5,2	6,7	1,0
Г	17	18	16	17	20	4,1

Ундорское расширение, русло

А	1,8	1,3	1,7	4,5	2,5	0,7
Б	49	35	46	122	68	19
В	5,4	3,8	7,4	30	8,7	1,9
Г	16	12	21	162	29	8,2

Ундорское расширение, пойма 1

А	1,5	0,9	1,2	2,9	2,0	0,4
Б	40	24	32	78	54	11
В	6,1	5,4	6,3	16	4,9	1,0
Г	20	22	20	47	12	5,1

Ундорское расширение, пойма 2

А	1,8	1,5	1,3	1,6	1,6	0,6
Б	49	40	35	43	43	16
В	7,2	5,6	5,8	5,8	3,8	1,7
Г	26	20	27	14	16	5,1

У пос. Атабаево, русло

А	0,4	0,4	1,2	2,5	1,0	0,2
Б	11	11	32	68	27	5
В	3,7	4,1	13	5,8	4,0	3,8
Г	25	24	27	10	16	16

У пос. Атабаево, пойма

А	0,4	—	—	1,1	2,7	0,3
Б	11	—	—	30	73	8
В	3,3	5,1	13	6,3	3,6	2,6
Г	16	20	34	20	14	9,8

Лаишевское расширение, русло

А	0,4	0,4	0,8	3,6	0,8	1,5
Б	11	11	22	97	24	40
В	5,2	2,2	11	6,7	3,8	4
Г	25	15	41	24	14	12

Лаишевское расширение, пойма

А	0,3	0,4	1,0	1,1	0,7	0,2
Б	8	11	27	30	19	5
В	4,8	3,9	21	5,1	2,7	2,1
Г	29	18	47	15	12	8

В ходе бактериальной редукции сульфатов происходит значительное потребление органического вещества. На разных участках водохранилища деструкция ОВ за счет связанного кислорода сульфатов составляла десятки миллиграммов углерода на квадратный метр в сутки, а в районе порта г. Ульяновска в летние месяцы до 200—330 мг/(м<sup>2</sup>·сут).

На всех обследованных участках водохранилища находили растворенный метан в количестве по C—CH<sub>4</sub> от 1.5 до 13 мг/дм<sup>3</sup>

Таблица 4

**Средние значения распада органического вещества в илах водохранилища в ходе различных микробиологических процессов, мг/(м<sup>2</sup>·сут) углерода**

Процесс	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
Бактериальная редукция сульфатов	46,6	33,7	43,3	74,9	41,3	18,4
Метаногенез	24,2	16,8	24,7	33,3	17,0	10,2
Темновая ассимиляция CO <sub>2</sub>	0,5	0,6	0,5	0,5	0,7	0,5
Нитрификация	—	—	2,9	2,4	4,6	3,9

Примечание. В ходе нитрификации отсутствует разложение ОВ, но происходит потребление О<sub>2</sub>, включаемое в аэробную деструкцию ОВ.

ила. Его содержание возрастало к июлю—августу и снижалось в октябре.

Потребление углерода в ходе темновой ассимиляции CO<sub>2</sub> по всему водохранилищу крайне мало. Из более чем 80 определений лишь в 7 значения были близки к 1 мг/(м<sup>2</sup>·сут), большая же часть находилась в пределах 0.5—0.7 мг/(м<sup>2</sup>·сут) (табл. 4).

В отдельные периоды бактериальный процесс нитрификации аммония обуславливал до 10 % потребления О<sub>2</sub>, учтенного как аэробная деструкция органического вещества. В основном эта величина для Куйбышевского водохранилища оказалась незначительной (1—3 %).

Такие микробиологические процессы, как метаногенез и бактериальная редукция сульфатов, в ходе их осуществления подвергают трансформации значительные количества ОВ (см. табл. 4), а за вегетационный период на их долю приходится в среднем 20—40 % общей деструкции.

Типичная сезонная динамика рассматриваемых процессов для 1989 г. представлена на рис. 2. Суммарная деструкция органического вещества возрастала от 200 до 550 мг/(м<sup>2</sup>·сут) углерода к середине августа и уменьшалась до немногим более 100 к концу октября.

Такая высокая скорость разложения органического вещества была характерна для всего нижнего участка водохранилища — от

Приплотинного плеса до г. Ульяновска. Практически в течение всего периода наблюдений ее анаэробный компонент в 1.5—2 раза превышал аэробный. Бактериальное образование метана, составлявшее незначительную долю в летние месяцы, к концу сентября сравнялось по своим масштабам с аэробной и анаэробной деструкцией, а в октябре роль метаногенеза стала преобладающей.

В верховьях водохранилища общий уровень деструкционных процессов был ниже; они протекали относительно интенсивнее в Ундорском и Лаишевском расширениях и пойменных частях вблизи крупных городов, Казани и Чистополя (табл. 5). Скорости бактериального метаногенеза и редукции сульфатов здесь были также выше, особенно в загрязняемых зонах.

Таким образом, по всей площади Куйбышевского водохранилища, за исключением речных участков выше г. Казани и г. Чистополя, в донных отложениях с интенсивностью, которую можно считать высокой для мезотрофного водоема, протекали процессы разложения органического вещества. Общей характерной чертой их сезонной динамики является резкое усиление в летние месяцы.

При близком термическом режиме водоема температурное угнетение деструкционных процессов осенью было заметно меньшим, чем весной. Представляется, что причиной этого послужила их стимуляция большим поступлением ОВ в илы.

В весенне-летний период над аэробной деструкцией значительно, в 2—3 раза, преобладает анаэробная. Осенью превалирование существенно ослабевает, а в ряде случаев соотношение процессов становится даже обратным.

Особо настораживают высокие значения интенсивности бактериальных процессов редукции сульфатов и метаногенеза в зонах загрязнения водохранилища ниже крупных городов. Они сопро-

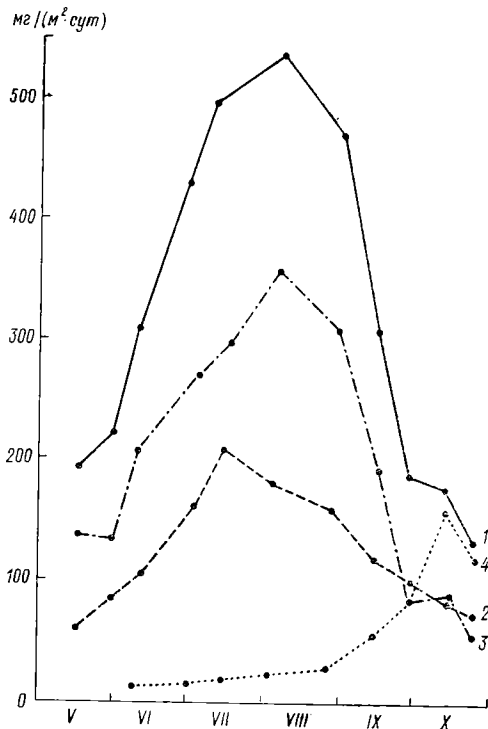


Рис. 2. Сезонная динамика деструкционных процессов (по углероду) в грунтах пойменной части Приплотинного плеса Куйбышевского водохранилища.

1 — суммарная деструкция, 2 — аэробная деструкция, 3 — анаэробная деструкция, 4 — метаногенез.

**Деструкция органического вещества в верховьях водохранилища  
в 1989 г. мг/(м<sup>2</sup>·сут) углерода**

Место отбора проб	Июнь	Июль	Сентябрь	Октябрь
Выше г. Казани русло	37 <hr/> 59	35 <hr/> 132	—	—
пойма	55 <hr/> 107	80 <hr/> 188	54 <hr/> 164	58 <hr/> 48
Ниже г. Казани русло	46 <hr/> 63	51 <hr/> 124	—	—
пойма	85 <hr/> 108	111 <hr/> 142	75 <hr/> 134	85 <hr/> 89
Выше г. Чисто- поля русло	31 <hr/> 47	38 <hr/> 124	—	—
пойма	—	39 <hr/> 107	55 <hr/> 99	—
Ниже г. Чисто- поля русло	48 <hr/> 70	57 <hr/> 68	—	—
пойма	—	61 <hr/> 137	55 <hr/> 107	—

Примечание. Над чертой — аэробная деструкция, под чертой — анаэробная.

вождаются поступлением в водную массу сильно восстановленных (CH<sub>4</sub>) и даже токсичных (H<sub>2</sub>S) соединений, окисление которых специфической микрофлорой (метанооксиляющие и тионовые бактерии) в период ледостава может привести к дефициту кислорода и заморным явлениям. Кроме того, резкое увеличение интенсивности этих процессов в зоне загрязнений заставляет предположить, что обычный деструкционный комплекс (дыхание и брожение) близок к насыщению и при увеличении нагрузки на Куйбышевское водохранилище органическим веществом не сможет обеспечить его самоочищение.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Гак Д. З. Бактериопланктон и его роль в биологической продуктивности водохранилищ. М., 1975.
2. Гамбарян М. Е. К методике определения интенсивности деструкции органического вещества в донных отложениях глубоководных водоемов//Микробиология. 1962. Т. 31, вып. 5.

3. Дзюбан А. Н. Микробиологические процессы деструкции органического вещества в донных отложениях внутренних водоемов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1983.
4. Иванов М. В. Применение изотопов для изучения интенсивности процессов редукции сульфатов в озере Беловоды//Микробиология. 1956. Т. 25, вып. 3.
5. Романенко В. И. Микробиологические процессы продукции и деструкции органического вещества во внутренних водоемах. Л., 1985.
6. Романенко В. И., Добрынин Э. Г. Потребление кислорода, темновая ассимиляция  $\text{CO}_2$  и интенсивность фотосинтеза в натуральной и профильтрованной пробах воды//Микробиология, 1973. Т. 42, вып. 4.
7. Романенко В. И., Романенко В. А. Деструкция органического вещества в донных отложениях Рыбинского водохранилища//Физиология водных организмов и их роль в круговороте органического вещества. Л., 1969.
8. Страхов Н. М. Основы теории литогенеза. М., 1962. Т. 3, ч. 2.
9. Hayes F. R., McAulay M. A. Lake water and Sediment. V. Oxygen consumed in Water over Sediment cores//Limnol., Oceanogr. 1959. Vol. 4, N 3.
10. Somville M. A method for the measurement of nitrification rates in water//Water Res. 1978. Vol. 12, N 10.

УДК 579.844.018.3(285.2)

А. Н. Дзюбан

## ЧИСЛЕННОСТЬ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ МАСЛЯНОКИСЛЫХ БАКТЕРИЙ В ГРУНТАХ ВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ И ОЗЕР РАЗНОГО УРОВНЯ ТРОФИИ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ СОДЕРЖАНИЯ ОРГАНИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ

С применением модифицированных «обогащенных» питательных сред была определена общая численность маслянокислых бактерий из рода *Clostridium* в грунтах водохранилищ Волго-Камского каскада и ряда озер разного типа. Изучено распространение отдельных видов клостридий в зависимости от состава органического комплекса грунтов.

В широком смысле к «маслянокислым бактериям», насчитывающим, по мнению различных авторов [18, 19], от 5—8 до 17 видов, относятся анаэробные бактерии из рода *Clostridium*, которые сбраживают простые и сложные сахара, декстрин, пектин, крахмал и прочие углеводы с образованием масляной и уксусной кислот и некоторых других продуктов.

Основной функцией маслянокислых бактерий в водоемах является деструкция широкого спектра углеводов. Некоторые из них [9] нуждаются в своем развитии в различных аминокислотах и участвуют, таким образом, в распаде белков. Другой очень важной функцией «первичных бродильщиков» является то, что, выделяя в окружающую среду водород, углекислоту и многие жирные кислоты, они создают благоприятные условия для развития других строгих анаэробов — сульфатвосстанавливающих и метанообразующих бактерий. Кроме того, маслянокислые клостридии об-



ладают способностью фиксировать свободный азот, обогащая водоемы легкодоступными соединениями этого важнейшего элемента. Все сказанное указывает на особую роль этой группы в анаэробных бактериоценозах и на очевидную необходимость изучения распространения и численности бактерий рода *Clostridium* в водоемах.

Методические трудности долгое время не позволяли верно оценить даже общую численность маслянокислых бактерий в грунтах, причем основная часть литературных сведений о них ограничивается учетом лишь одного вида — *Clostridium pasteurianum* [2, 10]. Безазотистая среда Виноградского, применявшаяся с этой целью [14], оказалась малопригодной для количественного учета организмов этой группы из-за отсутствия в ней витаминов, факторов роста и неблагоприятных окислительно-восстановительных условий [11]. Дополнительное введение в среду Виноградского дрожжевого автолизата позволило увеличить количество *Cl. pasteurianum*, выделяемых из грунтов некоторых рыбоводных прудов [13]. Позднее Е. Н. Мишустин и В. Т. Емцев [11] для выделения маслянокислых бактерий в почвах применили так называемые оптимальные среды, содержащие ростовые вещества и восстановители, которые еще более увеличили полноту учета клостридий. Кроме того, оказалось, что, изменяя источники углерода, активную реакцию среды и температуру инкубирования, можно проводить раздельное выделение и учет некоторых видов сахаролитических клостридий.

Одной из основных задач, которые стояли перед нами при изучении бактериобентоса, было определение численности отдельных видов бактерий рода *Clostridium* — анаэробных деструкторов углеводов, населяющих донные отложения водоемов с разными гидрологическим режимом и уровнем трофии в зависимости от состава органического комплекса грунтов. Для этого была проведена серия наблюдений на водохранилищах Волго-Камского каскада, Цимлянском водохранилище, озерах Прибалтики и Марийской республики, Северодвинской водной системы и других. Работы велись в основном в летний период, но на некоторых водоемах удалось выполнить сезонные наблюдения, а на оз. Плещеево — даже круглогодичные.

Маслянокислые бактерии выращивали на полужидких обогащенных биоактивными добавками индикаторных питательных средах. По мере углубления исследований набор таких сред расширялся и методические подходы совершенствовались. Учет численности проводили методом десятикратных предельных разведений. Рост контролировали по пожелтению среды при восстановлении индикатора метаболическим водородом и энергичному газовыделению.

Основа всех сред имела следующий состав: вода водопроводная — 1000 мл, трилон «Б» — 0.1 г, тиогликолят калия — 0.5 г,  $K_2HPO_4$  — 0.5 г,  $KH_2PO_4$  — 0.5 г,  $MgSO_4$  — 0.5 г,  $NaCl$  — 0.05 г, нейтральный красный — 0.04 г, пептон — 3 г, дрожжевой экстракт — 0.2 г или кукурузный экстракт — 1 мл. Для учета отдельных видов

кlostридий на 1000 мл основы добавляли по 20 г разных углеводов. *Cl. pasteurianum* выращивали на глюкозе при 20 °С и рН=6,8, *Cl. butyricum* — на крахмале при 35 °С и рН=7,5, *Cl. felsineum* — на свекловичном пектине при 30 °С и рН=7,0, *Cl. acetobutylicum* — на кукурузном заторе при 35 °С и рН=5,5.

Иловые болтушки готовили непосредственно после извлечения пробы грунтов и лишь изредка после недолгого хранения на холоде. В первых работах основой болтушек служила водопроводная вода с добавлением в качестве восстановителя по 1—2 капли на пробирку 10 %-ного раствора Na<sub>2</sub>S. Затем стали использовать опробованную в предварительных опытах специальную «жидкость для «разведения» состава: водопроводная вода — 1000 мл, глюкоза — 20 (10) г, тиогликолят — 0,5 г, кукурузный экстракт — 1 мл. Применение этой жидкости увеличивает полноту учета бактерий в 2—6 раз [8].

Об обеспеченности донных отложений органическим веществом судили по содержанию в них С<sub>орг</sub>. Анализ проводили либо при помощи газохроматографического анализатора CNH-1, либо мокрым сожжением хромовой смесью с последующей отгонкой СО<sub>2</sub> в титрованный раствор щелочи [14]. Легкоусвояемые фракции органических соединений и клетчатку отделяли ступенчатым кислотным гидролизом проб грунтов 5 и 80 %-ной Н<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> по И. В. Тюрину [16], первая фаза которого имитирует ферментативный распад, и в гидролизате определяли С<sub>орг</sub> теми же методами.

По литературным сведениям [10], численность маслянокислых бактерий в грунтах водоемов, полученная с использованием «жесткой» безазотистой среды Виноградского, как правило, очень низка:

Водоемы	Численность, тыс. кл./г
Озера	
олиготрофные	0—0,01
мезотрофные	0—1
евтрофные	0—10
Водохранилища	1—10
Пруды	1—100

Поскольку в этой среде совершенно отсутствуют источники азотного метаболизма, на ней способны прорасти лишь клетки с полностью сформированным нитрогеназным комплексом, находящимся к тому же в активном состоянии. Все же остальные, повидимому, погибают еще в лаг-фазе. Отсюда возникает впечатление о бедности многих илов маслянокислыми бактериями и, следовательно, о непригодности поверхностных слоев отложений водохранилищ для их обитания и активного функционирования. Между тем, в большинстве озер и водохранилищ окислительно-восстановительный потенциал в донных отложениях достаточно низок уже на самой поверхности или быстро понижается с глубиной, а их органический комплекс формируется в основном из соединений растительного происхождения, содержащих простые

и сложные углеводы. Следовательно, в этих водоемах имеются условия для активной жизнедеятельности маслянокислых бактерий.

Уже первые исследования, проведенные с применением модифицированных нами «оптимальных» сред, показали, что количество клостридий в аэрируемых грунтах волжских водохранилищ и илах некоторых озер на 2—3 порядка выше, чем это считалось ранее [4, 6].

При раздельном учете численности видов *Cl. pasteurianum*, наиболее эффективно сбраживающего моносахара, и *Cl. butyricum*, использующего полисахариды типа крахмала, оказалось, что в поверхностных слоях донных отложений водохранилищ от Рыбинского до Волгоградского, обследованных в августе 1976 г., эти бактерии присутствуют практически на всех участках в количествах не ниже 1 или 10 тыс. кл./см<sup>3</sup>. Исключение составляют незаиленные пески речных верховьев Саратовского и Волгоградского водохранилищ, где чрезвычайно низко содержание как общего органического вещества, так и легкогидролизуемых фракций (табл. 1). Максимальное количество клостридий — до 1000 тыс. кл./см<sup>3</sup> выделялось из илов приплотинных озеровидных плесов или вблизи крупных городов, таких как Кострома, Казань, где имеются лучшие условия для развития анаэробной микрофлоры.

Принимая во внимание, что бактерии рода *Clostridium* в неблагоприятной для их активного функционирования обстановке способны переходить в покоящуюся форму, в 1977 г. дополнительно определяли численность спор. Для этой цели часть илового материала перед посевом подвергали либо пастеризации — прогреву до 80 °С в течение 15 мин, либо пропускали через этиловый спирт, что дает аналогичный эффект, но значительно проще в полевых условиях [7, 14]. Кроме того, группу выявляемых бактерий пополнил вид *Cl. acetobutylicum*, способный помимо углеводов сбраживать некоторые аминокислоты [9].

Оказалось, что в анализируемых грунтах на долю спор приходилось от 1 до 60 % суммарного количества «зародышей» маслянокислых бактерий, причем максимум отмечался для *Cl. pasteurianum* в водохранилищах Верхней и Средней Волги. При более низкой общей численности вида *Cl. butyricum* доля вегетирующих клеток в целом выше (табл. 2). Содержание в грунтах *Cl. acetobutylicum* в июле 1977 г. повсюду было низким.

Во время обширной съемки в августе 1987 г. было обследовано восемь водохранилищ Волго-Камского каскада, из которых Чебоксарское и Нижнекамское — вновь образованные. Помимо уже выделявшихся видов, проводился учет *Cl. felsineum*, сбраживающего пектин — полисахарид, цементирующий растительные волокна и всегда сопутствующий клетчатке.

Несмотря на то что волжские водохранилища различаются по интенсивности продуцирования фитопланктона в 1.5—2 раза, все они относятся к водоемам мезотрофного уровня [1] и условия формирования органического комплекса грунтов в них близки. Камские же водоемы испытывают мощное антропогенное воздей-

Численность маслянокислых бактерий в грунтах водохранилищ Волги  
в августе 1976 г.

Водохранилище, участок	C <sub>орг</sub>			Cl. <i>pasteu- rianum</i> , тыс. кл./см <sup>3</sup>	Cl. <i>butyricum</i> , тыс. кл./см <sup>3</sup>
	общий, мг/см <sup>3</sup>	усвояемый			
		мг/см <sup>3</sup>	% от C <sub>орг</sub> общего		
Рыбинское приплотинный	13,5	1,8	14	1000	100
Горьковское выше г. Ярославля	0,3	0,04	13	10	1
у г. Костромы	0,5	1,3	12	1000	1000
у г. Кинешмы	13,2	1,2	9	100	100
у г. Юрьевца	10,5	2,0	19	1000	1000
приплотинный	10,4	2,3	22	100	1000
Устье р. Оки	2,0	0,2	10	10	1
Куйбышевское ниже г. Чебоксары	1,1	0,2	18	10	1
ниже г. Казани	9,3	1,6	17	1000	1000
у пос. Тетюши	9,9	0,8	8	100	10
у г. Ульяновска	9,9	1,1	11	10	10
приплотинный	12,9	1,6	12	100	10
Саратовское выше г. Ермаково	1,8	0,2	11	< 1	< 1
ниже г. Сызрани	3,4	0,4	13	100	10
приплотинный	12,3	1,4	11	10	10
Волгоградское выше г. Саратова	2,8	0,1	4	< 1	< 1
у с. Золотого	9,6	1,1	12	19	10
у с. Нижняя Добринка	8,0	0,7	8	1	—
у пос. Горного	6,0	0,6	10	100	100
Балыклея приплотинный	6,5	0,6	9	100	100
Волга, у с. Екатери- новка	0,8	0,1	13	10	1
выше г. Астрахани	0,3	0,5	15	1	1

Численность маслянокислых бактерий в грунтах волжских водохранилищ в июле 1977 г.

Водохранилище, участок	С <sub>орг</sub>			Cl. pasteurianum, тыс. кл./см <sup>3</sup>		Cl. butyricum, тыс. кл./см <sup>3</sup>		Cl. aceto- butylicum, тыс. кл./см <sup>3</sup>
	общий, мг/см <sup>3</sup>	усвояемый		общая	споры	общая	споры	
		мг/см <sup>3</sup>	% от С <sub>орг</sub> общего					
Рыбинское приплотинный плес	23,7	2,9	12	1000	100	1000	100	0,1
Горьковское у г. Костромы	7,6	0,8	11	100	60	10	5	—
у г. Юрьевца	6,6	0,8	12	100	50	10	5	1
у плотины	10,4	1,1	11	100	10	100	5	1
Куйбышевское ниже г. Казани	9,6	1,4	15	1000	100	10	0,1	1
у пос. Тетюши	9,2	0,6	7	50	10	100	10	0,1
у г. Тольятти	7,8	1,2	15	100	5	10	1	1
Саратовское у г. Сызрани	5,9	0,7	12	50	5	10	1	—
у плотины	6,8	1,2	18	100	1	10	1	0,1
Волгоградское у с. Нижняя	5,2	0,6	12	100	1	10	1	0,1
Добринка	5,0	0,5	10	100	1	10	0,5	0,1
у плотины								

ствие, что сказывается не только на функционировании биоты водной толщи, но и на бентосе [3, 12]. Численность маслянокислых бактерий в них оказалась в целом ниже, чем в волжских, особенно в Воткинском (табл. 3). И причина не в недостатке органического вещества, которого в грунтах камских водохранилищ даже больше, чем на большинстве участков волжских, и не столько в малой доле легкоусвояемых фракций  $C_{орг}$ , а, по-видимому, в токсическом влиянии различных промышленных отходов, оседающих на дно и сорбируемых им [3, 12]. В «молодом», еще не накопившем в донных отложениях токсических соединений Нижнекамском водохранилище численность клостридий, в особенности сбраживающих полисахариды, оказалась даже рекордной для этой съемки — до 11 млн кл./см<sup>3</sup>, причем подавляющая их часть находилась в активном вегетативном состоянии.

Изучение видового разнообразия маслянокислых бактерий, населяющих поверхностные слои водохранилищных грунтов, показало, что практически на всех участках каскада, где велись такие работы, в пробах преобладали представители *Cl. butyricum* и *Cl. felsineum*, активно утилизирующие различные соединения, которыми богаты растительные остатки залитых почв и сельскохозяйственных угодий. *Cl. pasteurianum*, который нуждается в легкоусвояемых углеводах типа глюкозы, обнаруживался в значительно меньших количествах и в основном в виде спор. Постоянно низкой оказались летом в грунтах водохранилищ численность ацидотрофного вида — *Cl. acetobutylicum* (табл. 3).

Первичная продукция за счет фотосинтеза фитопланктона в Цимлянском водохранилище достигает летом 2—3 г С на 1 м<sup>2</sup> площади [5], однако в результате энергичных деструкционных процессов уже в водной толще его грунты достаточно минерализованны и общее количество органического вещества для евтрофного водоема невелико. Тем не менее, на долю легкогидролизуемых соединений приходится до 30—33 %, а вместе с клетчаткой до 40 % от общего  $C_{орг}$ . В результате численность маслянокислых бактерий повсюду, включая речной участок, была чрезвычайно велика, а вегетативные клетки составляли не менее 90 %. Следствием поступления из водной толщи доступной органической массы явилось преобладание вида *Cl. pasteurianum*, что в остальных водохранилищах не отмечалось (табл. 4).

