

МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ БИОГЕОЦЕНОЗОВ ВНУТРЕННИХ ВОДОЕМОВ



ИЗДАТЕЛЬСТВО
« НАУКА »

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД
Научный совет по проблемам биогеоценологии
и охраны природы

МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ
БИОГЕОЦЕНОЗОВ
ВНУТРЕННИХ
ВОДОЕМОВ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
Москва 1975

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., "Наука", 1975 г.

Книга представляет собой руководство по изучению биогеоценозов внутренних водоемов, содержит описание современных методов исследования всех основных компонентов пресноводных биогеоценозов.

Работа рассчитана на гидробиологов, микробиологов, ботаников и зоологов, преподавателей и учащихся вузов. Табл. 12. Илл. 32, библи. 421 назв.

Ответственный редактор

Ф.Д.Мордухай-Болтовской

МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ БИОГЕОЦЕНОЗОВ ВНУТРЕННИХ ВОДОЕМОВ

Утверждено к печати Институтом биологии внутренних вод
Академии наук СССР

Редактор издательства *В.Х.Марусич*. Художественный редактор *С.А.Литвак*.
Технический редактор *Г.В.Лазарева*

Подписано к печати 26/V—75 г. Т — 07083. Усл.печ.л. 15. Уч.—изд.л. 16,8.

Формат 60 × 90 1/16. Бумага офсетная № 1. Тираж 1300 экз. Тип. зак. 145.

Цена 1 р. 68 к.

Книга издана офсетным способом

Издательство "Наука", 103717 ГСП, Москва, К-62, Подсосенский пер., 21

1-я типография издательства "Наука". 199034, Ленинград, В-34, 9-я линия, 12

ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящая книга представляет собой третий выпуск руководства по методике биогеоценологических исследований, организованного академиком В.Н.Сукачевым. Первый выпуск, подготовленный при участии и под редакцией Сукачева и посвященный изучению наземных биогеоценозов, вышел еще при его жизни в 1966 г. Второй выпуск, содержащий описание морских биогеоценозов, появился под редакцией академика Л.А.Зенкевича в 1970 г. В 1974 г. первый выпуск был переиздан с дополнениями, причем в него была включена глава "Особенности программы и методики биогеоценологических исследований внутренних водоемов", представляющая собой как бы развернутую программу настоящего сборника.

В настоящем сборнике материал излагается в порядке, близком к той последовательности, в которой разворачивается продукционный процесс в водоемах. Сначала дается методика изучения факторов абиотической среды (неживой части биогидроценозов): отдельно физических и химических. Затем излагается методика исследования трех основных "функциональных" подразделений или компонентов экосистем: микроорганизмов (микробоценозов), растений (фитоценозов) и животных (зооценозов). Внутри каждого из них рассмотрение ведется по основным типам водных биоценозов — сначала планктонным (населяющим толщу воды), затем бентосным (связанным с субстратами); однако изучение простейших выделено в особую главу.

Кроме описания методики изучения состава, обилия и структуры отдельных биогеоценозов для нескольких основных групп гидробионтов приводится также методика изучения их продукции. Мы сочли необходимым включить эти вопросы даже в таком неполном виде, так как продукция и есть собственно результат процессов, происходящих в экосистемах. Общая схема функционирования водных биогеоценозов приводится в конце книги, в кратком обзоре биологического круговорота в водоемах.

В водной биогеоценологии особенно важное значение имеют методы сбора материалов в природе и успех исследования часто зависит прежде всего от примененного способа сбора или орудия лова водных организмов. Как известно, в литературе описано очень большое число различных методов, приспособлений и приборов для сбора и обработки материалов по водной флоре и фауне. Однако незначительный объем настоящего сборника вынуждает нас ограничиться в основном описанием только тех приборов и способов, которые применяются в Инсти-

туте биологии внутренних вод АН СССР и могут быть рекомендованы как наиболее удобные и доступные. Это, конечно, связано с тем, что почти все авторы настоящего сборника – сотрудники этого института, но мы думаем, что за свою почти 25-летнюю деятельность Институт накопил немалый опыт всесторонних исследований внутренних водоемов.

Сведения о других методах изучения водных биогеоценозов, применяющихся в нашей стране и за рубежом, читатель может найти в прилагаемых к каждой главе списках литературы.

Недостаток места не позволил также включить первоначально запланированный раздел об особенностях методов изучения водоемов разных типов: проточных, стоячих (озер, прудов) и искусственных (водохранилищ). Эти особенности, правда, вызываются главным образом различиями в гидрологических свойствах (колебания уровня, глубины, течение) и упоминаются в отдельных главах.

Авторы и редактор сознают, что настоящий сборник имеет много недостатков. Прежде всего трудно было достигнуть полного единообразия в отдельных главах, написанных 21 автором. Вследствие общей неизученности водных биогеоценозов (по сравнению с наземными), особенно их компонентов, относящихся к микроорганизмам и отчасти к планктону, во многих главах биоценозы почти не рассматриваются и излагается лишь методика изучения состава и численности организмов. Но в общем мы стремились по возможности рассматривать внутренние водоемы в биогеоценологическом аспекте. В этом одно из отличий настоящего сборника от предшествовавших руководств по методике гидробиологических исследований ("Жизнь пресных вод СССР" под ред. Жадина, т. IV, 1954–1956; "Методы гидробиологических исследований", 1960). Последние, кроме того, охватывали не все стороны экологических исследований водоемов и в настоящее время, через 15–20 лет после их опубликования, в отдельных частях нуждаются в дополнениях и поправках.

Несомненно, что разработка методики изучения собственно водных биогеоценозов с характерной для них структурой, внутренними и внешними связями и взаимоотношениями их компонентов в значительной мере – задача будущего.

Ф.Д. Мордухай-Болтовской

ОСОБЕННОСТИ ВОДНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ И МЕТОДОВ ИХ ИЗУЧЕНИЯ

Водные биогеоценозы очень сильно отличаются от наземных. Основную абиотическую среду в первых составляет вода, во вторых — воздух. Поэтому название "водные биогеоценозы" следовало бы заменить более правильным термином "биогидроценозы" (Абросов, 1957), противопоставляя им биогеоценозы как наземные системы. Если же сохранять выражение "водные биогеоценозы", то следует ввести аналогичное "наземные биогеоценозы"¹.

Более общее понятие, охватывающее и то и другое, — экосистема. Тэнсли, который ввел этот термин, как и большинство экологов и гидробиологов (Макфедьен, 1965; Hutchinson, 1966; Dussart, 1966; Одум, 1968; Константинов, 1972; Hynes, 1972), понимает под экосистемой вообще организмы и окружающие их неживые части природы (или биотоп), с которыми они находятся во взаимодействии. Возражения Н.В.Тимофеева—Ресовского и других (1973), считающих, что "экосистема" означает только экологические связи организмов друг с другом и с абиотической средой, едва ли убедительны. Экосистема — такое же хорологическое понятие, как биогео— или биогидроценоз. В.Н.Сукачев (1966), предложивший термин биогеоценоз, сам считал, что он "близок, хотя и не тождествен более неопределенному термину экосистема". Можно считать, что термин экосистема приобретает определенность, если понимать его в более широком смысле.

Коренное отличие неживой части, или биотопа гидро— и геобиоценозов, влечет за собой отличия и в составе органического мира, и в наиболее важных воздействующих на организмы факторах, а вследствие этого и в методах исследования этих двух экологических систем. Однако остаются общими характерные объединяющие их черты: это участки территории или акватории с однородными условиями, живая часть которых, именуемая биоценозом, состоит из животных, растений и микроорганизмов, находящихся в постоянном взаимодействии друг с другом и с неживыми компонентами, в результате которого происходят процессы превращения вещества и энергии. Определение биоценоза в такой общей форме применимо и к биогидроценозу.

Взаимодействие составляющих обе системы компонентов, как подчеркивает В.Н.Сукачев (1966), есть их специфическая черта. Эта взаи—

¹ Пожалуй, еще удобнее было бы именовать их гидробиоценозы и геобиоценозы, поставив на первое место указание на среду (биотоп); но тогда пришлось бы изменить закрепившийся термин биогеоценоз.

мосвязанность и взаимодействие считались многими авторами обязательной особенностью наземных и водных биоценозов. Иногда биоценозы даже рассматриваются как находящиеся в подвижном равновесии системы, в которых все компоненты настолько тесно связаны, что выпадение или сильное уменьшение одного из них тотчас же вызывает значительные изменения в соотношении других компонентов.

Не отрицая существование этих взаимосвязей, следует, однако, заметить, что во многих, если не в большинстве случаев, за исключением прямых трофических связей хищников и жертв, непосредственная связь между членами гидробиоценоза слаба, а нередко и вовсе отсутствует. Виды, обитающие совместно в одном биогидроценозе, нередко имеют только общие или сходные требования к условиям среды, а друг к другу относятся безразлично, нейтральны. Нередко встречается одностороннее влияние одного вида на другой, а чаще не прямые взаимоотношения между видами, а конкуренция из-за каких-то "жизненных благ" — условий жизни — пищи, кислорода, света, места, т.е. косвенные трофические и топические связи, по терминологии В.Н. Беклемишева (1951).

Еще меньше оснований говорить о постоянных взаимосвязях между организмами и неорганической частью биогео- и гидроценозов. Обычно неживая часть экосистем — среда обитания биоценозов — оказывает чрезвычайно мощное, определяющее влияние на их состав и динамику. Подразделение экосистем на биогео- и биогидроценозы основано именно на различии основной среды обитания. Конечно, организмы, составляющие биоценоз, тоже могут оказывать влияние на окружающую их абиотическую среду. Так, наблюдается изменение характера грунта в водных экосистемах под влиянием деятельности биоценозов или отдельных организмов, которые могут создавать специфическую среду обитания для других биоценозов. Это "прямые топические" связи. Таковы, например, специфические зооценозы дрейссеновых или мидиевых скоплений и "обрастаний" в реках и морях. Но в большинстве случаев влияние организмов на среду неизмеримо слабее и иногда просто незаметно. Можно ли, например, говорить о заметном влиянии речных биоценозов на гидрологический режим реки? Или о воздействии фауны и флоры на соленость моря или эстуария — важнейший абиотический фактор в водоемах?

В биогидроценозах наблюдается не столько воздействие организмов на воду, как косвенное влияние организмов друг на друга через воду, посредством воды.

Особенности биогидроценозов по сравнению с биогеоценозами, охарактеризованные в одной из глав Руководства по изучению биогеоценозов (Мордухай-Болтовской, 1974), в основном заключаются в следующем.

Биогидроценозы, окруженные водой, подвергаются значительно меньшим колебаниям температуры (обычно в пределах от 2 до 40°), чем биогеоценозы, однако значительно большим изменениям в количестве кислорода, который часто бывает в дефиците, а временами может вообще исчезать, в связи с чем многие организмы имеют приспособле-

ния к недостатку кислорода. Организмы биогидроценозов биохимически и осмотически тесно связаны с окружающей их средой и зависят от содержания в ней растворимых веществ, хотя в пресных водах и стараются специальными механизмами по возможности сохранить независимость от нее. Вместе с тем, благодаря значительно большей (чем у воздуха) плотности воды, многие водные организмы населяют ее в свободно плавающем или парящем состоянии и она содержит во взвешенном состоянии массы органических веществ и микробов, которые составляют важнейший и иногда единственный источник пищи для многих животных (в то время как у наземных биоценозов источники пищи — на земле). Биогидроценозы находятся в условиях вообще более слабой освещенности, чем наземные, а расположенные на глубинах водоемов (и в подземных водах) совершенно лишены света, а потому и автотрофных (зеленых) растений, и их живые компоненты могут существовать только за счет поступления органических веществ извне. Поэтому в системе биогидроценозов гораздо сильнее выражена вертикальная дифференцировка (стратификация).

Вода не только служит источником пищи, но создает возможность биохимических связей между организмами и биоценозами за счет выделения многими организмами в воду кислорода, углекислоты и различных продуктов метаболизма. Эти вещества, или токсичные, или стимулирующие другие организмы, образуют как бы сеть, по которой организмы сообщаются косвенно, не вступая друг с другом в прямой контакт (Хайлов, 1969). "Межбиогеоценозные" связи, значение которых подчеркивает Н.В.Дылис (1973), в водных экосистемах играют еще большую роль, чем в наземных.

Очень сильно отличаются биогидроценозы от биогеоценозов по составу живой части, т.е. биоценоза. Вообще население водоемов значительно разнообразнее, чем наземное, хотя во внутренних водоемах состав флоры и фауны сильно обеднен по сравнению с морями из-за выпадения многих групп (иглокожие, радиолярии, головоногие, большинство кишечнополостных, губок, полихет, красных и бурых водорослей и др.). Растительный мир водоемов отличается изобилием низших водорослей (диатомовых, зеленых, синезеленых и других) и сравнительно слабым развитием высших цветковых (сосудистых) растений, локализующихся главным образом в прибрежной зоне. Среди животных в биоценозах внутренних водоемов наибольшую роль играют первичнополостные и кольчатые черви (в основном олигохеты), моллюски (двустворчатые, и особенно брюхоногие), ракообразные и насекомые, а из позвоночных рыбы. В наземных биоценозах, как известно, резко преобладают насекомые, но значительную роль играют также паукообразные, нематоды, олигохеты, а из позвоночных птицы и млекопитающие.

Таким образом, таксономический состав этих двух групп биоценозов различен, хотя соотношение видов разных категорий внутри биоценоза аналогично (обычно от одного до немногих доминантных, несколько субдоминантных и много второстепенных видов). Но еще больше отличается их трофическая структура.

Для биогидроценозов очень характерно то, что основную массу первичных продуцентов составляют взвешенные в воде микроскопические водоросли, в то время как на суше это почти исключительно крупные растения, с корнями в почве. Несмотря на чрезвычайно мелкие размеры планктонных водорослей, они обладают весьма высоким темпом размножения и могут давать очень высокую первичную продукцию, за счет которой развивается местами богатейшее животное население. Вместе с тем среди водных животных очень широко распространено питание детритом и бактериями, в то время как среди наземных преобладают растительноядные (в обеих группах есть также много хищников). При этом очень многие группы животных выработали фильтрационные механизмы, при помощи которых весьма искусно отсеживают взвешенные частицы детрита и организмы от воды.

Пространственная структура биогидроценозов сильно отличается, как уже указывалось, главным образом их дифференциацией по вертикали. В горизонтальном направлении они, как и биогеоценозы, также неоднородны. Но различия по вертикали, особенно в толще воды, могут быть не только сильны, но и изменчивы в связи с суточными вертикальными миграциями организмов. В этих случаях трудно сказать, занята ли вся толща воды в озере одним биогидроценозом с разными ярусами, или границу ценозов следует проводить на той глубине, ниже которой уже исчезают зеленые растения и сильно изменяется характер трофических цепей.

В связи с вертикальной расчлененностью водной среды типы биогидроценозов выделяются по совершенно иному принципу, чем типы биогеоценозов. Последние в большинстве случаев, как указывает В.Н. Сукачев (1966), совпадают с растительными ассоциациями на поверхности земли, в то время как типы биогидроценозов различаются главным образом по их положению в пространстве. Это, как их называют гидробиологи (Зернов, 1949; Зенкевич, 1951; Константинов, 1972), "жизненные формы", или "классы сообществ", или население основных типов биотопов, имеющих в водоемах: в пелагиали (области открытой воды), бентали (области дна водоема), поверхностной пленке воды.

Таким образом, можно различать следующие типы: планктон, охватывающий все организмы, проводящие жизнь во взвешенном состоянии в массе, толще воды; бентос – организмы, живущие на дне водоемов или в грунте; для обозначения организмов и биоценозов, населяющих не грунт, но плотные субстраты, находящиеся на дне или окруженные водой, применяется выражение эпибиозы или обрастания (перифитон), а для населяющих высшие водные растения – фитофильный биоценоз.

Различают еще: промежуточную группу животных, обитающих в придонном слое воды, – планктобентос (или нектобентос); группу подвижных, активно плавающих в массе воды – нектон (к которому относится большинство рыб, хотя и не все); и, наконец, небогатый, но очень своеобразный маленький биоценоз поверхностной пленки воды – так называемый нейстон.

Эти типы охватывают по несколько биогидроценозов, различающихся биотопами. Биотопы определяются преимущественно физическими свойствами среды и группируются по зонам, на которые расчленяются водоемы: литораль (прибрежная зона), сублитораль (до границы распространения высших растений), профундаль. Внутри каждой зоны может быть тоже по несколько биотопов и соответствующих им биоценозов (например, на разных грунтах).

Биогидроценозы, как и биогеоценозы, обладают хорошо выраженной изменчивостью во времени. Сезонная (годовая циклическая) изменчивость или динамика такого же характера, как в наземных фитоценозах, вызванная изменениями температуры, наблюдается в ценозах высшей водной растительности, отмирающей с наступлением осени. В других биогидроценозах сезонные изменения обычно не так резки, как в наземных, вследствие значительно меньшего диапазона колебаний температуры. Однако в планктонных сообществах, состоящих из видов с кратким жизненным циклом, сезонные изменения также очень сильны и в умеренном поясе планктон в зимний период хотя и не исчезает совсем, но беднеет по обилию в сотни раз при смене видового состава. Наименее выражены сезонные изменения в бентосе, остающемся в крупных водоемах на зиму в почти полном составе и количестве, хотя в некоторые периоды его гетеротопные группы (насекомые) покидают водоем.

Годовые или, лучше сказать, межгодовые (или многолетние) изменения в биогидроценозах выражены не менее, если не более ярко, чем в биогеоценозах, и в основном происходят в результате тех же причин: изменения климатических условий и деятельности человека. В биогидроценозах постоянно происходят также изменения в соотношении видов и обилии, причины которых не удастся установить. Эти ненаправленные изменения то в одну, то в другую сторону называют флуктуациями, противопоставляя их сукцессиям — изменениям в течение ряда лет, направленным в одну сторону. Сукцессии часто наблюдаются в биогидроценозах и представляют собой обычно продолжающийся в течение ряда лет процесс постепенного приспособления биоценозов к сильно изменившимся абиотическим условиям. Мы наблюдаем их при различных естественных изменениях режима водоемов, а в еще большем масштабе при возникновении новых водоемов — водохранилищ на затапливаемой, вследствие сооружения плотины, долине реки. Можно принять, что процесс сукцессии останавливается на какой-то "климаксовой" стадии, которая должна приблизительно соответствовать состоянию биоценозов в давно существующих водоемах той же климатической зоны и того же бассейна.

Из всего сказанного выше нетрудно видеть, что методика изучения биогидроценозов во многом должна сильно отличаться от методики изучения биогеоценозов. Конечно, в обоих случаях есть много общего: сколько-нибудь серьезное познание любой экосистемы требует длительного систематического ее изучения: перед началом исследований необходимо выявить основные биогидроценозы и их границы и установить и зафиксировать пункты (станции) сбора материалов; число соби-

раемых проб должно соответствовать намеченной степени детальности исследования; сроки сбора должны быть намечены с учетом сезонной динамики.

Особенности методики изучения биогидроценозов обусловлены главным образом водной средой, в которой непосредственное наблюдение почти невозможно и материалы могут быть собраны лишь с помощью различных приборов и орудий лова. Поэтому биогидроценологи или гидробиологи по необходимости должны уделять особое внимание усовершенствованию методов сбора материала. Кроме того, в связи с тем, что вода, представляя собой местообитание и источник пищи многих организмов, имеет для них значительно большее значение, чем воздух для наземных, она должна быть подробно исследована с физической и химической сторон. Наконец, исследование водных биоценозов, особенно зооценозов, затрудняется их большим разнообразием, требующим участия специалистов по многим группам животных.

Выявление взаимодействия компонентов биогидроценоза, интимных внутренних связей и отношений представляет, как и для биогеоценозов, наиболее трудную задачу, методика разрешения которой до сих пор еще плохо разработана, но, безусловно, предполагает и экспериментальные исследования. Применительно к биогидроценозам эта задача усложняется трудностью длительного содержания многих водных организмов в лабораторных условиях.

Все это и было причиной того, что в настоящее время водные экосистемы изучены заметно хуже наземных. Биогидроценология отстает от биогеоценологии. Представления о сообществах разрабатывались главным образом применительно к организмам, связанным с субстратом, у которых можно определить границы биоценозов. Биоценозы или ассоциации высших водных растений вообще изучаются методами геоботаники, хотя их применение в условиях водоемов гораздо труднее, чем на суше. Исследовались также, но преимущественно в морях, биоценозы зообентоса, обычно связанные с определенным типом грунта и состоящие из малоподвижных форм. Значительно труднее выделение биоценозов в планктоне вследствие неопределенности границ биотопов и подвижности водных масс. Многие типы сообществ и группы организмов (в частности, микроорганизмы) в биоценоотическом аспекте до сих пор совсем не исследовались, и наши сведения о них ограничиваются только данными о видовом составе и показателях обилия.

Литература

- Абросов В.И. 1957. Опыт классификации озер Великолукской области. — Труды Белорус. отд. ВНИОРХ, 1.
- Беклемишев В.И. 1951. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей. — Бюлл. МОИП, отд. биол., т. VI (5).
- Белавская А.И. 1973. К исследованию высшей водной растительности как компонента водного биогеоценоза. — Гидробиол. журн., т. IX, № 1.
- Дылис Н.В. 1973. Межбиогеоценозные связи, их механизмы и изучение. — В сб. "Проблемы биогеоценологии". М., "Наука".