Определения численности отдельных видов бактерий из рода *Clostridium* в донных отложениях различных озер проводились в разные годы и в основном в летний период. Среди них имеются представители не только четырех классических уровней трофии, но также голомиктические, как большинство водоемов Северодвинской водной системы в Вологодской области и оз. Неро, димиктические — оз. Плещеево в Ярославской области и ряд озер Эстонии, меромиктические — провальные озера Марийской республики, гумифицированные озера Мустьярв и Пиккаярв, имеющие цветность воды до 300° по хромово-кобальтовой шкале [15]. Подобное разнообразие условий формирования органического

Таблица 3

Водохранилище, участок	С <sub>орг</sub>		Cl. pasteurianum		Cl. butyricum		Cl. felsineum		Cl. acetobutylicum	
	общий, мг/см³	усвое- мый, %	общая, тыс. кл./см³	споры, %	общая, тыс. кл./см³	споры, %	общая, тыс. кл./см³	споры, %	общая, тыс. кл./см³	споры, %
Горьковское ниже г. Ярославля ниже г. Кинешмы у г. Юрьевца	7,7	—	—	—	120	75	300	80	—	—
	25,8	20	270	93	2500	28	2000	1	0,25	4
	12,2	10	60	10	1300	5	500	50	0,13	8
Чебоксарское у г. Кстово у с. Макарьева у г. Васильурска выше г. Чебоксары	6,9	15	5	12	1300	0,4	150	87	0,25	24
	2,6	19	0,6	95	25	44	25	28	0,25	4
	—	—	0,6	90	20	35	1	60	0,25	12
Куйбышевское у г. Зеленодольска ниже г. Казани у с. Камского устья у г. Чистополя у Нижне-камской ГЭС у с. Ундоры у г. Сенгелей	5,4	15	1	60	250	5	130	85	0,25	24
	5,7	7	2	65	110	90	110	6	0,25	4
	9,8	15	8	75	700	16	130	10	0,25	24
	10,9	17	110	91	250	40	90	78	0,25	12
	6,4	10	50	1	700	16	700	16	0,06	17
	3,0	7	0,1	90	110	85	130	78	—	—
	10,7	19	—	—	7000	4	7000	0,1	0,06	17
	9,0	18	11	82	2500	10	1300	4	0,25	4

Саратовское	2,0	—	0,1	100	1	20	0,6	17	—	—
ниже г. Самары	16,9	8	130	10	700	16	130	85	0,25	8
ниже г. Сызрани	9,1	—	30	83	900	19	700	42	0,11	10
у г. Хвалынка										
Волгоградское										
у г. Вольска	1,1	—	0,6	17	20	55	6	—	—	—
ниже г. Саратова	2,5	8	3	20	110	10	6	22	0,25	4
у с. Золотого	11,4	8	70	19	1100	12	700	10	0,25	4
залив р. Еруслан	7,3	12	7 000	10	11 000	2	2 500	10	0,03	33
ниже г. Камышина	8,4	10	30	67	130	54	700	10	0,25	84
у плотины	8,2	10	13	92	250	44	130	10	0,06	17
Воткинское										—
у п. Уральского	9,1	—	3	83	—	—	60	32	—	5
ниже р. Очер	15,6	11	20	35	110	10	13	15	0,60	12
ниже р. Тулвы	16,7	10	200	13	50	50	60	42	0,25	91
приплотинный плес	16,2	9	70	86	100	40	200	35	0,23	4
у п. Крюково	14,9	10	25	24	250	44	60	22	0,25	62
Нижекамское										
ниже Воткинской ГЭС	3,3	—	—	—	80	19	20	31	0,13	12
выше р. Белой	3,2	12	50	50	60	10	25	10	0,25	17
устье р. Белой	20,7	9	120	50	11 000	6	900	18	0,06	4
ниже р. Иж	19,8	8	130	85	700	16	1 100	10	0,25	8
у г. Набережные Челны	6,1	7	60	10	200	7	90	78	0,25	



Таблица 4

Таблица 4

Численность маслянокислых бактерий и их спор в грунтах озер разного типа (лето)

Численность маслянокислых бактерий и их спор в грунтах озер разного типа (лето)

Линоярв	Евтрофный	Литораль Профундаль	6,2 10,3	16	10 10 000	1 50	50 100	1 1	1 5	0,1 0,1
Мустьярв	Хтониоевтроф- ный	Литораль Профундаль	10,5 9,3	— 15	50 100	10 1	10 5	0,1 0,1	50 100	10 1
Пиккаярв	Дистрофный	Литораль Профундаль	10,3 16,3	12 18	50 100	10 10	10 50	0,1 1	100 500	10 10
Московская область										
Белое	Евтрофный	Литораль Профундаль	4,4 16,1	32 30	100 1 000	10 50	10 10	1 1	0,1 0,1	0,1 0,1
Вологодская область										
Кубенское	Мезотрофный	Литораль Профундаль	6,6 14,2	21 30	700 1 300	10 1	700 7000	100 1	0,1 0,1	0 —
Благовещенское			18,1	42	2 000	1	700	10	0,1	—
Вазеринское			17,3	15	100	1	1 100	10	0,1	0,1
Кишемское			13,5	9	1 200	1	250	1	0,1	0,1
Зауломское		Литораль Профундаль	7,6 15,6	10 26	10 100	— 10	100 250	— 10	0,2 0,1	— —
Сиверское		Литораль Профундаль	13,0 9,3	19 32	10 1 000	1 1	130 7000	40 1000	2,5 0,2	1,0 0,1
Покровское	Евтрофный		18,0	28	100	1	70	7	0,1	0,1
Ярославская область										
Неро		Литораль Профундаль	17,1 24,5	30 32	700 2 100	10 70	1000 7100	10 100	— 1,0	— 0,1
Плещеево	Мезотрофный	Литораль Профундаль	13,6 15,7	31 25	250 200	10 1	2300 700	110 10	0,1 0,1	0,1 0,1

комплекса донных отложений, неоднородность окислительно-восстановительной обстановки на различных участках ложа обуславливают различную численность клостридий и доминирование тех или иных видов.

В илах анаэробных котловин евтрофных озер численность маслянокислых бактерий достигает 1—10 млн. кл./см<sup>3</sup> с преобладанием *Cl. pasteurianum* (табл. 5). Илы мезотрофных водоемов содержат от 100 тыс. до 7 млн кл./см<sup>3</sup> этих микроорганизмов, однако доминирующая роль, бесспорно, принадлежит *Cl. butyricum*. В профундальной зоне специфических «кислых» озер Эстонии (рН=4.5... 5.0) — хтониоевтрофном Мустьярв и дистрофном Пикаярв необычайно высокой численности достигает вид *Cl. acetobutylicum*. Основная часть клостридий в илах глубоководной части состоит из активно вегетирующих клеток. Литоральные участки всех озер постоянно аэрированы, а содержание органического вещества (в особенности легкоусвояемого) в таких грунтах обычно ниже, чем в котловинах. Видимо, поэтому численность маслянокислых бактерий в прибрежье также, как правило, ниже, чем в профундальных илах, а доля спор возрастает.

Сведения о сезонной динамике бактерий из рода *Clostridium* в грунтах водоемов очень скудны [2, 10], а по отдельным видам и в сопоставлении с органо-минеральным комплексом отсутствуют. В 1979 г. нами были проведены подобные наблюдения на волжских водохранилищах.

По чисто техническим трудностям проведения столь обширных и длительных экспедиций удалось получить материалы лишь в мае, июле и октябре.

В целом во все сезоны численность маслянокислых бактерий в аэрируемых грунтах водохранилищ была высокой, достигая на центральных и приплотинных участках 100 тыс. — 1 млн кл./см<sup>3</sup> (табл. 6). Однако соотношение численности отдельных видов с мая по октябрь значительно изменялось. Весной, когда в водоем с паводочными водами обычно поступает большое количество взвешенных веществ почвенного генезиса, необычайно высоким оказалось количество *Cl. acetobutylicum*: в бедных песчанистых грунтах 10—100 тыс. гл./см<sup>3</sup>, а в илах даже до 500 тыс. кл./см<sup>3</sup>. В грунтах Волгоградского водохранилища ацидофильных *Cl. acetobutylicum* насчитывалось во много раз больше, чем остальных видов, что отмечалось ранее в илах полигуменных кислых озер.

В июле—августе, во время «цветения воды», началась массовая седиментация свежеемерших остатков фитопланктона и в отложениях всех водохранилищ возросла концентрация легкоусвояемых органических веществ. Это стимулировало в первую очередь развитие вида *Cl. pasteurianum*, который доминировал летом в пробах грунтов всех водохранилищ; численность же *Cl. butyricum* и *Cl. acetobutylicum* была невелика (рис. 1). К октябрю легкоусвояемые вещества в грунтах постепенно исчерпываются и количество всех бактерий еще более снизилось. Только в Волгоградском водохранилище увеличилась численность *Cl. butyricum*, что

Таблица 6

Сезонная динамика численности маслянокислых бактерий в грунтах водохранилищ Волги в 1979 г., тыс. кл./см<sup>3</sup> сырого ила

Водохранилище	Участок	Май			Июль			Октябрь		
		Cl. pasteurianum	Cl. butyricum	C. acetobutylicum	Cl. pasteurianum	C. butyricum	Cl. acetobutylicum	Cl. pasteurianum	Cl. butyricum	Cl. acetobutylicum
Рыбинское у с. Коприна	Речной	1000	1000	200	1000	100	10	100	10	1
Горьковское у г. Кинешмы у г. Пучежа	Озерный	100 1000	100 1000	10 500	100 100	10 10	10 10	10 50	100 —	1 —
Куйбышевское у г. Казани у г. Тольятти	Речной Озерный	50 50	10 1000	100 500	10 1000	1 100	0,1 1	— 150	— 10	— 0,1
Саратовское у г. Сызрани у г. Хвалынска	Речной	25 10	100 10	10 10	100 100	100 10	1 1	50 10	100 10	0,1 0,1
Волгоградское у г. Саратова у плотины	Озерный	10 10	100 100	100 500	1 1000	0,1 10	0 10	10 10	0,1 100	0,1 0,1

обусловлено повышенным содержанием в его илах сложных углеводов (см. рис. 1).

В мезотрофном димиктическом оз. Плещеево грунты котловины содержат органического углерода до  $20 \text{ мг/см}^3$ , а на легкоминерализуемый углерод приходится 20—30 %. Сезонные условия оби-

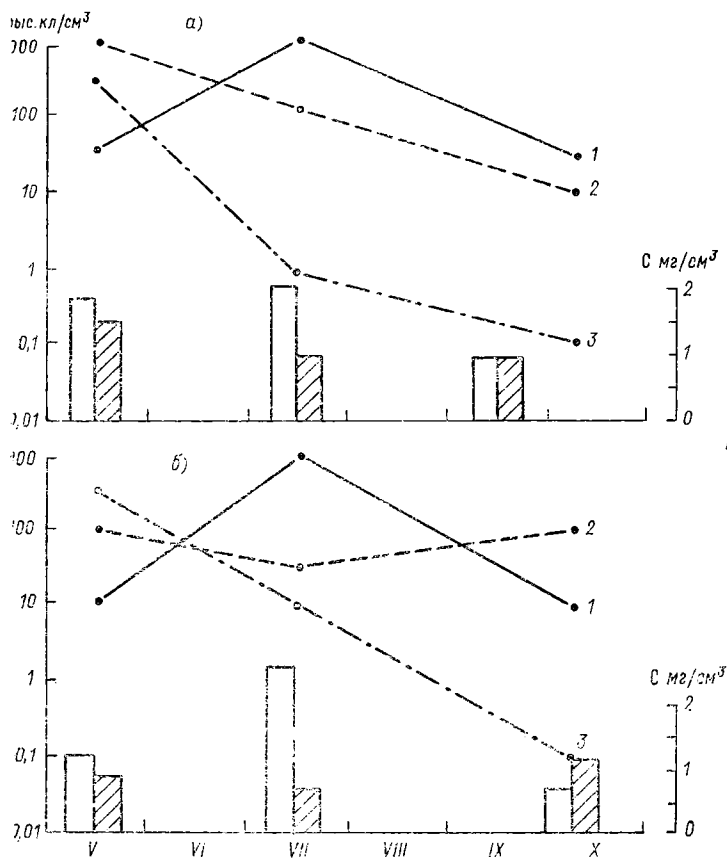


Рис. 1. Сезонная динамика маслянокислых бактерий в грунтах Куйбышевского (а) и Волгоградского (б) водохранилищ в 1979 г. 1 — *Cl. pasteurianum*, 2 — *Cl. butyricum*, 3 — *Cl. acetobutylicum* незаштрихованный прямоугольник — легкоусвояемый  $C_{org}$  заштрихованный — клетчатка.

тания донной микрофлоры довольно стабильны — лишь весенняя и осенняя циркуляция вносят существенные коррективы, перемешивая водную толщу и снабжая кислородом придонные слои воды. Динамика развития отдельных видов *Clostridium* отражает ход этих сезонных изменений (рис. 2). Как и в большинстве мезотрофных водоемов, максимальной численности достигают представители *Cl. butyricum*, особенно в середине лета при максималь-

ном развитии фитопланктона и в октябре, когда в грунты поступают отмирающие остатки макрофитов [17]. Максимум развития *Cl. pasteurianum* приходится на начало летнего периода, а динамика *Cl. felyineum* в целом совпадает с динамикой *Cl. butyricum*, что, безусловно, отражает характер основной части органо-минерального комплекса донных отложений.

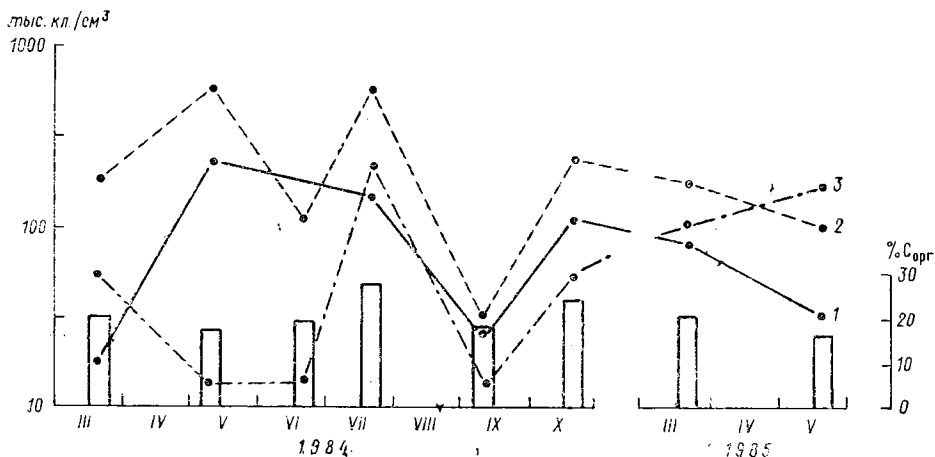


Рис. 2. Сезонная динамика маслянокислых бактерий в илах центральной котловины оз. Плещеево.

1 — *Cl. pasteurianum*, 2 — *Cl. butyricum*, 3 — *Cl. acetobutylicum*; прямоугольник — легкоусвояемое органическое вещество.

Таким образом, оказалось, что маслянокислые бактерии составляют важное звено анаэробного бактериоценоза и их общая численность в грунтах водоемов разного типа и уровня трофии, при учете их на обогащенных питательных средах с добавкой восстановителей и ростовых веществ, на 2—4 порядка больше, чем представлялось ранее, когда для этих целей использовались безазотистые среды. Главным экологическим фактором их обилия является концентрация и доступность органического вещества и, в конечном итоге, уровень продуктивности этих водоемов (табл. 7).

Таблица 7

Численность маслянокислых бактерий, выделяемых на обогащенных средах, в илах водоемов разного уровня трофии, тыс. кл./см<sup>3</sup>

Водоемы	<i>Cl. pasteurianum</i>	<i>Cl. butyricum</i>	<i>Cl. acetobutylicum</i>
Олиготрофные	1—10	1—10	0—0,01
Мезотрофные	10—1 000	10—10 000	0,01—10
Евтрофные	100—10 000	10—1 000	0,1—1
Дистрофные	0,1—10	1—10	1—100

Еще заметнее влияние состава органического комплекса на распространение в грунтах водоемов отдельных видов бактерий из рода *Clostridium*. Благодаря применению тех же обогащенных сред, но с разными источниками углерода и различными условиями культивирования была определена численность *Cl. pasteurianum*, *Cl. butyricum*, *Cl. felsineum* и *Cl. acetobutylicum*. В большин-

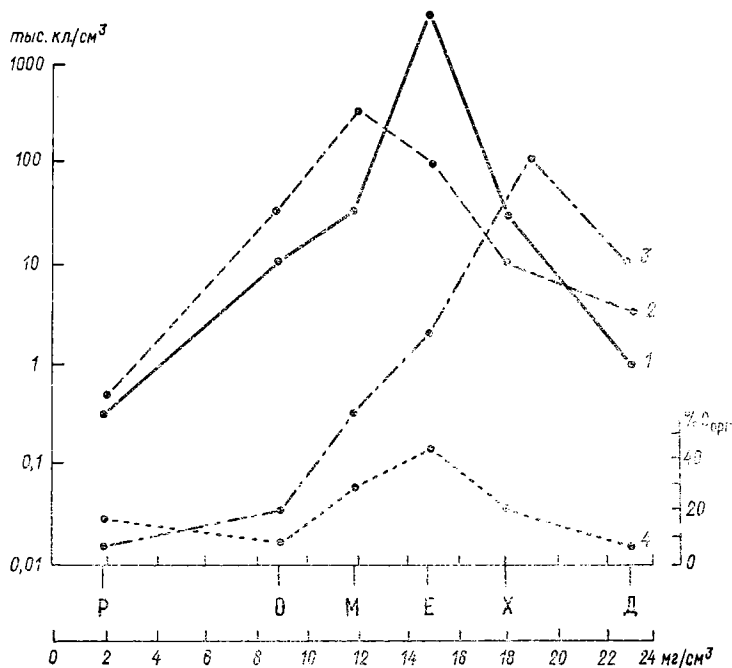


Рис. 3. Численность маслянокислых бактерий в донных отложениях водоемов разного уровня трофии.

1 — *Cl. pasteurianum*, 2 — *Cl. butyricum*, 3 — *Cl. acetobutylicum*, 4 — легкосусимое органическое вещество. По оси абсцисс: содержание органического вещества по углероду, мг/см³ сырого грунта, Р — река и речные участки водохранилищ, О, М, Е, Х, Д — олиготрофные, мезотрофные, евтрофные, хтониевтрофные, дистрофные водоемы соответственно.

стве озер и водохранилищ в летний период численность клостридий первых трех видов часто достигала 100 тыс. — 1 млн кл./см³ и превышала численность *Cl. acetobutylicum* во много раз. В отложениях дистрофных кислых и особенно полигуменных озер это соотношение было обратным. Первые три вида, обнаруживаемые в массовом количестве в водоемах с нейтральной или слабощелочной реакцией, максимального развития достигали все же в разных биотопах. Представители *Clostridium pasteurianum*, которые особенно активно сбраживают моносахара типа глюкозы, были наиболее многочисленны в илах евтрофных озер и водохранилищ, где их количество достигало 1—10 млн. кл./см³ сырого грунта. Орга-

нический комплекс таких илов содержит 15—18 мг/см<sup>3</sup> органического углерода, около 40 % которого приходится на легкогидролизуемые вещества. Бактерии *Cl. butyricum* и *Cl. felsineum*, способные разрушать более сложные углеводы, доминировали (1—5 млн кл./см<sup>3</sup>) в отложениях мезотрофных водоемов ( $C_{орг}=10\ldots 15$  мг/см<sup>3</sup>, легкоусвояемых соединений до 25 %). Ацидотрофные бактерии *Cl. acetobutylicum* преобладали в грунтах полигумозных и дистрофных озер с высокоцветной водой (до 280° по хромово-кобальтовой шкале) с кислой реакцией (pH=4.5... 5.5), где остальные представители маслянокислых бактерий развивались значительно хуже. Торфянистые грунты таких озер перегружены трудноусвояемыми веществами типа лигнино-гумусовых соединений, а на долю легкоусвояемых веществ приходится лишь 5—10 % содержания  $C_{орг}$  (рис. 3). Меньше таких бактерий в отложениях волжских водохранилищ весной в послепаводочный период, когда грунтовый комплекс интенсивно пополняется частицами почвенного происхождения.

В глинистых грунтах олиготрофных водоемов и в особенности речных песках численность всех видов клостридий была низкой, что связано с малым содержанием в них органического вещества и неблагоприятными окислительно-восстановительными условиями.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Волга и ее жизнь. Л., 1978.
2. Горленко В. М., Дубинина Г. А., Кузнецов С. И. Экология водных микроорганизмов. М., 1977.
3. Громов В. В. Изменения потамобентоса Средней Камы за последние 40 лет (1925—1966)//Волга 1: Мат-лы первой конф. по изучению водоемов бассейна Волги. Куйбышев, 1971.
4. Дзюбан А. Н. Количество маслянокислых бактерий, относящихся к роду *Clostridium* в иловых отложениях водохранилищ Волги//Микробиология, 1978. Т. 47, вып. 6.
5. Дзюбан А. Н. Микрофлора и деструкция органического вещества в донных отложениях Цимлянского водохранилища//Водные ресурсы. 1979. № 5.
6. Дзюбан А. Н. Распад органического вещества и микрофлора в донных отложениях некоторых озер Латвийской ССР//Водные ресурсы. 1985. № 6.
7. Дзюбан А. Н., Даукшта А. С. Учет численности спор аэробных и анаэробных бактерий//Биология внутренних вод: Информ. бюл. 1985. № 65.
8. Дзюбан А. Н. Некоторые особенности учета количества маслянокислых бактерий в илах водоемов//Микробиология. 1987. Т. 56, вып. 1.
9. Краткий определитель Берги. М., 1980.
10. Кузнецов С. И. Микрофлора озер и ее геохимическая деятельность. Л., 1970.
11. Мишустин Е. Н., Емцев В. Т. Почвенные азотфиксирующие бактерии рода *Clostridium*. М., 1974.
12. Печеркин И. А. Формирование гидрохимического состава камских водохранилищ//Химическая география и гидрохимия. 1964. Вып. 3.
13. Родина А. Г. Распространение *Cl. pasteurianum* в водоемах//Изв. АН СССР. Сер. биол. 1964. № 2.
14. Романенко В. И., Кузнецов С. И. Экология микроорганизмов пресных водоемов: Лабораторное руководство. М., 1974.
15. Саралов А. И., Дзюбан А. Н., Крылова И. Н. Фиксация молекулярного азота в одной массе некоторых евтрофных и полигумозных озер Эстонской ССР//Микробиология. 1980. Т. 49, вып. 4.



16. Тюрин И. В. К вопросу о методике изучения органического вещества почвы в биохимических отношениях//Тр. почв. ин-та им. Докучаева. 1934. Т. 10, вып. 4.
17. Экосистема озера Плещеево. Л., 1989.
18. Prevot A. R. Manuel de classification et de determination des bacteries anaerobies. Paris Masson, 1957.
19. Stanier R. J., Doudoroff M., Adelberg E. A. The microbial world. London; N. Y., 1963.

УДК 556.555.6 : 547+574.587 (285.2 : 47)

*И. К. Степанова*

## **КОМПОНЕНТНЫЙ СОСТАВ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА И ОБИЛИЕ БЕНТОСА**

В работе впервые для Рыбинского водохранилища изучен компонентный состав органического вещества донных отложений. Предпринята попытка установления связи между 15 компонентами органического вещества и обилием бентоса с использованием методов математической статистики.

Обилие организмов в грунтовом комплексе водоемов во многом определяется количеством и качеством органического вещества (ОВ), являющегося основным питательным субстратом для подавляющего большинства представителей донной фауны. Несмотря на очевидность такого утверждения большинство исследователей ограничиваются поиском связи между численностью или видовым разнообразием бентоса и общим содержанием ОВ, реже дополнительно опираются на его элементный состав и только в исключительных случаях привлекают к рассмотрению более широкий спектр характеристик.

Известно, что организмы бентоса не распределяются по площади дна абсолютно равномерно. Неоднородность распределения вызывается тремя группами факторов: 1) неоднородностью среды обитания, 2) внутренними и межвидовыми взаимодействиями и 3) случайными флуктуациями плотности. Поскольку грунт для бентосных животных служит не только субстратом, в котором они обитают, но и важнейшим источником пищевых ресурсов, бентосные организмы, используя ОВ донных отложений в качестве источника пищи, оказывают огромное воздействие на его преобразование. Представление о масштабах работы организмов дают следующие цифры: некоторые черви за сутки пропускают через пищеварительный тракт 3—12 кг ила, что в 4—6 раз превосходит их собственную биомассу. Имеются данные, что некоторые осадки на 80—90 % являются переработанными образованиями, неоднократно использованными илоедами.

---

© И. К. Степанова

В специальной литературе имеется много работ, посвященных изучению связи бентосных организмов с общим содержанием ОВ в грунте, определяемым по  $C_{орг}$ , в которых получены прямо противоположные выводы. Попытки установить положительную связь между ними, как правило, не имеют успеха по причинам принципиального характера.  $C_{орг}$  как показатель общих запасов ОВ в отложениях ничего не говорит о его качестве, в связи с чем не может характеризовать возможность развития различных форм гетеротрофной жизни в водоемах. Принято считать, что многоклеточные организмы могут усваивать лишь лабильную часть ОВ, и поэтому следовало бы рассматривать зависимость распределения животных именно от количества этой компоненты. Но для такого сопоставления у исследователей пока мало данных.

Все попытки установить связь между характером грунта и бентосом были предприняты, как правило, на различных типах грунта, на участках, достаточно гетерогенных по многим параметрам. Для того чтобы исключить влияние гидрофизических и физико-химических факторов, условий формирования грунта, различного механического состава, мы все определения проводили на самом продуктивном биотопе — серых илах. В качестве объекта исследования был выбран Волжский плес Рыбинского водохранилища по разрезу о. Копринский — о. Шумаровский, являющийся нагульным участком для крупного леща и характеризующийся богатым развитием бентоса в сочетании с разнообразием его видового состава.

Поверхностные пробы ила толщиной 10 см отбирали на 30 станциях указанного разреза 6-трубным дночерпателем ДЧТ-6 [2]. Преобладающие глубины 14—16 м.

Необходимое количество грунта центрифугировали в течение 30 мин при скорости 7000 об./мин, отделяя ил от большей части воды. Высушивали на воздухе, растирали в агатовой ступке и доводили до постоянной массы при 105 °С в термостатированном шкафу.

Гидролиз илов для последующего установления количества легкоусвояемой части органических компонентов проводили 5 %-ной  $H_2SO_4$ , в отличие от общепринятого 5-часового кипячения в колбе с обратным холодильником в запаянных стеклянных ампулах при 105 °С в течение 3 ч. Такая обработка по своим результатам близка к ферментативному гидролизу [8].

Гуминовые кислоты извлекали многократной экстракцией (до получения бесцветного раствора) 0.1 н раствором NaOH и осаждали серной кислотой, доводя pH до 1. После двукратного пересаживания препараты промывали дистиллированной водой и высушивали при комнатной температуре [9]. Для получения и дальнейшего анализа легкоусвояемых компонентов ( $C_{орг}$ , P, N, УПС), входящих в состав ГК, последние, как и илы, подвергали кислотному гидролизу.