- Зенкевич Л.А.** 1951. Фауна и биологическая продуктивность моря. т. 1. М., "Сов.наука".
- Зернов О.А.** Общая гидробиология. Изд. 2. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Константинов А.С.** 1972. Общая гидробиология, изд. 2. М., "Высшая школа".
- Макфедьен Э.** Экология животных. М., "Мир".
- Мордухай-Болтовской Ф.Д.** 1974. Особенности программы и методики биогеоценотических исследований внутренних водоемов. — В кн. "Программа и методика биогеоценотических исследований". М., "Наука".
- Одум Е.** 1968. Экология. М., "Просвещение".
- Сукачев В.И.** 1966. Основные понятия о биогеоценозах и общее направление их изучения. — В кн. "Программа и методика биогеоценотических исследований". М., "Наука".
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В.** 1973. Очерк учения о популяции. М., "Наука".
- Хайлов К.М.** 1969. Экологический метаболизм в море. Киев, "Наукова думка".
- Dussart B.** 1966. Limnologie. Paris.
- Hutchinson G.** 1966. Treatise on limnology, v. 2. New York — London.
- Hynes H.B.N.** 1972. The ecology of running waters. Liverpool, Univers. Press.

ФИЗИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ ВОДНОЙ СРЕДЫ

Основная цель гидрологических работ при биоценологических исследованиях — получение данных для всесторонней физико-географической характеристики водоема. Знание гидрологического режима водоемов и состава их вод необходимо прежде всего для характеристики среды обитания организмов и биоценозов. Изучение динамики водных масс и изменчивости гидрологических характеристик позволяет оценить масштабы физических процессов, происходящих в водоеме, и показать их влияние на экосистему водоема.

Одним из важных этапов при гидрологических исследованиях является выбор оптимальной сетки станций (пунктов наблюдений). С одной стороны, она должна быть достаточной для того, чтобы выявить особенности пространственной неоднородности в полях гидрологических характеристик. С другой стороны, чрезмерно густая сеть станций удлиняет общую продолжительность наблюдений, что при большой гидродинамической активности водных масс затрудняет интерпретацию собранных материалов.

При разработке схемы станций не следует забывать о целесообразности относительно равномерного распределения вертикалей по площади водоема для составления общего представления о нем. В то же время пункты наблюдений желательно располагать в определенном порядке с тем, чтобы получились продольные и поперечные разрезы водоема. Число разрезов и вертикалей на них определяется задачами исследования и морфометрическими особенностями водоема. Желательно определять гидрологические вертикали на наиболее характерных морфологических участках. Так, для водохранилищ долинного типа могут быть рекомендованы гидрологические разрезы с тремя либо пятью станциями. Расположение станций при этом следующее: русло, правая и левая затопленные поймы либо русло, правый и левый склон русла (либо бровки русла) и правая и левая поймы. В зонах выклинивания подпора водохранилищ, где режим приближается к речному, достаточно бывает одной русловой вертикали. Дополнительные станции наблюдений либо дополнительные разрезы следует определять в местах сброса бытовых и промышленных стоков либо подогретых вод теплоэлектростанций.

Основой планирования сети станций для длительных стандартных наблюдений может служить выделение районов, относительно однородных по комплексу параметров среды. Выделение таких районов может быть выполнено методом объективной классификации (см. раз-

дел "Выделение водных масс"). Для каждого такого района достаточно одной станции, которая будет характеризовать весь район по заданному комплексу показателей.

ИЗМЕРЕНИЕ ГЛУБИНЫ

Измерение глубины проводится обязательно перед началом работ на каждой гидрологической станции. В качестве приборов могут быть использованы ручной лот, лебедки с автоматическим счетчиком вытравленной длины троса и эхолоты различных марок.

При работе ручным лотом лотиль (пеньковый либо капроновый трос) должен быть предварительно вымочен и растянут, а затем размечен марками через 1 м.

Для измерения глубины с помощью лебедки карабином к тросу лебедки крепится гидрометрический груз весом не менее 5 кг. Затем груз опускается до поверхности воды, показания счетчика лебедки устанавливаются на нуле и продолжается опускание груза до дна. В момент касания грузом дна (момент появления слабину троса) по показанию счетчика лебедки определяют глубину вертикали. Точность определения глубины при помощи ручного лота или по счетчику лебедки должна быть 0,1 м.

Наиболее сложными и совершенными приборами для измерения глубины являются эхолоты, которые позволяют получить непрерывную запись профиля дна. Работа эхолота основана на измерении времени прохождения ультразвукового импульса от излучателя до дна водоема и назад к приемнику. Применение эхолота значительно облегчает работу при поиске характерных точек рельефа дна (отыскании затопленного русла реки, озера и т.д.). На экспедиционных судах Института биологии внутренних вод АН СССР установлены эхолоты ИЭЛ-3 с диапазоном глубины 0–40 и 0–200 м, позволяющие проводить измерения глубин как на водохранилищах, так и на крупных озерах. Существуют эхолоты и для установки на лодку.

ИЗМЕРЕНИЕ ПРОЗРАЧНОСТИ И ЦВЕТА ВОДЫ

Для измерения прозрачности воды пользуются белым диском (диск Секки). Этот диск на лине с марками через 10 см медленно опускают в воду с теневой стороны лодки или судна. В момент, когда диск становится невидимым, отмечают глубину по маркам линя. Затем, опустив несколько диск, медленно поднимают его кверху и фиксируют глубину, когда он снова становится видимым. Средняя из этих двух измерений принимается за величину прозрачности воды в метрах. Для избежания ошибок определения желательно повторять измерения два-три раза, а величину прозрачности вычислять как среднее из всех измерений. Величина прозрачности записывается с точностью до 10 см.

Для определения цвета воды служит шкала цветов, состоящая из набора 22 запаянных стеклянных трубок. Трубки наполнены цветными растворами, образующими постепенный переход от синего цвета до коричневого. Наблюдения над цветом воды проводятся после измерения прозрачности. При определении цвета воды белый диск опускают на глубину, равную половине прозрачности, и сравнивают цвет воды на фоне диска с цветом жидкости в трубках. Под трубки предварительно подкладывают белую бумагу.

Цвет и прозрачность воды определяют только в светлое время суток.

ИЗМЕРЕНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ ВОДЫ

Температуру воды у поверхности измеряют водным термометром в оправе. Температура воды в штилевую погоду измеряется на горизонте 0,1 м, а при волнении более одного балла на горизонте 0,5 м. Для устранения теплового влияния оправы термометра резервуар оправы дважды ополаскивают в воде, после чего термометр опускают в воду и выдерживают в течение 3 мин. Подняв термометр и не выливая воды из стаканчика оправы, температуру отсчитывают с точностью до 0,1°

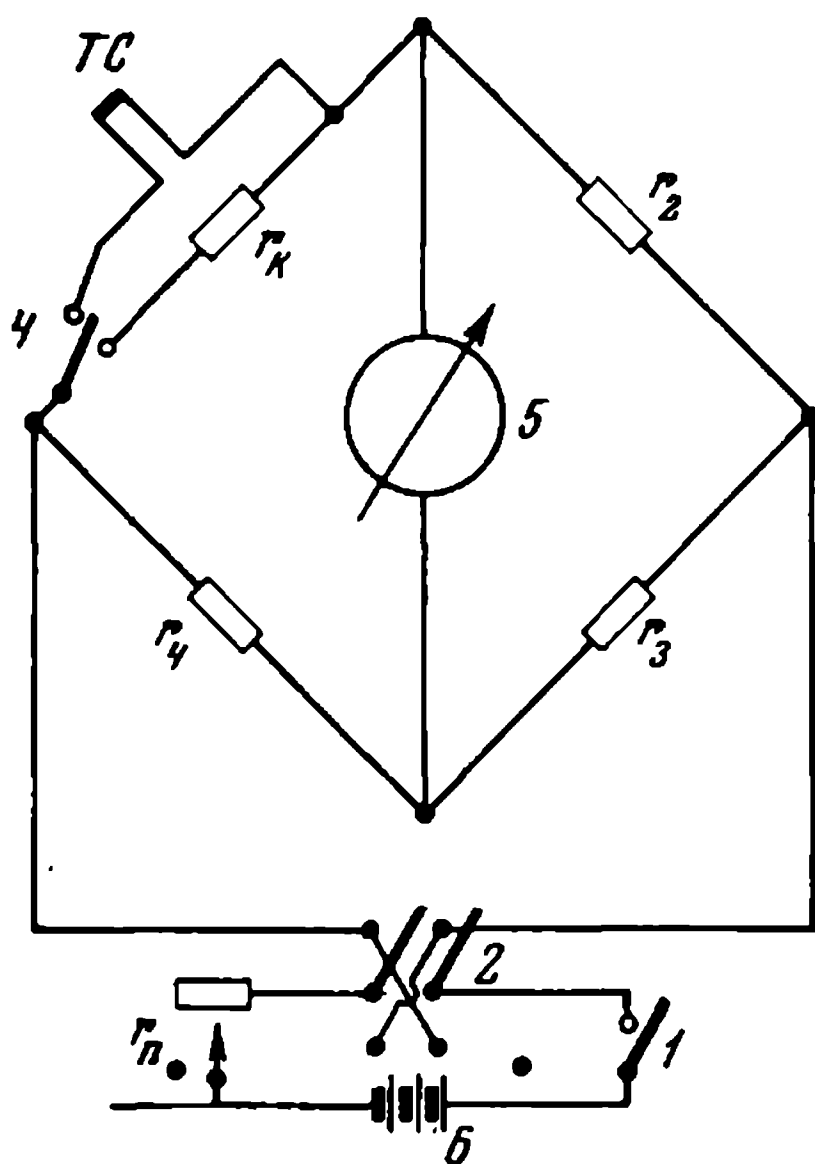
При сильном волнении или при определении поверхностной температуры на ходу судна измерения можно проводить в ведре с водой, зачерпнутой из водоема. Для этой цели лучше всего иметь металлическое ведро из оцинкованного железа. Наполненное водой ведро при измерениях необходимо ставить в тень.

Измерение температуры воды по вертикали проводится либо глубоководными (опрокидывающимися) термометрами, либо электротермометрами. Подробное описание глубоководного термометра приводится в "Наставлении гидрометеорологическим станциям и постам" (1957). Горизонты измерения, за исключением придонного, как правило, отмечают на целых значениях метров. Горизонты отсчитывают от поверхности воды, а зимой — от нижней поверхности льда. Особое внимание следует обращать на измерение температуры в "слое скачка", в области с наибольшими градиентами температуры. Если основных горизонтов измерения для этой цели недостаточно, то следует проводить дополнительные измерения в слое скачка.

Для погружения глубоководных термометров применяются специальные рамы РОГ 48, в которые вставляются по два термометра. Измерения на вертикали, как правило, выполняются серией приборов. Выдержка термометров на заданном горизонте составляет 5-7 мин. Отсчеты по основному термометру записываются с точностью до 0,01°, а по вспомогательному — до 0,1°. Для получения истинного значения температуры на данной глубине необходимо исправить показания основного термометра двумя поправками: инструментальной и редуционной. Инструментальная поправка выбирается из прилагаемого к термометру "Свидетельства о поверке". Для неглубоких водоемов, где температура воды определяется с точностью до 0,1°, редуцион

ная поправка выбирается по упрощенной таблице ("Наставление гидрометеорологическим станциям и постам", 1957).

Электротермометры, обладая малой инерцией, имеют ряд преимуществ перед глубоководными термометрами. Принципиальная электрическая схема (рис.1) термометра, применяемого в Институте биологии внутренних вод АН СССР, включает плечи моста r_2 , r_3 , r_4 из манганиновой проволоки, контрольное сопротивление r_k , переменное сопротивление r_n на 4,7 ком, микроамперметр М-24, питание из трех-четырех сухих элементов "Сатурн" и переключателей. Четвертым



Р и с . 1. Принципиальная схема электротермометра

1 — выключатель напряжения;
2 — переключатель направления тока;
4 — переключатель контрольного сопротивления; 5 — микроамперметр; 6 — батарея

переменным плечом моста служит полупроводниковое термосопротивление (ТС) ММТ-4 на 1,8 ком. Измеряемый интервал температуры (от 0 до 30°) разбит на два диапазона по 15°. При включении плеч r_2 , r_3 , r_4 и ТС (датчика) измеряется температура от 0 до 15°, при перемене направления тока в схеме измеряется температура от 15 до 30°. Для стабилизации напряжения в схеме вместо ТС включается контрольное сопротивление. Точность измерения температуры воды, с использованием описанной схемы, составляет 0,1°. Ввиду малой инерции датчика продолжительность измерения на одном горизонте, как правило, не превышает 1 мин.

При работе с прибором датчик температуры (ТС) опускается на соответствующий горизонт и в схему подается напряжение. Затем включается контрольное напряжение и стрелка амперметра переменным сопротивлением (r_n) устанавливается на 150 ма. После этого в цепь включается датчик (ТС) и устанавливается соответствующий диапазон измерения температуры. Когда стрелка микроамперметра уста-

новится, по шкале снимается отсчет либо в микроамперах (а затем по тарировочной таблице переводится в показания температуры), либо при отградуированной в градусах шкале значения температуры. Во избежание случайных ошибок в измерении температуры необходимо перед каждой серией наблюдений контролировать стабилизацию напряжения.

ИЗМЕРЕНИЕ УДЕЛЬНОЙ ЭЛЕКТРОПРОВОДНОСТИ ВОДЫ

Электропроводность воды определяется ее общей минерализацией и температурой. Поэтому по изменению электропроводности воды можно судить об изменении общей минерализации. Для исключения температурного фактора все измерения приводят к температуре 18° умножением результатов измерения на температурный коэффициент.

Лабораторным прибором для измерения электропроводности служит реохордный мост Р-38 в комплекте с кондуктометрической ячейкой Х-38. Ячейка представляет собой стеклянный сосуд объемом 50 мл с впаянными в него двумя электродами из черненной платины. Измерения электропроводности проводятся переменным током. В лабораторных условиях электропроводность воды может быть определена с точностью $\pm 2\%$ (Долгов, 1954).

Отбор проб для определения электропроводности может быть сделан батометром Руттнера или батометром Молчанова. Пробы воды рекомендуется отбирать с трех горизонтов: 0,5 м, на глубине и у дна. При стратификации водной массы по температуре и электропроводности необходимо определить дополнительные горизонты в зависимости от положения слоя скачка либо отбирать пробы на тех же горизонтах, на которых измеряется температура воды. Пробы отбираются объемом не менее 0,25 л в стеклянные или полиэтиленовые бутылки. Чистота тары для проб — необходимое условие получения точных результатов. Перед наполнением склянок необходимо их трижды ополоснуть водой из батометра.

Для полевых измерений электропроводности воды служит термокаппаметр (ТКМ). ТКМ состоит из датчиков температуры, электропроводности, регистрирующего устройства и блока питания. Датчиком электропроводности служат платиновые пластины, как и в стандартной ячейке, либо электроды из полированной нержавеющей стали. Датчик температуры — термосопротивление ММТ-4. Ввиду малой инерционности прибора он позволяет составить детальное представление о вертикальном распределении изменяемых параметров и существенно сократить продолжительность наблюдений.

В нерабочем состоянии прибор должен храниться в сосуде, заполненном либо дистиллированной, либо маломинерализованной водой. Несоблюдение этих условий приводит к обсыханию электродов и завышению показания замеряемых величин электропроводности в среднем до 20% (Ершова, Эдельштейн, 1966).

ОПРЕДЕЛЕНИЕ СОДЕРЖАНИЯ ВЗВЕШЕННЫХ ВЕЩЕСТВ

Пробы воды для определения содержания взвешенных веществ отбираются либо специальными батометрами (вакуумный батометр, батометр — бутылка на штанге, батометр — бутылка в грузе), либо батометром Руттнера или Молчанова. Для характеристики распределения количества взвешенных веществ по вертикали целесообразно проводить отбор проб воды с трех горизонтов — 0,5 м, 0,5 глубины и 0,5 м от дна. Методы определения количества взвешенных в воде частиц делятся на три основные группы: 1) оптические, 2) методы осаждения, 3) методы фильтрации.

Наиболее распространены методы осаждения и фильтрации через бумажные фильтры. Однако при исследовании взвесей озер и водохранилищ, расположенных в зонах со слабо выраженными эрозийными процессами, они вызывают затруднения, связанные с малым количеством взвесей в единице объема и большой их дисперсностью. Для учета тонких органических частиц, которые представляют наибольший интерес как кормовой ресурс для водных организмов, целесообразно применять метод мембранной фильтрации. При фильтрации пробы следует использовать мембранный фильтр № 4 (Зиминова, 1963).

Подготовка фильтров к работе заключается в маркировке, кипячении (три раза по 15 мин.), доведении до постоянного веса и взвешивании. Взвешивание фильтров выполняется на торсионных весах типа ВТ-100. Для одновременного фильтрования нескольких проб применяется установка, состоящая из электровакуумного насоса, ресивера, осушителя, распределительной трубы и системы воронок. Объем проб при фильтровании на мембранных фильтрах находится в пределах 0,5–1,5 л. Точность определения количества взвесей описанным методом в единичной пробе 0,1 мг.

Метод мембранной фильтрации дает возможность кроме количественного определения изучать и качественный состав взвесей. Основным недостатком метода является невозможность сбора на фильтре большого количества материала и трудоемкость. Поэтому при массовом материале, наряду с фильтрационным методом, можно использовать оптический, тиндалеметрический метод. В этом случае светорассеяние определяется на нефелометре модели НФМ. В основу прибора положен принцип зависимости рассеяния света от содержания в воде взвешенных частиц.

Порядок работы на нефелометре подробно изложен в инструкции, прилагаемой к прибору. Переход от показаний прибора к количеству взвесей (в мг/л) делается по графику связи этих величин. График связи строится на основании параллельных определений количества взвесей фильтрационным методом и характеристик светорассеяния. При построении графика целесообразно наносить две кривые — одну для количества взвесей от 0 до 15–20 мг/л, а вторую для количества взвесей свыше 15–20 мг/л. Пример построения такого графика по 130 параллельным определениям приведен на рис. 2. Для удобства работы после построения калибровочной кривой необходимо составить

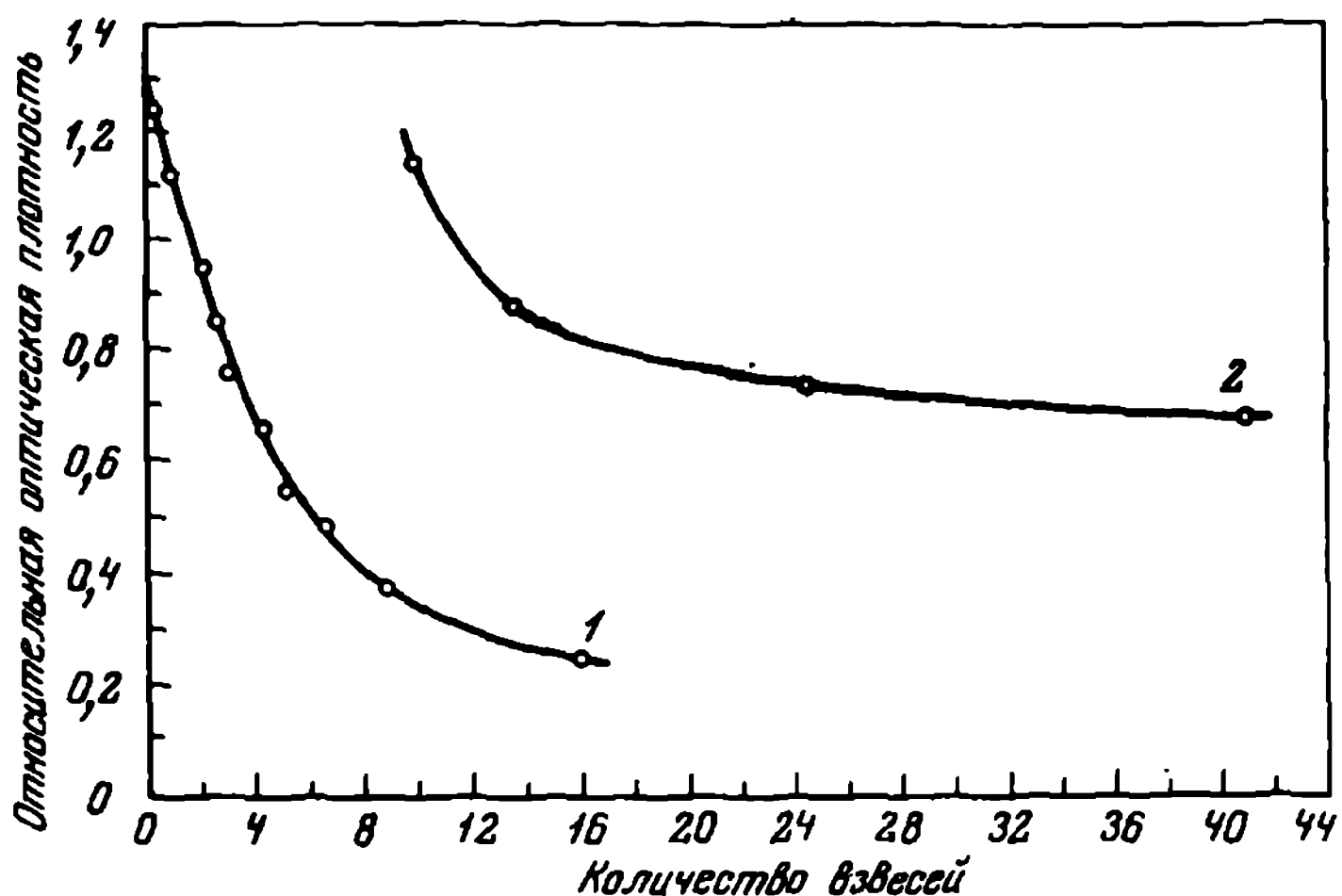


Рис. 2. Калибровочные кривые нефелометра НФМ (по Н.А. Зимин-
новой)

Содержание взвесей: 1 — 0 — 15 мг/л; 2 — от 15 мг/л и выше

таблицу зависимости содержания взвесей от относительной оптической плотности.

Согласно определениям на Рыбинском водохранилище (Зиминова, 1963), средняя ошибка при определении количества взвесей по кривым составляла 14%. Несмотря на то, что точность нефелометрического метода меньше, чем метода мембранной фильтрации (среднее отклонение около 6%), возможность массовых определений количества водных взвесей в полевых условиях делает нефелометрический метод эффективным при составлении представления о распределении взвесей по акватории водоема.

ИССЛЕДОВАНИЕ ГРУНТОВ ВОДОЕМА

Для отбора проб грунта служат грунтовая трубка и дночерпатель. Наиболее распространенными при исследовании грунтов водохранилищ и озер являются грунтовая трубка ГОИНа ТГ-1 и 1,5 и дночерпатель ДЧ-0,025. Грунтовая трубка служит для извлечения пробы грунта с ненарушенной структурой. Для погружения трубки используется лебедка с легким свободным ходом в целях обеспечения быстрого падения трубки и достаточно сильного удара о дно. На небольших глубинах при работе с маломерных судов и незначительной мощности иловых отложений отбор проб можно проводить вручную, заменив трос капроновым или пеньковым канатом.

На плотных песчаных грунтах или маломощных иловых отложениях, подстилаемых песчаными грунтами, применяют дночерпатель. Дночер-

патель ДЧ-0,025 захватывает площадь дна 0,025 м². Пробы дночерпателем, так же как и трубкой, отбираются либо с использованием лебедки, либо вручную.

После изъятия пробы грунта проводят его тщательное описание. Описание пробы грунта сводится к измерению линейкой общей длины керна, добытого трубкой, мощности отдельных слоев, различных по консистенции, характеристике этих слоев. При описании пробы грунта в водохранилищах можно воспользоваться классификацией грунтов, предложенной В.П. Курдиным (1960) (Приложение).

После описания пробы грунта помещаются в чашку Петри и консервируются высушиванием при температуре 35°. Дальнейшая обработка проб заключается в определении потерь в весе при прокаливании, максимальной молекулярной влагоемкости, объемного веса, механическом анализе грунта с выделением отдельных фракций по крупности и химическом анализе. Детальному анализу целесообразно подвергать отдельные пробы различных типов грунта. Порядок выполнения этих работ изложен в "Наставлении гидрометеорологическим станциям и постам". При определении объемного веса донных отложений можно воспользоваться прибором и методикой, описанной Н.А. Зиминевой и В.П. Курдиным (1971).

ИЗМЕРЕНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ ГРУНТА

Температурный режим донных отложений является важным экологическим фактором. Для измерения температуры донных отложений в лаборатории гидрологии Института биологии внутренних вод разработан донный термощуп. Прибор позволяет проводить измерения температуры на горизонтах 5, 10, 20, 40, 60, 80 и 100 см от поверхности грунта. Точность измерения температуры термощупом составляет 0,1° (Бакастов, 1963). Существует упрощенная модель термощупа, конструкция которой заключается в следующем. В текстолитовый стержень вмонтированы три термосопротивления ММТ-4 на расстоянии 5, 10 и 20 см от поддона. Поддон — дюралюминиевый диск диаметром 0,5 м с рядом просверленных отверстий для более свободного погружения в воду. Продолжением текстолитового стержня выше поддона является металлическая труба с двумя ограничителями, по которой перемещается груз для забивания стержня в грунт. Груз весом около 6 кг имеет цилиндрическую форму с отверстием посередине. К грузу прикреплен капроновый фал, с помощью которого он свободно перемещается по металлической трубе между ограничительными муфтами. На нем же происходит и погружение прибора. Термисторы имеют один общий вывод на массу и три изолированных вывода, что позволяет использовать четырехжильный кабель.

Упрощенная модель термощупа дает возможность измерить температуру донных отложений на горизонтах 5, 10 и 20 см от поверхности грунта. Прибор может быть надежно использован на реках, озерах и водохранилищах с легкими и средними по плотности грунтами.

МЕТЕОРОЛОГИЧЕСКИЕ НАБЛЮДЕНИЯ

Метеорологические наблюдения проводятся в начале гидрологических работ. При этом инструментально определяются: температура воздуха, скорость и направление ветра; визуально облачность, горизонтальная видимость, атмосферные явления (осадки, туманы и т.д.). Температура воздуха определяется аспирационным психрометром на высоте 2 м над водной поверхностью. Психрометр располагается за пределами искажающего влияния нагретых предметов. Наблюдения ведутся с наветренного борта судна. Отсчет психрометра проводится через 4 мин. после пуска аспиратора.

Скорость ветра измеряется ручным или индукционным анемометром также на высоте 2 м над поверхностью воды. Измерения проводятся в том месте, где ветер не искажается влиянием судовых надстроек (обычно на носу судна). Время выдержки анемометров 600 сек. Для измерения направления ветра наблюдают в течение 1–2 мин. за легким вымпелом и по компасу определяют среднее направление ветра с точностью до 5°.

Наблюдения над облачностью оцениваются по десятибалльной шкале согласно указаниям "Наставления гидрометеорологическим станциям и постам", вып. 3, ч. I. Обязательно следует определять интенсивность солнечного сияния, оценка которого проводится по трехбалльной шкале: пасмурно – ☉⁰; солнце просвечивает сквозь облака – ☉¹; яркое солнечное сияние ☉².

Наблюдения над волнением. Эти наблюдения дают возможность оценить степень ветрового перемешивания водной массы водоема. При этом считается, что глубина ветрового перемешивания равна половине длины волны. В период интенсивно развивающегося ветрового волнения и продолжительного действия ветра глубина ветрового перемешивания может быть равна средней длине ветровых волн.

Наблюдения над волнением могут проводиться инструментально и визуально. Наиболее простые инструментальные наблюдения, дающие возможность получить характеристику основных элементов волн, выполняются с использованием волномерных вех. Такие наблюдения целесообразно проводить в прибрежных участках водоемов, где ведутся стандартные гидробиологические исследования. Устройство волномерных пунктов и порядок производства работ изложены в "Наставлении гидрометеорологическим станциям и постам" (1957).

При наблюдениях в открытой части водоема проводится визуальная оценка степени волнения и состояния водной поверхности. Эти оценки выполняются по двум шкалам (шкала степени волнения и шкала состояния поверхности водоема), единым для морей, озер и крупных водохранилищ. Кроме того, в открытой части водоема желательно проводить визуальную оценку длины волны. Ориентировочно оценить длину волны можно по сравнению с длиной корпуса судна либо другого плавсредства, с которого проводятся работы. При этом длиной волны считается расстояние между двумя последующими гребнями или ложбинами волн.

Измерение характеристик течения. Течение в водохранилищах и озерах следует рассматривать как векторную величину, определяемую двумя характеристиками, — направлением и скоростью.

Основными видами течений, обуславливающими макроциркуляцию вод водоема, следует считать стоковые и ветровые.

Размещение пунктов наблюдений над течениями по акватории водоемов определяется площадью и морфометрическими особенностями.

При отсутствии сведений о течениях размещение вертикалей проводится по всей акватории с учетом морфометрических особенностей. Например, в водохранилищах при определении зоны распространения стоковых течений постоянные вертикали должны быть расположены вблизи гидроузлов и в руслах затопленных рек.

Назначение горизонтов наблюдений определяется задачами работ и неоднородностью распределения по вертикали характеристик течения. Число горизонтов зависит также от глубины вертикали. При глубинах до 10 м горизонты изменения могут быть назначены через 2 м либо 0,5, 2, 5, 7 м и у дна. При глубинах до 25 м — 0,5–2–5–7–10–15–20 м и у дна.

Наблюдения над стоковыми и ветровыми течениями несколько отличаются по приемам и методам. Приемы исследования стоковых течений могут быть разделены на прямые (инструментальные) и косвенные (с применением химических определений). Над ветровыми течениями проводятся только инструментальные наблюдения.

При исследовании стоковых течений наблюдения следует вести при максимальных и минимальных расходах вод, поступающих в водоем и вытекающих из него. В водохранилищах, при наличии суточного регулирования расходов воды через гидросооружения, необходимо проводить наблюдения на суточных станциях. Измерения должны проводиться каждые 2 часа. Разовые наблюдения могут дать совершенно правильное представление о характере движения вод.

В местах существующих или предполагаемых выпусков сточных или подогретых вод наблюдения должны выполняться при разной гидрометеорологической обстановке. Оптимальным вариантом является выполнение многосуточных станций с использованием самописцев течений.

Основными приборами, при наблюдениях над течениями, могут служить буквопечатающие вертушки БПВ–2р (самописцы течений), морская модернизированная вертушка ВММ, измеритель течений ГР–42 и поплавки различных конструкций ("Исследование течений в озерах и водохранилищах", 1972).

При исследовании всех видов течений с борта экспедиционного судна последнее должно быть установлено на два якоря (один носовой и один кормовой). При постановке судна на один якорь собственные движения судна под действием ветра могут значительно исказить действительную картину течений. Измерение стоковых течений с судна, стоящего на одном якоре, допускается только в зоне выклинивания подпора водохранилищ, где режим течений приближается к речному

Продолжительность наблюдений течений в точке определяется задачами работ. При изучении характера суммарного переноса вод и его динамики во времени проводится автономная установка самописцев течений на буйковых станциях либо на жесткой основе (Литвинов, 1968; "Исследование течений в озерах и водохранилищах", 1972). В этом случае характеристики течений измеряются самописцем через 1 час либо через 30 мин.

В случае выполнения кратковременных измерений продолжительность наблюдений течений в точке должна быть минимальной, но достаточной для оценки скорости и направления течения. Для вертушек БПВ-2р, ВММ и ГР-42 при работе с судна может быть рекомендована следующая продолжительность наблюдений: 1) при скорости течения более 10 см/сек; БПВ-2р – 20–25 мин. с 5-минутным интервалом, ВММ-5 – 10 мин.; ГР-42 – 3–5 мин.; 2) при скорости течения менее 10 см/сек; БПВ-2р – 40–50 мин., ВММ – 15–20 мин.; ГР-42 – 10–15 мин. (без учета времени стабилизации прибора).

При наблюдении самописцем течений БПВ-2р на вертикали устанавливается диск с 5-минутным интервалом (минимальный интервал автоматической регистрации). На заданных горизонтах самописец выдерживается согласно рекомендациям, изложенным выше. Смену горизонтов наблюдений проводят не поднимая прибора на борт в перерыве между двумя экспозициями. Время экспозиции самописцев обычно колеблется от 160 до 200 сек. и указывается в паспорте приборов.

Измерение скорости течения прибором ГР-42 выполняется фиксацией периодов времени, в течение которых поступит определенное количество сигналов: при малых скоростях 2–3 сигнала, при больших 5–10 сигналов. При обработке эти данные легко позволяют установить максимальные, минимальные и средние скорости течения за период измерений.

По конструктивным особенностям поплавки делятся на поверхностные и глубинные и, в зависимости от способа измерения, – на привязные и свободно плавающие. В большинстве случаев все поплавки – взаимозаменяемые. Наиболее совершенной конструкцией поплавок является поплавок, выполненный в виде крестовины из различных материалов (дюралюминий, текстолит, полиэтилен и т.д.), находящейся в воде, и небольшого пенопластового указателя, находящегося на поверхности. При соотношении площади крестовины к площади поплавок указателя 1:15–1:20 и при глубинах до 5 м влиянием поплавок указателя и площади нити на движение глубинного поплавок можно пренебречь.

Траектория движения поплавок может фиксироваться или с берега засечками угломерными инструментами, или с судна. Судовые наблюдения проводятся либо привязными поплавками, либо способом "преследования" поплавков (Литвинов, 1966).

Первичная обработка материалов вертушечных наблюдений заключается в нахождении среднего за период наблюдений направления течения, средней, максимальной и минимальной скоростей течения и приближенной оценки погрешности измерений. Скорость течения приборами ГР-42 и ВММ определяется вычислением количества оборотов лопастей

ного винта в единицу времени с последующим снятием с тарировочной кривой значений скорости (в см/сек). Скорость течения, измеренная поплавками, определяется по пройденному расстоянию и времени, в течение которого это расстояние пройдено. Истинное направление течения получают в результате сложения направления движения поплавка со значениями поправки на девиацию или на магнитное склонение. Наиболее часто поплавки используются при исследовании ветровых течений. Стоковые течения поплавками могут измеряться только в штилевую погоду.

Ориентировочные сведения о движении вод можно получить косвенным методом, на основании данных о распределении в водоеме водных масс, обладающих какими-либо характерными физическими, химическими или биологическими показателями. Наиболее эффективно использование косвенного метода для определения области локализации стоковых течений, развивающихся в устьевых участках крупных рек, а в ряде случаев при прослеживании стоковой струи по акватории всего водоема.

АНАЛИЗ ГИДРОЛОГИЧЕСКИХ ДАННЫХ

Физико-географическая характеристика бассейна. Ход гидрологических процессов в континентальных водоемах в большей степени определяется физико-географическими условиями и геоморфологией их бассейнов. Поэтому перед тем, как приступить к сбору материалов и, тем более, к обработке гидрологических данных, необходимо составить представление о рельефе, геологическом строении, климате и почвенно-растительном покрове исследуемого бассейна.

Климатические особенности бассейна обычно могут быть охарактеризованы данными о средних многолетних температурах воздуха, теплого и холодного периодов и отдельных месяцев, максимальных и минимальных температурах. Необходимы также сведения об испарении и количестве осадков (средних многолетних и распределении их по сезонам). Все эти данные могут быть получены из климатических справочников.

Наряду с особенностями рельефа, геологического строения, климатических условий и т.д. важную роль в составлении физико-географической характеристики бассейна играет развитие гидрографической сети (густота гидрографической сети) и характеристика питания рек бассейна (снеговое, ледниковое, дождевое, грунтовыми водами). Характеристика стока рек обычно может быть представлена модулем стока (среднегодовой расход реки в литрах, деленный на площадь водосбора в квадратных километрах).

Общая гидрологическая характеристика водоема. Общая гидрологическая характеристика включает сведения об образовании водоема, морфометрических показателях, отметок уровня и его колебаний, водообмена и водном балансе.

Основными морфометрическими показателями водоема являются: длина (L) — кратчайшее расстояние между двумя наиболее удаленными

точками, измеренное по его поверхности. Ширина B средняя ($B_{\text{ср}}$) – частное от деления площади зеркала (f_0) на длину (L); максимальная ширина (B_{max}) – наибольшее расстояние между берегами по перпендикуляру к длине.

Длина береговой линии (l) измеряется по урезу воды. Развитие береговой линии – отношение длины береговой линии (l) к длине окружности круга, имеющего площадь, равную площади зеркала водоема. Площадь поверхности (f_0) и площади, ограниченные отдельными изобатами.

Глубина максимальная (H_{max}) и средняя ($H_{\text{ср}}$). Средняя глубина равна частному от деления объема водоема (V) на площадь его зеркала (f_0).

Объем водоема вычисляется графически либо аналитически (Богословский, 1960).

Изменение и колебание уровней водоемов могут происходить при изменении их объема или при нарушении горизонтального положения их поверхности (денивеляции). Средний уровень при наличии нескольких водомерных постов определяется как средний взвешенный с учетом площади зеркала, тяготеющей к постам.

Для водохранилищ характерны следующие уровни.

1. Нормальный подпорный горизонт (НПГ, НПУ) – наивысший уровень, длительно поддерживаемый подпорным сооружением.
2. Форсированные уровни – уровни, превышающие НПГ, поддерживаемые временно (например, в период половодья).
3. Уровень ежегодной сработки.
4. Уровень наибольшей технически допустимой сработки.

Приход и расход воды водоема может быть представлен в виде уравнения водного баланса, которое составляется для определенного периода и включает все виды поступления и расходования воды за этот период. При расчете водного баланса по месяцам или сезонам необходимо учитывать потери за счет оседания льда на берегах во время понижения уровня и приход воды от таяния льда. В годовом балансе эти составляющие компенсируются.

Водообменность (D) характеризуется отношением объема водной массы водоема (V) к годовому стоку из него (W). Чем это отношение меньше, тем быстрее обменивается вода в водоеме. Величина обратная (D) является коэффициентом водообмена и показывает, сколько раз в году происходит смена объема водоема.

ВОДНЫЕ МАССЫ

При анализе гидрологических материалов очень часто обращает на себя внимание наличие в водоемах вод с различными физико-химическими свойствами или, иначе, различных водных масс.

Необходимо четко различать понятие "водная масса" как некая индивидуальность со свойственными только ей физико-химическими и биологическими характеристиками и понятие "масса воды", когда речь идет о любой воде, наполняющей водоем. Согласно определе-

нию Н.В.Буторина, понятие "водной массы" для континентальных водоемов может быть сформулировано следующим образом: "Водной массой пресных водоемов можно назвать некоторый сравнительно большой объем воды, формирующийся в определенных географических условиях бассейна или в самом водоеме, обладающий в течение каждой фазы гидрологического режима почти постоянными величинами и относительно равномерным распределением физических, химических и биологических характеристик, составляющих единый комплекс, и распространяющийся как одно единое целое" (1965а, стр. 5).

При выделении водных масс за основу берутся физические и химические характеристики вод (температура, электропроводность, цвет, прозрачность, мутность, щелочность, жесткость, содержание гидрокарбонатов, ионов кальция, магния, содержание растворенного кислорода).

До сих пор не установлен единый показатель или несколько вполне определенных показателей, которые были бы общими для всех водоемов и позволили бы непосредственно характеризовать их водные массы. Для выделения водных масс волжских водохранилищ была разработана методика, в основу которой положены косвенные методы выделения водных масс в морях и океанах (Буторин, 1965б). Различные по своим свойствам водные массы в водоеме в первом приближении могут быть обнаружены уже при анализе кривых распределения отдельных характеристик. В этом случае выделение водных масс наиболее целесообразно по точкам перегиба кривой распределения. Это позволяет наметить границы водных масс по каждой используемой характеристике. Последующий анализ положения станций, измеренные свойства вод которых попадают в тот или иной выбранный интервал кривой распределения, позволяет определить и репрезентативность отдельных характеристик.

При выделении водных масс большую ценность представляет возможность одновременного учета целого комплекса показателей гидрофизического и гидрохимического состояния среды. Для решения такой задачи можно использовать метод разложения на естественные ортогональные составляющие. Этот метод дает возможность с помощью математических преобразований от большого числа физических, химических и биологических характеристик перейти к небольшому числу статистических комплексных независимых функций, полученных с учетом взаимосвязи как между исходными признаками, так и с морфометрией водоема. Математические основы метода приводятся в работе Н.П.Смирнова и О.Ф.Кондрацовой (1972).

Классификация грунтов водохранилища

Тип грунта	Группа грунтов	Грунт	Характеристики				Гидродинамическая активность водохранилища в месте залегания грунта
			Потеря в весе при прокаливании, %	Сумма фракций 0,01 мм, %	Консистенция	Цвет	
Первичный	Неорганические	Песчаная почва	< 10	< 10	Очень плотный	Светло-желтый, желтый	Слабая
			10-30	10-30			
		Органические Торф	> 70	-	Плотный	Коричневый, темно-коричневый	
Трансформированный	Неорганические	Обнаженные почвы	< 3	> 0	Очень плотный	Светло-серый, серый, светло-желтый, желтый, коричневый	Средняя и слабая
			> 30	> 30			
		Заболочивающиеся почвы	> 10	> 0	Плотный	Темно-серый, коричневый	Очень слабая
Вторичный	Неорганические	Песок	< 3	< 5		Светло-желтый, желтый	Очень высокая
			3-10	5-10			
		Илистый песок				Светло-коричневый	Высокая

(Окончание приложения)

Тип грунта	Группа грунтов	Грунт	Характеристики			Гидродинамическая активность водохранилища в месте залегания грунта
			Потеря в весе при прокаливании, %	Сумма фракций 0,01 мм, %	Консистенция	
Вторичный	Неорганические	Песчанистый серый или Серый или	10-20	10-30	Пластичный	Средняя
			20-30	> 30	Полужидкий	Слабая
		Переходный или Торфянистый или Отложения из макрофитов	30-40	> 30	Темно-серый с коричневым оттенком Коричневый, темно-коричневый	Очень слабая
			40-70	> 30		

Примечание. Некоторые разбухшие и заблачивающиеся почвы могут относиться к группе органических грунтов, например почвы с оторфовавшейся дерновиной.