В качестве критериев качества ОВ были выбраны и на всех станциях впервые для Рыбинского водохранилища одновременно

определены важнейшие характеристики грунта:  $C_{орг}$ ,  $C_{гидр}$ ,  $N_{общ}$ ,  $N_{гидр}$ ,  $P_{ощб}$ ,  $P_{гидр}$ ,  $УПС$ ,  $УПС_{гидр}$ ,  $\sum$  своб. сах.,  $ГК$ ,  $P_{ГК}$ ,  $P_{гидр.ГК}$ ,  $N_{гидр.ГК}$ ,  $P_{гидр.ГК}$ ,  $УПС_{ГК}$ ,  $УПС_{гидр.ГК}$ ,  $C_{гидр}/N_{гидр.}$ . При анализах использовали как стандартные гидрохимические методики, так и модифицированные и разработанные нами. Содержание общего углерода ( $C_{общ}$ ) и азота ( $N_{общ}$ ) в илах и полученных препаратах гуминовых кислот (ГК) определяли на СНН-анализаторе (бывш. СССР), углерода карбонатного — титриметрическим методом после поглощения 0.02 н раствором  $Ba(OH)_2$  [4], органического углерода в гидролизате — по бихроматной окисляемости [11]. Содержание общего фосфора в илах и гидролизатах определяли колориметрическим методом по окраске фосфорно-молибденовой «сини» после перевода всего фосфора в фосфаты путем разрушения фосфорорганических соединений персульфатом калия [10]. Этот же окислитель использован нами для сжигания азотсодержащих соединений в гидролизатах.

Количество углеводов, точнее углеводоподобных соединений (УПС), во всех объектах (илах, гидролизатах, гуминовых кислотах) определяли фенольным методом [1, 5], свободных сахаров в илах — после водной экстракции при 100 °С, УПС в ГК — после их растворения в 0.1 н  $NaOH$ .

Одновременно А. И. Бакановым были определены численность и биомасса хирономид и олигохет, общий бентос, а В. А. Романенко — количество бактерий (методом прямого счета).

Прежде всего необходимо отметить, что, несмотря на один и тот же тип грунтов (серые илы), содержание органического вещества в них варьирует в довольно широких пределах — от 27 до 120 мг/г сухой массы, составляя в среднем 60 мг/г сухой массы (табл. 1). Таким же значительным колебаниям подвержено количество лабильной фракции, которая составляет около 17 % от общего. В целом чем больше органического вещества в донных отложениях, тем больше в них и легкоусвояемой компоненты, причем относительное содержание последней меняется не столь значительно, максимальное отклонение от средней не превышает 40 %. Это свидетельствует об относительной стабильности состава ОВ грунтов рассматриваемого водоема, хотя на ряде станций, особенно в местах с весьма низким общим содержанием ОВ, процент гидролизуемого материала выше, чем на более богатых органикой участках.

Значительна степень гидролиза азотсодержащих фракций — в среднем до 40 % (20—94 %) азота находится в легкоусвояемой форме (см. табл. 1), который, по всей вероятности, входит в состав белковоподобных соединений. На долю этого элемента приходится в среднем около 4 % массы грунта; она несколько превосходит полученную ранее Н. А. Трифионовой [12] и, по-видимому, дает более точное представление о его количестве из-за большого объема проанализированного материала на данном участке.

Существенно выше степень гидролиза фосфорсодержащих компонентов; подавляющая их часть в условиях проведения гидро-

лиза разрушались практически полностью (см. табл. 1). Они, по-видимому, в значительной мере представлены неорганическими формами, сорбированными на частицах ила, и полифосфатами.

Сумма свободных сахаров составляет лишь около 2 % валового органического вещества, тогда как доля углеводоподобных соединений значительно больше — в среднем 11.3 % (табл. 2). В расчете на глюкозу (коэффициент пересчета равен 2.5) донные отложения рассматриваемого участка водохранилища содержат от 9.5 до 28.9 мг, т. е. до 3 %, углеводоподобных соединений в грамме сухого вещества; они в среднем более чем на 90 % могут относительно легко утилизироваться, что указывает на высокую трофическую ценность этой фракции.

Несмотря на значительное разнообразие в общей массе бентосных организмов преобладают хирономиды и олигохеты. Их биомасса варьирует в гораздо более широких пределах, чем химические показатели состава грунтов (табл. 3). Эти вариации могут быть обусловлены не только различиями в условиях их местообитания, но и биологическими особенностями видов (вылет хирономид).

Привлечение методов математической статистики (были рассчитаны парные коэффициенты корреляции) показало, что связи между химическими биологическими параметрами практически отсутствуют (табл. 4). Следует отметить отсутствие связи не только между общим содержанием органического вещества и биомассой бентосных организмов, но и такими важными характеристиками илов, как содержание легкогидролизуемых фракций ОВ и обилием биоты. Лишь между чисто биологическими или чисто химическими параметрами, и то только в отдельных случаях, прослеживаются достоверно высокие коэффициенты корреляции. В частности, наличие очень высокой положительной связи ( $r=0.88$ ) между биомассой олигохет и общим бентосом указывает на преимущественное развитие в рассматриваемый период этой группы организмов.

Оказались низкими и вычисленные методом главных компонент величины множественной корреляции биологических параметров со всеми химическими показателями:

	$K_1^*$	$K_1^{**}$
Хирономиды:		
биомасса	0,53	0,70
Олигохеты:		
биомасса	0,50	0,57
численность	0,42	0,61
Общий бентос	0,48	0,54
Бактерии	0,42	0,53

Наибольший вклад в величину  $K_1$  вносят  $C_{орг}$ ,  $N$ ,  $УПС$ ,  $УПС_{гидр}$ ,  $\Sigma$  своб. сах,  $P_{общ}$ ,  $P_{гидр}$ .

\*  $K_1$  — 10 химических показателей.

\*\*  $K_2$  — 15 химических показателей.

Таблица 1

Элементный состав органического вещества донных отложений водохранилища,  
мг/г (6 июня 1979 г.)

Номер станции	$C_{\text{общ}}$	$C_{\text{гидр}}$	$C_{\text{общ}}/C_{\text{гидр}}$ %	$N_{\text{общ}}$	$N_{\text{гидр}}$	$N_{\text{общ}}/N_{\text{гидр}}$ %	$C/N$	$C_{\text{гидр}}/N_{\text{гидр}}$	$P_{\text{общ}}$	$P_{\text{гидр}}$	$P_{\text{общ}}/P_{\text{гидр}}$ %
1	57,2	11,5	20,1	4,5	2,0	44,8	12,6	5,7	12,1	10,1	84,0
2	63,6	11,0	17,4	5,2	2,1	40,9	12,1	5,1	9,4	7,7	81,5
3	70,2	12,3	17,5	6,7	2,5	37,8	10,5	4,9	12,9	12,0	92,7
4	64,0	11,3	17,6	4,1	2,1	48,9	14,8	5,3	19,6	10,0	50,7
5	47,6	9,3	19,4	3,6	1,6	44,7	13,2	5,8	9,3	9,5	102,1
6	63,3	9,7	15,3	5,5	1,2	22,4	11,6	7,9	15,1	11,3	74,4
7	61,5	9,0	13,1	4,9	1,1	23,0	12,5	7,9	10,2	7,7	75,0
8	48,7	7,0	14,4	3,6	1,1	31,4	13,5	6,2	10,9	7,0	63,6
9	60,8	9,1	15,0	4,0	1,68	42,3	15,3	5,4	10,9	11,3	104,0
10	59,6	9,8	16,4	4,3	1,0	23,8	14,0	9,7	13,8	11,3	82,5
11	60,8	8,7	14,3	4,2	1,68	40,0	14,5	5,2	10,6	9,5	89,8
12	39,1	6,4	16,3	2,4	0,9	38,1	16,4	7,0	7,5	7,3	97,0
13	48,4	7,5	15,5	3,9	0,8	20,7	12,5	9,4	8,1	8,0	99,1
14	62,7	9,0	14,4	4,8	1,1	23,8	13,2	8,0	10,0	8,6	85,5
15	56,7	9,2	16,3	3,9	1,29	32,9	14,5	7,2	9,4	7,5	79,5
16	35,1	4,6	13,0	2,5	0,6	25,3	13,9	7,1	7,5	8,4	112,0
17	43,2	6,1	14,2	3,2	1,0	30,7	13,5	6,2	7,8	6,9	88,8
18	39,4	8,4	21,4	2,7	1,4	50,9	14,8	6,2	10,0	8,6	85,1
19	36,9	9,7	26,4	2,0	1,5	75,6	18,7	6,5	10,6	8,3	77,9
20	45,6	8,9	19,5	2,7	1,1	42,4	16,9	7,8	10,1	8,6	84,8
21	66,9	11,9	17,7	2,7	1,6	60,7	21,7	7,3	9,9	9,2	92,8
22	26,9	5,9	22,1	1,5	0,6	42,2	17,4	9,1	7,9	8,2	103,0
23	82,7	11,8	14,3	3,3	2,0	54,8	25,1	5,9	10,9	10,5	96,6
24	43,5	7,4	17,1	2,5	0,66	26,5	17,5	11,2	6,7	6,3	94,1
25	97,3	12,7	13,0	2,6	2,4	94,2	37,6	5,2	10,9	10,6	97,4
26	75,4	13,4	17,8	5,0	1,7	33,4	15,0	8,0	10,0	9,7	97,0
27	121,0	16,2	13,4	7,3	2,3	31,8	16,6	7,0	11,9	10,0	83,7
28	73,1	13,4	18,4	4,9	1,6	32,6	14,9	8,4	13,4	11,3	84,3
29	67,4	—	—	4,2	1,6	38,7	15,9	—	9,5	8,3	87,3
30	91,7	15,5	16,3	4,0	2,2	55,5	22,0	6,9	11,8	11,8	100,0
Среднее	60,3	9,9	16,8	3,9	1,5	40,3	16,1	6,6	11,4	9,2	88,2

Таблица 2

Углеводы в донных отложениях, мг/г сухой массы

Номер станции	Общее содержа- ние ( $C_{\text{угл}}$ )	$C_{\text{угл}}/C_{\text{орг}}$ %	Гидроли- зуемые, ( $C_{\text{гидр}}$ )	$C_{\text{гидр}}/C_{\text{орг}}$ %	Свобод- ные, ( $C_{\text{своб}}$ )	$C_{\text{своб}}/C_{\text{орг}}$ %
1	7,2	18,6	5,33	9,3	1,3	2,3
2	7,1	11,2	4,3	6,7	1,4	2,2
3	7,4	10,5	5,1	7,3	1,2	1,7
4	7,2	11,2	5,3	8,2	1,3	2,0
5	5,8	12,0	5,1	10,6	1,3	2,7
6	6,8	10,7	5,5	8,7	1,2	1,9

Номер станции	Общее содержание (C <sub>угл</sub> )	C <sub>угл</sub> /C <sub>орг</sub> , %	Гидролизуемые, (C <sub>гидр</sub> )	C <sub>гидр</sub> /C <sub>орг</sub> , %	Свободные, (C <sub>своб</sub> )	C <sub>своб</sub> /C <sub>орг</sub> , %
7	5,0	8,0	4,5	7,3	1,1	1,8
8	5,7	11,7	5,1	10,4	1,0	2,1
9	7,1	11,6	7,1	11,7	1,5	2,4
10	7,4	12,5	7,0	11,8	1,2	1,9
11	6,7	11,0	5,4	8,9	1,2	2,0
12	4,6	11,8	4,3	11,1	0,9	2,3
13	4,5	9,3	4,6	9,5	1,0	2,1
14	6,1	9,7	5,6	8,9	1,2	1,9
15	5,3	9,3	5,3	9,3	0,9	1,5
16	3,8	10,9	3,9	11,1	0,6	1,7
17	4,3	9,9	4,3	10,0	0,7	1,7
18	4,7	11,8	4,1	10,4	1,0	2,5
19	4,8	12,9	4,7	12,6	0,8	2,3
20	5,3	11,7	3,9	8,6	0,8	1,8
21	6,4	9,5	6,8	10,1	1,1	1,7
22	3,8	14,0	3,3	12,1	1,1	4,0
23	7,8	9,4	7,4	8,9	1,5	1,8
24	4,3	9,8	5,0	11,4	0,8	1,9
25	8,5	11,7	8,3	8,5	1,0	1,0
26	9,4	12,4	8,3	11,0	1,1	1,5
27	9,4	7,8	10,6	8,8	1,3	1,0
28	8,6	11,7	8,6	11,8	1,0	1,4
29	11,5	17,0	9,8	14,5	1,3	1,5
30	9,9	10,8	10,1	11,1	1,4	1,5
Среднее	6,2	11,4	6,0	10,0	1,1	1,9

Таблица 3

Биомасса хирономид, олигохет (мг/м<sup>2</sup>) и количество бактерий (10<sup>9</sup> кл./г) в илах

Номер станции	Хирономиды	Олигохеты	Бактерии	Номер станции	Хирономиды	Олигохеты	Бактерии
1	10,2	3,8	3,4	17	7,0	15,5	—
2	12,6	4,1	5,1	18	0,1	37,3	2,4
3	23,7	6,2	5,0	19	12,0	13,3	5,7
4	15,3	15,9	3,8	20	3,9	17,9	3,2
5	9,1	11,1	2,5	21	0,4	19,4	5,6
6	9,6	20,7	3,0	22	0,3	19,1	3,8
7	8,8	60,2	1,9	23	2,1	21,6	2,3
8	13,0	39,2	1,7	24	10,8	18,6	3,7
9	9,2	7,9	3,7	25	2,5	11,5	1,2
10	3,5	6,4	5,0	26	0,8	8,8	1,2
11	26,0	36,2	3,0	27	9,1	22,4	3,7
12	3,8	9,2	4,0	28	11,4	10,8	1,7
13	8,8	10,1	2,8	29	11,0	15,0	2,4
14	0,2	14,1	3,7	30	6,3	15,3	1,3
15	0,4	15,8	3,1	Средняя	8,2	17,5	3,1
16	13,1	18,1	4,3				

**Корреляционные связи между химическими и биологическими параметрами донных отложений**

[illegible]

Значительность доли гуминовых кислот (в среднем 55 %) в органическом веществе грунтов приводит к необходимости поиска связи между его легкогидролизуемыми фракциями и обилием макрозообентоса.

Состав ГК, как и состав валового ОВ, очень разнороден и значительно варьирует (рис. 1, 2).

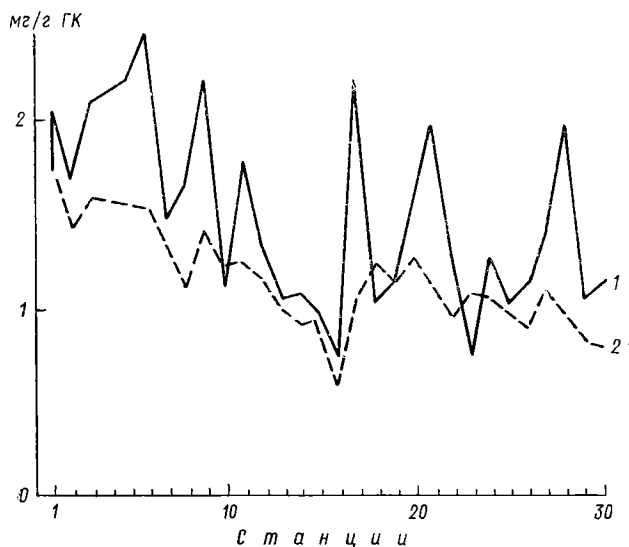


Рис. 1. Общий и легкоусвояемый фосфор ГК на разрезе о. Копринский — о. Шумаровский.  
1 — общий фосфор, 2 — фосфор легкоусвояемый.

Сравнение элементного состава ГК илов и почв не подтверждает их родства, т. е. преимущественно аллохтонную природу ОВ донных отложений этого участка водоема; они существенно различаются по содержанию углерода и азота (табл. 5).

Эта особенность состава ГК осадков отражает меньшую по сравнению с почвами степень ароматизации углеродного скелета. С другой стороны, процент углерода в ГК, выделенных из серых илов Рыбинского водохранилища, не связанных с высокой численностью донных организмов, гораздо выше, чем на разрезе. Известно, что гуминовые вещества достаточно активно утилизируются микроорганизмами, потребляющими в первую очередь гидролизующиеся структурные компоненты. В какой степени низкая ароматизация выделенных ГК на этом участке связана с жизнедеятельностью бентосных организмов, могут показать только специальные исследования.

Одним из структурных звеньев макромолекул ГК являются углеводы. Содержание УПС варьирует в пределах 64—127 мг/г. Доля углеводов в углероде ГК составляет в среднем 11.6 %. Если



мы отмечали тесную корреляционную связь с высоким коэффициентом корреляции (0.8) между  $C_{орг}$  и УПС в донных отложениях, то здесь эта связь отсутствует. Распределение УПС<sub>гидр</sub> более однородно: 28—64 мг/г ГК, и в среднем они на 56 % легкоусвояемы.

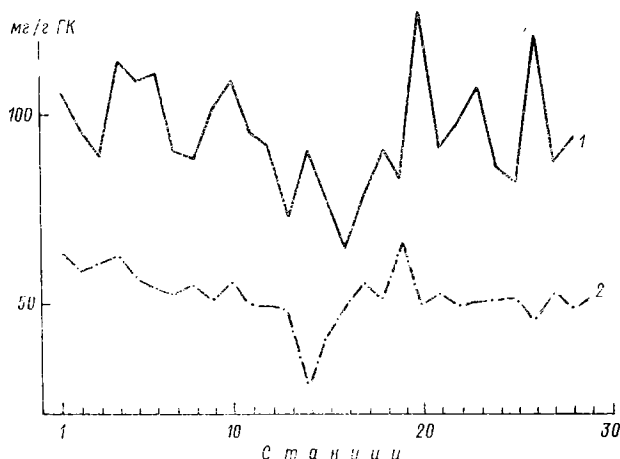


Рис. 2. Углеводоподобные соединения и легкоусвояемые углеводы ГК на разрезе о. Копринский — о. Шумаровский.  
1 — общие углеводоподобные соединения, 2 — легкоусвояемые углеводы.

Это значительная величина, так как углеводы ГК составляют около 50 % содержащихся в иле углеводов.

На долю фосфора в ГК приходится 0.16 %, причем около 80 % его находится в легкоусвояемой форме. Доля фосфора в ГК в общем фосфоре донных отложений равна в среднем 1 %.

После включения данных по качественному составу ГК в число химических характеристик ОБ донных отложений были расчи-

Таблица 5

Элементный состав ГК почв и донных отложений, %

Субстрат	C	H	N	Литературный источник
Почвы	52—62	3,0—5,5	3,5—5,0	[7] [6] Данные авторов статьи, 1978 г.
Морские осадки	47—59	5,0—7,0	2,0—6,5	
Донные отложения на разрезе о. Копринский — о. Шумаровский	45	4,4	3,2	
Илы Рыбинского водохранилища				
ст. Молога	45	5,3	1,9	
	49	5,7	2,4	
	44	4,9	2,1	

таны линейные коэффициенты парной корреляции 15 химических характеристик ОВ и 7 биологических. Все коэффициенты оказались низкими. Несколько выше коэффициенты множественной корреляции. Относительно высокая корреляционная связь биомассы хирономид со всеми химическими характеристиками осадка оказалась недостоверной. Наибольший вклад в корреляцию внесли:  $R_{ГК}$ ,  $R_{гидр. ГК}$ ,  $УПС_{гидр. ГК}$ ,  $R_{гидр.}$ ,  $УПС$ ,  $УПС_{гидр.}$ .

Отсутствие связи между химическими характеристиками ОВ и биологическими показателями позволили предположить 1) нелинейность связи, 2) несущественность химических показателей для установления этой связи, 3) различную точность измерения химических и биологических показателей. Проверка последнего предположения, проведенная нами ранее [3], показала, что погрешность определения химических характеристик грунта выше (3—6 %), чем биологических показателей (12.5 и 14.5 %). При проведении комплексных исследований зависимости распределения бентоса от характеристик грунта точность результатов лимитируется в первую очередь ошибками в оценке гидробиологических параметров.

Была вычислена каноническая корреляция — показатель связи групп параметров: химических и биологических. Коэффициенты канонической корреляции оказались высокими: первый 0.95, следующие чуть ниже. Хотя наличие высокой связи несомненно, интерпретировать ее очень трудно.

Для установления связи между качественным составом органического вещества и бентосом были использованы определенные прямым методом 15 показателей ОВ и среди них такие, как легкоусвояемые углерод и азот, углеводоподобные соединения, компоненты ГК, которые могут играть важную роль в жизнедеятельности донных организмов. Значительный интервал варьирования всех химических показателей по разрезу свидетельствует о неоднородности ОВ.

Несмотря на то что материал отбирали на одном типе грунтов (серый ил), на участке, однородном по глубинам (14—16 м), большую выборку (30 станций), положительной связи получить не удалось. По всей вероятности, используемых характеристик либо недостаточно и необходимо привлекать как параметры физико-химического, так и физико-механического и биологического содержания, либо они не являются значимыми для донных животных.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Артемьев В. Е., Краюшкина Л. Н., Романкевич Е. А. Определение общей суммы углеводов в океанических осадках//Океанология. 1971. Т. 11, вып. 6.
2. Баканов А. И. Новые модели дночерпателей и оценка агрегированности бентоса//Гидробиол. журн. 1979. Т. 15, вып. 3.
3. Баканов А. И., Степанова И. К., Романенко В. А. Вариабельность некоторых характеристик серого ила Рыбинского водохранилища//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1983. № 59.

4. Бикбулатов Э. С., Скопинцев Б. А., Бикбулатова Е. М. Определение органического углерода в пресных водах персульфатным методом//Мат-лы к совещ. по прогнозированию содержания биогенных элементов и органического вещества в водохранилищах. Рыбинск, 1969.
5. Бикбулатов Э. С., Скопинцев Б. А. Определение общего содержания растворенных углеводов в природных водах в присутствии гуминовых веществ// Гидрохим. мат-лы. 1974. Т. 60.
6. Заславский Е. М. К проблеме изучения гуминовых веществ в морских осадках//Тр. ВНИИ мор. рыб. х-ва и океаногр. 1976. Т. 112, вып. 1.
7. Кононова М. М. Органическое вещество почвы. М., 1963.
8. Кузнецов С. И., Сперанская Т. А., Коншин В. Д. Состав органического вещества иловых отложений различных озер//Тр. Лимнол. ст. в Косине. М. 1939. Т. 22.
9. Орлов Д. С., Гришина Л. А., Ерошичева Н. Л. Практикум по биохимии гумуса. М., 1969.
10. Петухова Л. А. Об определении общего фосфора в донных отложениях// Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1979. № 43.
11. Руководство по химическому анализу вод суши/Под ред. О. А. Алекина, А. Д. Семенова, Б. А. Скопинцева. Л., 1973.
12. Трифонова Н. А. О накоплении соединений азота в донных отложениях Рыбинского водохранилища//Круговорот вещества и энергии в озерных водоемах. М., 1974.

УДК 551.46.09 : 628.5(285.2) (47)

**Ю. В. Ершов, А. И. Баканов,  
В. И. Бисеров, Е. М. Бикбулатова**

## ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО, БИТУМОИДЫ И УГЛЕВОДОРОДЫ В ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ ВОДОХРАНИЛИЩ ВОЛГИ И ИХ ВЛИЯНИЕ НА МАКРОЗООБЕНТОС

В исследованных водохранилищах р. Волги органическое вещество донных осадков не оказывало существенного влияния на распределение макрозообентоса, битумоиды положительно воздействовали на олигохет и общий бентос в Горьковском водохранилище и отрицательно — на общий бентос в Чебоксарском, углеводороды стимулировали развитие олигохет и угнетали хирономид.

Поиски связей между общим содержанием органического вещества (ОВ) в грунтах и биомассой зообентоса и между отдельными компонентами ОВ и численностью ряда групп — обитателей дна привели к противоречивым результатам. Так, для Селенгинского района оз. Байкал не обнаружено никакой связи между биомассой бентоса и содержанием органического углерода [4]. Аналогичная ситуация характерна для водохранилищ Северного Кавказа, где биомасса хирономид не зависела ни от содержания органического углерода, ни от его легкоусвояемой фракции. При практически равном содержании лабильной компоненты ОВ в грунтах Цимлянского, Веселовского и Новотроицкого водохранилищ эти

---

© Ю. В. Ершов, А. И. Баканов, В. И. Бисеров, Е. М. Бикбулатова

водоемы резко различаются по общей биомассе бентоса (42,6 и 1 г/м<sup>2</sup> соответственно) [3, 8, 14]. В оз. Дальнем (п-ов Камчатка) между содержанием органического вещества в донных отложениях и биомассой макрозообентоса просматривается слабая обратная зависимость [18]. В водохранилищах США для этих же параметров обнаружена положительная корреляция, тогда как для озер этого же региона характерна отрицательная корреляция между численностью *Chironomus plumosus* и количеством ОВ в осадках [21, 22].

Сведения о влиянии постоянных компонентов органического вещества — битумоидов и углеводов на жизнедеятельность гидробионтов крайне малочисленны и неоднозначны. Подобные исследования проводили в основном на морских экосистемах в связи с аварией танкеров [12]. Продолжительное действие нефти на донную фауну прибрежной зоны Черного моря привело к элиминации чувствительных видов макрозообентоса и одновременному увеличению численности устойчивых видов. Причем, при хроническом влиянии низких концентраций (не превышающих сотых долей на 100 г грунта) хлороформэкстрагируемых веществ, коренных изменений в донных сообществах не происходило, а при концентрациях 3 г/100 г и более макрозообентос отсутствовал вовсе [7, 13]. Для Большой губы Онежского озера был установлен факт обеднения бентофауны под воздействием загрязнения дна нефтепродуктами [19]. Исследования, проведенные в зоне естественного выхода нефти у восточного побережья Среднего Байкала, показали, что водорастворимые битумы снижали численность моллюсков и хирономид, у олигохет аналогичная тенденция была выражена значительно слабее [11].

Неоднозначность результатов, полученных при подобного рода исследованиях на различных экосистемах, побудила нас попытаться выявить степень влияния общего органического вещества и некоторых компонентов нефти на донную фауну ряда водохранилищ Волжского каскада, имеющих большое народнохозяйственное значение.