Л и т е р а т у р а

- Бахастов С.С.* 1963. Донный термошуп. – Материалы первого научно-техн. совещ. по изучению Куйбышевского водохранилища, вып. 1. Куйбышев.
- Богословский Б.Б.* 1960. Озероведение. М., Изд-во МГУ.
- Буторин Н.В.* 1965а. О водных массах континентальных водоемов. – Труды Ин-та биологии внутренних вод (ИБВВ) АН СССР, вып. 7(10).
- Буторин Н.В.* 1965б. К изучению водных масс Рыбинского водохранилища. – Труды ИБВВ АН СССР, вып. 7(10).
- Долгов Г.И.* 1954. Определение удельной электропроводности в практике водных исследований. М.
- Ершова М.Л., Эдельштейн К.К.* 1966. О методике измерения электропроводности водных масс волжских водохранилищ. – В сб. "Планктон и бентос внутренних водоемов". М., –Л.
- Зимина Н.А.* 1963. Опыт количественного исследования водных взвесей в водохранилищах. – Материалы первого научно-техн. совещ. по изучению Куйбышевского водохранилища, вып. 1. Куйбышев.
- Зимина Н.А., Курдын В.П.* 1971. Объемный вес донных отложений Рыбинского водохранилища. – Труды ИБВВ АН СССР, вып. 20 (23). "Абиотические факторы биологического круговорота в водоемах".
- Исследование течений в озерах и водохранилищах. 1972. Л., Гидрометеиздат.
- Литвинов А.С.* 1966. Некоторые данные о ветровых течениях в Рыбинском водохранилище. Гидрометеорологический режим Верхне-Волжских водохранилищ. – Сборник работ Рыбинской Гидрометеорол. лабор. вып. 3. Л., Гидрометеиздат.
- Литвинов А.С.* 1968. Об измерении течений в водохранилищах самописцами БПВ-2р. – Труды ИБВВ АН СССР, вып. 16(19). "Биологические и гидрологические факторы местных перемещений рыб в водохранилищах".
- Наставление гидрометеорологическим станциям и постам, вып. 7, ч. 1. 1957. Л., Гидрометеиздат.
- Смирнов Н.П., Кондрацова О.Ф.* 1972. Исследование многолетних колебаний стока Волги с помощью разложения по естественным составляющим. – Труды ИБВВ АН СССР, вып. 23 (26). "Органическое вещество и элементы гидрологического режима Волжских водохранилищ".

ХИМИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ ВОДНОЙ СРЕДЫ

ПРОГРАММА ИССЛЕДОВАНИЯ

При всестороннем изучении биоценозов и организмов, обитающих в стоячих водоемах (озера, пруды, водохранилища) и в водотоках (реки, каналы), важное значение имеет знание физических свойств воды и ее химического состава. Становление этих характеристик определяется рядом природных факторов, что и обуславливает их большее или меньшее различие в разных водах. Но и в одном и том же водоеме физические и химические свойства воды изменяются в зависимости от времени суток, от сезона года и в разные годы. Поэтому для получения представления о колебаниях упомянутых свойств воды требуется периодическое их изучение по определенной программе.

В последнее время в результате возрастающей деятельности человека все большее значение приобретает антропогенный фактор, который может приводить к значительному изменению установившихся физических свойств воды и ее химического состава. Природные воды, используемые человеком для бытовых нужд и для всесторонней производственной деятельности, возвращаются в водоемы (водотоки) с иными характеристиками, определяющимися теми примесями, которые в них поступили, и степенью очистки сточных вод от них. Изменение природных характеристик воды может происходить и при использовании водоемов транспортными средствами, для рекреационных целей, при разработке на берегу и в прибрежной зоне природных ископаемых и т.д. В результате исходные воды могут обогащаться некоторыми из тех химических соединений, которые уже в них имелись; однако чаще в водоемы в этих случаях поступают новые для них химические соединения или вещества в растворенном или взвешенном состоянии. В связи с этим программа изучения физических свойств воды и ее химического состава должна расширяться, при обязательном условии сохранения в ней тех ее разделов, по которым проводится исследование загрязненных вод и которые излагаются ниже.

Изучение физических свойств воды рассмотрено в другой главе настоящего сборника.

Для химической характеристики воды как среды обитания организмов надо знать содержание в ней главных компонентов ее солевого состава: щелочноземельные металлы, т. е. кальций и магний (общая жесткость), хлориды, сульфаты, щелочность (карбонатная жесткость). О суммарном содержании солей можно судить по электропроводности

воды. Особо важное значение имеет определение тех составляющих химического состава воды, содержание которых изменяется в результате жизнедеятельности гидробионтов. Сюда относятся: величина pH , кислород, сероводород (в условиях анаэробной обстановки), свободная углекислота (двуокись углерода) и такие компоненты карбонатной системы, как бикарбонаты плюс карбонаты (щелочность), биогенные элементы (минеральные формы азота и фосфора, кремнекислота, железо, марганец), ОВ (органическое вещество). Желательно знать не только элементарный состав ОВ, устанавливаемый по содержанию в воде органического углерода, азота и фосфора, но и количество отдельных органических соединений или групп. Весьма существенное значение также имеет оценка относительной биохимической лабильности (стойкости) органического вещества. Это может быть установлено или по определению биохимического потребления кислорода (BPK_5), или по определению интенсивности накопления минеральных соединений азота за время инкубации в темноте. Не потерял своего значения и такой косвенный метод определения ОВ, как окисляемость. Если бихроматная окисляемость дает косвенное представление об общем содержании в воде ОВ (пересчетом расхода кислорода в органический углерод), то перманганатная окисляемость позволяет сравнительно быстро получить приближенную оценку содержания в воде ОВ. В данном случае используется эмпирическая зависимость: концентрация органического углерода в воде примерно равна кислороду перманганатной окисляемости в кислой среде (в мг/л), т.е. $O:C=1$. Здесь уместно упомянуть о возможности использования для ориентировочной характеристики свойств и происхождения ОВ и таких отношений: 1) органический углерод к органическому азоту ($C:N$), 2) органический углерод к органическому фосфору ($C:P$), 3) кислород перманганатной окисляемости к кислороду бихроматной окисляемости, 4) кислород окисляемости бихроматной к органическому углероду, 5) BPK_5 к кислороду перманганатной окисляемости или к органическому углероду. Более узкое отношение величин $C:N$ и $C:P$ характерно для природного органического вещества, богатого белками. Величина отношения кислорода бихроматной окисляемости к органическому углероду дает представление о кислородном эквиваленте, что представляет важную общую характеристику ОВ. Весьма показательна величина отношения BPK_5 к кислороду перманганатной окисляемости или отношения BPK_5 к органическому углероду: если величины этих отношений меньше 0,5, то в воде преобладает стойкое ОВ (1, 2, 6).

В последнее время все больше внимания уделяется тем соединениям, которые находятся в воде в малой концентрации (меньше десятых долей миллиграммов на литр). Сюда относятся: 1) группа так называемых микроэлементов, куда входят и соли тяжелых металлов, 2) группа таких биологически активных органических соединений, как, например, витамины, антибиотики и другие биологические стимуляторы, а также и вещества противоположного воздействия ингибиторы. Нередко для их обнаружения используются и так называемые биологические тесты.

Поступающие в водоемы продукты жизнедеятельности человека оказывают разнообразное влияние на гидробионты. Оно может быть прямым или косвенным, а их воздействие – или стимулирующим, или подавляющим развитие организмов; реже оно индифферентно. И здесь большое значение имеет не только наличие поступивших примесей, но и их концентрация.

Рассмотрим главные из них. Если в водоемы поступают хозяйственно-бытовые, канализационные воды и стоки предприятий пищевой промышленности, а также стоки других отраслей промышленности, богатые биохимически нестойкими органическими продуктами, то при малой степени их очистки (или, тем более, без таковой), в результате жизнедеятельности микроорганизмов, в воде протекает процесс распада ОВ с использованием растворенного кислорода. В таком случае в глубинных водах кислород может полностью исчезнуть, что приведет к развитию анаэробных процессов, обычно приводящих к ухудшению газового режима и появлению в воде вредных продуктов анаэробного распада. Зимой, при ледовом покрове, такое положение может создаваться уже в большей толще водоемов и в медленно текущих водотоках.

Происходящая при этом минерализация внесенных в воду органических компонентов приводит к накоплению в воде минеральных соединений азота и фосфора. Это обстоятельство, как и возможный смыв удобрений с сельскохозяйственных угодий, будет стимулировать развитие фитопланктона в вегетационный период. Вследствие наступающей эвтрофикации, в водоемах создается обстановка, подобная описанной выше для того случая, когда в них поступают стоки, богатые нестойким органическим веществом. Но с полей могут поступать и смываемые атмосферными водами те ядохимикаты, которые применяются для борьбы с сорняками и вредителями. Понятно, что эти примеси будут действовать на гидробионты как ингибиторы, что иногда может приводить к полной их гибели.

Такой же эффект могут оказывать и те токсические продукты, которые могут содержаться в сточных водах ряда производств. Небезразлично для гидробионтов и возможное поступление в воду сильно-кислых и сильнощелочных стоков, а также стоков с большим содержанием солей (что характерно для неочищенных стоков ряда химических производств). Несомненно также вредными могут быть некоторые неочищенные стоки промышленности органического синтеза, целлюлозно-бумажной промышленности и т.д. Широкое распространение получило использование нефти и ряда нефтепродуктов; они не только распространяются по поверхности воды, но и постепенно могут скапливаться на дне, куда они попадают с оседающими взвешенными частицами, адсорбирующими нефтепродукты.

Способность адсорбироваться на взвешенных частицах свойственна и ряду других соединений, и в частности солям тяжелых металлов. Последние, как и ряд детергентов и прочие токсические продукты, накапливаясь в теле ряда гидробионтов и попадая на дно в составе их посмертных остатков, также могут там скапливаться, что представляет серьезную угрозу для бентических организмов. Иногда в водое

мах создается такая обстановка: где-то на участке ниже спуска производственных стоков вода практически не содержит токсикантов, следовательно, можно говорить о том, что процесс самоочищения воды прошел. В то же время донные отложения на этом участке содержат вредные примеси. Такое самоочищение является только кажущимся, а истинное самоочищение очевидно наступает тогда, когда содержание вредных примесей и в воде, и в донных отложениях находится на уровне предельно допустимой концентрации. Поэтому исследование содержания вредных примесей должно проводиться и в донных осадках.

Понятно, что при появившихся признаках ухудшения условий жизнедеятельности каких-либо гидробионтов, вызванных не биотическими причинами, а абиотическими факторами, и в частности в результате поступления в воду каких-либо токсикантов, нет необходимости проводить химико-аналитические поиски в воде (грунте) всех возможных токсикантов. В таком случае надо установить возможные источники таковых, исходя из расположенных в округе промышленных предприятий и сельскохозяйственных угодий. Здесь, очевидно, могут в первую очередь оказаться полезными биологические тесты и биохимические исследования соответствующих гидробионтов.

В данной статье не представляется возможным дать изложение методов химического определения как всех токсикантов, могущих попасть в водоемы, так и других вредных для водных биоценозов примесей. Соответствующие методы изложены в специальных руководствах (Драчев и др., 1960; "Унифицированные методы анализа вод", 1971; Алекин и др., 1973; Лурье, Рыбникова, 1974).

Также из-за недостатка места нет возможности изложить и все те методы, которые необходимо применять при изучении химического состава воды по приведенной выше программе. Они также изложены в соответствующих руководствах, перечень которых приводится в конце главы. Эта программа может быть определена как максимальная и потому рекомендуется к выполнению в отдельные сроки. При повторяющихся исследованиях можно ограничиться определением некоторых компонентов солевого состава (щелочность, жесткость, хлориды) и тех компонентов, содержание которых значительно изменяется во времени (рН, газы, биогенные элементы, органическое вещество).

Для определения содержания некоторых из перечисленных составляющих химического состава воды предложены простые способы, позволяющие установить их примерную концентрацию на месте и описываемые ниже.

Предварительно следует рассмотреть те условия, которые необходимы для получения правильного представления об искомых физических и химических характеристиках изучаемых водоемов применительно к биологическим целям. Это: выбор места наблюдений за химическим составом воды и, следовательно, выбор пункта отбора проб воды, установление времени и описание техники отбора проб; способы консервации взятых проб воды, перечень и способы определения ряда показателей на месте, хранение проб воды до анализа в стационарной лаборатории и подготовка их к анализу. Будут также изложены принци-

ты тех методов, которые применяются при количественном определении изучаемых ингредиентов с указанием некоторых специфических особенностей.

Здесь необходимо обратить внимание и на то, что в настоящее время, при все возрастающей потребности в воде, и, к сожалению, при нередко значительно изменяющихся ее природных свойствах, или, как говорят иногда, при наблюдающемся изменении ее качества, намечается тенденция к ограничению программы анализа воды теми показателями, которые определяют это качество. Такое сужение программы физических и химических анализов воды нельзя считать правильным вообще, и особенно при изучении водоемов применительно к биологическим целям.

Действительно, сами показатели качества воды различны: они определяются соответствующими потребностями, которые возникают при ее использовании. Само же представление о качестве воды сформировалось лишь на основании изучения того большого гидрохимического материала, который был собран как в нашей стране, так и за рубежом и который позволил установить ряд закономерностей гидрохимического режима водоемов.

Вполне очевидно, что только детальные гидрохимические исследования позволят выяснить, в какой мере действительны ранее установленные закономерности химического режима водоемов в условиях нарушения установившегося равновесия их экологических систем (в результате загрязнения воды).

Широкие гидрохимические исследования нужны и при изучении тех водоемов, которые в настоящее время еще не используются; результаты этих исследований, несомненно, будут необходимы уже в ближайшее время для удовлетворения все растущих потребностей народного хозяйства нашей страны в воде.

ВЫБОР ПУНКТА ОТБОРА ПРОБ ВОДЫ

Необходимо, чтобы пробы воды, взятые в избранном пункте, отображали наиболее существенные черты всего водоема или его определенной части. Пункт отбора воды не должен располагаться вблизи притоков и в ареале их прямого влияния, вблизи населенных пунктов и мест пастбищ скота, пристаней, производственных предприятий и мест выхода их стоков, а также в застойных участках (на мелководье, в затонах, в рукавах и мелких заливах). На больших озерах (водохранилищах), особенно при наличии стратификации, пробы воды отбирают в характерных точках (на разрезе) и не только в поверхностном слое (0,2–0,5 м), но и на разных глубинах вплоть до придонного слоя (0,5 м от дна). В реках пробы следует брать на стрежне, что дает представление о свойствах основной массы воды реки; в специальных случаях пробы отбирают и на поперечном разрезе. При слабом течении и большой глубине реки бывают полезны и глубинные пробы. Весьма желательно согласовывать выбор пунктов отбора проб воды с гидрологами. Объем отбираемой воды обуславливается программой работ.

СРОКИ ОТБОРА ПРОБ ВОДЫ

Минимальное число сроков отбора проб воды определяется сезонами года. На озерах: 1) зимой незадолго до их вскрытия, т. е. при наименьшем уровне и при обратной стратификации их вод, 2) весной, в период полной вертикальной циркуляции воды, т. е. в период гомотермии, 3) летом, в период наибольшего прогрева воды и, следовательно, при ее стратификации и 4) осенью перед ледоставом. На реках: 1) в период наименьшего уровня зимой и летом, 2) весной в период вешнего половодья, на его подъеме и 3) осенью в период дождевого паводка.

При специальных задачах пробы отбираются и в другие сроки года, а также и в разные часы суток.

ТЕХНИКА ОТБОРА ПРОБ ВОДЫ

При отборе поверхностной пробы с глубины 0,2–0,5 м следует пользоваться широким сосудом (чтобы избежать перемешивания воды с воздухом). Сосуд крепится к штанге, имеющей зажим для горла и кольцо под дном; его пускают в воду осторожно, чтобы не изменить установившийся в воде газовый режим. Для взятия глубинных проб пользуются специальными приборами, так называемыми батометрами, описанными в руководстве по гидрологии и гидрохимии (Алекин и др., 1973, и др.). Батометр опускается на металлическом тросе в открытом состоянии; по достижении нужной глубины по тросу посылают груз и крышки батометра захлопываются. Вода из батометра выливается при помощи крана. Сосуд и батометр для отбора воды должны быть чистыми; то же относится и к склянкам, в которые наливается отобранная вода. Склянки предварительно моют в лаборатории хромовой смесью, потом неоднократно споласкивают водопроводной водой и затем дистиллированной. При переносе отобранной воды в склянки их предварительно два–три раза ополаскивают этой водой; так же поступают и с пробками. При отборе проб для определения в воде органического вещества обязательно применяются склянки с притертыми пробками.

КОНСЕРВАЦИЯ ПРОБ ВОДЫ

Так как содержание многих компонентов, которые подлежат определению во взятых пробах воды, изменяется даже при непродолжительном хранении, отобранную воду следует до анализа законсервировать. Нельзя консервировать воду, взятую для определения запаха, pH, содержащихся в ней газов (двуокиси углерода, кислорода, сероводорода), БПК; поэтому определение их надо проводить на месте. Так как не имеется единого – универсального способа консервации, приходится консервировать отдельные пробы различными способами.

Приведем способы консервации и допустимые интервалы времени между отбором проб и началом анализа.

Мутность	Определение проводят вскоре после отбора пробы; иначе: добавляют 2 мл хлороформа на 1 л, перед определением склянку взбалтывают
Цветность	Определяется так же
Аммонийный ион	Если определение проводят сразу, то не консервируют; иначе: прибавляют 2 мл хлороформа на 1 л воды и сохраняют в холодильнике; определение проводят в течение 1–2 суток
Нитриты	Определяются так же
Нитраты	
Фосфаты	Определяются так же, но определение проводят в тот же день
Кремнекислота	Пробы отбирают в полиэтиленовые сосуды; если определяют сразу, то не консервируют; иначе: добавляют 1 мл серной кислоты (1:3) на 1 л воды и определение проводят в течение 1–3 суток
Окисляемость перманганатная	Определение проводят вскоре после отбора пробы; иначе: добавляют 1 мл серной кислоты (1:2) на 500 мл воды и сохраняют в холодильнике при 0°; определение проводят в течение суток
Окисляемость бихроматная	Определяют так же
Углерод органический	Определение проводят в тот же день; иначе: добавляют 1 мл насыщенного раствора сулемы на 300 мл воды и сохраняют в холодильнике при 0°; определение проводят в течение суток
Азот органический	Тот же способ
Фосфор органический	Определение проводят сразу; иначе: добавляют 2 мл хлороформа на 1 л воды и сохраняют в холодильнике при 0°; определение проводят в течение суток
Щелочность (гидрокарбонаты)	Не консервируют, определение проводят вскоре после отбора пробы
Жесткость общая (кальций и магний)	Не консервируют; определение проводят в течение 1–3 суток
Хлориды	Тот же способ
Сульфаты	
Тяжелые металлы	Сразу же отфильтровывают через мембранный фильтр с порами около 0,4–0,5 мк и добавляют 5 мл концентрированной азотной кислоты на 1 л воды

МЕТОДЫ АНАЛИЗА ВОДЫ

Как уже было отмечено выше, здесь будут изложены лишь принципы методов анализа с некоторыми практическими дополнениями. Для ряда компонентов будут изложены способы их ориентировочного полуколичественного определения. Более подробное описание методов анализа дано в руководствах, список которых приведен в конце главы (Драчев и др., 1960; Алекин и др., 1973; и др.).

ОПРЕДЕЛЕНИЯ НА МЕСТЕ ОТБОРА ПРОБ

Физические свойства воды

Определение температуры и прозрачности описано в другой главе настоящего сборника.

ЦВЕТ ВОДЫ

Тот цвет, который наблюдатель видит в столбе воды над белым диском, сравнивают с цветом растворов, налитых в пробирку шкалы цветности. В шкале цвет меняется от синего до желтого и от желтого до коричневого; каждая пробирка имеет свой номер — от 1 (синий цвет) до 21 (коричневый). Результаты сравнения записывают по номеру пробирки.

ЗАПАХ ВОДЫ

Воду нагревают в конической колбе до 60° и определяют ее запах, осторожно помешивая колбу. Примерная шкала запаха: ароматический, болотный (тинистый), гнилостный, древесный, землистый, плесневый (затхлый), рыбный, сероводородный (запах тухлых яиц), травянистый, неопределенный (запах непохожий на предыдущие).

Химическая характеристика воды

КОНЦЕНТРАЦИЯ ИОНОВ ВОДЫ — pH

В полевых условиях пользуются или колориметрическим, или электрометрическим (потенциометрическим) методом.

Колориметрический метод основан на свойстве некоторых органических красителей изменять свою окраску в зависимости от величины pH раствора. Определение проводится сравнением окраски испытуемой воды, налитой в специальную пробирку, куда добавлен раствор индикатора (красителя), с окраской шкалы буферных растворов, налитых в пробирки аналогичного диаметра. В них добавлено такое же количество индикатора. Эту шкалу следует сохранять в темноте.

Для этого метода характерна простота выполнения; но в то же время он менее точен (точность около 0,05 pH), особенно для мутных и окрашенных вод. В последнем случае определение проводят при помо-

ши компаратора, применение которого позволяет в некоторой степени исключить влияние примесей. В получаемые результаты колориметрического определения рН необходимо вводить температурные и солевые поправки.

Электрометрический метод определения рН воды со стеклянным электродом отличается большей точностью (около 0,02 рН), возможностью вести определения рН независимо от цвета и мутности воды, отсутствием солевых поправок. Метод основан на измерении разности потенциалов между двумя сторонами тонкой стеклянной мембраны шарика электрода; эта разность зависит от величины рН в той среде, в которую погружен этот электрод.

Измерение проводят относительно потенциала другого электрода, называемого электродом сравнения (обычно применяют каломельный электрод).

Лабораторные установки, так называемые рН-метры, довольно громоздки; теперь имеются портативные рН-метры, которые применимы в полевой обстановке (при условии периодического контроля их работы).

ПРИБЛИЖЕННОЕ ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВЕЛИЧИНЫ рН

В этом методе используется смешанный индикатор, пригодный для измерения рН в пределах от 5 до 8,5.