Донные отложения отбирали осенью 1978 г. на 26 и в 1979 г. на 24 станциях Горьковского водохранилища, в 1984 г. на 42 станциях Чебоксарского, в 1986 г. на 56 станциях Рыбинского водохранилищ. Для выемки проб использовали дночерпатели: на мягких грунтах — ДАК-250, на плотных в глубоководных частях водоемов — Ван-Вина, в литорали — штанговый пневматический конструкции Мордухай-Болтовского. Полученный грунт толщиной 20—25 см, в котором обитает свыше 90 % донных животных, промывали через сито из мельничного газа № 17. Собранных животных фиксировали 4 %-ным формалином и через месяц устанавливали их численность и биомассу. Таким образом учитывали только организмы макрозообентоса [6].

Параллельно из верхнего 5-сантиметрового слоя отбирали около 50 см<sup>3</sup> грунта для химического анализа. Органический углерод ( $C_{орг}$ ) определяли методом сухого сжигания, модифицирован-

ным применительно к анализу взвешенных веществ [1]. Использовали навески от 3 (для серых илов) до 80 мг (для песка) предварительно высушенных и доведенных до постоянной массы (при 105 °С) проб. В грунтах Рыбинского водохранилища содержание органического углерода определяли по потере при прокаливании при температуре 500—550 °С с последующим делением полученного значения на коэффициент, равный двум [2].

Битумоиды (Х) экстрагировали хлороформом и после испарения растворителя гравиметрически устанавливали их количество. Углеводороды (У) определяли методом инфракрасной спектрофотометрии в сочетании с колоночной хроматографией, уровень нефтяного загрязнения — методом, в соответствии с которым критерием загрязненности донных отложений нефтью в одних и тех же пробах может служить отношение валовой концентрации углеводородов к концентрации углеводородов биогенного (естественного) происхождения (У<sub>б</sub>) [9]. Биогенную составляющую рассчитывали на основе фонового значения отношения  $У/С_{орг} = 0.1 \%$ , характерного для грунтов Рыбинского водохранилища на участках, не подверженных нефтяному воздействию [9].

Для оценки уровня загрязненности грунтов нефтепродуктами использовали также предложенные ранее индикаторы: содержание битумоидов, углеводородов и значения отношений  $Х/С_{орг}$ ,  $У/Х$ ,  $У/С_{орг}$ . О влиянии органического вещества и нефтепродуктов на зообентос в целом и отдельные группы организмов судили по знаку и значению парных коэффициентов корреляции ( $r$ ). Достоверность корреляции оценивали при уровне значимости, равном 5 %.

В Горьковском водохранилище донные отложения были отобраны в речной и озерной частях. Две станции первого участка расположены у г. Костромы и три у г. Кинешмы; 23 стандартные станции Юрьевского, Пучежского и Чкаловского створов характеризовали озерную часть водоема [16].

Грунтовый комплекс речного участка представлен в основном песчанистыми серыми илами. В соответствии с изменениями характера илов происходят и колебания в содержании органических компонентов. Так, в 1979 г. в песках содержание углеводородов и битумоидов было невысоким; меньше, чем в грунтах другого типа, было и валовое содержание органического вещества. При переходе от песков к серым песчанистым илам и далее к серым илам обычно происходит повышение содержания рассматриваемых ингредиентов. Однако наличие локальных загрязненных участков в речном плесе Горьковского водохранилища нарушает эти закономерности. Несмотря на то что в целом серые илы более богаты органикой, максимальное содержание продуктов нефтяного характера обнаруживается в серых песчанистых илах.

Фауна речного участка носила реофильный характер; доминировали олигохеты, преимущественно *Isochaetides newaensis*, на долю хирономид часто приходилось менее 1 % биомассы бентоса (табл. 1).

**Химические и биологические показатели грунтов разных участков  
Горьковского водохранилища**

Показатель	Участок			
	речной	*	речной	озерный
	1978 г.		1979 г.	
$C_{орг}$ , мг/г	<u>15,7—41,9</u> 32,6	<u>5,6—138</u> 39,1	<u>2,4—47,2</u> 27,2	<u>5,5—124</u> 29,2
X, мг/г	<u>1,35—3,2</u> 2,33	<u>0,17—12,5</u> 1,42	<u>0,09—2,65</u> 1,48	<u>0,18—3,80</u> 1,06
У, мг/г	<u>0,38—0,87</u> 0,58	<u>0,03—0,25</u> 0,12	<u>0,02—0,46</u> 0,26	<u>0,01—0,26</u> 0,07
У/ $C_{орг}$ , %	<u>1,33—3,63</u> 1,96	<u>0,09—0,79</u> 0,33	<u>0,66—1,14</u> 0,92	<u>0,08—1,50</u> 0,34
У/X, %	<u>21—28</u> 25	<u>4,1—20</u> 12,3	<u>15,3—22,2</u> 18,2	<u>2,5—26,6</u> 8,3
X/ $C_{орг}$ , %	<u>5,2—17,2</u> 8,2	<u>1,4—4,1</u> 3	<u>3,8—6,3</u> 5	<u>1,8—6,6</u> 3,9
У/У <sub>б</sub>	<u>13,3—36,3</u> 19,6	<u>0,9—7,9</u> 3,3	<u>6,6—11,4</u> 9,2	<u>0,8—15</u> 3,4
Хириномиды, г/м <sup>2</sup>	<u>0—0,43</u> 0,09	<u>0—7,26</u> 1,95	<u>0—0,61</u> 0,18	<u>0,01—20,9</u> 3,33
Олигохеты, г/м <sup>2</sup>	<u>3,75—19,7</u> 9,94	<u>0,03—4,69</u> 1,32	<u>0,21—5,95</u> 3,43	<u>0—9,48</u> 1,88
Общий бентос, г/м <sup>2</sup>	<u>4,85—20,6</u> 10,4	<u>0,19—9,14</u> 3,3	<u>0,21—43,5</u> 11,1	<u>0,05—21,5</u> 5,3

Примечание. Здесь и в табл. 2—8: над чертой — пределы изменений, под чертой — среднее значение.

В песчанистых серых илах хириномиды отсутствовали, зато максимального значения достигала биомасса олигохет (11.7—19.8 г/м<sup>2</sup>), а в соответствии с ней и общая биомасса макрозообентоса (12.2—20.6 г/м<sup>2</sup>).

Более богатые органикой серые илы содержали меньшую биомассу этих организмов: олигохет — от 3.75 до 9.16 г/м<sup>2</sup> при общей биомассе бентоса от 4.85 до 9.55 г/м<sup>2</sup>, хириномид — до 0.43 г/м<sup>2</sup>.

На рассматриваемом биотопе не обнаружено однозначной связи между химическими характеристиками грунта и массой бентосных организмов. Выявлена обратная связь между индикаторами нефтяного загрязнения (У/ $C_{орг}$  и У/У<sub>б</sub>) и биомассой хириномид, а также положительная корреляция между биомассой олигохет и общим бентосом. Слабо реагирует биомасса бентоса и его отдельных групп на изменение таких часто употребляемых показате-

телей нефтяного загрязнения, как содержание углеводов и битумоидов. При этом способе оценки степени загрязненности грунтов не учитывается содержание биогенной составляющей углеводов и битумоидов, которая маскирует проявление действия привнесенных нефтепродуктов, особенно в грунтах с высоким содержанием органического вещества и, вероятно, может исказить общий характер взаимодействия между донным населением и поступающим извне загрязнением. Реакция организмов, как мы видели на примере морских экосистем [11, 13], проявляется только при значительном превышении концентрации нефтепродуктов над компонентой биогенного происхождения.

В озерной части Горьковского водохранилища значительную площадь ложа занимает затопленная почва. Несмотря на длительную переработку и сильное заиление здесь встречается большое количество растительных остатков. Содержание органического углерода во многих случаях заметно выше, чем в грунтах речной части. Меньше загрязнена нефтепродуктами заиленная почва, о чем свидетельствует относительно низкое значение отношения  $У/У_0$ , равное двум. Преобладающее население — хирономиды, главным образом *Chironomus f. l. plumosus*.

Бывшие пойменные водоемы занимают незначительную долю площади водохранилища. Основной тип осадков — серый ил с высоким и фактически постоянным содержанием  $ОВ$  (50—58 мг/г по углероду). Содержание углеводов и битумоидов варьирует также в небольших пределах — от 0.13 до 0.15 и от 1.3 до 1.9 мг/г сухого грунта соответственно. Примерно половину составляют углеводороды антропогенной природы, что значительно ниже, чем в аналогичном иле речной части водохранилища. Количественный и качественный состав макрозообентоса очень схож с составом организмов, обитающих на заиленных почвах.

Бывшее русло Волги занято серыми, песчанистыми серыми илами и заиленным песком. Они подвергались более интенсивному нефтяному загрязнению, чем илы затопленной суши, о чем свидетельствует 2—8-кратное превышение валовой концентрации углеводов над биогенной составляющей. Это отношение значительно ниже, чем для грунтов речного участка, и выше по сравнению с грунтами затопленной суши озерной части водохранилища. На этом биотопе велика роль хирономид, но обильно представлены и олигохеты.

В целом в грунтах озерной части доминировали хирономиды, причем в 1979 г., по сравнению с 1978 г., их биомасса была примерно вдвое больше [15]. Во столько же раз она превышала биомассу олигохет (см. табл. 1). Казалось бы, что увеличение биомассы бентоса и отдельных его видов в 1979 г. по сравнению с предыдущим годом можно увязать с уменьшением степени загрязненности нефтью донных отложений рассматриваемого участка водохранилища. Действительно, среднее содержание углеводов и битумоидов в 1979 г. было в 2 раза ниже аналогичных величин 1978 г., но, поскольку грунтовый комплекс этого участка

представлен широким разнообразием типов, подобный расчет средней арифметической может внести заметную погрешность в общую оценку. В то же время средние значения отношений  $У/С_{орг}$  и  $У/У_6$  в эти годы были неизменными, указывая на одинаковый уровень загрязненности участка (см. табл. 1). Следует учесть также то, что повышенные биомассы бентоса в 1979 г. получены в основном за счет хирономид, которые в определенные периоды покидают донные отложения, внося свои коррективы в оценку их биомассы в данный момент времени.

Необходимо отметить, что в озерной части максимальная биомасса хирономид и минимальная олигохет наблюдалась в тех образцах грунта, которые характеризовались минимальными значениями отношений  $У/С_{орг}$  и  $У/У_6$ .

Из анализа значений парных коэффициентов корреляции  $r$ , рассчитанных в целом для Горьковского водохранилища между всеми химическими показателями, следует, что его донные отложения в 1978 г. подвергались более интенсивному нефтяному воздействию, чем в 1979 г. На это указывают низкие значения коэффициентов корреляции между содержанием углеводов в грунтах с таковым органического углерода и битумоидов и высокие между содержанием углеводов и значениями отношений  $У/С_{орг}$ ,  $У/Х$ ,  $Х/С_{орг}$ ,  $У/У_6$  (выше 0,68) (табл. 2).

В 1978 г. была обнаружена слабая обратная недостоверная связь биомассы хирономид с содержанием углеводов в грунте и значениями отношений  $У/Х$ ,  $У/С_{орг}$ ,  $Х/С_{орг}$  и  $У/У_6$  и прямая достоверная — между биомассой олигохет и общим бентосом и упомянутыми выше показателями нефти. В 1979 г. коэффициенты корреляции  $r$ , характеризующие связь содержания углеводов в донных осадках водохранилища с содержанием битумоидов и органического углерода в них, возросли по сравнению с аналогичными в 1978 г., а со значениями отношений  $У/С$ ,  $У/Х$ ,  $Х/С_{орг}$  и  $У/У_6$  уменьшились (см. табл. 2, 3). Это говорит о том, что загрязненность грунтов нефтью снизилась, причем в основном за счет речной части водохранилища (см. табл. 1). Ослабла и связь химических показателей нефти с общей биомассой бентоса и его составными частями (см. табл. 2). Так, в 1979 г. обнаружена положительная достоверная связь только между биомассой олигохет и значениями отношений  $У/С_{орг}$ ,  $У/Х$  и  $У/У_6$ , которые являются наиболее чувствительными показателями наличия нефтяных углеводов в грунтах (см. табл. 2) [9, 10]. В эти годы отсутствовала какая-либо существенная связь содержания битумоидов и органического углерода в грунте с биомассой бентоса и его составными группами (см. табл. 2). В 1978 г. между биомассами хирономид и олигохет наблюдалась обратная связь, свидетельствующая о конкуренции животных за жизненное пространство. Наличие прямой связи в 1978 г. и положительно слабой в 1979 г. между биомассой олигохет и общим бентосом указывает на существенную, а в некоторые годы доминирующую роль олигохет (см. табл. 2).



Парные коэффициенты корреляции между химическими и биологическими показателями грунтов Горьковского водохранилища

Показатель	X	y	C <sub>орг</sub>	y/C <sub>орг</sub>	y/X	X/C <sub>орг</sub>	y/y <sub>6</sub>	Хироно- миды	Олиго- хеты	Общий бентос
1978 г. (n = 26)										
X	1									
y	0,33	1								
C <sub>орг</sub>	0,85	0,12	1							
y/C <sub>орг</sub>	0,13	0,83	-0,22	1						
y/X	-0,20	0,70	-0,30	0,65	1					
X/C <sub>орг</sub>	0,51	0,68	0,12	0,87	0,27	1				
y/y <sub>6</sub>	0,13	0,81	-0,22	0,99	0,63	-0,82	1			
Хирономиды	-0,01	-0,30	0,14	-0,32	-0,32	-0,22	-0,32	1		
Олигохеты	0,10	0,75	-0,21	0,94	0,64	0,80	0,93	-0,37	1	
Общий бентос	0,09	0,65	-0,17	0,85	0,55	0,74	0,84	0,05	0,91	1
1979 г. (n = 24)										
X	1									
y	0,78	1								
C <sub>орг</sub>	0,91	0,53	1							
y/C <sub>орг</sub>	0,09	0,55	-0,15	1						
y/X	0,01	0,45	-0,18	0,96	1					
X/C <sub>орг</sub>	0,19	0,49	-0,17	0,69	0,51	1				
y/y <sub>6</sub>	0,09	0,53	-0,15	0,99	0,95	-0,69	1			
Хирономиды	0,19	-0,07	-0,17	-0,25	-0,27	-0,05	-0,24	1		
Олигохеты	-0,27	-0,04	-0,35	0,45	0,49	0,30	0,45	-0,26	1	
Общий бентос	-0,20	-0,19	0,15	0,20	0,35	0,03	0,20	0,32	0,42	1

Химические и биологические показатели грунтов разных участков Чебоксарского водохранилища

Участок	мг/г			%				г/м <sup>2</sup>		
	C <sub>орг</sub>	X	У	У/C <sub>орг</sub>	У/Х	Х/C <sub>орг</sub>	У/У <sub>δ</sub>	Хирономиды	Олигохеты	Общий бентос
Верхний	0,4	0,01	0,002	0,5	20	2,5	5	0,1	0,2	0,3
Средний	8,0	0,56	0,12	1,4	17	8,1	14	2,4	10,5	25,7
Нижний	13,4	0,91	0,10	0,8	15	6,6	8	2,7	15,8	21,7

Химические и биологические показатели разнотипных грунтов Чебоксарского водохранилища

Показатель	Средний участок			Нижний участок			
	Серый песчанистый ил	Илистый песок	Песок	Серый ил	Серый песчанистый ил	Размытая почва	Песок
Х, мг/г	0,88—1,8 1,25	0,15—0,27 0,21	0,02—0,18 0,07	2,1—2,7 2,3	0,4—0,7 0,6	0,52—1,24 0,78	0,04—0,11 0,08
У, мг/г	0,10—0,49 0,22	0,04—0,05 0,05	0,003—0,03 0,02	0,18—0,31 0,25	0,06—0,21 0,11	0,05—0,09 0,07	0,01—0,02 0,01
C <sub>орг</sub> , мг/г	11,7—29,0 16,4	3,1—3,3 3,2	0,1—2,9 1,2	20—47,6 30,7	10,8—24,7 18	5,5—11,8 9,1	0,8—2,2 1,5
У/У <sub>δ</sub>	6,6—20 13	12—18 15	2—30 12	3,7—13 10	5,9—8,5 7	5,7—8,5 7	6,6—12 9
Хирономиды, г/м <sup>2</sup>	0—5,9 2,3	0,4—0,8 0,6	0—14 3,4	0,7—3,7 2,1	0,06—1,1 0,8	0,9—17,6 10,5	0,0—2,6 0,7
Олигохеты, г/м <sup>2</sup>	4,1—37,4 16,5	7,4—42,6 25,0	0,6—15,6 5,4	1,8—16,8 9,8	33,6—49,2 37,0	4,4—5,0 4,6	5,2—13,9 8,8
Общий бентос, г/м <sup>2</sup>	23,3—71,3 43,6	8,3—57,8 33,0	0,6—42,4 13,9	3,6—17,5 11,9	34,9—49,9 45,4	5,4—23,6 16,1	3,6—20,1 12,4

Можно утверждать, что общее содержание органического вещества в донных отложениях Горьковского водохранилища не оказывало существенного влияния на зообентос и его составные части, а углеводороды и битумоиды при повышении их доли в органическом веществе грунта способствовали увеличению биомассы олигохет и общего бентоса.

В Чебоксарском водохранилище — самом молодом в Волжском каскаде — были выделены три участка: верхний — от устья р. Оки до плотины Горьковской ГЭС, средний — от устья р. Оки до устья р. Суры, нижний — от устья р. Суры до плотины Чебоксарской ГЭС [20]. Наблюдениями были охвачены все биотипы этого водоема: одна станция располагалась на верхнем участке водохранилища, 18 — на среднем, 18 — на нижнем, по 2 в реках Керженце и Суры и одна на р. Ветлуге.

Верхняя часть водохранилища, которой не коснулся подпор, сохраняет речной характер. Основной тип донных отложений — пески с очень низким содержанием органических компонентов и относительно низкой загрязненностью нефтью (см. табл. 3).

Вследствие высокой скорости течения биомасса бентоса здесь составляла доли грамма на 1 м<sup>2</sup>, видовой состав донной фауны был беден, доминировали олигохеты (табл. 3).

Грунтовый комплекс среднего участка представлен серыми песчанистыми илами, заиленной размытой почвой и песками, в том числе заиленными. Серые илы обнаружены только на одной станции. В них содержалось максимальное количество органического углерода, битумоидов и углеводородов, соответственно 33,6, 2,9 и 0,6 мг/г сухого грунта. Превышение валового содержания углеводородов над его биогенной составляющей в 18 раз указывает на довольно высокий уровень загрязненности серых илов нефтью. Это, возможно, привело к элиминации хирономид, хотя обычно серые илы — излюбленное местообитание крупных личинок рода хирономус. Биомасса бентоса была довольно высокой (16,3 г/м<sup>2</sup>) за счет мелких кормовых моллюсков — сфериид при относительно низкой биомассе олигохет (3,6 г/м<sup>2</sup>).

Содержание органических соединений в серых песчанистых илах в среднем в 2—3 раза меньше, чем в серых илах, и от станции к станции изменяется в относительно узких пределах (см. табл. 3). Меньше здесь и уровень загрязненности нефтью ( $У/У_6 = 13$ ), в связи с чем, по-видимому, выше биомасса бентоса, состоящая в основном из кормовых моллюсков. В значительном количестве присутствовали и олигохеты. Биомасса хирономид была в 7 раз ниже, чем олигохет (лишь около 5 % донной фауны). На отдельных станциях, например в районе д. Бармино, несмотря на меньшую загрязненность серых песчанистых илов нефтепродуктами ( $У/У_6 = 7$ ) и значительную общую биомассу бентосных организмов (35 г/м<sup>2</sup>), которую давали в основном высшие ракообразные — гаммариды, хирономиды отсутствовали вовсе, указывая на то, что их биомасса зависит не только от рассматриваемого фактора.

На одной из станций этого же участка водохранилища обнаружен грунт типа размытой почвы (смешанная с илом) с содержанием органических компонентов примерно в 2 раза ниже, чем в сером песчанистом иле, и с более низким уровнем загрязненности. Валовое содержание углеводов (0.12 мг/г) превышало здесь биогенную составляющую в 11 раз, биомасса хирономид составляла 0.4, олигохет — 14, бентоса — 37.5 г/м<sup>2</sup>.

В заиленных песках, существенно менее богатых органическим веществом (в 5 раз) и с несколько повышенным уровнем загрязненности по сравнению с песчанистыми серыми илами, преимущественное развитие получили олигохеты; хирономиды были крайне угнетены (табл. 4).

Степень загрязненности песков этого участка была достаточно высока и близка к уровню, характерному для серых песчанистых илов, общая биомасса бентоса невелика. Характерно, что максимальная биомасса хирономид приурочена к образцам с минимальным уровнем загрязненности нефтью (табл. 4).

По разнообразию типов грунтов нижний участок водохранилища не отличается от среднего.

По усредненным данным, содержание всех органических компонентов в серых илах было немногим меньше, чем аналогичных грунтах среднего участка, на этом фоне выделяются углеводороды, содержание которых почти в 2 раза меньше (см. табл. 4). Биомасса хирономид варьировала в противофазе, а олигохет — в прямом соответствии с колебанием уровня загрязненности проб грунта нефтепродуктами.

В серых песчанистых илах среднее содержание битумоидов и углеводов меньше соответствующих значений, характерных для среднего участка, в 2 раза. Напротив, содержание органического углерода и общая биомасса бентоса больше. Здесь доминировали олигохеты; условия для развития хирономид неблагоприятны — их биомасса была мала (см. табл. 4).

В размытой почве (по сравнению с однотипными донными отложениями среднего участка) превышение биомассы хирономид в 25 раз, возможно, связано с меньшей (в 2 раза) их загрязненностью продуктами нефтяного характера (см. табл. 4).

В заиленных песках (обнаружены только на одной станции) бентосные организмы присутствовали в аномально высоких количествах; как общая биомасса бентоса, так и биомасса основных представителей донной фауны — олигохет и хирономид (соответственно 52, 21.2, 3.7 г/м<sup>2</sup>) была больше, чем в серых илах, несмотря на довольно высокий уровень загрязненности нефтью ( $U/U_0 = 10$ ) при относительно малом содержании органических компонентов ( $C_{орг} = 5.6$ ,  $X = 0.21$  и  $Y = 0.05$  мг/г сухого грунта).

В некоторых пробах песчаных грунтов нижнего участка отсутствовали хирономиды, биомасса олигохет была максимальной в тех пробах, где загрязненность была максимальной (см. табл. 4), но четкой связи между биологическими и химическими показателями не просматривалось.

По усредненным значениям отношений уровень загрязненности нижнего участка несколько ниже, чем среднего, и она не столь значительна чтобы существенно повлиять на распределение бентосных организмов (см. табл. 3).

В целом ложе Чебоксарского водохранилища в незначительной степени затронуто органическими продуктами, генетически связанными с нефтяным загрязнением. Об этом свидетельствуют высокие достоверные значения парных коэффициентов корреляции между содержанием органического углерода, битумоидов и углеводов при низких, хотя также достоверных значениях  $r$  между величинами  $У/С$  и содержанием углеводов в соответствующих грунтах (табл. 5).

Хирономиды плохо переносят присутствие загрязняющих веществ рассматриваемого типа, на что указывает наличие достоверной (при принятом уровне значимости) обратной связи между их биомассой и такими индикаторами, как  $У/С_{орг}$ ,  $У/Х$  и  $У/У_6$  (см. табл. 5). Наличие достоверной отрицательной связи между биомассой общего бентоса и отношениями  $У/С_{орг}$ ,  $Х/С_{орг}$  и  $У/У_6$  означает, что в бентофауне Чебоксарского водохранилища присутствуют и другие представители донной фауны, остро реагирующие на повышение уровня загрязненности нефтепродуктами. В первую очередь, это высшие ракообразные — гаммариды и моллюски — сферииды, среди которых доминировал *Sphaeriastrum rivicola*.

В Рыбинском водохранилище пробы для химического и биологического анализов были собраны в первой половине сентября 1986 г. на 6 станциях Моложского плеса, 28 — Главного, 11 — Волжского и 11 — Шекснинского.

Основными типами донных отложений в профундали являются серые, песчанистые серые, переходные илы и пески. Торфянистые илы, глины и ракушечник занимают незначительную долю площади водохранилища.

Рассматриваемый здесь бентос песков относится только к глубоководным (свыше 3 м) частям водохранилища и не затрагивает литорали, где пески — преобладающий тип грунта.

В грунтовом комплексе Моложского плеса наиболее обогащены органическим веществом песчанистые серые илы, а битумоидами и углеводородами — серые. Несмотря на практическое отсутствие нефтепродуктов, на что указывают низкие усредненные для всего плеса значения отношений  $У/С_{орг}$ ,  $У/Х$ ,  $Х/С_{орг}$  и  $У/У_6$ , он наиболее беден бентосом (табл. 6). В серых илах этого плеса хирономид больше, чем олигохет (по биомассе), в песчанистых илах наблюдается обратная картина. В песках хирономиды не обнаружены, а биомасса олигохет была очень низкой (доли грамма на квадратный метр). Для бентоса и его составных групп характерно отсутствие какой-либо связи с химическими параметрами.