Реактивы. Приготовление смешанного индикатора. 1) 0,02 %-ный раствор метилрота: 0,01 г метилрота растворяют в 25 мл этилового спирта, предварительно растирая его в агатовой ступке с небольшим количеством спирта; затем добавляют 0,37 мл децинормального раствора едкого натрия, после чего объем доводят до 50 мл безуглекислотной дистиллированной водой; 2) 0,04 %-ный раствор бромтимолблау: 0,04 г бромтимолблау растворяют в 25 мл этилового спирта, прибавляют 0,64 мл децинормального раствора едкого натрия, доводят до 100 мл дистиллированной водой; 3) смешением одной части раствора метилрота и двух частей раствора бромтимолблау получают смешанный индикатор.

Определение. В короткую пробирку с отметкой на 5 мл осторожно (по стенке) наливают 5 мл исследуемой воды, добавляют 0,3 мл смешанного индикатора, осторожно перемешивают и сравнивают с подобранной заранее шкалой имитирующих окраску растворов или с нарисованной шкалой с интервалами в 0,2 рН.

Очень приближенное значение величины рН может быть определено в испытуемой воде после добавки указанного индикатора по шкале цвета:

Розово-оранжевая	5,0
Светло-желтая	6,0
Светло-зеленая	7,0
Зеленовато-голубая	8,0

Двуокись углерода (CO_2) – свободная углекислота

Для прямого определения применяется метод титрования пробы воды 0,02 н. раствором соды (Na_2CO_3) в присутствии индикатора фенолфталеина до устойчивой (в течение 5 мин.) слабо-розовой окраски.

По схеме протекающей реакции $\text{Na}_2\text{CO}_3 + \text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} = 2\text{NaHCO}_3$ конечным продуктом является бикарбонат натрия. Недостаток этого метода – одновременное определение могущих присутствовать в воде других слабых кислот; среди них чаще всего имеются органические кислоты гумусового происхождения. Мешают этому определению катионы Ca , Mg и Fe при значительном их содержании. Поэтому получаемые результаты этого определения имеют приближенное значение.

Содержание двуокиси углерода в воде (не содержащей гумусовых кислот) может быть получено расчетом по точно определенной величине pH и концентрации гидрокарбонатного иона (HCO_3^-); в этом случае также надо знать концентрацию всех находящихся в воде компонентов солевого состава (для пересчета концентрации HCO_3^- в соответствующую ей величину активности этого иона).

Необходимую для расчета величину константы первой диссоциации угольной кислоты находят по соответствующей таблице. В качестве практического дополнения укажем на следующее: если налитая в пробирку исследуемая вода после добавления к ней двух капель 0,1%-ного раствора фенолфталеина окрашивается в розовый цвет, то свободной углекислоты в ней нет. Указанный раствор фенолфталеина готовят на 96%-ном этиловом спирте.

РАСТВОРЕННЫЙ КИСЛОРОД

При взятии проб воды для определения кислорода необходимо принимать меры предосторожности во избежание потери (при малом содержании). Обычно применяется метод Винклера. Он основан на способности гидрата закиси марганца окисляться кислородом в щелочной среде в соединение высшей валентности. Практически это приводит к появлению в склянке с испытуемой водой, куда добавлен раствор хлористого марганца и затем щелочный раствор йодистого калия, хлопьевидного осадка. Последний имеет белый цвет при отсутствии в воде кислорода и бурый при большом содержании последнего. При промежуточных концентрациях кислорода цвет окраски соответственно изменяется. После растворения в кислоте осевшего в закрытой склянке осадка марганец окисляет йодистый калий до йода и сам переходит в двухвалентное состояние. Интенсивность образующейся желтой окраски пропорциональна находившемуся в воде кислороду; его количество находят по результатам количественного определения йода. Метод чувствительный и точный, если в воде нет минеральных восстановителей, большого количества органического вещества, нитритов и солей окисного железа. Для устранения их отрицательного влияния следует проводить дополнительные операции, которые изложены в соответствующих руководствах.

ПРИБЛИЖЕННОЕ ОПРЕДЕЛЕНИЕ КИСЛОРОДА

Этот колориметрический метод основан на образовании окрашенных соединений при воздействии кислорода на амидол.

Р е а к т и в ы:

- 1) амидол (диаминофенолгидрохлорид);
- 2) 75%—ный раствор лимоннокислого натрия;
- 3) 30,4%—ный раствор лимонной кислоты;
- 4) буферная смесь, состоящая из равных объектов 2— и 3—го реактивов.

О п р е д е л е н и е. Исследуемую воду осторожно наливают доверху в пробирку емкостью 15 мл (диаметр 1,4 см) с притертой пробкой, прибавляют 0,05 мл буферной смеси и 0,02 г заранее приготовленной навески амидола. После того как кристаллики амидола погрузятся в воду, закрывают пробирку пробкой, следя за тем, чтобы при закрывании не осталось пузырька воздуха, и перемешивают. Через 1 час визуально определяют содержание кислорода по интенсивности окраски:

Окрашивание при рассматривании сбоку под углом, 45°	Кислород, мг/л
Чрезвычайно слабое желтовато—розоватое	0
Очень слабозеленоватое—желтое	1
Слабозеленоватое—розовое	2
Желтовато—розовое	4
Интенсивно желтовато—розовое	6
Желтовато—красное	8
Густо—малиновое	14

И.Н. Сосуновой разработана шкала из смеси растворов хлористого кобальта и хромовокислого калия, позволяющая более точно производить приближенное определение содержания растворенного кислорода.

Приготовление шкалы для колориметрического определения кислорода. Раствор № 1. Растворяют в малом объеме воды 48 г хлористого кобальта, добавляют 10 мл концентрированной соляной кислоты и доводят до 100 мл дистиллированной водой.

Раствор № 2. Растворяют в небольшом количестве воды 0,25 г двухромовокислого калия, добавляют 2 мл концентрированной соляной кислоты и доводят до 100 мл дистиллированной водой.

Для получения шкалы растворы смешивают в соотношении, указанном ниже; приведенные объемы обоих растворов доводят до 50 мл, перемешивают и разливают по пробиркам емкостью 15 мл с указанным выше диаметром.

Шкала стандартов для приближенного определения кислорода

Количество раствора № 1, мл	Количество раствора № 2, мл	Количество кислорода, соответствующее цвету смеси, мг/л
0,3	0,5	0
0,6	1,1	1
1,5	2,0	2
3,8	3,1	4
6,8	4,6	6
10,4	6,0	8
14,4	6,6	10
19,5	5,1	12
30,0	3,4	14

Сероводород (H_2S)

Сероводород в природных водоемах, обычно находимый в глубинных слоях воды, свидетельствует об анаэробном разложении органического вещества. В связи со спуском в некоторые водоемы большого количества органических остатков, а также вследствие эвтрофирования ряда водоемов, весьма актуально описание метода определения сероводорода. Наличие его в воде, даже в малых количествах, легко может быть обнаружено по запаху.

И в данном случае, как было отмечено при изложении метода определения кислорода, необходимо принимать меры предосторожности от проникновения кислорода в пробу воды, взятой для определения сероводорода.

Для количественного определения H_2S в воде предложено два метода: 1) йодометрический (объемный) метод, в котором содержание сероводорода устанавливают по расходу йода, окисляющего его в кислой среде до серы; 2) колориметрический (при концентрации от 0,1 до 2,0 мг/л H_2S), основанный на образовании окрашенного его соединения с этилоксиметилпарафенилендиаминном.

Принцип последнего метода использован и для приближенного определения сероводорода (и сернистых соединений).

ПРИБЛИЖЕННОЕ ОПРЕДЕЛЕНИЕ СЕРОВОДОРОДА

Это определение проводится с реактивом Каро. Реактив Каро: 1 г парааминометиланилина растворяют в 300 мл концентрированной соляной кислоты; к этому раствору прибавляют 100 мл 1%-ного раствора сернокислого железа. Реактив хранят в темном месте в склянке из оранжевого стекла с притертой пробкой.

Определение. В пробирку осторожно, без перемешивания, наливают 10 мл испытуемой воды и 3 мл реактива Каро. Определение проводят по скорости появления и интенсивности окраски:

Окраска испытуемой воды	Сероводород, мг/л
При рассматривании пробирки сверху окраска отсутствует	Меньше 0,03
Сверху слабо-зеленоватая; через 8 мин. ясно-зеленоватая	0,06
Сбоку через 2 мин. разницы с контролем нет; сверху — ясно-зеленоватая	0,1
Сбоку через 1 мин. очень слабая светло-зеленая	0,2
Сбоку через 1 мин. светло-зеленая	0,6
Сбоку через полминуты светло-зеленая	1,0
Сбоку через полминуты ярко-зелено-синяя	2,0
Сбоку через полминуты интенсивно-синяя	5,0

Так как прибавление реактива само по себе вызывает некоторую окраску, необходимо для учета окраски, вызываемой реактивом, брать 10 мл дистиллированной воды и прибавлять к ней 3 мл реактива.

МИНЕРАЛЬНЫЕ СОЕДИНЕНИЯ АЗОТА

Ниже в соответствующих разделах будут описаны методы приближенного определения аммонийного азота, азота нитритов и нитратов. Они могут быть использованы для определения на месте.

ОПРЕДЕЛЕНИЯ В ЛАБОРАТОРИИ

Прозрачность. В дополнение к определениям прозрачности и цвета, проводимым на месте, желательно их дополнить и лабораторными исследованиями. В этом случае прозрачность определяют в соответствующем цилиндре с краном установлением уровня исследуемой воды, при котором возможно читать стандартный шрифт, подложенный под дно цилиндра. Перед наливанием в цилиндр воду энергично перемешивают.

Цвет определяют сравнением окраски налитой в цилиндр испытуемой воды с окраской шкалы стандартов, которую готовят в аналогичных (по диаметру и высоте) цилиндрах. Эту шкалу хранят в темноте в специальном ящике; для ее приготовления используют растворы минеральных солей, имеющих окраску, подобную цвету природных гумусовых соединений.

БИОХИМИЧЕСКОЕ ПОТРЕБЛЕНИЕ КИСЛОРОДА (БПК₅)

В этом методе определяется убыль растворенного в воде кислорода в склянке с исследуемой водой при ее хранении в темноте в течение пяти суток при 20°. Эта убыль обусловлена в основном биохимическими процессами окисления в воде органического вещества, в первую очередь нестойких его форм. Для учета начального и конечного содержания в воде кислорода применяется тот же метод и с теми же дополнениями, о которых было сказано в разделе "Определение растворенного кислорода". Если есть подозрение, что в воде имеются токсические

соединения, то определение проводят как в натуральной воде, так и после ее разведения незагрязненной водой. При расчете величины БПК в последней учитывают ее разведение и сравнивают полученные результаты с теми, которые найдены в неразведенной воде. Если БПК в последней значительно меньше, то возможны в воде токсиканты.

МИНЕРАЛЬНЫЕ СОЕДИНЕНИЯ АЗОТА

Эти определения проводятся колориметрическими методами; поэтому для устранения обычно имеющейся природной окраски и взвешенных частиц воду предварительно обрабатывают. Для этого применяют гидроокись алюминия; последняя образуется при добавлении к воде 14%-ного раствора сернокислого алюминия; в случае мягких вод дополнительно вносят 7%-ный раствор щелочи. Оба раствора практически эквивалентны: на 0,5 л воды вносят 1–2 мл раствора сернокислого алюминия и дают осесть образовавшимся хлопьям.

Азот аммонийный

Для определения применяется реактив Несслера; это щелочной раствор йодистой ртути, который образует с ионами аммония и аммиаком окрашенные в желтый цвет соединения йодистого меркураммония. Метод обладает высокой чувствительностью, поэтому реактивы, стандартные растворы и посуду надо хранить в комнате, где не работают с аммиаком; в этой же комнате надо проводить и само определение. Вся используемая посуда предварительно споласкивается безаммиачной водой. Последнюю получают вторичной перегонкой дистиллированной воды, подкисленной серной кислотой.

Приближенное определение аммонийного азота

Р е а к т и в ы: 1. Раствор сегнетовой соли: 50 г соли растворяют в дистиллированной воде при нагревании, доводят объем до 100 мл, фильтруют. Затем добавляют 50 мл 10%-ного раствора NaOH и кипятят полчаса для удаления следов аммиака. По охлаждении объем доводят до 100 мл безаммиачной водой.

2. Реактив Несслера. Этот раствор в готовом виде продается в магазинах химических реактивов.

О п р е д е л е н и е. В пробирку диаметром 13–14 мм, сполоснутую несколько раз исследуемой водой, наливают 10 мл этой воды и вносят 0,3 мл раствора сегнетовой соли, перемешивают и добавляют 0,2 мл реактива Несслера и снова перемешивают. Через 10 мин. по интенсивности окраски проводят определение.

Окрашивание при рассмотрении		Аммонийный азот, мг/л
сбоку	сверху	
Нет	Нет	Менее 0,05
	Чрезвычайно слабое	0,1
Чрезвычайно слабое желтоватое	Слабо-желтоватое	0,2

Окрашивание при рассмотрении		Аммонийный азот, мг/л
сбоку	сверху	
Очень слабо-желтоватое	Желтоватое	0,4
Слабо-желтоватое	Светло-желтое	0,8
Светло-желтоватое	Желтое	2,0
Желтое	Интенсивно-буровато-желтое	4,0
Мутноватое, резко желтое	Бурое, раствор мутный	8,0
Интенсивно-бурое, раствор мутный	То же	20,0

Если в воде содержится аммонийного азота менее 0,2 мг/л, определение следует проводить через 15–20 мин.; при его содержании, превышающем 4 мг/л, следует прибавлять удвоенное количество реактива Несслера.

Азот нитритов

Для определения применяется реактив Грисса–Илосвая, который состоит из смеси растворов сульфаниловой кислоты и α -нафтиламина. Эти первичные ароматические соединения в присутствии нитритов образуют окрашенные розово-красные диазосоединения. Метод высокочувствительный. Ввиду нестойкости нитритов их определение следует проводить как можно скорее.

Приближенное определение азота нитритов

Реактив Грисса – Илосвая. 1. Раствор сульфаниловой кислоты: 0,5 г сульфаниловой кислоты растворяют в 150 мл 12%-ной уксусной кислоты; 2. Раствор α -нафтиламина: 0,25 г α -нафтиламина растворяют в нескольких каплях ледяной уксусной кислоты и смешивают со 150 мл 12%-ной уксусной кислоты. Растворы хранят в темных склянках; для работы смешивают в равных объемах.

Определение. В сполоснутую несколько раз исследуемой водой пробирку наливают 10 мл исследуемой воды и 0,5 мл реактива Грисса–Илосвая. Через 20 мин. определяют содержание азота нитритов по интенсивности окраски:

Окрашивание при рассмотрении		Азот нитритов, мг/л
сбоку	сверху	
Нет	Нет	0,001
"	Едва уловимое розовое окрашивание	0,002
	Едва заметное розовое окрашивание	0,004

Окрашивание при рассмотрении		Азот нитритов, мг/л
сбоку	сверху	
Очень слабо-розовое	Слабо-розовое	0,02
Слабо-розовое	Светло-розовое	0,04
Светло-розовое	Розовое	0,07
Сильно-розовое	Малиновое	0,20
Малиновое	Ярко-малиновое	0,40

Азот нитратов

В 20-е годы для колориметрического определения азота нитритов обычно применялся дисульфифеноловый метод; он основан на образовании окрашенных в желтый цвет нитропроизводных фенола при действии фенолдисульфокислоты на нитраты, содержащиеся в сухом остатке от упаривания воды. Предварительно из воды должны быть удалены хлориды. Хотя все эти операции и усложняют определение нитритов, однако получаемые результаты весьма устойчивы; этот метод иногда применяется и в настоящее время.

Колометрический метод с дифениламином основан на определении окрашенных в синий цвет продуктов взаимодействия дифениламина с NO_3^- в сильноокислой среде. Для получения хорошо сходящихся результатов требуется безукоризненно точное соблюдение всех деталей метода.

В последнее время рекомендуется применять определение нитратов после их предварительного восстановления до нитритов. Для этого испытуемую воду пропускают через колонку, наполненную мелкой стружкой обмедненного металлического кадмия. В результате протекающей реакции восстановления нитраты переходят в нитриты; последнее определяют колориметрическим методом с реактивом Грисса — Илосвая (см. выше).

Приближенное определение азота нитратов

Для приближенного определения нитратов предложен метод с дифениламином при малом их содержании и с дисульфифеноловой кислотой — при большом.

Дифениламинный метод (Алекин и др., 1973)

Реактивы. 0,017%—ный раствор дифениламина. 43 мг дифениламина растворяют в мерной колбе на 250 мл в 40 мл дистиллированной воды, в которую перед этим приливается около 50 мл химически чистой концентрированной серной кислоты. После растворения дифениламина колба наполняется до метки концентрированной серной кислотой. Кислоту предварительно очищают кипячением с KCl (5 г на 1 л) в течение 20 мин.

20%—ный раствор хлористого натрия. 20 г химически чистого NaCl растворяют в 60 мл дистиллированной воды; после растворения соли раствор доводят до метки.

О п р е д е л е н и е. В сполоснутую пробирку вносят 1 мл исследуемой воды, прибавляют 1 каплю раствора NaCl, перемешивают и осторожно (по стенке пробирки), избегая перемешивания, приливают 2–3 мл раствора дифениламина. В присутствии нитратов на границе соприкосновения растворов появляется голубое кольцо; скорость его появления и интенсивность окраски определяются содержанием в воде нитратов. Приближенное определение азота нитратов с дефиниламином:

Характер окраски кольца	Азот нитратов, мг/л
Не появляется в течение 5 мин.	Меньше 0,1
Через 5 мин. слабо–голубое кольцо	0,25
Через 5 мин. явно–голубое кольцо	0,5–0,7
Через 1 мин. слабо–голубое кольцо, переходящее через 3–5 мин. в ярко–синее	1,2

Дисульфифеноловый метод (Драчев и др., 1960)

Р е а к т и в. 3 г чистого кристаллического фенола смешивают с 20 мл серной кислоты уд.веса 1,84 и нагревают 6 час. в бане с кипящей водой в колбе с пробкой, в горло которой вставлена длинная стеклянная трубка. Реактив хранится в темноте.

О п р е д е л е н и е. В пробирку вливают 1 мл исследуемой воды и 1 мл дисульфифеноловой кислоты, опуская ее из пипетки так, чтобы капли падали на поверхность воды. После прибавления реактива содержимое пробирки перемешивают и через 20 мин. определяют степень окраски. Приближенное определение азота нитратов с дисульфифеноловой кислотой:

Окрашивание при рассматривании сбоку	Азот нитратов, мг/л
Уловимо только при сравнении с контролем	0,5
Едва заметное желтоватое	1
Очень слабое желтоватое	3
Слабо–желтоватое	5
Слабо–желтое	10
Светло–желтое	25
Желтое	50
Сильно–желтое	100

ФОСФАТЫ¹

Для определения фосфатов применяют колориметрический метод, основанный на образовании в сильноокислой среде окрашенного в желтый цвет фосфорно–молибденового комплекса. Этот комплекс в присутствии восстановителя переходит в фосфорно–молибденовое соединение голубого цвета.

¹ Алекин и др. (1973)..

КРЕМНЕКИСЛОТА — СИЛИКАТЫ¹

Колориметрический метод определения кремнекислоты основан на способности силикатов образовывать с молибдатом, при pH от 3 до 4, окрашенное в желтый цвет комплексное соединение; при добавлении восстановителя окраска переходит в голубую. Следует обратить внимание на тщательную дозировку прибавляемой кислоты, чтобы предупредить возможность образования в сильноокислой среде голубого фосфорно-молибденового комплекса.

ОРГАНИЧЕСКОЕ ВЕЩЕСТВО²

Ввиду того, что нет прямого метода определения содержащегося в воде органического вещества, пользуются косвенными методами. К ним относятся: перманганатная окисляемость, бихроматная окисляемость, органический углерод. Результаты определения в воде органического азота и фосфора могут дать некоторое представление об общем содержании в воде органического вещества. Если отдельно определить содержание органического углерода, азота и фосфора в фильтрованной через мембранный фильтр воде (что нередко имеет самостоятельное значение) и вычесть найденное количество из содержания органического углерода, азота и фосфора в нефильтованной воде, то можно получить данные об их содержании во взвешенных частицах.

Окисляемость перманганатная

Метод основан на способности перманганата калия окислять находящиеся в воде органические соединения. Имеющиеся данные по перманганатной окисляемости (определяемой в кислой среде) и по сравнению органического углерода в природных водах открытых водоемов дают основание говорить о том, что в водах, содержащих водный гумус почвенного (болотного) происхождения, последний окисляется перманганатом примерно на 40%. Степень окисления водного гумуса планктонного происхождения ниже. Наличие в воде восстановленных соединений неорганической природы, в частности хлоридов, приводит к завышенным результатам. Предложены приемы, устраняющие эту ошибку.

Окисляемость бихроматная

В данном случае используется свойство бихромата калия в кислой среде окислять органические соединения; окисление в присутствии катализатора проходит практически полностью. Восстановленные неорганические соединения также окисляются; имеются приемы для исключения возникающей ошибки. Так как ряд биохимически нестойких органических соединений (крахмал, белок, некоторые аминокислоты и т.д.) окисляется перманганатом в кислой среде меньше, чем гу-

¹ Драчев и др. (1960); Strickland, Parsons (1968); Gelterman, Slymo (1971); "Standart methods..." (1971); Алекин и др. (1973).

² Алекин и др. (1973).

мусовые вещества, то величина отношения перманганатной окисляемости к бихроматной будет меньше для нестойких органических соединений. Количество органического вещества в обоих методах определяется по расходу окислителя, выраженному в кислороде.

Органический углерод

Для определения органического углерода непосредственно в самой воде предложен ряд методов, основанных на разных принципах. Во всех случаях органическое вещество окисляется до CO_2 , которая и определяется.

1. Метод сухого сжигания, в котором предварительное упаривание воды проводится в полузамкнутой системе и улетучивающиеся из воды органические соединения сжигаются в кварцевой трубке. Органическое вещество, остающееся в сухом остатке от упаривания, сжигается в колбе при 700° . Этот метод обеспечивает полное окисление органического вещества и поэтому может быть использован как опорный метод.

2. Метод окисления персульфатом. Персульфат, являясь сильным окислителем, способен, как показали сравнительные определения (по органическому углероду), полностью окислять в кислой среде органические вещества природных вод. Этот метод имеет ряд преимуществ по сравнению с методом окисления с бихроматом калия в кислой среде. Персульфатный метод простой и достаточно производительный.

3. Метод фотохимического окисления основан на способности ультрафиолетовых лучей разлагать органические соединения. Сравнительные определения органического углерода в природных водах этим методом и методом сухого сжигания и персульфатным методом дали практически одинаковые результаты.

Органический азот

Наиболее распространенный метод определения в воде органического азота — классический метод Кьельдаля; метод основан на окислении органического вещества крепкой серной кислотой. Конечным продуктом окисления является аммонийный азот, который и определяется; вычитая из полученной величины содержание в воде аммонийного азота, находят количество органического азота. Для ускорения окисления предложен и применяется ряд катализаторов; в последнее время успешно применяется окись селена. В стадии разработки находится метод определения органического азота фотохимическим окислением.

Органический фосфор¹

И в данном случае наиболее распространенным методом окисления фосфорорганических соединений является применение серной кислоты в

¹ Драчев и др. (1960), Strickland, Parson (1968); Golterman, Clymo (1971): "Standart methods..." (1971); Лурье, Рыбникова (1974).

различных вариантах: кипячение, гидролиз. Практически при такой обработке определяется сумма всех имевшихся в воде форм фосфора, как неорганических, так и органических. Поэтому это определение и называется "определение общего фосфора". Для установления содержания органического фосфора из общего вычитают фосфор минеральный и фосфор полифосфатов.

Общий фосфор также определяют окислением с хлорной кислотой, персульфатом и при помощи фотохимического облучения. Из этих приемов наименее трудоемким, по-видимому, следует считать персульфатное окисление.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ КОМПОНЕНТОВ СОЛЕВОГО СОСТАВА¹

Щелочность — гидрокарбонаты

Под этим термином подразумевается находящаяся в воде сумма солей слабых кислот, как неорганических, так и органических. Среди них преобладают соли угольной кислоты — гидрокарбонаты и карбонаты. Их содержание определяют титрованием исследуемой воды в присутствии индикатора раствором минеральной кислоты известной нормальности, которая вытесняет из солей анионы слабых кислот. Полученные результаты выражают в миллиграмм-эквивалентах на литр.

Общая жесткость — сумма кальция и магния

В настоящее время для этого определения пользуются объемным трилометрическим методом. Метод основан на способности трилона Б, т.е. двузамещенной натриевой соли эталендиаминотетрауксусной кислоты, образовывать с ионами магния и кальция малодиссоциированные комплексы; это титрование ведут с индикатором хромоген-черным. Если же титрование вести в присутствии индикатора — мурексида, то определяется кальций. По разнице между определенной суммой кальция и магния и кальцием находят содержание в воде магния (одновременно определяется и стронций).

Хлориды

Обычно применяется аргентометрический метод, основанный на малой растворимости образующегося хлористого серебра. Последний количественно выпадает из воды при добавлении к ней раствора азотнокислого серебра известной концентрации.

Сульфаты

Классическим методом определения в воде сульфатов является весовой метод, основанный на малой растворимости сульфата бария, образующегося при прибавлении к воде раствора хлористого бария.

¹ Драчев и др. (1960), Резников и др. (1970), Алекин и др. (1973), Лурье, Рыбникова (1974).

Ввиду трудоемкости весового метода пользуются различными вариантами объемного метода. Например: к воде добавляются раствор азотнокислого свинца известной концентрации; ион свинца образует труднорастворимый сернокислый свинец. Добавленный к воде индикатор реагирует с избытком добавленного свинца и образует окрашенное соединение. По расходу раствора азотнокислого свинца находят содержание в воде сульфатов.

Металлы

Железо и марганец

Находящиеся в воде в растворенном и взвешенном состоянии и нередко в составе органо-минеральных комплексных соединений, железо и марганец после соответствующей обработки проб обычно определяются колориметрическими методами.

Тяжелые металлы (медь, цинк, кадмий, свинец, ртуть и другие)

Для определения их содержания в воде применяются различные методы, основанные на разных принципах; необходима специальная подготовка проб воды.

Колориметрические методы основаны на образовании окрашенных соединений с соответствующими органическими реактивами.

Полярографические методы основаны на измерении процессов восстановления или окисления ионов металлов на ртутном электроде.

Спектрофотографические методы основаны на измерении спектров излучения света исследуемыми металлами, концентраты которых помещены в дугу переменного тока. Предварительно проводится концентрирование и извлечение из пробы исследуемой воды изучаемых элементов в виде органических комплексов.

Атомно-адсорбционные методы основаны на измерении спектров поглощения проходящего света свободными или слабосвязанными атомами изучаемых элементов, концентрат которых помещен в электрическую дугу. Способ концентрирования принципиально аналогичен тому, который применяется при спектрографическом определении.

При определении содержания изучаемых металлов тремя последними методами требуется специальная аппаратура. Однако эти методы, а особенно два последних, отличаются высокой производительностью, так как в водной пробе воды (концентрата из нее) можно определить ряд металлов.

Литература

- Алекин О.А., Семенов А.Д., Скопинцев Б.А. 1973. Руководство по химическому анализу вод суши. Л., Гидрометеиздат.
Драчев С.М., Разумов А.С., Скопинцев Б.А., Кабанов И.М. 1960. Приемы санитарного изучения водоемов. М., Медгиз.

- Лурье Ю.Ю., Рыбникова А.И.** 1974. Химический анализ производственных сточных вод. М., "Химия".
- Мартин Д.Ф.** 1973. Химия моря (аналитические методы). Л., Гидрометеониздат.
- Резников А.А., Муликовская Е.П., Соколов Н.Ю.** 1970. Методы анализа природных вод. М., "Недра".
- Скляшников Б.А.** 1950. Органическое вещество в природных водах (водный гумус). — Труды Гос. океанограф. ин-та, № 17(29).
- Унифицированные методы анализа вод. 1971. Под редакцией Ю.Ю. Лурье. М., "Химия".
- Golterman H.L., Clymo R.S.** 1971. Methods for chemical analysis of freshwaters. Blackwell Sci. Public.
- Standart methods for the examination of water and waste waters. 1971. 13-th edition. N.Y., American Public Health Association.
- Strickland I.D.H., Parsons T.R.** 1968. A practical handbook of sea water analysis. — Fisheries Res. Board of Canada.

Глава IV

МИКРООРГАНИЗМЫ ВОДЫ И ГРУНТОВ

За последнее десятилетие изучение водных микроорганизмов продвинулось далеко вперед. Этому способствовало большое внимание, которое уделяется водной микрофлоре в связи с проблемой чистой воды. Можно сказать, что ресурсы чистой воды сократились. Машинное производство, транспорт, тяжелая индустрия так или иначе загрязняют воду. Из подземных кладовых на поверхность извлечены миллионы тонн угля, нефти, всевозможных металлов и соединений. Ежегодно на Земле синтезируются десятки и сотни тысяч химических препаратов, множество ядохимикатов, радиоактивных веществ, которые так или иначе попадают в воду. Вместе с водой они поступают в организм растений, животных и человека. Особенно представляется опасным накопление токсических веществ в железах внутренней секреции у высших животных. Как повлияют они на будущие поколения организмов — трудно предвидеть.

Сейчас для всех стало очевидным, что чистая вода есть продукт жизнедеятельности всего комплекса населяющих воду организмов. В то же время решающая роль в очистке воды принадлежит микроорганизмам, бесчисленные мириады которых разрушают решительно все вещества естественного происхождения: белки, углеводы, жиры, асфальты, битумы, каучук, клетчатку, окислы металлов, газообразные углеводороды и пр. Они способствуют разрушению металлических и бетонных конструкций, антикоррозийных красок и т.п.

Известно, что при избытке во внешней среде каких-либо специфических веществ происходит обогащение среды теми бактериями, которые способны разрушать их.

Подобно растениям и животным, микроорганизмы в естественных условиях на микроскопическом уровне образуют своего рода микробиоценозы. Эти ценозы и закономерности, по которым они образуются и изменяются, изучены слабо. Микроорганизмы находятся в определенной связи и с другими растительными и животными организмами, образуя единое целое сообщество.

В настоящее время имеется очень мало методов, с помощью которых можно изучать микробиоценозы в их натуральном виде. Можно указать лишь на метод Холодного и Росси (известный под названием "стеклообрастания") и метод Перфильева и Габе ("микробных пейзажей"). Кроме того, ненарушенные микробиоценозы можно наблюдать способом "раздавленной капли" или в "висячей капле". В подавляющем большинстве случаев мы должны разрушить естественные ценозы, чтобы про-

анализировать, какие микроорганизмы в них входят и какова их численность. Имеется множество методов для выяснения интенсивности микробиологических процессов. Составление питательных сред, которых известно сотни, представляет собой громадную и сложную "микробиологическую кухню". Естественно, что в столь маленькой главе нельзя полностью изложить все эти данные. Для ознакомления с ними мы отсылаем читателя к соответствующим более полным руководствам: В.Л.Омелянский (1940), С.И.Кузнецов и В.И.Романенко (1963), А.Г.Родина (1965), В.И.Романенко и С.И.Кузнецов (1974) и др. Здесь мы излагаем, в меру возможного, лишь основные методы изучения микроорганизмов или те из них, которые ближе соответствуют задаче, стоящей перед настоящим методическим пособием.

ОТБОР ПРОБ ВОДЫ И ДОННЫХ ОТЛОЖЕНИЙ

В подавляющем большинстве случаев в микробиологических исследованиях должно соблюдаться неукоснительно правило стерильного отбора проб воды и ила. Стерильность отбора необходима при всех работах, связанных с посевами микроорганизмов на питательные среды. Отступить от этого правила можно лишь в двух случаях: при определении общей численности бактерий методом Разумова и при определении общей активности микрофлоры скляночным методом. В этих случаях можно использовать не стерильные, но обязательно чистые пробоотборники. Не стерильно можно отбирать также первичные колонки донных отложений, например стратометром или дночерпателем, но затем для посева из центра колонки берется стерильной стеклянной трубкой проба для микробиологического анализа.

Во всех случаях посевы необходимо произвести сразу же или не позже 1 часа после взятия образцов воды. Хранить пробы можно лишь в холодильнике при температуре 3 – 5° не более суток или в термосе с такой же температурой, а также в холодное время года.

ОТБОР ПРОБ ВОДЫ С ПОВЕРХНОСТИ

Стерильные бутылки или пробирки

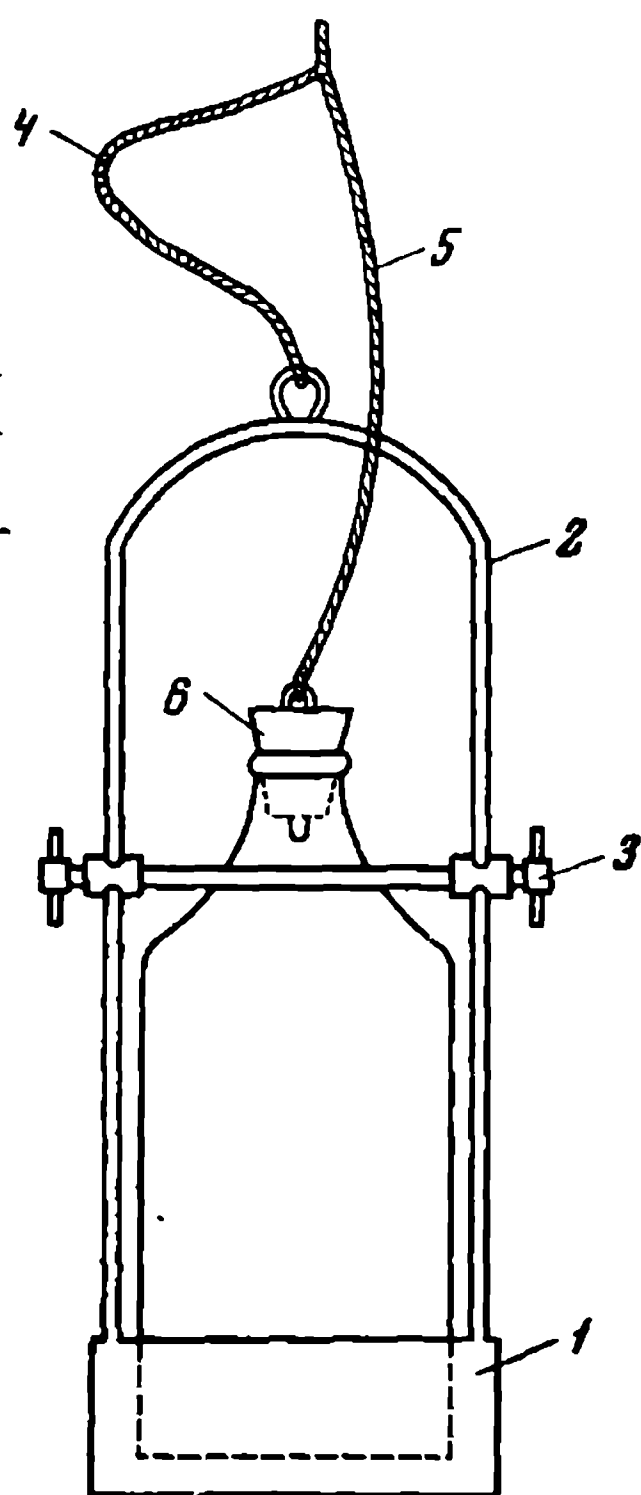
С поверхности вода может быть взята стерильной бутылкой или пробиркой. Предварительно они тщательно моются, чтобы на стенках не было органических веществ и бактериальных клеток. Для этой цели лучше всего использовать 0,3 н. раствор двуххромовокислого калия в концентрированной серной кислоте. В процессе приготовления кислота нагревается на плитке до высокой температуры, при этом двуххромовокислый калий хорошо растворяется, а загрязняющие его органические вещества сгорают. Затем посуда обильно промывается чистой водой, дистиллированной водой и высушивается. В горлышко бутылки или пробирки вставляется ватная пробка с марлевой салфеткой. Поверх них накладывается салфетка из жесткой бумаги и завязывается нит-

кой из расчета, чтобы под ней горлышко склянки на некотором расстоянии было также стерильным.

Вода из реки или озера может быть отобрана с лодки. Для этого бутылка берется в ладонь у донышка, другой рукой с нее снимается салфетка и вытаскивается пробка. Протянув руку на некоторое расстояние от лодки, бутылку погружают в воду на глубину 5–10 см. Отбор следует производить с носа лодки при ее слабом перемещении, чтобы в бутылку не попадала вода, которая соприкасалась с бортами лодки. После наполнения часть воды выливается и сосуд затыкается той же стерильной пробкой.

Бутылочный батометр Мейера – Францева

Для стерильного отбора проб воды с глубин от 0 до 30 м можно использовать батометр конструкции Мейера – Францева (рис. 1). Он состоит из тяжелого поддонья весом 100–250 г (1), изогнутой по форме бутылки проволоки (2), по которой ходит хомутик с двумя винтовыми зажимами (3). Размер поддонья должен быть таким, чтобы в него можно было поместить стеклянную бутылку объемом на 0,5 или на 0,25 л. К верхнему концу проволоки крепится веревка (4), на которой на расстоянии 0,5 м от закрепленного к батометру конца привязывается на маленькой веровочке (5) резиновая пробка (6) такого размера, чтобы она могла закрыть бутылку. В пробку вбивается гвоздь, один конец которого проходит через пробку и загибается, а другой необходимо изогнуть в виде петли, к которой и привязывается конец маленькой веревки. Перед отбором пробы в поддонье батометра ставится стерильная бутылка, на плечи которой надвигается и закрепляется винтами хомутик. Из бутылки вынимается ватная пробка и на ее место вставляется резиновая с таким усилием, чтобы батометр висел на маленькой веровочке и в то же время пробка не выскакивала. Предварительно она тщательно обтирается спиртом и обжигается. В таком виде батометр опускается на нужную глубину, резким рывком основной веревки пробка выдергивается из бутылки и через полминуты батометр поднимается на поверхность. Бутылка снимается, верхний слой



Р и с . 1. Бутылочный батометр Мейера – Францева. Описание в тексте

воды выливается из горлышка, и она закрывается той же стерильной ватной пробкой.

Этим прибором можно взять воду на анализ до глубины 30 м, на больших глубинах из-за гидростатического давления пробка не выдерживается. Хотя при подъеме вверх склянка идет открытой, слой воды в горлышке препятствует загрязнению пробы; кроме того, после подъема верхний слой ее выливают. Батометр весьма прост и надежен в обращении.

ОТБОР ПРОБ ВОДЫ С БОЛЬШИХ ГЛУБИН

Взятие проб воды стерильно с больших глубин связано со значительными трудностями. Предложено большое количество приборов (см. Zovell, 1946), в основу которых положены различные принципы, но все они мало удовлетворительны. В.С.Буткевич (1958) для отбора проб воды с больших глубин применил цилиндрические стеклянные сосуды с капиллярными отверстиями на концах. Подобные цилиндры были использованы в батометре конструкции Ю.И.Сорокина (1962). Сущность этих, как и подавляющего большинства других приборов, состоит в том, что стеклянные сосуды небольшого объема выдерживают громадное гидростатическое давление. Такой сосуд опускается в металлической раме той или иной конструкции на нужную глубину с входным отверстием, закрытым стеклянным капилляром. Посыльный груз отламывает капилляр, и цилиндр наполняется водой. Один из таких приборов с шарообразным стеклянным баллоном (Романенко, Младова, 1969) описан ниже.

Глубоководный батометр Сорокина – Романенко с шарообразным стеклянным сосудом

Батометр (рис. 2) состоит из рамы (1); на которой привинчены две стойки (2) с винтами для его крепления к тросу лебедки, устройства для сброса посыльного груза (3), для срабатывания последующих приборов на тросе, зажима капилляра (4) и стабилизатора капилляра (5). На внешней стороне батометра находятся два металлических кольца (6) с прорезью в центральной части для прохождения отростка стеклянного баллона (на рисунке указано стрелкой). Верхнее кольцо подвижное и может передвигаться по прорези в стойке при помощи винта (7).

Шарообразный баллон (8) выдувается из молибденового стекла и имеет диаметр 60–70 мм, с двух сторон в баллоне имеются отростки в виде соски (9) с отверстием в центре диаметром около 1 мм. На оба соски надеваются отрезки вакуумной резины. Нижний закрывается стеклянной палочкой, к верхнему прикрепляется стеклянный капилляр диаметром около 3 мм, изогнутый (10) как это показано на рисунке. Свободный конец его запаивают. Шарообразные сосуды стерилизуются в автоклаве с отверстиями, закрытыми отрезками резины и стеклянными палочками. Изогнутые капиллярные трубки стерилизуются в сушильном шкафу в бумажных конвертах и крепятся к сосуду перед отбором пробы. Батометр опускается на нужную глубину от 40 до 1200 м, посыльный

Рис. 2. Батометр Со-
рокина-Романенко. Опи-
сание в тексте

груз отламывает капилляр и под действием гидростатического давления вода наполняет баллон.