Спектр грунтового комплекса Главного плеса значительно шире. Здесь встречались торфяники, переходные, серые, серые песчанистые илы, заиленные пески и пески. Максимальное содер-

Коэффициенты корреляции между химическими и биологическими показателями грунтов Чебоксарского водохранилища ( $n = 42$ )

Показатель	X	Y	$C_{\text{орг}}$	$Y/C_{\text{орг}}$	$Y/X$	$X/C_{\text{орг}}$	$Y/Y_6$	Хироно- миды	Олиго- хеты	Общий бентос
X	1									
Y	0,80	1								
$C_{\text{орг}}$	0,93	0,75	1							
$Y/C_{\text{орг}}$	0,07	0,34	-0,04	1						
$Y/X$	-0,17	0,23	-0,10	0,57	1					
$X/C_{\text{орг}}$	0,18	0,12	-0,04	0,69	-0,04	1				
$Y/Y_6$	0,07	0,33	-0,04	0,99	0,57	0,69	1			
Хирономиды	-0,16	-0,21	-0,14	-0,40	-0,45	-0,15	-0,40	1		
Олигохеты	0,03	0,17	0,12	-0,09	0,03	-0,19	-0,09	-0,09	1	
Общий бентос	-0,14	-0,11	-0,07	-0,32	-0,04	-0,34	-0,32	0,14	0,19	1

**Химические и биологические показатели грунтов различных плесов  
Рыбинского водохранилища в 1986 г.**

Показатель	Плесы			
	Моложский	Главный	Волжский	Шекснинский
$C_{орг}, \text{ мг/г}$	$\frac{4,7-47}{22,6}$	$\frac{2-456}{121}$	$\frac{2,7-110}{61,6}$	$\frac{15-94,8}{46,9}$
$X, \text{ мг/г}$	$\frac{0,06-1,3}{0,51}$	$\frac{0,07-95,5}{9,4}$	$\frac{0,03-7,1}{2,65}$	$\frac{0,7-5,3}{2,1}$
$У, \text{ мг/г}$	$\frac{0,002-0,05}{0,02}$	$\frac{0,001-1,5}{0,2}$	$\frac{0,01-0,19}{0,12}$	$\frac{0,4-0,27}{0,16}$
$У/C_{орг}, \%$	$\frac{0,04-0,12}{0,07}$	$\frac{0,02-0,48}{0,12}$	$\frac{0,10-0,28}{0,19}$	$\frac{0,08-1,90}{0,49}$
$У/X, \%$	$\frac{1,3-5,0}{3,5}$	$\frac{1,5-5,9}{2,7}$	$\frac{1,7-18,0}{7,2}$	$\frac{2,0-25,6}{8,8}$
$X/C_{орг}, \%$	$\frac{1,2-3,6}{2,2}$	$\frac{0,4-29,6}{5,2}$	$\frac{1,2-7,0}{3,6}$	$\frac{3,0-7,6}{4,7}$
$У/У_6$	$\frac{0,4-1,2}{0,7}$	$\frac{0,2-4,8}{1,2}$	$\frac{1,0-2,8}{1,9}$	$\frac{0,8-19,0}{4,9}$
Хирономиды, $\text{г/м}^2$	$\frac{0-5,2}{2,23}$	$\frac{0-36,7}{3,26}$	$\frac{0-35,0}{12,3}$	$\frac{0,12-34,2}{11,8}$
Олигохеты, $\text{г/м}^2$	$\frac{0,36-7,84}{3,02}$	$\frac{0-21,0}{4,53}$	$\frac{2,08-31,4}{8,47}$	$\frac{0,86-15,5}{5,17}$
Общий бентос, $\text{г/м}^2$	$\frac{0,54-10,6}{5,40}$	$\frac{0-38,9}{8,41}$	$\frac{9,16-41,8}{21,5}$	$\frac{4,6-35,6}{19,2}$

жание органического вещества определялось в торфяниках, а битумоидов и углеводов — в переходном иле. Загрязненность грунтов этого плёса нефтью была относительно низка, только в 8 из 28 исследованных проб валовое содержание углеводов превышало в 1.5—2 раза таковое биогенного происхождения и лишь в одном — в 5 раз (см. табл. 6).

Главный плес бентосом был несколько богаче Моложского. Здесь в серых и серых песчанистых илах преобладали олигохеты, биомасса которых составляла 83 % общей биомассы; в переходных илах доминировали хирономиды — 65 %. В песках бентос был беден, и так же, как в Моложском плесе, резко доминировали олигохеты. По средним данным, для Главного плеса биомасса хирономид составляла 38.8 % общего бентоса, олигохет — 59.9 % (см. табл. 6). На 10 станциях с различными типами грунтов, разным содержанием органического углерода, битумоидов и углеводов хирономиды не были обнаружены, причем 9 из этих станций не были загрязнены нефтью и только на одной (у Рожновского мыса) валовое содержание углеводов существенно (в 5 раз) превосходило ее биогенную составляющую. Однако именно на этой станции было обнаружено неожиданно высокое содержание битумоидов и углеводов, соответственно 95.5 и 1.5 мг/г. Судя по относительному содержанию углеводов в битумоидах (1.6 %), можно полагать, что их основная масса была связана не только с нефтью. В пробах грунта, где отсутствовали хирономиды, обычно и биомасса олигохет была очень низкой, а в торфяниках не обнаруживали даже единичных экземпляров этих видов.

Изложенные факты на качественном уровне говорят об отсутствии какой-либо заметной связи между обилием обитателей дна и органическим веществом в целом и загрязненностью грунтов нефтью. Такой вывод для Моложского и Главного плесов подкрепляется низкими недостоверными парными коэффициентами корреляции между химическими и биологическими параметрами (табл. 7).

В Волжском плесе максимальное содержание органического углерода и углеводов приурочено к переходным илам, минимальное — к пескам. Донные отложения этого плеса ранее, по всей вероятности, постоянно подвергались нефтяному воздействию. В 1982 г. валовое содержание углеводов в них в среднем превосходило биогенную компоненту в 5 раз, а в 1986 г. это отношение снизилось до 2, свидетельствуя об ослаблении уровня загрязненности. Возможно, именно поэтому в 1986 г. Волжский плес впервые стал наиболее богатым бентосом, тогда как ранее это первенство всегда принадлежало Шекснинскому плесу (см. табл. 6). Биомасса бентоса в Волжском плесе с 1984 г. возросла почти в 3 раза, в переходных илах и песках преобладали соответственно хирономиды и олигохеты, а в серых илах доля этих групп была практически равной (40—50 %) [5]. Однако при анализе колебаний биомассы отдельных групп бентосных организмов всегда надо иметь в виду, что они могут быть обусловлены и дру-



Парные коэффициенты корреляции между химическими и биологическими показателями грунтов различных плесов Рыбинского водохранилища в 1986 г.

Показатель	X	Y	C <sub>орг</sub>	Y/C <sub>орг</sub>	Y/X	X/C <sub>орг</sub>	Y/N <sub>6</sub>	Хироно- миды	Олиго- хеты	Общий бентос
------------	---	---	------------------	--------------------	-----	--------------------	------------------	-----------------	----------------	-----------------

Моложский и Главный плесы (n = 36)

X	1									
Y	0,98	1								
C <sub>орг</sub>	0,69	0,74	1							
Y/C <sub>орг</sub>	0,84	0,86	0,5	1						
Y/X	-0,26	-0,20	-0,18	-0,07	1					
X/C <sub>орг</sub>	0,94	0,92	0,53	0,92	-0,32	1				
Y/N <sub>6</sub>	0,84	0,87	0,50	1,0	0,08	0,92	1			
Хирономиды	-0,08	-0,05	-0,07	0,11	0,06	0,03	0,11	1		
Олигохеты	-0,23	-0,23	-0,24	-0,19	-0,13	-0,19	-0,19	0,08	1	
Общий бентос	-0,20	-0,17	-0,19	-0,03	-0,12	-0,08	0,001	0,83	0,47	1

Шекснинский плес (n = 10)

X	1									
Y	0,05	1								
C <sub>орг</sub>	0,89	-0,06	1							
Y/C <sub>орг</sub>	-0,18	0,37	-0,44	1						
Y/X	0,23	0,39	-0,45	0,99	1					
X/C <sub>орг</sub>	0,28	0,27	-0,12	0,71	0,61	1				
Y/N <sub>6</sub>	0,12	0,37	-0,45	1	0,99	0,72	1			
Хирономиды	-0,1	-0,53	0,04	-0,48	-0,47	-0,28	-0,48	1		
Олигохеты	-0,29	0,85	-0,28	0,45	0,49	0,13	0,45	-0,51	1	
Общий бентос	-0,3	0,01	-0,21	-0,04	-0,16	-0,001	-0,04	0,76	0,11	1

гими абиотическими и биотическими факторами. Например, на ст. Молога, несмотря на отсутствие нефтяных углеводородов в донных отложениях, хирономиды не были обнаружены, тогда как олигохеты присутствовали в необычно больших количествах. Возможно, здесь сказалась конкурентная борьба между этими представителями донной фауны за источники пищи и энергии или вылет хирономид.

В Шекснинском плесе максимальное содержание органического углерода и битумоидов было характерно для переходных илов, а углеводородов — для серых песчанистых. По сравнению с другими участками Рыбинского водохранилища этот плес подвергался наиболее интенсивному нефтяному воздействию, на что указывают крайне низкие недостоверные коэффициенты корреляции между содержанием углеводородов и содержанием органического углерода и битумоидов (табл. 7). Уровень загрязненности донных отложений от станции к станции изменялся в очень широком диапазоне значений (24 раза) и в среднем был в 2,5 раза выше, чем в Волжском плесе (см. табл. 6). В составе бентоса преобладали хирономиды. Парные коэффициенты корреляции между их биомассой и отношениями  $У/Х$ ,  $У/С_{орг}$  и  $У/У_6$  были отрицательными и довольно высокими (см. табл. 7). Однако недостаточность выборки (число степеней свободы равно 10) делает эту связь недостоверной и позволяет говорить лишь о тенденции снижения биомассы хирономид с повышением уровня загрязненности нефтью. Напротив, увеличение углеводородной фракции ОВ в грунтах стимулирует развитие олигохет: коэффициенты между индикаторами загрязненности и биомассой положительны. Понятно, что подобное стимулирование имеет определенный предел, который следует еще установить. Наличие отрицательной связи между биомассой хирономид и олигохет (см. табл. 7) косвенно свидетельствует в пользу предположения о существовании конкуренции между этими группами животных [17].

Рассматривая Рыбинское водохранилище в целом, можно констатировать, что загрязненность его ложа продуктами нефтяного происхождения значительно слабее, чем ложа Горьковского и Чебоксарского. На это указывают относительно низкие значения отношений  $У/С$ ,  $У/Х$ ,  $Х/С$  и  $У/У_6$  для большинства его плесов и высокие коэффициенты корреляции между содержанием углеводородов, органическим углеродом и битумоидами (см. табл. 6, 8).

Практически отсутствуют достоверные связи между химическими и биологическими характеристиками грунтов; лишь между биомассой бентоса и относительной величиной содержания углеводородов в битумоидах ( $У/Х$ ) обнаружена слабая положительная достоверная связь, обусловленная, по-видимому, стимулирующим эффектом углеводородов на олигохет (см. табл. 8).

Что касается отдельно взятых биологических параметров, то преимущественное развитие олигохет и хирономид приводит к проявлению естественной экологической связи между ними и общей биомассой бентоса (см. табл. 8).

Парные коэффициенты корреляции между химическими и биологическими показателями грунтов Рыбинского водохранилища в 1986 г. ( $n = 55$ )

Показатель	X	Y	C <sub>орг</sub>	Y/C <sub>орг</sub>	Y/X	X/C <sub>орг</sub>	Y/Y <sub>6</sub>	Хироно- миды	Олиго- хеты	Общий бентос
X	1									
Y	0,95	1								
C <sub>орг</sub>	0,70	0,70	1							
Y/C <sub>орг</sub>	-0,12	0,34	-0,04	1						
Y/X	-0,19	0,02	-0,25	0,79	1					
X/C <sub>орг</sub>	0,91	0,91	0,51	0,33	-0,08	1				
Y/Y <sub>6</sub>	0,12	0,34	-0,04	1	0,79	0,33	1			
Хирономиды	-0,13	-0,07	-0,12	-0,00	0,06	-0,05	0,03	1		
Олигохеты	-0,22	-0,16	-0,25	0,13	0,25	-0,18	0,13	0,05	1	
Общий бентос	-0,24	-0,13	-0,25	0,21	0,30	-0,12	0,21	0,80	0,53	1

Суммируя все сказанное выше, можно заключить, что в исследованных водохранилищах отсутствует достоверная корреляция между общим содержанием органического вещества в грунтах и макрозообентосом. Углеводороды антропогенного (нефтяного происхождения) оказывают неоднозначное воздействие на развитие бентосных организмов: увеличение их содержания приводит к возрастанию общей биомассы в Горьковском и Рыбинском водохранилищах и снижению — в Чебоксарском.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алекин О. Л., Семенова А. Д., Скопинцев Б. А. Руководство по химическому анализу вод суши. Л., 1973.
2. Аринушкина Е. В. Валовый химический анализ почв и грунтов. М., 1949.
3. Баканов А. И. Количественное развитие зообентоса в водохранилищах Советского Союза//ИБВВ АН СССР. 1985. 84 с. Деп. в ВИНТИ. 05.05.1985, № 2968—85.
4. Бекман М. Ю., Мизандронцев М. Б. О связи между распределением бентоса и органическим веществом в осадках//Лимнология придельтовых пространств Байкала. Л., 1971.
5. Бисеров В. И. Макрозообентос Рыбинского водохранилища в 1984 г.//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1987. № 74.
6. Боруцкий Е. В. К вопросу о технике количественного учета донной фауны. 5. Стандартные методы фиксации и количественной обработки озерного бентоса//Тр. лимнол. станции в Косине. М., 1935. Вып. 19.
7. Влияние нефти и нефтепродуктов на морские организмы и их сообщества. Л., 1985. Т. 4.
8. Долженко Г. Д. Грунты водохранилищ бассейна Нижнего Дона и особенности распределения в них зообентоса//III съезд Всесоюз. гидробиол. о-ва: Тез. докл. Рига, 1976. Т. 3.
9. Ершов Ю. В. Содержание углеводов в воде и грунтах оз. Плещеево.//Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983.
10. Ершов Ю. В., Баканов А. И., Бисеров В. И. Выбор индикаторов при оценке влияния нефти на зообентос в природных условиях//XXIX Всесоюз. гидр. совещ.: Тез. докл. Ростов-на-Дону. 1987. Т. 3.
11. Кравцова Л. С., Лезинская И. Ф., Кицук Т. И. Бентофауна на участках нефтегазопрооявления озера Байкал//Гидробиол. журн. 1988. Т. 24, № 5.
12. Миронов О. Г. Нефтяное загрязнение и жизнь моря. Киев, 1973.
13. Миронов О. Г., Миловидова Н. Ю., Кирюхина Н. Л. О предельно допустимых концентрациях нефтепродуктов в донных осадках прибрежной зоны Черного моря//Гидробиол. журн. 1966. Т. 22, № 5.
14. Мирошниченко Н. П. Состояние и степень использования данных кормовых ресурсов рыбами-бентофагами Цимлянского водохранилища//Вопр. ихтиологии. 1979. Т. 19, вып. 4.
15. Митропольский В. И., Бисеров В. И. Многолетняя динамика зообентоса в Горьковском водохранилище//Экология водных организмов Верхневолжских водохранилищ. Л., 1982.
16. Мордухай-Болтовской Ф. Д. Процесс формирования донной фауны в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах//Тр. Ин-та биол. водохр. 1961. Вып. 4(7).
17. Мордухай-Болтовской Ф. Д. О биомассе Белого озера в 1973—1975 гг.//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1978. № 38.
18. Павельева Е. Б., Васильева М. И., Сорокин Ю. И. Микрофлора грунтов и бентос оз. Дальнего (Камчатка)//Гидробиол. журн. 1976. Т. 12, № 5.
19. Соколова В. А., Филимонова З. И. Влияние органических загрязнений на водную фауну Большой губы Онежского озера//Биологические исследования на внутренних водоемах Прибалтики. Минск, 1973.

20. Фауна реки Волги в зоне затопления Чебоксарской ГЭС. Казань, 1980.  
21. Edmonds J. S., Ward J. V. Profundal benthos of a multibasin reservoir in Colorado, USA//Hydrobiologia. 1979. Vol. 63, N 3.  
22. Hilsenhoff W. Z., Norf R. P. Ecology of Chironomidae, Chaoboridae and other benthos in fourteen Wisconsin lakes//Ann. Entomol. Soc. Amer. 1968. Vol. 61, N 5.

УДК 574.583 : 581

**А. А. Былинкина**

## **ИССЛЕДОВАНИЕ ДИНАМИКИ ПОЛИФОСФАТОВ В СЕСТОНЕ КАК ПОКАЗАТЕЛЯ ФОСФОРНОГО РЕЗЕРВА ФИТОПЛАНКТОНА**

Предложен функциональный тест для определения фосфатного дефицита макрокомпонентов фитопланктона, входящих в состав сестона, основанный на ответной реакции организмов накапливать полифосфаты при обогащении среды  $\text{PO}_4^{3-}$ .

Разработанные приемы определения фосфатного дефицита планктонного биоценоза [3] требуют применения радиоактивного изотопа фосфора, что ограничивает их использование при мониторинге водных объектов.

Исследования последних лет с применением  $^{32}\text{P}$  свидетельствуют об исключительно высокой лабильности соединений фосфора в клетках водных организмов [2]. На основании этих исследований можно выделить четыре основных внутриклеточных фосфорных пула планктонной популяции озера: 1) ортофосфаты; 2) соединения фосфора с относительно низкой молекулярной массой, которые включают в себя лабильные полифосфаты с короткой цепью — основная фракция этой группы, фосфоэфиры и нуклеотиды; 3) рибонуклеиновые кислоты (РНК) и 4) органические соединения Р, которым свойственна малая подвижность; к ним относятся липиды, протенны и полифосфаты с высокой молекулярной массой. В сумме фосфор, входящий в состав этой группы, составляет не более 10—15 % внутриклеточного фосфора.

Наиболее активной фазой внутриклеточного обмена фосфора, особенно в условиях, неблагоприятных для роста, является переход ортофосфата в полифосфаты и превращение последних в РНК. В зависимости от обеспеченности планктонной популяции фосфором интенсивность и направленность этих процессов различна [2]. В экспериментах с добавкой  $\text{PO}_4^{3-}$  при остром фосфатном дефиците поглощенные фосфаты мгновенно переходят в соединения с низкой молекулярной массой, в основном в полифосфаты, которые в течение длительного времени (более 20 ч) сохраняются на

---

© А. А. Былинкина

высоком уровне, тогда как при малом дефиците значительная часть образовавшихся лабильных полифосфатов к концу экспозиции (20 ч) переходит в РНК.

Цель настоящей работы — определить фосфорный резерв планктонных популяций по степени накопления полифосфатов в сестоне и увеличения содержания общего фосфора в нем при добавке  $\text{PO}_4^{3-}$ . Определение полифосфатов проводили методом кислотного гидролиза этих соединений до ортофосфатов при  $100^\circ\text{C}$  [1]. Метод не специфичен; на результаты могут оказывать влияние частично гидролизующиеся лабильные органические соединения. Но, поскольку реакция организмов на добавку  $\text{PO}_4^{3-}$  в основном затрагивает фазу образования лабильных полифосфатов, можно полагать, что результаты, полученные этим методом после суточной экспозиции, будут отражать изменение содержания именно этой фракции.

Пробы воды для экспериментов отбирали в мелководной зоне Рыбинского водохранилища вблизи пос. Борок и в глубоководном Центральном плесе в районе ст. Наволок.

В мелководной зоне, защищенной от волнобоя, отбор проб проводили в течение вегетационного периода 1986 г. Для мелководья этого типа характерны относительно большое содержание общего фосфора и высокая интенсивность процессов синтеза и распада органического вещества; обычно первичная продукция превышала или была равна деструкции (табл. 1).

В Центральном плесе пробы воды для опытов отбирали из поверхностного слоя с мая по август 1989 г. Водам этого плеса свойственно сравнительно низкое содержание общего фосфора, высокое отношение  $\text{N}:\text{P}$  и преобладание деструкционных процессов над продукционными (табл. 2). Кроме экспериментов по накоплению полифосфатов в сестоне изучали влияние добавки фосфатов на интенсивность деструкционных процессов. С этой целью определяли БПК<sub>5</sub> в натуральной и фильтрованной воде с добавкой и без добавки  $\text{PO}_4$ .

Исходный объем воды для опыта составлял 5—6 л. Брали 2 колбы, содержащие по 2 л исследуемой воды, в одну из них добавляли  $\text{KN}_2\text{PO}_4$  из расчета фосфора 100 мкг/л, экспонировали при комнатной температуре в защищенном от прямого солнечного света месте. В начале опыта и через сутки определяли концентрацию растворенных реактивных фосфатов в воде и содержание полифосфатов и общего фосфора в сестоне. Сестон собирали посредством фильтрации воды через мембранный фильтр с диаметром пор 2 мкм. Объем воды для фильтрации составлял не более 200 мл и зависел от количества содержащихся в воде взвешенных веществ. Для определения полифосфатов в сестоне осадок на фильтре помещали в пробирку, добавляли 25 мл бидистиллированной воды, 0.5 мл 34 %-ной серной кислоты и выдерживали на кипящей водяной бане в течение 30 мин, поддерживая постоянный объем добавкой бидистиллята. После охлаждения пробу количест-

Некоторые характеристики качества воды мелководной зоны Рыбинского водохранилища в 1986 г.

Дата	Темпера- тура, °C	Взвесь, мг/л	Цветность, °Pt-Co шк.	Щелочность, ммоль/л	pH	PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup>	Р <sub>общ</sub>		Продукция	Деструкция	П/д
							Р мкг/л				
							O <sub>2</sub> мг/(л·сут)				
13/V	11,0	12,0	53	1,20	9,55	3	76		1,40	1,28	1,1
20/V	12,5	9,5	50	1,19	8,40	13	78		1,64	0,51	3,2
3/VI	20,3	4,8	55	1,31	9,40	2	70		0,87	2,35	0,4
17/VI	17,0	16,8	55	1,43	8,20	2	88		1,76	0,87	2,1
8/VII	20,0	12,5	50	1,46	8,35	10	90		1,46	1,16	1,3
21/VII	19,5	9,7	45	1,56	8,91	5	73		0,86	0,83	1,0
4/VIII	22,0	14,0	55	1,64	8,80	4,5	84		1,79	1,26	1,4
23/IX	8,1	29,5	45	2,54	7,90	10	144		4,40	0,88	5,0
14/X	3,0	16,7	53	2,86	8,25	6	70		2,63	1,01	2,6

венно переносили в мерную колбу вместимостью 50 мл, доводили объем до метки и определяли ортофосфаты стандартным методом [1]. Следует отметить, что при фильтрации 200 мл воды происходило концентрирование фосфора полифосфатов и общего фосфора в сестоне в 4 раза, что существенно повышало достоверность результатов. При определении полифосфатов в сестоне расхождение результатов параллельных проб колебалось в пределах 0—0.5 мкг/л (по фосфору), что соответствовало отклонению от среднего 0—4 %.

Содержание общего фосфора в сестоне устанавливали следующим образом: в сухую пробирку добавляли  $\approx 0.5$  г персульфата, затем помещали в нее фильтр с осадком, заливали 25 мл бидистиллированной воды, добавляли 0.5 мл 34 %-ной серной кислоты и выдерживали в кипящей водяной бане в течение 1.5 ч, поддерживая постоянный объем. После охлаждения определяли концентрацию ортофосфатов. Расхождение результатов параллельных проб составляло 0—1.5 мкг/л (по фосфору) или 0—7.8 % от среднего.

**Мелководье в районе Борка.** В экспериментах с добавкой фосфатов во все сроки наблюдений в конце экспозиции произошло увеличение содержания общего фосфора в сестоне с размером частиц более 2 мкм (табл. 3). В большинстве проб оно заметно превосходило количество поглощенных фосфатов, т. е. наблюдается их уменьшение в воде. Это, по-видимому, обусловлено тем, что содержание  $\text{PO}_4^{3-}$ , помимо добавки, пополнялось фосфатами, образовавшимися за время экспозиции в результате микробного распада растворенного органического вещества. Максимальное несоответствие между увеличением содержания фосфора в сестоне и поглощенными фосфатами имело место 3 июля, когда деструкция почти в 3 раза превосходила первичную продукцию (см. табл. 3).

Внутриклеточная трансформация поглощенных фосфатов в разные сроки наблюдений была различна. В мае и начале июня прибавка полифосфатов была незначительной (табл. 4); увеличение общего фосфора в сестоне в основном произошло за счет стойких органических соединений (табл. 5). Это позволяет полагать, что образующиеся полифосфаты во время экспозиции трансформировались в органические соединения, главным образом в РНК. Такой ход превращений имеет место при отсутствии дефицита. В середине июня—июле количество полифосфатов в сестоне существенно возросло (см. табл. 4). В этот период превращение поглощенных фосфатов в макрофитопланктоне шло по линии накопления полифосфатов без перехода в стойкие органические соединения (табл. 5). Особенно высокий уровень полифосфатов (70 % общего фосфора в сестоне) в конце экспозиции, свидетельствующий об остром дефиците Р, наблюдался в пробе от 17 июня. В это время первичная продукция в 2 раза превышала деструкцию (см. табл. 1); дальнейшему развитию фитопланктона препятствовало низкое содержание минерального фосфора.



# Некоторые характеристики качества воды Центрального

Дата	Темпе- ратура, °C	Взвесь, мг/л	Цвет- ность, °Pt-Co шк.	Щелоч- ность, ммоль	pH	PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup>	P <sub>общ</sub>
						Р мкг/л	
5/V	7,0	3,2	60	1,98	7,55	12	34
6/VI	18,0	5,0	53	1,80	8,04	11	36
23/VI	22,2	6,0	62	1,80	7,58	< 2	40
4/VII	21,8	4,2	45	1,75	8,25	< 2	24
21/VII	20,9	4,9	45	1,76	8,10	< 2	35
1/VIII	22,8	6,0	45	1,72	8,56	< 2	25
15/VIII	19,0	25,5	50	1,76	8,20	< 2	49

В начале августа напряженность в фосфорном бюджете фитопланктона спала, часть полифосфатов в конце экспозиции перешла в органические соединения (накапливается РНК), первичная продукция увеличилась до 1,79 мг/л (по кислороду) (см. табл. 1, 4, 5). Второй максимум накопления полифосфатов наблюдался в пробе от 23 сентября, но относительное содержание полифосфатов в сестоне увеличилось всего лишь на 9 %, что, вероятно, может служить показателем умеренного фосфатного дефицита планктонной популяции. Наконец в период осенней турбулентности при

Таблица 3

Изменение содержания общего фосфора в сестоне мелководья  
и концентрации PO<sub>4</sub><sup>3-</sup> в воде за время экспозиции, мкг/л (по фосфору)

Дата	С добавкой PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup>				Без добавки PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup>			
	Исход- ное	Через сутки	При- бавка	Измене- ние PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup> в воде	Исход- ное	Через сутки	При- бавка	Измене- ние PO <sub>4</sub> <sup>3-</sup> в воде
13/V	22,0	28,0	6,0	-18,0	17,5	19,0	1,5	-0,5
20/V	32,0	54,0	22,0	-5,0	28,0	28,0	0	-1,0
3/VI	21,0	48,0	27,0	-2,0	20,3	21,0	0,7	-
17/VI	62,0	80,0	18,0	-24,0	56,0	50,0	6,0	0,5
8/VII	56,0	61,5	5,5	0	49,2	50,0	0,8	0
21/VII	43,5	51,5	8,0	-1,0	41,3	43,5	2,2	0
4/VIII	57,5	77,5	20,0	-7,0	52,0	62,0	10	-4,0
23/IX	100,0	122,0	22,0	-3,0	85,0	78,0	-7,0	3,0
24/X	56,0	65,0	9,0	5,0	55,0	52,0	-3,0	1,0

плеса Рыбинского водохранилища в 1989 г.