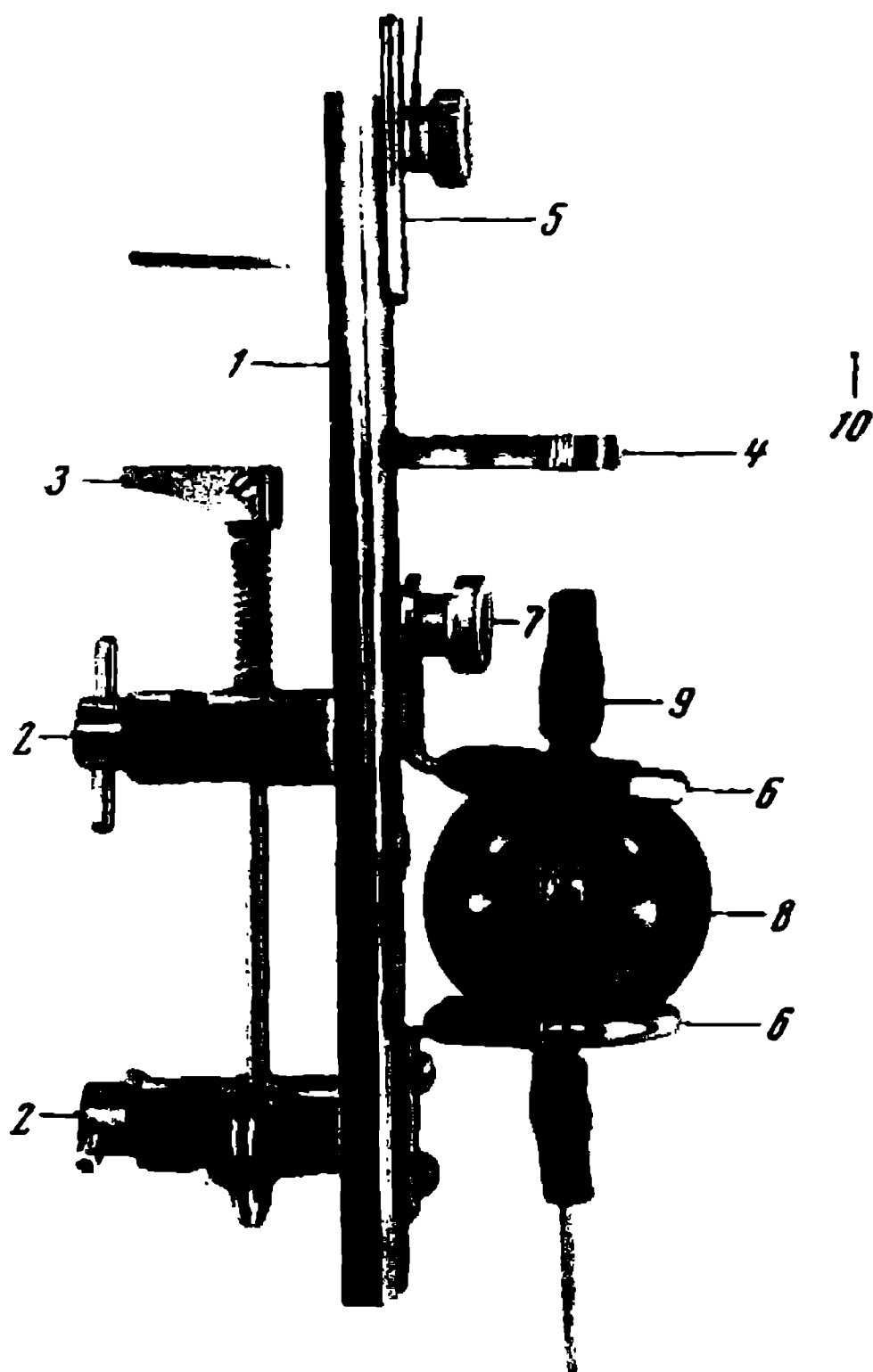
Отметим, что в применяемых стеклянных баллонах нет необходимости создавать вакуум, поскольку это связано с дополнительными трудностями — запаиванием стеклянного капилляра под вакуумом. На больших глубинах воздух, находящийся в баллоне, под действием давления частично выходит, а частично растворяется в воде. При подъеме батометра и снижении внешнего давления растворимость газа понижается и он выходит из баллона через отверстие капиллярной трубки в виде пузырьков,

что препятствует загрязнению проб бактериями в верхних слоях. Для указанных размеров при общей площади поверхности шара 150 см^2 на глубине 1200 м он испытывает давление в 18 000 атм. Предполагаемым недостатком батометра данной конструкции является то, что на больших глубинах при отборе проб в результате резкого перепада давлений бактериальные клетки могут погибнуть.

Отбор проб ила

Для микробиологического анализа ил может быть взят дночерпателем Берджа, но лучше для этих целей использовать трубчатый стратометр. Описание его дано в главе "Микрозообентос". Здесь приводится лишь описание отбора проб ила с помощью стратометра для микробиологических анализов.

С лодки или палубы судна стратометр бросают в воду и слегка поддерживают веревку для вертикального падения прибора. После того, как трубка стратометра врежется в грунт, бросают посыльный груз, который закрывает клапан. Прибор вынимают на палубу судна и в нижнее отверстие трубки вставляют резиновую пробку диаметром чуть больше диаметра трубки.



В вертикальном положении трубка с илом отделяется от верхней части стратометра и колонка ила медленным надавливанием деревянным стрежнем на пробку передвигается по трубке к ее верхнему концу.

Предварительно в лаборатории заготавливают серию стеклянных трубочек диаметром 1,5 и длиной 15–20 см. Они закрываются ватными пробками и в таком виде стерилизуются в сушильном шкафу. Отдельно в автоклаве стерилизуются резиновые пробки в бумажных пакетах по 2–4 шт.

В одной из резиновых пробок делается отверстие, через которое пропускается стеклянная трубочка, на конец которой надевается резиновая трубка длиной около 50 см. Из стерильной стеклянной трубки вынимаются ватные пробки и с одного конца ее надевается пробка, предварительно протертая спиртом, с резиновой трубкой, свободный конец которой берется в рот. Трубка ставится точно по центру колонки ила и постепенно вдавливается в него. При этом в трубке создается слабый вакуум так, чтобы ил с внешней стороны трубки и внутри находился все время по мере вхождения ее в ил на одном уровне. Затем верхний конец стеклянной трубки затыкается стерильной резиновой пробкой, она вынимается из колонки ила и вторая пробка вставляется в ее нижний конец. Прилипший к внешней стороне ил смывается.

Для отбора порции ила для микробиологического анализа нижняя пробка вынимается и на ее место вставляется маленький поршень, изготовленный из пробки соответствующего диаметра и деревянного стержня. Ил передвигается по стеклянной трубке и отбирается с соответствующих глубин для анализа.

АНАЛИЗ ЧИСЛЕННОСТИ БАКТЕРИЙ

Только методом прямого микроскопирования можно определить общее количество микроорганизмов в воде, иловых отложениях или обрастаниях. Микроскопический анализ связан со значительными трудностями и требует определенных навыков, и опытные специалисты часто затрудняются при дифференцировании маленьких глинистых или органических частичек от бактериальных клеток. Кроме того, даже используя специальные методы окраски, не всегда можно четко отделить живые клетки от мертвых. Из этого следует, что методом прямого микроскопирования мы получаем результаты, лишь приближающиеся к действительной численности микроорганизмов. Тем не менее лишь результаты, полученные с помощью прямого микроскопирования, увязываются с общим количеством кислорода, потребляемого на биохимические процессы дыхания микрофлоры в данном объеме воды, и с потребностями животных-фильтраторов, которые питаются бактериями.

Особое внимание необходимо уделять правильной окраске бактерий на фильтрах. На бледных, недоокрашенных или чрезмерно отмытых дистиллированной водой препаратах бактерии видны плохо, что приводит к недоучету их численности. Переокрашенные же препараты плохо просматриваются, иногда эритрозин с фильтра окрашивает кед-

ровое масло и это затрудняет микроскопирование. Необходимо также контролировать чистоту фильтров на бактериальное загрязнение, которое возникает в процессе их производства. Для этого ряд фильтров из одной серии окрашивается эритрозинем и просматривается под микроскопом. В случае необходимости на загрязнение ставится контроль, результаты которого вычитаются из данных опыта.

Следует придерживаться также правила фильтрации определенных объемов воды (в мл) через мембранный фильтр в зависимости от водоисточника:

Тип водоисточника	Диаметр фильтрующей площади воронки, см	
	2,5	1
Артезианские воды, ключи, родники	50–200	5–30
Чистые районы рек, озер и водохранилищ	10–20	1–3
Загрязненные водоемы	0,1–1	0,01–0,1

Пробы воды и донных отложений можно зафиксировать формалином и препараты приготовить в лаборатории. Для этого на 100 мл воды или на 10 г ила добавляется 0,5 мл 40%–ного формалина, предварительно очищенного от бактерий фильтрованием через мембранный фильтр № 3. Зафиксированные иловые отложения можно хранить весьма долго, из воды препараты желательно сделать как можно быстрее, так как даже зафиксированные бактерии могут прилипнуть к стенкам сосуда, а в ряде случаев наблюдается мацерирование клеток при длительном хранении.

МИКРОСКОПИЧЕСКИЙ УЧЕТ ОБЩЕГО КОЛИЧЕСТВА БАКТЕРИЙ В ВОДЕ

1. Пробы воды отбираются батометром в стерильную или не стерильную, но чисто вымытую посуду.

2. Взятую для анализа воду пропускают через мембранный фильтр № 2–3 с диаметром пор 0,2–0,3 мк в фильтровальной воронке. Мембранные фильтры предварительно кипятят в дистиллированной воде, которую меняют несколько раз.

Для равномерного распределения бактерий по площади фильтра вакуум в приемной колбе следует создавать слабый. Фильтрующая пластинка в воронке должна быть мелкопористой. Ее можно изготовить из стеклянных пластинок Шотта. В том случае, если в воронке пластинка изготовлена из другого материала с просверленными отверстиями, на нее необходимо положить один или два слоя фильтровальной бумаги. Затем фильтр высушивается на воздухе и на его полях карандашом делается отметка с указанием номера станции, даты и профильтрованного объема воды. Серия фильтров укладывается в чашку Петри, новая партия их отделяется от предыдущей фильтровальной бумагой и т.д. В таком виде они поступают в лабораторию.

При большой влажности воздуха и в тех случаях, когда нет уверенности, что фильтры хорошо высохли, на крышку чашки Петри капают одну—две капли 40%-ного формалина и микроорганизмы фиксируются в его парах.

3. Весь фильтр или его часть окрашивают карболовым эритрозином. Красятся они в течение 3–4 час. или лучше в течение ночи. Окраску производят следующим образом. В чашку Петри помещают кружок фильтровальной бумаги и смачивают краской, на нее нижней стороной кладут фильтры и закрывают крышкой. С внутренней стороны на крышку также кладется сухая фильтровальная бумага, для того чтобы на фильтры не капала конденсационная вода.

Приготовление краски

1. Эритрозин основной — 5 г.

2. Карболовая вода (5%-ный раствор фенола на дистиллированной воде) — 100 мл.

Фенол необходимо перегнать непосредственно перед приготовлением карболовой воды. Для этого надо взять коническую колбочку на 100 мл, к ней подобрать корковую пробку, в которой сделать отверстие и вставить стеклянную изогнутую под углом трубку длиной около 30 см. В колбу вносится фенол, она ставится на электрическую плитку. Рядом помещают технические весы с уравновешенной гирьками склянкой, в которую после нагревания из трубки будет капать перегнанный фенол. Грубо взвешивают 5 г свежеперегнанного фенола. В склянку к фенолу приливают 100 мл дистиллированной воды и после перемешивания вносят 5 г эритрозина. После энергичного встряхивания краска настаивается в течение суток. Иногда, в зависимости от марки, приготовленный таким образом раствор эритрозина имеет красновато-кирпичный цвет. В этом случае к нему необходимо добавить крепкой щелочи до появления вишнево-красного цвета.

3. После окончания окрашивания эритрозин с мембранных фильтров отмывают, перекладывая их пинцетом на листе фильтровальной бумаги, смоченной дистиллированной водой. Операция перекладывания с одного места на другое продолжается до тех пор, пока они перестанут окрашивать влажную фильтровальную бумагу. После высушивания площадь фильтра, задержавшая взвеси, должна быть розовая, а края слабо-розовые.

4. Для подсчета микроорганизмов на предметное стекло наносится капля иммерсионного масла, на него накладывается кусочек окрашенного мембранного фильтра фильтрующей поверхностью к окуляру. Сверху еще наносят каплю масла и просматривают с иммерсионным объектом и окуляром $\times 10$, а в немецких микроскопах марки Nf с окуляром $\times 12,5$.

5. В окуляр помещается сетка. Передвигая диафрагму окуляра, добиваются такого положения, чтобы она была видна отчетливо. Лучше всего сетку изготовить самому из кусочка предметного стекла с 25 квадратами 6×6 линий размером стороны сетки 50×50 мк по ме-

тоду К.А.Тимирязева, описанному в руководстве В.И.Романенко и С.И.Кузнецова (1974). Если используется сетка указанного размера, то бактерии подсчитываются в девяти квадратах крест-накрест с угла на угол в 10–20 полях зрения, что составит площадь около 9 000–18 000 мк². Подсчет количества бактерий в каждой девяти квадратах записывают в таблицу, при значительном разбросе результатов необходимо увеличить количество полей подсчета.

6. Расчет содержания бактерий в 1 мл воды проводится по формуле:

$$N = \frac{n \cdot S}{s \cdot v \cdot 10^6},$$

где N – количество бактерий в 1 мл воды в млн.; S – площадь всего фильтра в мк², n – количество бактерий, сосчитанных под микроскопом на площади фильтра s ; s – площадь фильтра, на которой подсчитано количество бактерий под микроскопом в мк²; v – объем профильтрованной воды в мл, 10^6 – перевод результатов в миллионы. При работе с одним и тем же микроскопом и фильтровальным аппаратом отношение $S/s \cdot v \cdot 10^6$ может быть заменено одним коэффициентом K , на который перемножается лишь величина n , что упрощает расчет.

МИКРОСКОПИЧЕСКИЙ УЧЕТ ОБЩЕГО КОЛИЧЕСТВА БАКТЕРИЙ В ИЛЕ

Имеется несколько модификаций определения численности бактерий в иловых отложениях. Все они опираются на основополагающую идею С.Н.Виноградского непосредственного подсчета бактериальных клеток под микроскопом. Здесь описывается метод микронавесок (Романенко В.И., Романенко В.А., 1971). Он пригоден при учете бактерий в мелкодетритных иловых отложениях. При учете их в крупнопесчаных отложениях лучше использовать метод Германова (Кузнецов, Романенко, 1963).

1. Ил отбирается из водоема дночерпателем или стратометром, и часть его чистой ложечкой переносится в склянку из-под пенициллина, в которую добавляется примерно на 5 г ила 0,5 мл 40%-ного формалина, профильтрованного через мембранный фильтр № 3. В таком виде он может храниться довольно продолжительное время.

2. На предметных стеклах корундом очерчивают площадки 6 см² и тщательно обезжиривают их: промывают в горячей воде с мылом или в растворе стирального порошка, обрабатывают хромовой смесью при нагревании, промывают дистиллированной водой и, наконец, серным эфиром. Перед приготовлением пепарата очерченную площадку протирают сухим хозяйственным мылом, которое стирают сухой фланелью.

3. 1 кг нормально увлажненного (пастообразного) ила помещают в ступку и тщательно перемешивают пестиком. Стекло взвешивают на аналитических весах и на очерченную площадку наносят 3–7 мг ила. При взвешивании ил накрывается маленьким колпачком, приготовлен-

ным из кончика бактериологической пробирки. В эту навеску вносят каплю безбактериального 0,05%-ного раствора агар-агара. Ил и агар тщательно перемешивают бактериологической петлей и равномерно распределяют по очерченной площадке.

4. После высушивания препарат фиксируют в абсолютном спирте и окрашивают карболовым 5%-ным раствором эритрозина в течение 15–30 мин. при слабом подогреве до появления первых паров или без подогрева – сутки, промывают дистиллированной водой, высушивают и просматривают под микроскопом при масляной иммерсии. Из одного образца ила готовят три – пять параллельных препаратов. При наличии всех реактивов приготовление одного препарата занимает около 30 мин.

5. В каждом препарате просчитывают 20 полей зрения по способу, описанному для учета бактерий в воде. Расчет количества бактерий производят по формуле:

$$N = \frac{n \cdot S \cdot 1000}{p \cdot s \cdot 10^9},$$

где: N – количество бактерий в 1 г ила в млрд.; n – количество бактерий на сосчитанной площади препарата; S – площадь стекла, на которую нанесен ил в мк^2 ; s – площадь препарата, на которой подсчитали бактерии согласно окулярной сетке в мк^2 ; p – навеска ила на стекле в мг; 1000 – перевод данных в г, 10^9 – в миллиарды.

УЧЕТ САПРОФИТОВ

Количество сапрофитных бактерий, которые растут на стандартных средах МПА, МПБ, является хорошим индикатором содержания органических веществ в водоеме или загрязнения его бытовыми сточными водами. Вода для анализа отбирается в стерильные склянки и посев делается на МПА в чашках Петри глубинным или поверхностным способом.

В зависимости от типа или состояния водоема, о чем можно судить по прозрачности и визуальному осмотру, посевы делают из одного–двух десятикратных разведений воды из мезотрофных водоемов, из трех–пяти разведений из евтрофных или сильно загрязненных и без разведений из особо чистых водоемов – олиготрофных. Посевы необходимо производить сразу же после взятия пробы. Хранить их можно в течение 1–2 суток лишь при низкой температуре 2–5°.

При посеве иловых отложений делается десятикратное разведение ила до седьмого, восьмого знака. На часовом стекле, которое предварительно протирается спиртом и обжигается, на весах готовится навеска ила 100 мг, который смывается стерильной водой в колбочку со 100 мл стерильного физиологического раствора (сразу получают третье разведение). После тщательного перемешивания из колбы берется 1 мл жидкости и переносится в пробирку с 9 мл стерильного физраствора и т.д. Посев делают из пяти – восьми разведений. Инкубирование чашек Петри с посевами необходимо производить при температуре 20–25° в

течение 7–10 дней. Количество колоний учитывается в тех разведениях, где их вырастет не менее 20 и не более 200 на одной пластинке агара.

УЧЕТ БАКТЕРИЙ НА СРЕДЕ ГОРБЕНКО

На мясо–пептонном агаре стандартного рецепта, как правило, образует колонии весьма незначительное количество бактерий: от 0,003 – в лучшем случае – до 0,3% от общей численности бактерий. Лишь изредка их бывает больше. Известно, что на средах более бедного состава – с меньшим содержанием органического вещества – их вырастает значительно больше.

Ю.А.Горбенко (1961) предложил среду, на которой вырастает в 5–10 раз больше бактерий, чем обычно. Для этого берется сухого питательного агара в 10 раз меньше, чем по стандартному рецепту, а для получения твердой пластинки добавляют 1,5% агар–агара. Посев производится обычным способом. Колонии микроорганизмов вырастают, как правило, мельче и их лучше просчитывать с лупой.

УЧЕТ ОЛИГОКАРБОФИЛЬНЫХ БАКТЕРИЙ

Подавляющее большинство бактерий в водоемах развивается при тех концентрациях органического вещества, которое находится в природной воде. В водоемах олиготрофного типа содержание его колеблется в пределах 1,5 – 5 мг/л С, в мезотрофных 15–50 мг/л С и в евтрофных значительно больше. Но тем не менее эти количества органического вещества ни в какое сравнение не идут с тем, что содержится в искусственных питательных средах. Например, в состав среды Чапека входит 30 г сахарозы на 1 л. В.И. Романенко (1973) было показано, что водные бактерии чрезвычайно быстро размножаются на жидких средах, приготовленных из натуральной воды с естественным содержанием органического вещества. При этом время их генерации равняется 2–3 час. Естественно, что при этом развивается основная масса бактерий, которые хорошо используют малые концентрации органического вещества, – олигокарбофильных. Учет количества этих бактерий представляется очень важным, так как они составляют подавляющее большинство в водоемах.

ПОЛУЧЕНИЕ БЕЗБАКТЕРИАЛЬНОЙ ВОДЫ

Вода из незагрязненного водоема профильтровывается в воронке через асбестовый фильтр Зейтца, под который вниз подкладывается мембранный фильтр № 3 для задерживания волокон асбеста. Воронка, приемная колба, пробирки и пипетки предварительно тщательно обрабатываются раствором 0,3 н. $K_2Cr_2O_7$, приготовленном в концентрированной серной кислоте. Перед фильтрацией через асбестовый фильтр пропускают 50–100 мл кипящей дистиллированной воды для очистки его от грязи. Приемная колба споласкивается первыми порциями безбактериальной воды.

1. Полученную воду разливают в пробирки по 10 мл, затыкают ватными пробками с марлевыми салфетками и стерилизуют в автоклаве при 0,5 атм. Поскольку при стерилизации в результате разрушения карбонатов нарушается ионное равновесие и вода подщелачивается, для нормального развития микроорганизмов необходимо подвести рН близко к нейтральному. Для этого пробирки ставят на 2–5 час. в эксикатор или в герметический шкаф, в который помещают стакан с 5–10 г бикарбоната натрия, приливают 15–20 мл 20%-ной серной кислоты. Через 2–5 час. пробирки вынимают.

2. Пробирки с безбактериальной водой ставят в штатив по девять в ряд и номеруют. При этом желательно анализ проводить в двойной или тройной повторности, т.е. 18 или 27 пробирок. В первые пробирки вносят по 1 мл испытуемой воды, после чего меняют пипетку и из первой пробирки 1 мл вносится во вторую и т.д. до восьмой пробирки. Девятая служит контролем. Первые три пробирки выбрасывают, а остальные ставят в термостат при 25–28°.

3. Через 5 суток все содержимое пробирок или часть его (при использовании фильтровальной воронки диаметром 1 см) профильтровывают через бактериально-чистый мембранный фильтр № 3. После высушивания фильтры окрашиваются эритрозином обычным методом и под микроскопом находят крайнее разведение, в котором численность бактериальных клеток заметно отличается от содержания их в контроле. Подсчет бактерий производится лишь в тех разведениях, которые вызывают сомнение. О численности бактерий судят по крайнему предельному разведению, где наблюдалось их развитие. Например, если разведение бактерий было установлено в 6-м разведении, значит в 1 мл исходной воды находилось $1 \cdot 10^6$ клеток. Количество бактерий, учтенное этим методом, приближается к величинам, получаемым при использовании метода Разумова.

НАБЛЮДЕНИЕ ЗА РАЗВИТИЕМ БАКТЕРИЙ И ИХ ЦЕНОЗОВ

СТЕКЛА ОБРАСТАНИЯ

Ко всем предметам, даже на короткое время погруженным в природную воду, прикрепляются микроорганизмы. Численность их постепенно возрастает как за счет вновь прикрепляющихся особей, так и за счет размножения прикрепившихся. Со временем здесь поселяются другие организмы – водоросли, животные – и возникает своего рода перифитонный биоценоз. Постепенно на пластинке образуется сплошная пленка из микроорганизмов, которые живут, развиваются и отмирают по определенным закономерностям. Метод стекол обрастания перенесен из почвенной микробиологии, где он был разработан и впервые успешно применен для изучения бактерий Н.Г.Холодным (1957) и частично Росси (Rossi, 1928), а в водную микробиологию введен Г.С.Карзинкиным (1934), Генричи (Henrici, 1933) и др.