$\text{NO}_3^-$	$\text{NH}_4^+$	$\text{N}_{\text{общ}}$	$\frac{\text{N}_{\text{общ}}}{\text{P}_{\text{общ}}}$	$\text{БПК}_5$ , $\text{O}_2$ мг/л	Продук- ция	Дест- рукция	П/Д
N мг/л					$\text{O}_2$ мг/(л·сут)		
0,63	0,05	1,02	30	1,62	—	—	—
0,41	0,13	1,01	28	1,16	0,22	0,80	0,28
0,37	0,09	1,15	29	2,32	0,12	0,55	0,22
0,42	0,05	0,96	40	1,04	0,37	0,31	1,19
0,32	0,10	1,20	34	1,43	0,15	0,40	0,38
0,04	0,05	0,86	34	1,91	0,38	0,69	0,55
0,06	0,25	1,49	30	1,87	0,46	0,46	1,00

снижении температуры до  $3^\circ\text{C}$  наблюдались все признаки отсутствия фосфатного дефицита: минимальное увеличение полифосфатов в конце экспозиции и образование стойких органических соединений (см. табл. 4, 5).

Внутриклеточная трансформация соединений фосфора в организмах сестона без добавки фосфатов в основном соответствовала направленности процессов в опытах с добавками  $\text{PO}_4^{3-}$  (см. табл. 3), в частности, происходило увеличение процентного содер-

Таблица 4

Изменение содержания фосфора полифосфатов в сестоне мелководья за время экспозиции

Дата	С добавкой $\text{PO}_4^{3-}$						Без добавки $\text{PO}_4^{3-}$					
	Исходное		Через сутки		Прибавка		Исходное		Через сутки		Прибавка	
	P мг/л	% от P сестона	P мг/л	% от P сестона	P мг/л	% от P сестона	P мг/л	% от P сестона	P мг/л	% от P сестона	P мг/л	% от P сестона
13/V	18,0	82	20,0	71	2,0	—11	16,0	91	16,0	84	0	—7
20/V	19,0	59	26,0	48	7,0	—11	27,0	96	26,0	93	—1,0	—3
3/VI	18,5	88	19,0	40	0,5	—48	16,3	80	12,5	59	—3,8	—21
17/VI	28,5	46	56,5	71	28,0	25	27,0	48	27,5	55	0,5	7
8/VII	24,0	43	34,5	56	10,5	13	19,6	40	21,0	42	1,4	2
21/VII	19,0	44	31,5	61	12,5	17	16,0	39	18,2	42	2,2	3
4/VIII	34,7	60	47,5	61	13,0	1	33,0	64	35,0	57	2,0	—7
23/IX	51,0	51	73,0	60	22,0	9	41,0	48	42,0	54	1,0	6
24/X	31,0	66	40,0	62	3,0	—4	35,0	64	36,0	69	1,0	5

жания полифосфатов в сестоне. Однако изменения содержания полифосфатов за время экспозиции в большинстве проб находились на уровне чувствительности метода определения.

Итак, анализ данных по интенсивности накопления полифосфатов в сестоне мелководной зоны свидетельствует о том, что в отдельные периоды планктонный фитоценоз испытывает фосфатный

Таблица 5

**Изменение содержания стойких соединений фосфора в сестоне мелководья за время экспозиции, мкг/л (по фосфору)**

Дата	С добавкой $\text{PO}_4^{3-}$			Без добавки $\text{PO}_4^{3-}$		
	Исходное	Через сутки	Прибавка	Исходное	Через сутки	Прибавка
13/V	4,0	8,0	4,0	1,5	3,0	1,5
20/V	13,0	28,0	15,0	1,0	2,0	1,0
3/VI	2,5	29,0	26,5	4,0	8,5	4,5
17/VI	33,5	23,5	—10,0	29,0	22,5	—6,5
8/VII	32,0	27,0	—5,0	29,6	29,0	—0,6
21/VII	24,5	20,0	—4,5	25,3	25,3	0
4/VIII	22,8	30,0	7,2	19,0	27,0	8,0
23/IX	49,0	49,0	0	44,0	36,0	—8,0
14/X	19,0	25,0	6,0	20,0	16,0	—4,0

дефицит, но эти периоды, по-видимому, редки и непродолжительны. Высокое содержание общего фосфора и обогащение фосфатами вод побережья обусловлены рядом биотических и абиотических факторов. Активные микробиальные процессы способствуют регенерации фосфатов. Немаловажная роль принадлежит и ферментативному расщеплению органических фосфорсодержащих соединений свободными энзимами фосфатазной группы. Важнейшим источником минерального фосфора служат донные отложения (выделение в результате восстановительных процессов в анаэробных условиях; вытеснение фосфатных ионов гидроксильными при лигандном обмене в микроразонах грунта с pH 8,5—9; десорбция фосфатов с иловых частиц, поступивших в воду при взмучивании донных отложений под воздействием ветра).

**Центральный плес Рыбинского водохранилища в районе ст. Наволок.** В начале вегетационного периода и примерно до середины июня глубоководная часть Центрального плеса заполнена зимними трансформированными водами, которые затем смешиваются с изменившими свои физико-химические свойства обедненными фосфором весенними водами. Этот процесс хорошо прослеживается по главному компоненту солевого состава — бикарбонатному иону (снижение щелочности от весны к лету — табл. 2). Длительный отстой способствует снижению содержания взвесей и общего фосфора, значительная часть которого связана с твердой фазой. Как

**Изменение содержания общего фосфора в сестоне пелагиали  
и концентрации  $\text{PO}_4^{3-}$  в воде за время экспозиции, мкг/л фосфора**

Дата	С добавкой $\text{PO}_4^{3-}$				Без добавки $\text{PO}_4^{3-}$			
	Исход- ное	Через сутки	При- бавка	Измене- ние $\text{PO}_4^{3-}$ в воде	Исход- ное	Через сутки	При- бавка	Измене- ние $\text{PO}_4^{3-}$ в воде
5/V	17,0	28,0	11,0	1,0	17,0	17,0	0	-1,0
6/VI	19,0	22,5	3,5	-15,5	16,5	17,0	0,5	0
23/VI	25,5	27,5	2,0	-2,0	21,5	23,0	1,5	0
4/VII	11,0	13,8	2,8	-8,0	10,5	10,0	-0,5	0
21/VII	14,7	27,5	12,8	-10,0	14,5	16,8	2,5	0
2/VIII	18,3	37,5	19,2	-30,0	14,2	15,6	1,4	0
15/VIII	40,5	50,0	9,5	-12,5	36,5	36,0	-0,5	2,0

отмечалось выше, для вод плеса характерно преобладание деструкционных процессов над продукционными.

В экспериментах с добавками фосфатов общее содержание фосфора в сестоне пелагиали возрастало, но в отличие от опытов с водой литоральной зоны эта прибыль почти во всех пробах была меньше количества поглощенных из воды фосфатов (табл. 6). Это свидетельствует об активном потреблении фосфатов бактериопланктоном, заметно превышающем поступление  $\text{PO}_4^{3-}$  в результате микробиальной деструкции органического вещества. В пользу высокой интенсивности микробиальных процессов говорит и заметное снижение фосфора в стойких органических соединениях сестона при одновременном увеличении в его составе фракции полифосфатов (табл. 7, 8). Накопление полифосфатов в сестоне без

Таблица 7

**Изменение содержания фосфора полифосфатов в сестоне пелагиали  
за время экспозиции**

Дата	С добавкой $\text{PO}_4^{3-}$						Без добавки $\text{PO}_4^{3-}$					
	Исходное		Через сутки		Прибавка		Исходное		Через сутки		Прибавка	
	Р мкг/л	% от Р сестона	Р мкг/л	% от Р сестона	Р мкг/л	% от Р сестона	Р мкг/л	% от Р сестона	Р мкг/л	% от Р сестона	Р мкг/л	% от Р сестона
5/V	9,5	56	28,0	100	18,5	44	9,0	53	17,0	100	8,0	47
6/VI	6,0	32	12,5	56	6,5	24	5,0	30	9,0	53	4,0	23
23/VI	13,0	51	20,0	73	7,0	22	12,5	58	13,4	58	0,3	0
4/VII	5,4	49	12,0	87	6,6	38	5,0	48	5,0	50	0	2
21/VII	8,7	59	14,2	52	5,5	-7	8,1	56	10,7	64	2,6	8
2/VIII	12,6	68	28,4	76	15,8	8	8,4	59	8,4	53	0	-6
15/VIII	12,7	31	31,7	63	19,0	32	12,0	33	13,0	36	1,0	3

одновременного увеличения стойких органических соединений фосфора почти во всех пробах позволяет предположить перманентный фосфатный дефицит макрокомпонентов планктонного фитоценоза. Уровень дефицита в значительной степени зависит от метеорологических условий. Усиление гидродинамической активности под воздействием ветра способствует поступлению фосфора из придонного слоя, обогащенного этим элементом. Такое увеличение кон-

Таблица 8

Изменение содержания стойких органических соединений фосфора в сестоне пелагиали за время экспозиции, мкг/л фосфора

Дата	С добавкой $\text{PO}_4^{3-}$			Без добавки $\text{PO}_4^{3-}$		
	Исходное	Через сутки	Прибавка	Исходное	Через сутки	Прибавка
5/V	7,5	0	—7,5	8,0	0	—8,0
6/VI	13,0	10,0	—3,0	11,5	8,0	—3,5
23/VI	12,5	7,5	—5,0	9,0	9,6	0,6
4/VII	5,6	1,8	—3,8	5,5	5,0	—0,5
21/VII	6,0	13,3	7,3	6,4	6,1	—0,3
2/VIII	5,8	9,2	3,3	5,8	7,3	1,5
15/VIII	27,8	18,3	—9,5	24,5	23,0	—1,5

центрации фосфатов в фотическом слое, по-видимому, предшествовало отбору пробы 21 июля 1989 г. В эксперименте с этой пробой небольшое накопление полифосфатов в сестоне к концу экспозиции сопровождалось и увеличением стойких органических соединений (см. табл. 7, 8).

Одним из факторов, обуславливающих более высокую интенсивность деструкционных процессов по сравнению с продукционными, является способность бактерий поглощать фосфаты при очень низком их содержании, при котором  $\text{PO}_4^{3-}$  недоступно для многих видов водорослей. Так, выполненные ранее опыты по поглощению радиоактивного фосфора во времени показали, что извлечение  $^{32}\text{PO}_4^{3-}$  фитопланктоном (более 2 мкм) активно происходит в начале опыта и, постепенно снижаясь, выходит на асимптотический уровень, тогда как высокая скорость поглощения микроорганизмами (менее 0.5 мкм) сохраняется в течение длительного периода.

Влияние добавки фосфатов на интенсивность фотосинтетических и деструкционных процессов проявляется различно. Отмечена тенденция к снижению скорости фотосинтеза (табл. 9), которое, судя по результатам экспериментов с сестоном, сопровождается накоплением макроэргических соединений фосфора (см. табл. 7). Скорость микробного распада органического вещества под воздействием добавленных фосфатов может как возрастать, так и снижаться, однако соотношение скоростей синтеза и распада (Ф/Д) органического вещества почти во всех опытах снижается

**Влияние добавки фосфатов на интенсивность продукционно-деструкционных процессов в воде Центрального плеса**

Дата	Фотосинтез, $O_2$ мг/(л·сут)			Деструкция, $O_2$ мг/(л·сут)			Ф/Д		
	Без до- бавки $PO_4^{3-}$	С до- бавкой $PO_4^{3-}$	Влия- ние до- бавки	Без до- бавки $PO_4^{3-}$	С до- бавкой $PO_4^{3-}$	Влия- ние до- бавки	Без до- бавки $PO_4^{3-}$	С до- бавкой $PO_4^{3-}$	Влия- ние до- бавки
6/VI	0,22	0,36	0,14	0,80	1,10	0,30	0,27	0,33	0,06
23/VI	0,12	0,06	—0,06	0,55	0,45	—0,10	0,22	0,13	—0,09
4/VII	0,37	0,24	—0,13	0,31	0,37	0,06	1,19	0,65	—0,54
21/VII	0,15	0,13	—0,02	0,40	0,49	0,09	0,37	0,27	—0,10
2/VIII	0,38	0,18	—0,20	0,69	0,62	—0,07	0,55	0,29	—0,26
15/VIII	0,46	0,43	—0,03	0,46	0,43	—0,03	1,00	1,00	0

(см. табл. 9). Следует отметить, что при суточной экспозиции изменение содержания кислорода под влиянием фосфатов было незначительным, находящимся часто на уровне чувствительности метода — 0,02—0,07 мг/л (см. табл. 9).

Более надежные данные о влиянии добавок  $PO_4^{3-}$  на процессы биохимического распада органического вещества получены в опытах по БПК<sub>5</sub> (табл. 10). Все эксперименты такого рода можно разделить на две группы: 1) когда значения БПК<sub>5</sub> натуральной воды снижались, а фильтрованной незначительно увеличивались, 2) значения БПК<sub>5</sub> как натуральной, так и фильтрованной воды к концу экспозиции увеличались. Сопоставляя эти данные с результатами экспериментов по накоплению полифосфатов, можно видеть, что снижению интенсивности биохимического потребления  $O_2$  соответствовало максимальное увеличение полифосфатов в сес-

Таблица 10

**Влияние добавки фосфатов на биохимическое потребление кислорода (БПК<sub>5</sub> при 20 °С, мг/л) в воде Центрального плеса**

Дата	БПК <sub>5</sub> натуральной воды			БПК <sub>5</sub> фильтрованной воды		
	Без добавки $PO_4^{3-}$	С до- бавкой $PO_4^{3-}$	Влияние добавки	Без добавки $PO_4^{3-}$	С до- бавкой $PO_4^{3-}$	Влияние добавки
6/V	1,62	1,41	—0,21	0,89	1,16	0,27
6/VI	1,16	1,78	0,62	1,16	1,56	0,40
23/VI	2,32	2,14	—0,18	1,50	1,20	—0,30
4/VII	1,04	0,92	—0,12	0,55	0,67	0,12
21/VII	1,43	1,55	0,12	1,30	1,53	0,23
2/VIII	1,91	2,22	0,31	1,50	1,81	0,31
15/VIII	1,87	1,19	—0,68	1,09	1,21	0,12
14/IX	1,80	1,25	—0,55	0,87	0,94	0,07

тоне, а при увеличении БПК<sub>5</sub> накопление полифосфатов было значительно меньше (табл. 11).

Приведенные материалы позволяют высказать предположение о том, что при остром фосфатном дефиците макрокомпонентов фитопланктона происходит подавление активности бактериальной микрофлоры, обусловленное, по-видимому, токсическими выделениями водорослей в окружающую среду, способными проникать

Таблица 11

Изменение БПК<sub>5</sub> (мг/л) и накопление полифосфатов (%) в сестоне под воздействием добавок  $\text{PO}_4^{3-}$

Дата	Изменение БПК <sub>5</sub> воды		Накопление полифосфатов в сестоне
	натуральной	фильтрованной	
5/V	—0,21	0,27	44
4/VII	—0,12	0,12	38
15/VIII	—0,68	0,12	32
6/VI	0,62	0,40	24
21/VII	0,12	0,23	—7
2/VIII	0,31	0,31	8

через мембранный фильтр и попадать в фильтрованную воду; при умеренном дефиците или в случае его отсутствия добавка  $\text{PO}_4^{3-}$  повышает интенсивность микробного распада органического вещества. Учитывая малочисленность данных, высказанное положение требует дополнительных исследований.

**Заключение.** При разработке подходов к регулированию и управлению процессом евтрофирования водных экосистем одной из главных задач является выявление ведущего фактора, контролирующего развитие фитопланктона. Предлагаемый функциональный тест для определения фосфатного дефицита макрокомпонентов фитопланктона, входящих в состав сестона, основан на ответной реакции организмов накапливать полифосфаты при обогащении среды ортофосфатом. Степень накопления и направленность внутриклеточного превращения соединений фосфора зависит от обеспеченности организмов фосфором. Показателем острого фосфатного дефицита служит интенсивное накопление лабильных полифосфатов без перехода их в стойкие органические соединения к концу суточной экспозиции.

В мелководной прибрежной зоне Рыбинского водохранилища, несмотря на в целом высокое содержание в воде общего и фосфатного фосфора, в отдельные периоды фитопланктон дефицитен по фосфору.

Недостаточная обеспеченность фосфором глубоководной части Центрального плеса водохранилища, водам которой свойственны низкие концентрации  $\text{PO}_4^{3-}$  (см. табл. 2), подтверждается и резуль-

татами применения предлагаемого теста. Однако напряженность фосфорного бюджета фитопланктона пелагиали эпизодически может снижаться в результате повышения гидродинамической активности водных масс и подтока фосфора из природных слоев.

Изучение влияния добавок  $\text{PO}_4^{3-}$  на интенсивность процесса распада легкоусвояемого органического вещества ( $\text{БПК}_5$ ) позволяет высказать предположение о наличии связи между функциональным состоянием организмов фитопланктона и активностью бактериопланктона. При остром фосфатном дефиците водорослей интенсивность бактериального окисления органического вещества, несмотря на обогащение среды фосфатами, снижается.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Руководство по химическому анализу вод суши. Л., 1973.
2. Lean D. R. S., Cuhel R. L. Subcellular phosphorus kinetics for lake Ontario plankton//Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1987. Vol. 44, N 12.
3. Lean D. R. S., Pick F. R. Photosynthetic response of lake plankton to nutrient enrichment: a test for nutrient limitation//Limnol. Oceanogr. 1981. Vol. 26, N 6.

УДК 556.114.08

*Н. А. Трифонова, Н. В. Васильева*

### ОЦЕНКА СОДЕРЖАНИЯ ФОСФОЭФИРОВ И ИХ ФЕРМЕНТАТИВНОЙ ДЕСТРУКЦИИ В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Показано, что в водоеме энзимная регенерация фосфатов из органических соединений, обладающих фосфоэфирной связью, является важным источником усвояемых гидробионтами форм фосфора. Дана оценка содержания и скорости ферментативного гидролиза этих соединений.

В периоды интенсивного развития водорослей концентрации ортофосфатов могут достигать крайне низкого уровня — вплоть до аналитического нуля. В это время почти весь фосфор в водной массе входит в состав взвешенных веществ или представлен растворенными органическими соединениями.

В Рыбинском водохранилище концентрация фосфатов в водной массе и поступление их с водосбора могут обеспечить лишь небольшую часть общей потребности гидробионтов в этом элементе (табл. 1). Средневзвешенные концентрации  $\text{PO}_4^{3-}$  в водохранилище в разные годы составляли 7—30 мкг/л (по фосфору) [2, 3, 5, 6, 9]. Запас их во всем водоеме, рассчитанный на основе данных об объеме водных масс различных плесов и средних для каждого сезона концентраций в них фосфатов, составлял 305—762 т Р.

---

© Н. А. Трифонова, Н. В. Васильева



**Обеспеченность минеральным фосфором фито- и бактериопланктона  
в Рыбинском водохранилище**

Показатель	Среднегодовые значения		Литературный источник
	минимум — максимум	среднее	
Продукция, С тыс. т			
фитопланктон	86—510	346	[5]
бактериопланктон	87—231	136	[5]
сумма	—	482	
С/Р			
фитопланктон	28—96	54	[2]
бактерии	—	18	[7]
Фосфор в продуцируемой био- массе, тыс. т <sup>1</sup>			
фитопланктон	1,59—9,44	6,41	
бактерии	4,83—12,83	7,56	
сумма	6,42—22,27	13,97	
Фосфатный фосфор в водоеме, Р т			
наличие в водной массе	305—762	457	[3, 5, 6, 9], дан- ные авторов
поступление в течение года с речным стоком	508—771	658	статья [2, 3, 5, 8, 9], данные авторов
из других источников	396—514	497	статья
сумма	1209—2047	1612	[4, 12, 13]
Обеспеченность продуцируемой биомассы			
фосфатами, %	5,4—31,9	11,5	

<sup>1</sup> Фосфор в продуцируемой биомассе рассчитан на основе данных по про-  
дукции (С) и отношению С/Р, приведенных в настоящей таблице.

Поступление фосфатов в водоем можно ориентировочно оценить по приходным элементам баланса общего фосфора и доле  $\text{PO}_4^{3-}$  в его составе. В речном стоке среднее количество фосфатов составляет приблизительно 27—34 %  $\text{P}_{\text{общ}}$ . При составлении баланса общего фосфора в Рыбинском водохранилище [8] для оценки поступления фосфатов из донных отложений были использованы данные, полученные экспериментально авторами настоящей статьи для илов Ивановского и Угличского водохранилищ и опубликованные в работе [12]. При этом они были распространены на всю площадь илистых отложений Рыбинского водохранилища, независимо от мощности и характера илов, что не вполне корректно: эксперименты проводились с довольно мощными отложениями русловой части водохранилищ, что существенно влияет на интенсивность поступления биогенных элементов из илов в воду [10]. Кроме того, исследования, проведенные на Рыбинском водохранилище, свидетельствуют, что в его илистых отложениях содержа-

ние общего фосфора в 2—3 раза ниже, чем в Ивановском; меньше и концентрации фосфатов в поровых растворах поверхностного слоя (0.5 см) илов: соответственно 262—115 и 545—207 мкг/л (по фосфору). Учитывая эти особенности седиментов, полученные нами ранее экспериментальные данные при использовании их в расчетах для Рыбинского водохранилища следует уменьшить в 2—3 раза.

Можно считать, что количество фосфатов, поступающих в водную толщу в результате весьма интенсивных абразионных процессов, невелико. По нашим данным, в грунтах водохранилища и почвах прилегающей к нему территории водорастворимые фосфаты составляют незначительную часть  $P_{\text{общ}}$ : 0.2—6.5 % (чаще всего около 1.5 %), и принятое нами для расчетов значение, равное 3 %, вероятно, даже несколько завышено.

Таким образом, по ориентировочным расчетам, фосфатный фосфор, имеющийся в водоеме и поступающий в него в течение года с речным стоком, атмосферными осадками, сточными водами, из донных отложений и за счет абразионных процессов, составляет примерно 1.21—2.05 тыс. т, в среднем 1.61 тыс. т (см. табл. 1).

Параллельно балансовым расчетам мы пытались оценить фосфатный бюджет, основываясь на концентрации фосфатов в водоеме и степени его проточности и используя при этом эмпирическую модель Фолленвейдера в модификации Диллона и Кирчнера [15]. Согласно последней, коэффициент удержания фосфора в Рыбинском водохранилище в соответствии с его морфометрическими и гидрологическими параметрами равен 0.64 [4]. Довольно неожиданно полученные результаты оказались сходными с результатами прямых балансовых расчетов: суммарное количество фосфатов составило 1.14—2.84 тыс. т, в среднем 1.7 тыс. т Р.

Количество фосфатов в водоеме и поступление в него сопоставили с содержанием фосфора в биомассе, продуцируемой в течение года фитопланктоном и бактериями (см. табл. 1). Данные о продукции фитопланктона и бактерий заимствованы из работ сотрудников лаборатории микробиологии ИБВВ РАН [5]. При расчете содержания фосфора в биомассе фитопланктона использованы результаты определения Р в сестоне, проведенные А. А. Былинкиной на Рыбинском водохранилище в периоды массового развития диатомовых и синезеленых водорослей с учетом участия их в создании первичной продукции [2]. Содержание фосфора в бактериальной биомассе принято равным 2 % сухой массы [7].

Сопоставление показало, что фосфаты, содержащиеся в водной массе Рыбинского водохранилища и поступающие в водоем, обеспечивают лишь небольшую часть общей потребности гидробионтов в фосфоре. Вероятно, в других водоемах ситуация аналогична. Одним из путей пополнения запасов усвояемого фосфора является энзимная регенерация фосфатов из фосфорорганических соединений. Далеко не все из них могут быть подвергнуты фосфатазному гидролизу и выделять фосфор в доступной для водных организмов форме. Определение содержания соединений, обладающих фосфо-

эфирной связью и способных подвергаться гидролизу природными ферментами с отщеплением  $\text{PO}_4^{3-}$ , а также оценка скорости этого процесса — одна из основных проблем изучения круговорота данного элемента в водоеме.

Для анализа доступных морскому фитопланктону фосфорорганических соединений Солорзано и Стрикланд [Цит. по: 16] предложили метод, основанный на использовании энзиматической активности препарата бактериальной (*Escherichia coli*) щелочной фосфатазы, высшей квалификации. Этим методом должны определяться фосфаты сахаров и другие монофосфорные эфиры, а также, возможно, некоторые фракции линейных неорганических полифосфатов, содержащихся в природных водах. Мы пытались применить этот метод в наших исследованиях. Для Горьковского водохранилища в 1981 г. были получены следующие результаты:

Дата	Район наблюдений	$\text{P}_{\text{общ}}$	$\text{PO}_4^{3-}$	Фосфоэфиры	
		Р мкг/л		Р мкг/л	% $\text{P}_{\text{нр}}$
21/V	Волга ниже г. Ярославля	68	11	11	19
23/V	Ниже г. Костромы	73	13	2	3
25/V	Устье р. Немды	78	35	0	0
26/V	У г. Юрьевца	60	22	—6	—

Однако препараты фосфатазы, которыми мы располагали, содержали очень большое количество фосфатов и обладали низкой удельной активностью, что серьезно осложняло выполнение определений и вызывало сомнения в достоверности получаемых данных: высокий фосфатный фон мешает определению сравнительно низких концентраций гидролизованых фосфатов и может быть причиной получения парадоксальных значений. Кроме того, большие концентрации  $\text{PO}_4^{3-}$  могут ингибировать процесс фосфатазного гидролиза.

Хруст с соавторами [14] в 1986 г. предложил метод определения фосфоэфиров (ФЭФ), основанный на фосфатазном гидролизе их энзимами, содержащимися в природной воде, в присутствии хлороформа. Авторы данного метода при сравнении его с методом Солорзано и Стрикланда для проб с низким содержанием фосфатов [ $<25$  мкг/л (по фосфору)] получили близкие значения. Однако при более высоком содержании  $\text{PO}_4^{3-}$  метод с применением природных фосфатаз дал более высокие результаты. Авторы объясняют этот феномен ингибированием фосфатами фермента из *E. coli*, используемого в ходе анализа по Солорзано и Стрикланду. Нам представляется, что природными фосфатазами энзиматический гидролиз осуществляется более полно, поскольку имеющиеся

в водоеме фосфорорганические вещества подвергаются действию не только щелочной фосфатазы, но всего комплекса фосфогидролаз, содержащихся в природной воде. Полученные таким методом результаты должны более правильно отражать доступность для водных организмов органических соединений Р, для расщепления и использования которых экосистема выработала соответствующие механизмы. Этот метод с некоторыми изменениями применен нами для анализа фосфоэфиров, растворенных в воде Рыбинского водохранилища и его притоков. Был принят следующий ход анализа.

Пробу свежееотобранной воды фильтровали через мембранный фильтр «Владипор» (НПО «Тасма») с размером пор 0.45 мкм, измеряли концентрацию фосфатов и 200 мл фильтрата помещали в склянку темного стекла с притертой пробкой. Для поддержания стабильности среды добавляли 2 мл 1 М Трис-буфера, для сохранения стерильности — 10 мл чистого хлороформа, затем хорошо взбалтывали. Смесь инкубировали в темноте при температуре 20 °С, периодически отбирая часть пробы и измеряя концентрацию  $\text{PO}_4^{3-}$ . Инкубацию продолжали до тех пор, пока концентрация фосфатов не достигала постоянного значения. Разность между концентрацией минерального фосфора после инкубации и исходным его содержанием соответствовала содержанию фосфоэфиров. Следует отметить, что необходима тщательная подготовка к работе мембранных фильтров. С этой целью замачивали их в дистиллированной воде, затем обрабатывали слабой ( $\sim 0.05$  н) соляной кислотой, несколько раз доводили до кипения в дистиллированной воде, каждый раз меняя дистиллят, и, наконец, 2—3 раза — в бидистиллате. Периодически проводили проверку фильтров, хлороформа и Трис-буфера на отсутствие загрязненности их фосфатами.

Этот же принцип использован нами для разработки методики определения ферментативно гидролизуемых фосфорорганических соединений в составе взвешенных веществ. Через мембранный фильтр, подготовленный указанным выше способом, фильтровали в зависимости от количества взвеси 200—400 мл пробы. Фильтр со взвесью стерилизовали паром в течение 30 мин, поместив на сетку над стаканом с кипящей дистиллированной водой и прикрыв сверху стеклянной воронкой. После стерилизации фильтр со взвесью помещали в склянку с фильтратом, подготовленным указанным выше способом (с хлороформом и Трис-буфером). После экспозиции, по достижении выхода концентрации на плато (рис. 1), рассчитывали содержание фосфоэфиров во взвеси как разность их содержания в фильтрате со взвесью и без нее.

Фосфатазную активность определяли модифицированным методом Бессея, Лоури и Брока с использованием в качестве субстрата паранитрофенилфосфата [11], общий фосфор — путем персульфатного сжигания с последующим анализом образовавшихся фосфатов молибдатным методом с аскорбиновой кислотой в каче-

стве восстановителя [1]. Фосфор взвеси ( $P_{взв}$ ) рассчитывали по разности между общим фосфором, определенным в натуральной нефильтрованной воде и в фильтрате (диаметр пор мембранного фильтра 0.45 мкм). За органический растворенный фосфор ( $P_{орг. раст}$ ) принята разность между общим и фосфатным Р в фильтрате. Разность между общим фосфором в нефильтрованной воде

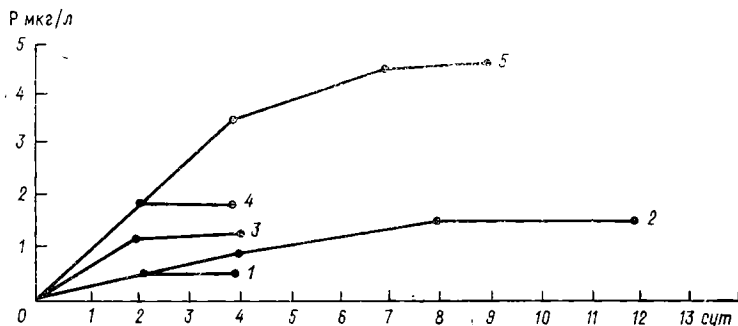


Рис. 1. Выделение фосфатов при гидролизе природными фосфатами фосфорорганических соединений в воде Рыбинского водохранилища.

1 — зат. г. Молога, 23/VI-87 г. (раствор), 2 — Рыбинская ГЭС, 17/III-88 г. (взвесь), 3 — пос. Измайлово, 23/VI-87 г. (раствор), 4 — зат. г. Молога, 23/VI-87 г. (взвесь), 5 — р. Молога, 17/IX-87 г. (раствор).

и фосфатным в фильтрате названа нереактивным фосфором ( $P_{нр}$ ). Кроме того, для выделения водных масс общепринятыми методами [1] измеряли цветность, мутность и жесткость. Пробы воды отбирали с глубины 1 м в центральной части Рыбинского водохранилища и в его речных плесах: Волжском, Моложском и Шекснинском в марте—сентябре 1987 г. и марте 1988 г. В стеклянных бутылках объемом 3—5 л их доставляли в лабораторию, сохраняя до начала обработки (обычно несколько часов, но не более суток) при низкой температуре.

В период наблюдений содержание общего фосфора в Рыбинском водохранилище колебалось от 23 до 109 мкг/л, растворенного минерального — от 1 до 68 мкг/л, последний составлял от 2 до 69 %  $P_{общ}$  (см. табл. 2).

Как и в предыдущие годы [5], содержание соединений фосфора в волжских водах было примерно вдвое выше, чем в других районах водохранилища. При этом большая часть фосфора находилась в растворенной форме (69—84 %), преимущественно в виде фосфатов (45—69 %).

В шекснинских водах, напротив, превалировала взвешенная форма, что обусловлено высокой мутностью вод, поступающих из Шекснинского водохранилища (до 26 мг/л), несмотря на самое низкое содержание фосфора в составе взвеси (0.19 %). Наиболее богато фосфором взвешенное вещество моложских вод. В моложской и центральной водных массах растворенные и взвешенные формы фосфора находились примерно в равных соотношениях.

## Содержание различных форм фосфора в воде водохранилища

Пункт отбора проб	Дата	Р <sub>общ</sub>	Р <sub>раств</sub>		Р <sub>взв</sub>		Р <sub>раств</sub>		Р <sub>взв</sub>
			мин.	орг.	мкг/л	% сухой массы	мин.	орг.	
			мкг/л				% Р <sub>общ</sub>		
Центральная водная масса									
Рыбинская ГЭС	16/III-88	45	26	10	9	0,29	59	21	20
У зат. с. Наволок	14/V-87	33	10	19	5	0,18	29	56	15
	19/VI-87	23	1	14	8	0,19	4	61	35
	23/VI-87	34	4	12	18	0,21	13	34	53
У зат. г. Молога	23/VI-87	39	7	9	23	0,33	18	23	59
У зат. с. Измайлова	23/VI-87	40	1	10	29	0,50	3	25	72
Волжская водная масса									
Ниже г. Углича	14/III-87	109	62	20	27	0,64	57	18	25
	16/III-88	99	68	15	16	0,47	69	15	16
У с. Коприна	14/V-87	84	38	23	23	0,26	45	27,5	27,5
У зат. г. Молога	14/V-87	104	56	16	32	0,29	54	15	31
Моложская водная масса									
У г. Устюжна	12/III-87	30	16	—	14	0,56	53	0	47
	14/V-87	40	10	11	19	0,36	26	26	48
	17/IX-87	70	28	5	37	—	40	7	53
Первомайские о-ва	15/III-88	37	18	—	19	0,44	49	0	51
Шекснинская водная масса									
Выше г. Череповца	14/III-87	33	9	14	10	0,19	27	42	30
	14/V-87	60	1	10	49	0,19	2	17	82
	17/IX-87	57	3	8	46	—	5	14	81

Концентрация растворенного органического Р колебалась от <1 до 20—23 мкг/л, достигая в отдельные периоды 40—60 % Р<sub>общ</sub>. Максимальные его количества, как и большинства других форм фосфора, характерны для волжских вод.

Содержание растворенных фосфоэфиров в Рыбинском водохранилище колебалось от 0,5 до 6,5 мкг/л (по фосфору), составляя 6—80 % растворенного органического Р (в среднем для водохранилища около 30 %). Минимальные их концентрации характерны для центральной водной массы, составляющей около 70 % общего объема водохранилища. В речных водных массах содержание фосфоэфиров выше, особенно в волжской (табл. 3).

Под действием растворенных фосфатаз гидролизуются и фосфоэфир, содержащиеся во взвеси. Максимальные их концентрации (до 10 мкг/л) также отмечены в волжских водах. В среднем фосфоэфир взвеси составляют 20—25 % общего фосфора, входящего в состав взвешенных веществ, за исключением шекснин-

**Фосфоэфиры в воде Рыбинского водохранилища  
(растворенные и в составе взвеси)**

Пункт отбора проб	Дата	Вз- весь, мг/л	Растворенные		Во взвеси		Сумма	
			Р мкг/л	% Р растр. орг	Р мкг/л	Р % взв	Р мкг/л	Р % нр
Центральная водная масса								
Рыбинская ГЭС	16/III-88	3,1	1,2	13	2,7	30	3,9	21
У зат. с. Наволок	14/V-87	2,8	2,2	12	2,6	52	4,8	20
	19/VI-87	4,2	2,0	14	4,7	59	6,7	30
	23/VI-87	8,7	1,3	11	0,0	0	1,3	4
У зат. г. Молога	23/VI-87	6,9	0,5	6	0,9	4	1,4	4
У зат. с. Измайлова	23/VI-87	5,8	1,0	10	4,0	14	5,0	13
Волжская водная масса								
Ниже г. Углича	14/III-87	4,2	3,0	15	1,7	6	4,7	10
	16/III-88	3,4	4,3	29	3,2	20	7,5	14
У с. Коприна	14/V-87	9,0	6,5	28	10,0	43	16,5	36
У зат. г. Молога	14/V-87	10,9	3,0	19	9,0	28	12,0	25
Моложская водная масса								
У г. Устюжна	12/III-87	2,5	2,0	—	3,0	21	5,0	36
	14/V-87	5,2	3,5	33	6,3	33	9,8	33
	17/IX-87	—	4,0	80	4,5	12	8,5	20
Первомайские о-ва	15/III-88	4,3	2,8	—	4,8	25	7,6	40
Шекснинская водная масса								
Выше г. Череповца	14/III-87	5,2	3,7	26	0,0	0	3,7	15
	14/V-87	26,0	2,1	21	7,6	16	9,7	16
	17/IX-87	—	4,0	50	0,6	1	4,6	8

ских вод, где их доля существенно меньше (1—16 %) и где во взвеси преобладает минеральная составляющая при значительно более низком содержании в них фосфора общего (см. табл. 2, 3).

Суммарное количество фосфоэфиров в водных массах водохранилища колебалось от 1 до 17 мкг/л (по фосфору). В большей части водоема преобладали фосфоэфиры, входящие в состав взвеси (в среднем 60—65 %), лишь в шекснинских водах, несмотря на высокую мутность, превалировала растворенная форма. По ориентировочным расчетам, сумма фосфоэфиров составляет в среднем 13—15 % нефосфатного (нерактивного) фосфора в центральных и шекснинских водах и 24—32 % — в волжских и моложских. Таким образом, в водохранилище значительная часть фосфора представлена инертными, трудноусвояемыми соединениями.

Имеющиеся в наличии фосфоэфиры активно расщепляются природными фосфатазами, о чем свидетельствуют довольно высокие потенциальные скорости фосфатазного гидролиза, особенно в период массового развития водорослей и острого дефицита фос-

## Фосфатазная активность вод частей Рыбинского водохранилища

Пункт отбора проб	Дата	$\text{PO}_4^{3-}$ , Р мкг/л	Общая	Раствор	Взвесь	Раствор	Взвесь
			Р мкг/(л·ч)			% ОФА	
Центральная водная масса							
Рыбинская ГЭС	16/III-88	26	0,30	0,09	0,21	30	70
У зат. Наволок	14/V-87	10	0,63	0,40	0,23	63	37
	19/VI-87	1	4,02	2,58	1,44	65	36
	23/VI-87	4	2,71	0,87	1,84	32	68
У зат. г. Молога	23/VI-87	7	2,08	0,56	1,52	27	73
У зат. с. Измайлова	23/VI-87	1	6,08	1,43	4,62	24	76
Волжская водная масса							
Ниже г. Углича	15/V-87	38	0,96	—	—	—	—
	16/III-88	68	0,41	0,15	0,26	31	63
У с. Коприна	14/V-87	62	1,05	0,31	0,74	30	70
У зат. с. Молога	14/V-87	56	1,45	0,25	1,20	17	83
Моложская водная масса							
У г. Устюжна	14/V-87	10	1,26	0,68	0,58	54	46
Р. Чагодаша	15/V-87	—	1,42	—	—	—	—
Первомайские о-ва	15/III-88	18	0,83	0,32	0,51	39	61
Шекснинская водная масса							
Выше г. Череповца	14/V-87	1	0,61	0,35	0,26	57	43
Устье р. Суды	14/V-87	—	2,38	—	—	—	—

фатов (табл. 4). В период наблюдений общая фосфатазная активность вод Рыбинского водохранилища варьировала в пределах 0,3—6,1 мкг/(л·ч) (по фосфору). Минимальные значения ее были характерны для зимнего периода, несколько выше весной и максимальные летом. Четкая зависимость фосфатазной активности от содержания фосфатов отсутствовала. Вместе с тем, следует отметить, что самые высокие скорости фосфатазного гидролиза [4,0—6,1 мкг/(л·ч)] наблюдались при минимальных концентрациях  $\text{PO}_4^{3-}$  [1 мкг/л (по фосфору)].

Весной преобладали растворенные фосфатазы, тогда как летом и зимой большая часть активности связана с фосфатазами взвеси. В среднем за весь период наблюдений соотношение этих фракций примерно такое же, как и в распределении фосфоэфиров: 60 % суммарной фосфатазной активности воды обусловлено фосфатазами взвеси, 40 % — растворенной фракцией.

Для оценки кинетических параметров фосфатазного гидролиза использована математическая модель Михаэлиса—Ментен, описывающая зависимость скорости ферментативной реакции от концентрации субстрата, — в преобразованном виде  $V_0 = V_{\max} \frac{S}{(K_M + S)}$ ,



где  $V_{\max}$  — максимальная скорость при насыщении энзима субстратом;  $S$  — концентрация субстрата;  $K_M$  — константа Михаэлиса, численно равная концентрации субстрата, при которой скорость равна половине максимальной.

Графическая обработка экспериментальных данных в соответствии с этим уравнением позволяет определить константы поло-

Таблица 5

**Кинетические параметры фосфатазного гидролиза фосфорорганических соединений в воде Рыбинского водохранилища**

Пункт отбора проб	$\text{PO}_4^{3-}$ мкг/л	$S$ (субстратный Р) мкг/л	$K_M$ мкг/л	$V_m$ мкг/(л·ч)	$V_0$ мкг/(л·сут)	$V_{\text{нат}}$ мкг/(л·сут)
Центральная водная масса						
Рыбинская ГЭС	$\frac{27}{27}$	$\frac{3,9}{1,2}$	$\frac{150}{60}$	$\frac{0,33}{0,07}$	$\frac{0,20}{0,03}$	$\frac{0,44}{0,10}$
Моложская водная масса						
У Первомайских о-ов	$\frac{18}{18}$	$\frac{7,6}{2,8}$	$\frac{230}{125}$	$\frac{0,92}{0,33}$	$\frac{0,71}{0,17}$	$\frac{0,68}{0,28}$
Волжская водная масса						
У г. Мышкин	$\frac{68}{68}$	$\frac{7,5}{4,3}$	$\frac{290}{770}$	$\frac{0,49}{0,27}$	$\frac{0,30}{0,04}$	$\frac{1,24}{0,71}$

Примечания: 1. В числителе — вода натуральная, в знаменателе — фильтрованная. 2. Все параметры рассчитаны по фосфору.

винного насыщения и максимальные потенциальные скорости (табл. 5). В зимний период максимальное значение скорости было получено для речных моложских вод, минимальное — для вод центральной части водоема.

Проведенные нами определения содержания в воде фосфоэфиров позволяют рассчитать скорость энзимной регенерации фосфатов ( $V_0$ ) при реальных концентрациях субстратного фосфора в водоеме (см. табл. 5). Однако следует отметить, что расчеты по Михаэлису—Ментен основаны на экспериментах, проводимых с каким-либо одним субстратом, обычно с паранитрофенилфосфатом. Вместе с тем, наши исследования субстратной специфичности показывают, что далеко не всегда в природных водах паранитрофенилфосфат гидролизуетсся с наибольшей скоростью. Нередко предпочтительнее оказываются другие фосфоэфиры. Скорости их гидролиза могут различаться в несколько раз (рис. 2).

Определяя содержание фосфоэфиров по изменению концентрации фосфатов в присутствии хлороформа, можно оценить и время, необходимое для полного их гидролиза (до выхода содержания  $\text{PO}_4^{3-}$  на плато). В разных пробах оно составляло от 2 до 12 сут.

Эти данные также позволяют рассчитать среднюю скорость энзимного гидролиза фосфорорганических соединений в водоеме ( $V_{\text{нат}}$ ), т. е. использовать для определения скорости данного процесса другой прием.

Сопоставляя данные, полученные разными методами, можно видеть, что они одного порядка. Однако значения скоростей, опре-

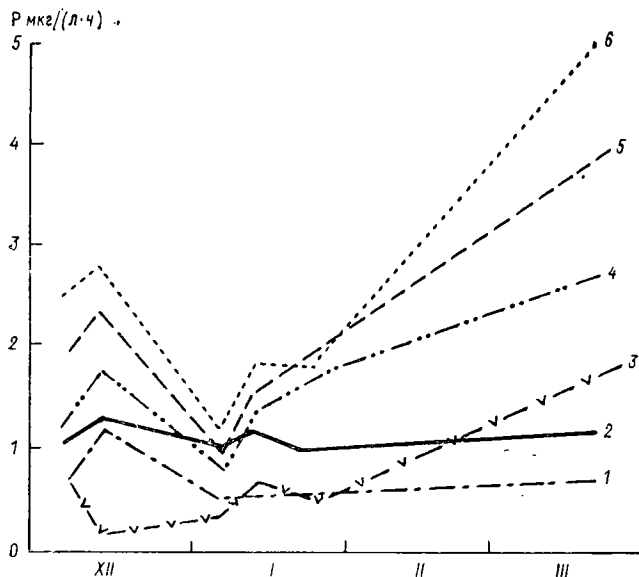


Рис. 2. Субстратная специфичность природных фосфатаз (р. Суножка, бассейн Рыбинского водохранилища).

1 —  $\alpha$ -глицеро-1-фосфат, 2 — паранитрофенилфосфат, 3 —  $\alpha$ -нафтилфосфат, 4 — цитидин-5-монофосфат, 5 — рибозо-5-монофосфат, 6 — аденозин-5-монофосфат. Римские цифры — месяцы.

деленные вторым способом (экспозиция с хлороформом), несколько выше, что вполне закономерно, поскольку он характеризует суммарный результат совместной деятельности всех фосфатаз, присутствующих в воде и воздействующих на реально существующие в водоеме субстраты. По всей вероятности, этот метод дает и более адекватное представление об интенсивности регенерации фосфатов из фосфорорганических соединений. В то же время для ориентировочной оценки скоростей ферментативной регенерации фосфатов, позволяющей выяснить порядок величин, характеризующих интенсивность данного процесса в водоеме, пригодны оба способа.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алекин О. А., Семенов А. Д., Скопинцев Б. А. Руководство по химическому анализу вод суши. Л., 1973.

2. Былинкина А. А. Исследование оборачиваемости фосфатов в водной толще водохранилищ//Гидрологические и гидрохимические аспекты изучения водохранилищ. Борок, 1977.
3. Былинкина А. А., Лапирова Т. Б., Петухова Л. А., Калинина Л. А. Сезонная динамика форм фосфора и оборота фосфатов в Рыбинском водохранилище//Формирование и динамика полей гидрологических и гидрохимических характеристик во внутренних водоемах и их моделирование. Л., 1991.
4. Былинкина А. А., Трифонова Н. А. Круговорот биогенных элементов и проблемы качества воды водохранилищ Волги//Экологические исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982.
5. Волга и ее жизнь. Л., 1978.
6. Киреева А. С. Некоторые данные по гидрохимии Рыбинского водохранилища//Тр. биол. ст. Борок. М.; Л., 1955. Вып. 2.
7. Кузнецов С. И. Микрофлора озер и ее геохимическая деятельность. Л., 1970.
8. Разгулин С. М., Гапеева М. В., Литвинов А. С. Баланс биогенных элементов и ионов в Рыбинском водохранилище в 1980 г.//Гидрохимические исследования волжских водохранилищ. Рыбинск, 1982.
9. Разгулин С. М., Гапеева М. В., Литвинов А. С. Сезонная динамика и баланс биогенных элементов в Рыбинском водохранилище//Географические аспекты рационального природопользования в верхневолжском нечерноземье. Ярославль, 1984.
10. Трифонова Н. А. Содержание и выделение соединений азота донными отложениями Рыбинского водохранилища//Биогенные элементы и органическое вещество в водохранилищах. Рыбинск, 1974.
11. Трифонова Н. А. О фосфатазной активности вод Иваньковского и Угличского водохранилищ//Гидрохимические исследования волжских водохранилищ. Рыбинск, 1982.
12. Трифонова Н. А., Былинкина А. А. О влиянии донных отложений на содержание биогенных элементов в воде//Гидрологические и гидрохимические аспекты изучения водохранилищ. Борок, 1977.
13. Трифонова Н. А., Васильева Н. В. Определение энзиматически гидролизующихся соединений фосфора в природных водах//Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1989. № 84.
14. Chrost R. J., Siuda W., Albrecht D., Overbeck J. A method for determination of enzymatically hydrolyzable phosphate in natural waters//Limnol., Oceanogr. 1986. N 3.
15. Dillon P. J., Kirchner W. B. Reply//Water resources res. 1975. Vol. 11.
16. Strickland J. D. H., Parsons T. R. A practical Handbook of seawater analysis//Bull. Fish. Res. Board Canada. 1968. Vol. 167.

УДК 631.423.4

*Э. С. Бикбулатов*

## ОЦЕНКА МЕТОДОВ УСТАНОВЛЕНИЯ ЭНЕРГЕТИЧЕСКИХ ЭКВИВАЛЕНТОВ ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА ПРИРОДНЫХ ВОД И ПОЧВ

Проведен теоретический анализ методов установления энергетических запасов органического вещества природных вод и почв. Выявлены и устранены причины, приводящие к рассогласованности результатов. В качестве меры биомассы и энергии ОВ рекомендуется использовать содержание органического углерода. Приведены пересчетные коэффициенты для вычисления физиологической, физической и полной калорийности.

---

© Э. С. Бикбулатов

Для определения энергетического запаса (калорийности, теплоты сгорания) взвешенного и растворенного органического вещества (ОВ) природных вод, в том числе фито- и зоопланктона, а также торфяных и почвенных гумусовых кислот в зависимости от агрегатного состояния исследуемого вещества, его количества, наличия аппаратуры, требуемой чувствительности и производительности анализа используют один из следующих методов:

- 1) прямое калориметрирование путем сожжения исследуемого ОВ в соответствующей специальной аппаратуре,
- 2) расчет калорийности на основе биохимического состава ОВ,
- 3) расчет калорийности с помощью оксикалорийного коэффициента по данным бихроматного окисления ОВ,
- 4) расчет энергетического запаса по данным полного элементного состава ОВ,
- 5) оценка энергетического запаса ОВ по навеске сухого беззольного вещества или по содержанию органического углерода с использованием соответствующих эмпирических коэффициентов.

В последние годы выявились заметные разногласия в отношении калорийности, установленной различными методами. Так, значения калорийности инфузорий, полученные тремя независимыми методами (по биохимическому составу, бихроматной окисляемости и содержанию органического углерода), в большой степени отличались друг от друга [9]. Наиболее высокими оказались значения, рассчитанные по биохимическому составу, наименьшими — по бихроматной окисляемости.

Проведенное сравнительное исследование запаса энергии в гумусе по окисляемости и калориметрическим методом [1] также показало различия в значениях, получаемых двумя методами. Причину расхождений этих данных С. А. Алиев [1] видит в различной степени внутренней окисленности гумуса.

Экспериментальное исследование калорийности ряда аминокислот методами сожжения в калориметрической бомбе и бихроматного окисления показывает, что их оксикалорийные коэффициенты существенно разнятся между собой, варьируя в интервале 3.63—6.57, причем всегда превышают классическое значение  $OK = 3.4$  [6]. Вследствие этого для водных беспозвоночных рекомендуется  $OK = 3.75$  и даже 4.0. Однако, как показывает приведенная в цитируемой работе [6] таблица, и новые значения оксикалорийного коэффициента не устраняют значительных расхождений в оценке энергетического запаса аминокислот, получаемых с помощью вышеуказанных методов.

Обнаруженные несоответствия в показаниях различных методов настоятельно требуют выявления причин, приводящих к несогласованным результатам при использовании того или иного конкретного метода определения калорийности, и одновременно заставляют искать альтернативные пути оценки энергетических запасов ОВ.

Решению этих задач и посвящена настоящая работа.

Теоретические исследования методологических и методических вопросов определения энергетического запаса ОВ природных вод и почв привели нас к необходимости рассматривать три вида калорийности — физиологическую, физическую и полную. Основой для разграничения послужили продукты азотного метаболизма живых существ, осуществляющих глобальные продукционно-деструкционные процессы в биосфере (аммонификацию, нитрификацию, фотосинтез, азотфиксацию), а также продукты глубокого окисления ОВ наиболее употребительными в практике исследований природного органического вещества химическими методами [3, 4]. В соответствии с этими исследованиями, для правильного вычисления по данным бихроматной окисляемости (ХПК<sub>1</sub>) физической калорийности (Q<sub>2</sub>), той формы калорийности, которую до настоящего времени широко используют гидробиологи и почвоведы, необходимо учитывать содержание органического азота в исследуемом веществе. Если же такого учета не проводилось, то умножение значения оксикалорийного коэффициента на экспериментально определенное значение бихроматной окисляемости (химического потребления кислорода) приводит к физиологической калорийности (Q<sub>1</sub>) исследуемого объекта, которая ниже его физической калорийности. Разница этих величин пропорциональна содержанию органического азота. Оба вида калорийности можно вычислить по формулам:

$$Q_1 = 3.3 \text{ ХПК}_1, \quad (1)$$

$$Q_2 = 3.3 \text{ ХПК}_1 + 5.6 \text{ N}. \quad (2)$$

В большой степени неправомерностью прямого сравнения значений, полученных при использовании калориметрического и бихроматного методов, объясняются сильные колебания в теоретически необходимых значениях оксикалорийных коэффициентов для ряда аминокислот (от 3.63 до 6.57), а также в степени их окисления (от 51 до 93 %), найденных Ю. Г. Гигиняк [6]. Проведенный нами пересчет данных этого автора по формуле (2) с учетом теоретического содержания органического азота в каждой аминокислоте показывает, что в действительности различия в степени окисления значительно меньше и в среднем для восьми аминокислот составляют 96 % (табл. 1). Близость расчетной теплоты сгорания к теоретическому 100 %-ному значению, несомненно, связана со взаимным погашением положительных и отрицательных ошибок анализа. Ряд ошибок поддается объяснению. Так, в случае аргинина (аминокислоты, содержащей гуанидиновую группировку с близко расположенными атомами азота) обработка бихроматом калия в жестких условиях может приводить к окислению части азота до более глубоких степеней окисления по сравнению с NH<sub>3</sub> [19]. Тогда расход кислорода на окисление аргинина должен быть больше, чем в случае, если бы реакция проходила с отщеплением только аммонийного азота, и, как следствие, должна быть выше расчетная теплота сгорания по сравнению с экспериментальными

данными. Прямой подсчет показывает, что если два атома азота аргинина при окислении образуют  $\text{NH}_3$ , а два другие —  $\text{N}_2$  (как и в случае пиримидина и пурина), то этого вполне достаточно, чтобы химическое потребление кислорода достигло значения, достаточного для объяснения завышенных (по расчету на основе экспериментально определенной окисляемости) значений теплоты сгорания аргинина. По-видимому, может иметь место и недоокисление некоторых аминокислот, в частности аланина.

Таблица 1

**Экспериментальные и расчетные значения физической калорийности ряда аминокислот, ккал/г**

Аминокислота	Калорийность, полученная		ОК	Степень окисления, % [6]	Калорийность, рассчитанная по		Степень окисления, %
	калориметрическим методом	бихроматным методом			формуле Караша [7]	формуле (2)	
1	2	3	4	5	6	7	8
Аспарагиновая	2,89	2,43	4,01	84,08	2,97	2,96	102
Глицин	3,10	1,73	6,04	55,81	3,07	2,74	88,3
Глутаминовая	3,65	3,11	3,97	85,20	3,77	3,57	97,8
Аланин	4,34	2,23	6,57	51,38	4,43	3,06	70,5
Аргинин	5,13	4,73	3,66	91,29	5,14	6,44	125
Тирозин	5,91	4,83	4,13	81,72	5,98	5,15	87,5
Лейцин	6,53	5,81	3,80	88,97	6,64	6,27	96,0
Фенилаланин	6,72	6,25	3,63	93,00	6,88	6,58	97,9

Примечания: 1. Для пересчета использовали значения ХПК<sub>1</sub>, вычисленные нами по экспериментальным данным Ю. Г. Гигиняк [6] по калорийности аминокислот, определенной бихроматным методом с помощью отношения  $\text{ХПК}_1 = Q_2/3.38$ .

2. В графах 2—5 данные Ю. Г. Гигиняк.

Теоретические расчеты с использованием формулы (2) приводят к значениям, близким к полученным прямым сожжением аминокислот в калориметрах (см. табл. 1), что еще раз свидетельствует в пользу достоверности проведенных нами ранее аналитических выкладок [3, 4].

Аналогичная причина — неправомерность прямого сравнения величин лежит и в основе обнаруженных расхождений [1] в запасах энергии в гумусе, полученных с помощью калориметрического и бихроматного методов. Предложены, в том числе и нашими соотечественниками [1, 7], термохимические соотношения, связывающие теплоту сгорания вещества с его элементным составом. Среди них для гидробиологов и почвоведов особенный интерес представляют соотношения, позволяющие учитывать содержание органического азота. Для расчета теплоты сгорания гуминовых кислот почв С. А. Алиевым [1] рекомендуется математическая зависимость:

$$Q_2 = 90 \text{ C} + 34.4 \text{ N} - 50 (0.87 \text{ O} - 4 \text{ N}),$$

где  $Q_2$  — теплота сгорания ГК, кал/г; C, H, O, N — содержание углерода, водорода, кислорода, азота, %.

Чтобы иметь возможность сразу сравнивать получаемые по этому соотношению значения с обширными табличными данными, необходимо согласовать размерности. После проведения соответствующих преобразований для соединения общей формулы  $C_aH_bO_fN_d$  получим

$$Q_2 = 108a + 34.4b - 69.8f + 280d, \quad (3)$$

где  $Q_2$  в ккал/моль.

Рассчитанные значения теплоты сгорания ряда индивидуальных органических веществ показывают (табл. 2), что для безазо-

Таблица 2

Молярное количество теплоты сгорания ряда индивидуальных органических соединений, ккал/моль

Вещество		Экспериментальные значения	Вычислено по	
			формуле (4)	формуле (3)
Метан	$CH_4$	212,8	208	122
Этан	$C_2H_6$	372,8	365	237
Пропан	$C_3H_8$	530,6	521	351
Метиламин	$CH_5N$	256,1	235	405
Диметиламин	$C_2H_7N$	416,7	391	520
Триметиламин	$C_3H_9N$	578,6	547	635
Глицин	$C_2H_5O_2N$	234,5	235	374
Аланин	$C_3H_7O_2N$	—	391	489
Пиридин	$C_5H_5N$	658,5	651	837
Анилин	$C_6H_7N$	811,7	808	952
Мочевина	$CH_4ON_2$	151,6	156	612

тистых соединений (метан, этан и другие углеводороды) это соотношение приводит к существенно заниженным (для метана на 43 %) результатам по сравнению с экспериментальными данными, а для азотсодержащих соединений получаются сильно завышенные (для карбамида даже в 4 раза) значения. Не останавливаясь на детальном теоретическом рассмотрении причин, вызывающих подобную рассогласованность результатов, заметим только, что они, по всей вероятности, обусловлены выбором устаревших значений грамматомных теплот сгорания соответствующих элементов, которые в качестве коэффициентов входят в исходное расчетное уравнение С. А. Алиева [1]. На возможность подобного исхода указывает В. А. Киреев [8], который отмечает, что в работах прошлых лет могли быть использованы существенно различные значения теплоты атомизации углерода, азота, кислорода, серы — основных исходных параметров в термодинамике химических реакций.

В термохимии для оценки молярного количества теплоты сгорания органических соединений самых различных классов, в том числе и азотсодержащих, часто используют формулу Караша [7], которая для вещества  $C_aH_bO_fN_d$  без учета его структурных особенностей имеет вид:

$$Q_2 = 26.05 (4x + b - 2f), \quad (4)$$

где  $Q_2$  — молярное количество теплоты сгорания, ккал/моль; 26.05 ккал/(моль · электрон) — теплота разрыва связей C—C, C—H и последующего образования  $CO_2$  и  $H_2O$ .

Несмотря на то что расчеты по формуле Караша основаны на ряде допущений, применение ее к конкретным соединениям, даже без учета тепловых поправок на функциональные группы — заместители, приводит к результатам, вполне приемлемым при экологических исследованиях; погрешность расчетов обычно не превышает 5 %, и только в случае простейших представителей азотсодержащих органических соединений (метиламина и диметиламина), которые практически не встречаются в природных водах и почвах, она несколько больше (6—8 %) (см. табл. 1, 2).

Рассмотренные выше обстоятельства обязывают пересмотреть выводы, основанные на энергетических запасах гумуса, полученных с помощью уравнения (3). Действительные значения теплоты сгорания гуминовых кислот основных типов почв Азербайджана и Таджикистана (табл. 3), рассчитанные нами по формуле (4), практически не позволяют выявить региональные изменения их энергетических свойств и ставят под знак вопроса гипотезу, согласно которой «на энергию сгорания гуминовых кислот влияет степень окультуренности почв» [1].

С интенсивным развитием аналитического приборостроения и разработкой высокоточных и чувствительных методов определения органического углерода внимание исследователей все больше привлекает последний из перечисленных вначале методов определения калорийности.

Основываясь на простейшем уравнении фотосинтеза



Г. Г. Винберг [5] составил таблицу соотношений между углеродом, продуцированным органическим веществом, кислородом и энергией, пользуясь которой, по известному значению одной величины можно найти эквивалентное ему значение любой другой. Хотя эта таблица не отражает ничего, кроме стехиометрических связей в приведенном балансовом уравнении фотосинтеза, тем не менее она оказалась полезной при исследовании общих продукционно-деструкционных процессов в водной экосистеме и приводится в соответствующих руководствах [11]. Поскольку в природных условиях редко проходит синтез исключительно углеводов, когда на одну молекулу ассимилированной  $CO_2$  выделяется одна молекула  $O_2$ , в табличные значения рекомендуется вводить поправки, позволяющие хоть как-то учесть параллельно проходящий синтез



**Элементный состав и теплота сгорания гуминовых кислот  
почв Азербайджана и Таджикистана**

Почва	С	Н	О	N	Теплота сгорания, ккал/г	
					по формуле (3)	по формуле (4)
Азербайджан						
Горно-луговая	56,5	6,8	32,6	4,0	4,7	5,6
Горный чернозем	59,7	3,6	32,9	3,8	4,8	5,1
Каштановая	59,0	4,8	31,6	4,6	5,0	5,3
Сероземная	57,6	4,9	31,6	5,9	5,2	5,2
Луговая степная	53,3	5,8	35,5	5,4	4,5	5,0
Горно-лесной желтозем	53,1	4,5	39,7	2,7	4,4	4,5
Горно-лесная коричневая	54,9	3,8	35,9	5,5	4,6	4,6
Таджикистан						
Высокогорная лугово-степная	55,6	6,5	34,6	3,3	4,4	5,4
Горно-коричневая выщелоченная	58,0	4,0	34,4	3,6	4,6	4,9
Горная коричневая типичная	57,9	4,2	33,9	4,0	4,6	5,0
Темный серозем	56,9	4,6	32,9	5,6	4,7	5,1
Светлый серозем	56,6	4,5	32,6	6,3	4,9	5,0
Лугово-сероземная	55,4	5,0	34,5	5,0	4,7	5,0
Солончак промытый	52,8	6,7	36,6	4,0	4,2	5,1
Солончак незагипсованный	50,9	4,2	40,6	4,3	3,8	4,2
Солончак загипсованный	49,7	6,4	40,0	3,8	3,7	4,7

белков и липидов. Степень отклонения реальных значений от отношения  $\text{CO}_2 : \text{O}_2 = 1$ , что находится в соответствии с вышеприведенным стехиометрическим уравнением, принято характеризовать двумя эмпирическими коэффициентами — ассимиляционным (АК) и дыхательным (ДК), между которыми существует простая связь  $\text{АК} \cdot \text{ДК} = 1$ . Наиболее вероятным значением среднего ассимиляционного коэффициента принято считать 1.25, что соответствует дыхательному коэффициенту, равному 0.80.

В соответствии с таблицей Г. Г. Винберга [5], 1 мг ассимилированного углерода эквивалентен 9.36 кал энергии. Позднее группа известных исследователей различных стран (СССР, Англия, Канада, Чехословакия, Нидерланды) под председательством Г. Г. Винберга в качестве более приемлемого фактора перехода от углерода к энергии рекомендовала значение 10 ккал/г С, а от сухого беззольного органического вещества к калорийности — 5 ккал/г ОВ [10].

Ранее мы уже отмечали целесообразность рассмотрения трех видов калорийности [3, 4]. Каковы их реальные средние значения для природных субстратов? Прямой подсчет показывает, что различия в значениях калорийности могут быть существенными; для зоопланктона среднего состава физиологическая калорийность на 28 % ниже его полной калорийности (табл. 4).

Таблица 4

**Средняя калорийность природных субстратов в расчете на сухое беззольное органическое вещество**

Субстрат	Калорийность, ккал/г ОВ		
	физиологическая	физическая	полная
Растворенное ОВ	4,3	4,3	4,6
Фитопланктон	4,6	5,0	6,0
Зоопланктон	5,0	5,6	6,9

**Примечание.** Расчеты калорийности приведены исходя из средних табличных значений кислородных эквивалентов, приведенных в работе [3], с применением соотношения  $Q_{1-3} = 3.3KЭ_{1-3}$ , что правомерно, так как кислородный эквивалент единицы массы ОВ равен соответствующему значению ХПК.

Сопоставим имеющиеся литературные данные по калорийности различных составляющих органического вещества природных вод [3, 13] с табличными (табл. 4). В первую очередь нужно сделать существенное в практическом отношении замечание: встречающиеся иногда в литературе значения калорийности фито- и зоопланктона, а также других природных субстратов менее 4 и даже 3 ккал/г сухого беззольного органического вещества (соответствующие примеры можно найти в обширной сводке [13]) должны настораживать исследователя. Вряд ли такие низкие значения калорийности можно отнести исключительно за счет особенностей биохимического состава исследованного материала, скорее всего были допущены серьезные аналитические ошибки. Салонен и др. [15] в качестве энергетического эквивалента углерода бентоса рекомендуют использовать значение 46 кДж (10.9 ккал/г С), или в расчете на сухое беззольное вещество 23.7 кДж (5.7 ккал/г С). Полагая в энергетическом отношении бентос равноценным зоопланктону, что, по всей вероятности, не очень далеко от истины, можно оценить табличное значение физической калорийности этих организмов; совпадение результатов (5.6 против 5.7 ккал/г ОВ) надо признать очень хорошим, тем более, что при получении табличного значения  $Q_2$  не использовались данные этих авторов. С учетом содержания азота Салоненом и др. [15] получено значение калорийности водных беспозвоночных, равное 21.5 кДж (5.1 ккал/г ОВ), что, как видно, соответствует физиологической

калорийности зоопланктона, которая, по табличным данным, должна составлять 5.0 ккал/г ОВ. Г. Г. Винберг с соавторами [10, с. 5] пишут: «Для многих продукционно-биологических целей бывают полезны ориентировочные расчеты по средней наиболее часто встречающейся величине калорийности, которая для беззольного органического вещества водных животных равна 5.6, а растений, как водорослей, так и макрофитов — 4.6 ккал/г. Если сделать вполне реальное допущение, что в среднем в беззольном весе животных 56 % С и растений — 46 % С, то в обоих случаях 1 г С эквивалентен 10 ккал. При ориентировочных расчетах удобно принять, что калорийность тела — 5 ккал/г сухого вещества. . . ». Первые два значения (5.6 и 4.6 ккал/г) близки к нашим данным по физической калорийности соответствующих субстратов (см. табл. 4), хотя для фитопланктона приводимое ими значение ниже. Последнюю рекомендацию Г. Г. Винберга и др. [10] (5 ккал/г) также можно принять, если отнести ее к физиологической калорийности, хотя сами авторы не делают различия между отдельными видами энергии.

Так как энергетическое содержание биомассы планктонных организмов в значительной мере меняется от вида к виду [13], а внутри вида от сезона к сезону [14, 17, 18, 20], использование единого энергетического эквивалента для перевода массы сухого беззольного органического вещества в калории, очевидно, в ряде случаев не может дать достаточно надежных результатов. Более приемлемым полагают использование соотношения между органическим углеродом и калорийностью, так как энергетический эквивалент углерода является, по-видимому, существенно более стабильной величиной по сравнению с энергетическим эквивалентом сухого беззольного органического вещества. Детальные исследования по выявлению корреляционной связи между энергией и органическим углеродом в телах 19 видов пресноводных беспозвоночных [15] в целом подтвердили реальность допущений большой международной группы исследователей [10] и справедливость рекомендованной ими соответствующей связи: 1 мг углерода эквивалентен примерно 9.9—10 кал энергии. Однако ими же показано, что для бентоса это значение несколько занижено; при вычислении физической калорийности подобных организмов она должна составлять около 11 ккал/г. Отмечается существование статистически значимой положительной корреляции между отношением энергии к углероду и процентным содержанием углерода в исследованном материале [15], которую авторы цитируемой работы объясняют различиями в биохимическом составе, в частности различным содержанием липидов в проанализированных беспозвоночных. Это обстоятельство приводит к необходимости учета дополнительных факторов при расчете калорийности по содержанию органического углерода.

Термохимические уравнения позволяют подойти к объяснению экспериментально обнаруженного факта существования связи между содержанием органического углерода и отношением энергии

к углероду в пресноводных беспозвоночных разных таксономических групп с более строгих позиций, чем это сделано Салоненом и др. [15]. В соответствии с формулой Караша теплота сгорания ОВ (без учета тепловых поправок на заместители) зависит от трех переменных — содержания углерода, водорода и кислорода, а не только от содержания углерода, как это необходимо было предположить, чтобы иметь возможность вычислять калорийность по углероду. Рассматривая вещества с одинаковым процентным содержанием органического углерода, можно заметить, что чем больше водорода входит в их состав, тем большим запасом энергии они обладают и рассматриваемое отношение будет все больше отклоняться в сторону положительных значений. Зависимость энергетического запаса от соотношения водорода и кислорода наиболее сильно проявляется для индивидуальных органических соединений (сравните углеводороды и многоосновные карбоновые кислоты). В составе гидробиологических объектов из главных биохимических компонентов повышенным содержанием водорода обладают липиды: их относительное количество и должно быть ответственным за наблюдаемые корреляционные связи и отклонения от прямой функциональной связи между энергией и органическим углеродом.

Проведенные нами на основе литературных данных по элементному составу [12] ориентировочные расчеты показали, что значение карбокалорийного коэффициента (энергетического эквивалента единицы массы углерода) для растворенного органического вещества близко к 9 ккал/г С. Этот результат в совокупности с приведенными выше данными прямо указывает на желательность использования отдельных значений энергетических эквивалентов для каждого субстрата. Соображения Каминса и Вьючека [13], проанализировавших чрезвычайно обширный материал, непосредственно свидетельствуют о том же. Поэтому к рекомендациям использовать какой-бы то ни было единый универсальный пересчетный коэффициент следует относиться с осторожностью, во всяком случае необходимо четко представлять границы его применимости и допускаемых ошибок.

Учитывая относительную доступность современных аналитических методов определения малых количеств органического углерода, что, несомненно, играет важную роль в исследовании продукционно-деструкционных процессов, и возможность приближенного вычисления по получаемым данным значений калорийности, целесообразно привести значения карбокалорийных коэффициентов, использование которых при расчетах будет приводить к меньшим погрешностям, чем применение любого универсального коэффициента (табл. 5). Табличные значения энергетических эквивалентов единицы массы углерода получены путем деления значений калорийности, приведенных в табл. 4, на относительное содержание углерода (С) в субстрате. Для растворенного ОВ природных вод  $C=45\%$ ; для фитопланктона среднего состава  $C=50\%$  [2] и только для зоопланктона принято  $C=53\%$  — значение, про-

межуточное между рекомендованным Г. Г. Винбергом и др. [10] и экспериментально найденным Салоненом и др. [15].

Сравнение соответствующих эквивалентов в расчете на органическое вещество (см. табл. 4) и на углерод (см. табл. 5) подтверждает высказанную ранее мысль, что карбокалорийный коэффициент (КК) разного рода субстратов более постоянная величина, чем энергетический эквивалент сухого беззольного вещества,

Таблица 5

**Энергетические эквиваленты единицы массы углерода  
(карбокалорийные коэффициенты) различных составляющих  
органического вещества природных вод, ккал/г С**

Субстрат	Коэффициенты для вычисления калорийности		
	физиологической	физической	полной
Растворенное ОВ	8,5	8,7	9,0
Фитопланктон	9,2	10,0	12,0
Зоопланктон	9,4	10,6	13,0

и что только для ориентировочных расчетов физической калорийности может быть использовано значение  $КК = 10$  ккал/г С.

Благодаря возможности экспериментального определения органического углерода из проб существенно меньшего размера по сравнению с необходимыми для прямой калориметрии, хотя и здесь в последние годы достигнуты немалые успехи [16], использование углерода в качестве меры биомассы и энергии будет иметь существенные преимущества в изучении энергетики небольших особей и приведенные в табл. 5 значения карбокалорийных коэффициентов найдут применение при экологических исследованиях.

# СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алиев С. А. Экология и энергетика биохимических процессов превращения органического вещества почв. Баку, 1978.
2. Бикбулатов Э. С. Химический состав органического вещества фитопланктона//Микробиологические и химические процессы деструкции органического вещества в водоемах. Л., 1979.
3. Бикбулатов Э. С. Функциональные связи между общими характеристиками органического вещества природных вод//Водные ресурсы. 1981. № 1.
4. Бикбулатов Э. С. Оценка энергетических запасов органического вещества природных вод//Экологическое исследование водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. Л., 1982.
5. Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. Минск, 1960.
6. Гигиняк Ю. А. Калорийность водных беспозвоночных//Общие основы изучения водных экосистем. Л., 1979.
7. Казанская А. С., Скобло В. А. Расчеты химических равновесий. М., 1974.
8. Киреев В. А. Методы практических расчетов в термодинамике химических реакций. М., 1975.
9. Копылов А. И. О химическом составе и калорийности инфузорий//Океанология, 1979. Т. 19, вып. 5.

10. **Обозначения**, единицы измерения и эквиваленты, встречаемые при изучении продуктивности пресных вод. Л., 1972.
11. **Романенко В. И., Кузнецов С. И.** Экология микроорганизмов пресных водоемов. Л., 1974.
12. **Скопинцев Б. А.** Органическое вещество в природных водах (водный гумус)//Тр. Гос. океаногр. ин-та. 1950. Вып. 17(29).
13. **Cummings K. W., Wuycheck J. C.** Caloric equivalents for investigations in ecological energetics//Mitt. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. 1971.
14. **Platt T., Irwin B.** Caloric content of phytoplankton//Limnol., Oceanogr. 1973. Vol. 18, N 5.
15. **Salonen K., Sarvala J., Hakala I., Vilyanen M. L.** The relation of energy and organic carbon in aquatic invertebrates//Limnol., Oceanogr. 1976. Vol. 21, N 5.
16. **Scott J. M., Marlow J. A.** A microcalorimeter with a range of 0.1--1.0 calories//Limnol., Oceanogr. 1982. Vol. 27, N 4.
17. **Shindler D. W., Clark A. S., Gray I. R.** Seasonal calorific values of freshwater zooplankton as determined with a Philipson bomb calorimeter modified for small samples//J. Fish. Res. Board. Canada. 1971. Vol. 28.
18. **Snow N. B.** The effect of season and animal size on the caloric content of *Daphnia pulex* Forbes//Limnol., Oceanogr. 1972. Vol. 17, N 6.
19. **Wagner R.** Eine Modification der Kaliumdichromat methode zur Bestimmung des totalen Sauerstoffbedarfs organischer Stoffe//Vom Wasser. 1973. Bd 41.
20. **Wissing T. E., Hasler A. D.** Intraseasonal change in caloric content of some freshwater invertebrates//Ecology. 1971. Vol. 52.

## СОДЕРЖАНИЕ

<b>Законнов В. В.</b> Аккумуляция биогенных элементов в донных отложениях водохранилищ Волги . . . . .	3
<b>Бикбулатова Е. М.</b> Оценка масштабов седиментации органического вещества фитопланктона в Рыбинском водохранилище . . . . .	16
<b>Дзюбан А. Н.</b> Темновая ассимиляция $\text{CO}_2$ и деструкция органического вещества в грунтах водохранилищ Волго-Камского каскада и некоторых озер . . . . .	24
<b>Добрынин Э. Г.</b> Интенсивность микробиологических деструкционных процессов в илах Куйбышевского водохранилища . . . . .	35
<b>Дзюбан А. Н.</b> Численность некоторых видов маслянокислых бактерий в грунтах волжских водохранилищ и озер разного уровня трофии в зависимости от содержания органических веществ . . . . .	47
<b>Степанова И. К.</b> Компонентный состав органического вещества донных отложений Рыбинского водохранилища и обилие бентоса . . . . .	64
<b>Ершов Ю. В., Баканов А. И., Бисеров В. И., Бикбулатова Е. М.</b> Органическое вещество, битумоиды и углеводороды в донных отложениях водохранилищ Волги и их влияние на макрозообентос . . . . .	74
<b>Былинкина А. А.</b> Исследование динамики полифосфатов в сестоне как показателя фосфорного резерва фитопланктона . . . . .	92
<b>Трифонов Н. А., Васильева Н. В.</b> Оценка содержания фосфозфиров и их ферментативной деструкции в Рыбинском водохранилище . . . . .	103
<b>Бикбулатов Э. С.</b> Оценка методов установления энергетических эквивалентов органического вещества природных вод и почв . . . . .	114

Сборник научных трудов

Труды ИБВВ, вып. 66 (69)

**ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ  
ВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ**

Редактор Е. Э. Булаховская. Художественный редактор Б. А. Бураков.  
Художник Г. Б. Бурмистров. Технический редактор Н. В. Морозова.  
Корректор О. В. Андреева.

Н/К

ЛР № 020228 от 8.10.91 г. Сдано в набор 23.07.93. Подписано в печать 21.10.93. Формат 60×90<sup>1</sup>/<sub>16</sub>.  
Бумага типографская № 1. Гарнитура литературная. Печать высокая. Печ. л. 8,0. Кр.-отг. 8,25.  
Уч.-изд. л. 9,83. Тираж 1000 экз. Индекс ГЛ-93. Заказ № 119.

Гидрометеиздат. 199397, Санкт-Петербург, Беринга, 38.

Ордена Трудового Красного Знамени ГП «Техническая книга» типография № 8 Минин-  
формпечати РФ. 190000, г. Санкт-Петербург, Прачечный пер., д. 6.