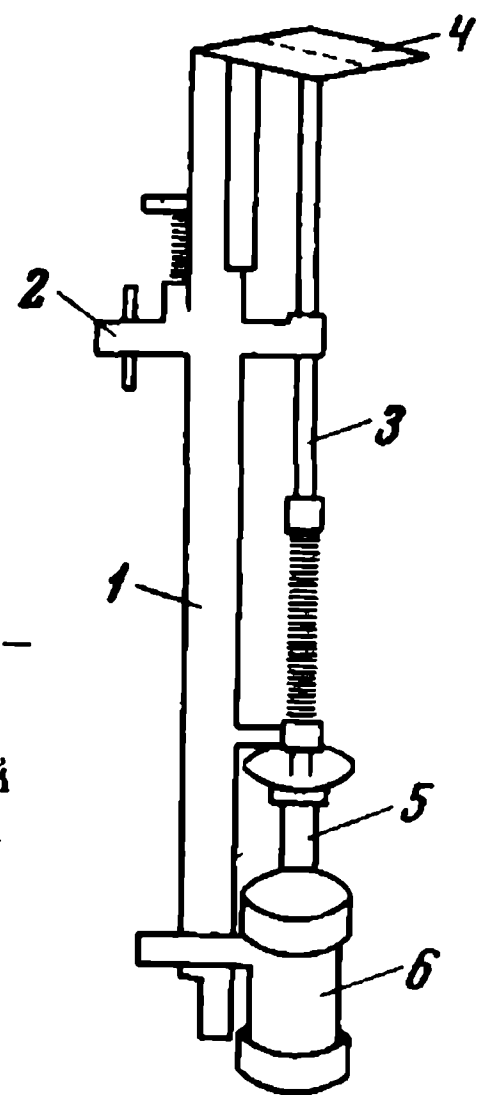
По интенсивности обрастания стекол в какой-то мере можно судить о численности и активности бактерий в воде, но этот метод больше подходит для изучения формы клеток бактерий и взаимоотношения их с водорослями и простейшими.

1. Предметные стекла, используемые для микроскопии, тщательно моются с мылом или стиральным порошком, обрабатываются крепким раствором двуххромовокислого калия на серной кислоте и промываются дистиллированной водой. Хорошо также их обработать смесью Никифорова (спирт и эфир в отношении 1:1). На одном краю стекла надписывается номер корундом, фтористой кислотой или кусочком пластинки из чистого титана.

2. Промытые и высушенные стекла прикрепляются к какому-либо предмету. Для этой цели можно использовать крупную резиновую пробку № 40–50. В ее боковой поверхности ножом делают несколько глубоких надрезов, в которые и вставляются стекла. Вверху в пробку вбивается гвоздь, за который крепится веревка или леска. Если необходимо обследовать несколько горизонтов, то в пробку вбивается и загибается в виде крючка гвоздь снизу, к которому крепится леска от стекол, которые на таком же сооружении погружаются на большую глубину и т.д.

Для крепления можно использовать также отрезки резинового шланга, в боковой стенке которого делается ряд разрезов, в которые вставляют стекла (Родина, 1965).

На морях и глубоких озерах при обследовании обрастаний стекол на больших глубинах их нельзя опускать в открытом виде, поскольку верхний слой более насыщен микроорганизмами и они могут прикрепиться к предметам во время опускания. Оригинальный метод, во избежание ошибок, был предложен Ю.И.Сорокиным (1963). Им был скон-



Р и с . 3. Прибор Сорокина для опускания стекол обрастания на большие глубины в изоляции от внешней среды

1 – рама; 2 – винтовые зажимы; 3 – подвижный стержень; 4 – крыльчатка-парус, который складывается при опускании прибора вниз и выпрямляется и толкает стержень 3 вниз при подъеме прибора; 5 – предметное стекло; 6 – стакан со стерильной водой

струирован прибор, в котором стекла отправляются на большую глубину в закрытом виде в растворе стерильной воды, на заданной глубине они с помощью посыльного груза выдвигаются в воду и после некоторого времени экспонирования при подъеме автоматически опускаются в сосуд с той водой, которая попала в него на данной глубине (рис.3).

3. После подъема на поверхность стекла осторожно вынимаются, высушиваются и бактерии на них окрашиваются в растворе эритрозина, фуксина или метиленовой синей. После промывки стекла вновь высушиваются и микроорганизмы просматриваются с использованием иммерсионной системы под микроскопом. В зависимости от задачи подсчитывается количество бактерий или делается микрофотография.

4. Оригинальный способ был применен Ю.А.Горбенко (1970). Вместо простых стекол он использовал счетные камеры Горячева, которые многократно поднимаются и вновь опускаются в заданные слои воды. При просмотре бактерий камера прикрывается предметным стеклом. После подъема на поверхность она помещается, чтобы не разрушить организмы, в сосуд с водой. Благодаря сетке можно проследить за формированием микробиоценоза в течение длительного периода. Можно проследить за развитием отдельных колоний бактерий или взаимоотношением между бактериями, водорослями, простейшими.

ЭЛЕКТРОННО-МИКРОСКОПИЧЕСКИЕ СЕТКИ ОБРАСТАНИЯ

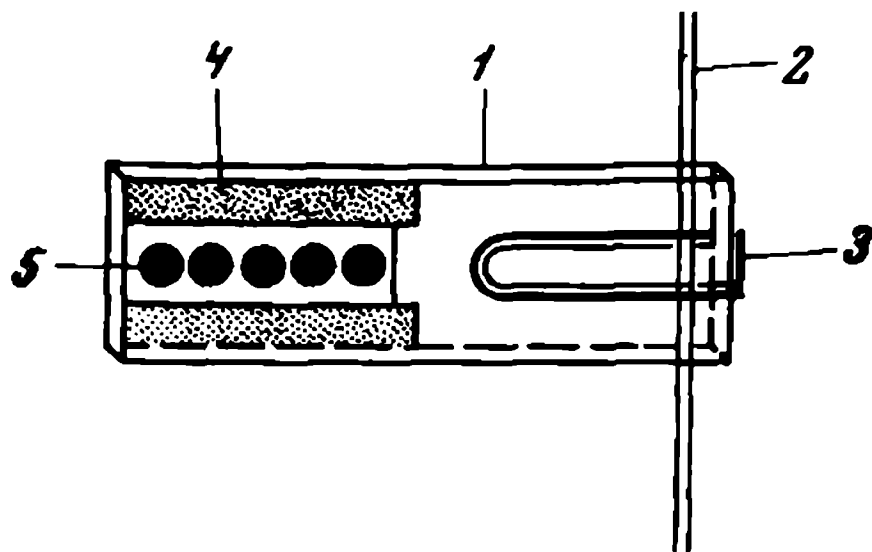
Хирш, Панкратц (Hirsch, Pankratz, 1970) и Маршалл с соавторами (Marshall, 1971) для наблюдения за прикрепляющимся к твердому субстрату бактериями при большом увеличении предложили в качестве объектов обрастания сетки из-под электронного микроскопа.

1. Электронно-микроскопические металлические сетки очищаются кипячением в 10%-ном растворе аммиака с последующим ополаскиванием водой. Их можно очищать также, погружая на 1–2 мин. в концентрированную соляную кислоту, с последующим тщательным ополаскиванием водой.

2. На дно чашки Петри помещают чистое предметное стекло и заливают слоем дистиллированной воды. Тонким пинцетом берут сетки и в один или два ряда помещают на предметное стекло под водой. Если сетки всплывают, их необходимо взять пинцетом и энергично встряхнуть в воде.

3. На поверхность воды пастеровской пипеткой наносится капля 1%-ного раствора коллодия в амилацетате. Она растекается по поверхности и образует тончайшую пленку. Первую пленку через минуту удаляют пинцетом, чтобы очистить поверхность воды от микроскопических частиц, и на поверхность наносится вторая капля. Через несколько минут большой пипеткой у края чашки Петри вода отсасывается и пленка садится на электронные сеточки. Стекло с сеточками осторожно вынимают из чашки и помещают на фильтровальную бумагу для просушки. Коллодиевая пленка просушивается в течение 5–10 час.

4. Предметное стекло с прикрепленными к нему коллодиевой пленкой и сетками помещают или в водоем, прикрепив его тем или иным



Р и с . 4. Предметное стекло с электронно-микроскопическими сетками обрастания

1 – стекло; 2 – леска; 3 – пружинка-зажим, прикрепляющая стекло к леске; 4 – полоски клейкой ленты, которые удерживают коллоидную пленку; 5 – сетки

способом, или в сосуд с водой из исследуемого водоема (рис.4). В зависимости от количества микроорганизмов в испытуемой воде время выдерживания сеток длится от нескольких часов до 1–2 суток.

5. Стекла извлекают из сосуда, слегка ополаскивают дистиллированной водой и высушивают. Бактерии на сеточках контрастируются методом напыления или в растворе солей тяжелых металлов; чаще всего используется фосфорно-вольфрамовая кислота. После этого бактерии просматриваются и фотографируются под электронным микроскопом.

МЕТОД РАЗДАВЛЕННОЙ КАПЛИ

Этим классическим способом можно наблюдать за численностью и развитием бактерий на поверхности клеток водорослей, а также взвешенных или взятых со дна водоема частиц детрита.

1. На предметное стекло в центре помещают 1 каплю концентрированной взвеси водорослей или частиц детрита. Каплю накрывают покровным стеклом и препарат помещают на предметный столик микроскопа. Если предполагается произвести длительное наблюдение, то края покровного стекла осторожно смазывают вазелином и закрывают каплю исследуемой жидкости таким образом, чтобы между предметным и покровным стеклами образовалась маленькая камера.

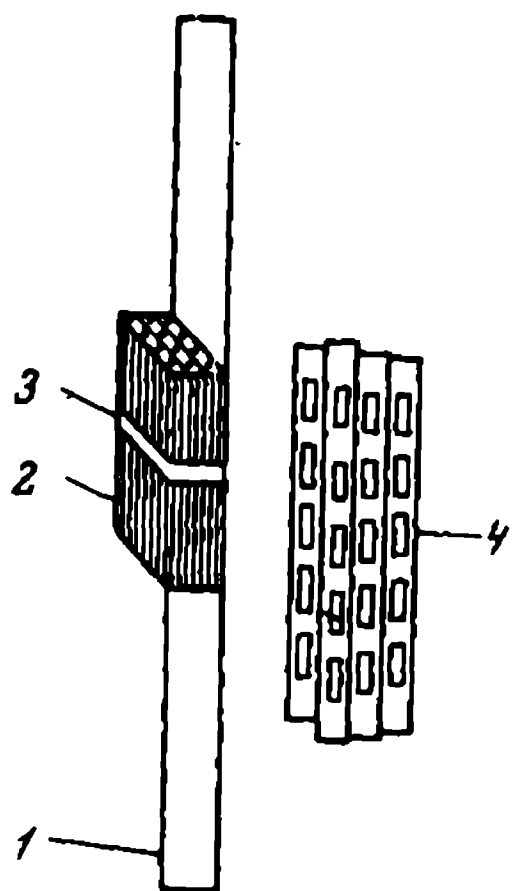
2. Наблюдения под микроскопом можно проводить с сухой или масляной иммерсией. В некоторых случаях для контрастирования в испытуемую жидкость можно внести маленькую капельку метиленовой синей для витальной окраски организмов. Но наилучший результат получается при использовании фазового контраста. Можно использовать также люминесцентную микроскопию.

МЕТОД ВИСЯЧЕЙ КАПЛИ

Этот метод применим для более длительного наблюдения за микрофлорой, взаимосвязью бактерий и водорослей. Для этого в центр покровного стекла наносится маленькая капля сконцентрированной тем или иным способом суспензии из детритных частиц и водорослей. Край покровного стекла смазывается вазелином, и оно накладывается на предметное стекло с лункой. Таким образом в лунке образуется камера, в которой создается равновесие паров жидкости с воздушной средой, капля не высыхает и микроорганизмы в ней можно наблюдать в течение длительного времени.

МИКРОБНЫЕ ПЕЙЗАЖИ

Б.В.Перфильев и Д.Р.Габе (1961) показали, что микроорганизмы интенсивно развиваются в период формирования вторичного микрозонального профиля в иловых отложениях. Для изучения под микроскопом картины развития микроорганизмов авторы разработали прибор, названный ими капиллярным пелоскопом. Они разработали также способ получения таких капилляров в лабораторных условиях из стеклянных заготовок с отверстиями определенного диаметра. Прибор (рис.5) со-



Р и с . 5. Капилляры Перфильёва и Габе

1. — полоска предметного стекла; 2 — пакет капилляров; 3 — резиновое кольцо, удерживающее капилляры; 4 — увеличенный поперечный разрез капилляров

стоит из набора четырех—пяти капиллярных ячеек длиной 1–2 см. Каждая ячейка имеет пять прямоугольных капилляров с просветом 40×200 мк. Их прикрепляют тонким резиновым кольцом к стеклянной палочке, на которую наносят разметку в сантиметрах.

Изучение микробных пейзажей ила состоит в следующем.

1. Образец ила и придонной воды отбирают в стеклянный стакан и тщательно перемешивают. Ил должен занимать $3/4$ объема стакана. После отстаивания ила капиллярные ячейки пелоскопа погружают в него

так, чтобы они пересекли горизонты, в которых формируются микрозоны превращения вторичного диагенетического профиля. Опускать пелоскоп следует медленно, чтобы из ячеек постепенно вытеснялся воздух и замещался иловым раствором.

2. Срок пребывания пелоскопов в иле может колебаться от нескольких дней до нескольких месяцев, в течение которых ведется наблюдение за формированием бактериальных ценозов.

3. Пелоскоп, вынутый из ила, осторожно обмывают снаружи водой. Ячейки снимают с держателя, и каждую обтирают снаружи чистой тряпкой и укладывают на предметное стекло верхними концами в одну сторону. Капилляры просматриваются под микроскопом как можно быстрее, чтобы вода в них не испарилась, и делают микрофотографии или зарисовки. Для предотвращения подсыхания их можно поместить полностью или частично в капилляры большого размера — "футлярные", но тоже допускающие применение сильных оптических систем. Для фиксирования препаратов футлярные капилляры можно заполнить слабым раствором формалина, который постепенно проникает к микроорганизмам и фиксирует их.

4. При отсутствии капилляров можно применять щелевые пелоскопы, которые легко сделать в любой лаборатории. Для этого берут предметное стекло и разрезают алмазным резцом или корундом пополам по длине вдоль большой оси. Берут стеклянную пластинку диаметром 0,16–0,17 мм такой же длины и чуть уже по ширине. Толстая — опорная и тонкая пластинки складываются вместе. По концам в верхней и нижней части между пластинками вставляют маленькие отрезки тонкого покровного стекла, таким образом, чтобы между стеклянными пластинками образовалась щель. На концы пластин надевают два каучуковых колечка.

При отсутствии специальных стекол щелевой пелоскоп можно изготовить из разрезанных или целых предметных и покровных стекол.

5. Пелоскоп осторожно втыкают в ил, как описано выше. При микроскопировании пелоскоп помещают на предметный столик микроскопа тонкой пластинкой кверху. В пелоскопе можно рассматривать микробиоценозы, развивающиеся в пространстве между двумя пластинками. Вода из щели испаряется медленно, микробиоценозы можно сфотографировать и вернуть в сосуд с илом для последующих наблюдений, только при этом глубина погружения его в ил должна быть такой же.

Из микробного пейзажа можно сделать постоянный препарат. Для этого пелоскоп высушивают, пластинки разнимают и микроорганизмы фиксируют и окрашивают тем или иным способом.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ АКТИВНОСТИ МИКРОБИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ

Наиболее объективным показателем интенсивности микробиологических процессов в водной среде или иловых отложениях является потребление кислорода на дыхание или определение интенсивности ассимиляции малых количеств органических веществ (Wright, Hobbie,

1965). В последнее время с этой же целью используется гетеротрофная ассимиляция CO_2 (Романенко, 1964). Последние анализы можно выполнить только с помощью радиоактивного изотопа C^{14} , и мы здесь их не описываем. По интенсивности дыхания можно судить о количестве органического вещества, которое подвергалось деструкции под действием организмов.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ИНТЕНСИВНОСТИ ДЫХАНИЯ МИКРОБИОЦЕНОЗОВ В ВОДЕ

Растворенный в воде кислород постоянно потребляется всеми живыми существами, находящимися в данном объеме воды, т.е. всем биоценозом, но подавляющее количество кислорода используется мельчайшими организмами — бактериями, грибами, водорослями, хотя в некоторых случаях значительное количество кислорода может использоваться и животными. Поскольку дыхание есть биохимический процесс, в результате которого окисляются органические вещества, то по количеству потребленного кислорода можно судить об их деструкции. Чисто химические процессы окисления в водоемах весьма ничтожны по отношению к биохимическим. На 1 мг потребленного на дыхание кислорода используется 0,375 мг С органического вещества.

1. Из водоема проба воды отбирается батометром Руттнера и ею наполняются четыре склянки объемом 60–150 мл по правилам, которые предусмотрены при анализе кислорода в воде (Алекин, 1954).

2. В двух склянках сразу же определяется исходное содержание кислорода методом Винклера, а две другие помещают в светонепроницаемый мешок и хранят в воде при температуре водоема в течение такого периода времени, когда можно уловить достоверную разницу между исходным содержанием кислорода и конечным. Чем короче время, за которое можно установить эту разницу, тем лучше — в этом случае меньше будет сказываться результат изолирования пробы от водоема — скляночный эффект. В евтрофных водоемах это время может быть равно нескольким часам, в мезотрофном — 0,5 — 1 суткам и олиготрофных — 1–2 суток. Время инкубирования проб зависит также от температуры воды — чем она выше, тем меньше времени надо на использование кислорода организмами, а значит и на длительность опыта.

3. Через некоторое время в склянках тем же методом определяется количество оставшегося кислорода. Кислород выражается в миллиграммах на литр, и количество его, пошедшее на дыхание, устанавливается по разности между исходным и конечным содержанием в склянках.

РАЗГРАНИЧЕНИЕ ДЫХАНИЯ БАКТЕРИЙ И ВОДОРΟΣЛЕЙ

Один из любопытных вопросов — какая часть кислорода, а следовательно, и количество разрушенного органического вещества используется различными группами живых организмов в водоемах. В некоторых случаях можно произвести приблизительные расчеты, исходя из общего количества организмов и количества кислорода, которое потребляется одной особью. Так была рассчитана сумма кислорода, ко-

торый использовался зоопланктоном в течение летнего сезона в оз.Глубоком (Щербаков, 1967). В ряде случаев это сделать трудно. Приведенная ниже методика позволяет, хотя и грубо, оценить, в каком соотношении потребляется кислород водорослями и микроорганизмами (Романенко, Добрынин, 1973).

1. В стеклянный сосуд отбирают 1 л воды. Половину этого объема профильтровывают через крупнопористый мембранный фильтр с диаметром пор 3–7 мк. Фильтрацию необходимо проводить при небольшом вакууме, чтобы не разрушить клетки водорослей. Если фильтрация идет медленно, мембранный фильтр лучше сменить.

2. Из исходной и профильтрованной воды отбирают по 50 мл в две склянки светлого стекла с притертыми пробками. В пробы воды вносится по 1 мл раствора радиоактивного изотопа $\text{Na}_2\text{C}^{14}\text{O}_3$ с активностью под счетчиком Гейгера $0,5-1 \cdot 10^6$ имп/мин, и они экспонируются в люминостате при постоянном освещении 1–2 часа. После этого содержимое фиксируется формалином. Пробы профильтровывают через мембранный фильтр № 5 с диаметром пор около 1–1,5 мк и в лаборатории радиоактивность водорослей определяют обычным способом под торцовым счетчиком. По разности радиоактивности (в имп/мин или мг) ассимилированного водорослями углерода CO_2 можно установить, в каком соотношении находится количество водорослей в исходной воде и фильтрате.

3. Из исходной и профильтрованной воды делают препараты на мембранных фильтрах для подсчета общей численности бактерий под микроскопом.

4. Оставшуюся воду (фильтрованную и нефильтрованную) с помощью чистого резинового шланга разливают по четырем склянкам с притертыми пробками объемом 50–70 мл. В четырех склянках – по две из каждой серии – методом Винклера определяется исходное содержание кислорода, а четыре оставшиеся помещают в мешок и выдерживают при температуре воды в водоеме или на палубе судна в аквариуме такое время, в течение которого можно определить убыль его на процессы дыхания всего ценоза. Чаще всего для этого достаточны сутки, по истечении которых анализ кислорода повторяется.

5. После обработки всех анализов по соотношению между интенсивностью фотосинтеза, численностью бактерий и потреблением кислорода на дыхание в фильтрованных и нефильтрованных пробах воды можно примерно рассчитать, какое количество кислорода идет на дыхание водорослей и бактерий. Другие организмы во внимание не принимаются, если, конечно, по визуальной оценке их не очень много.

Фотосинтез в пробах воды можно определять также кислородным методом, если нельзя использовать изотопы, но он менее чувствителен и время экспонирования надо удлинить.

РАЗМНОЖЕНИЕ И ВЫЕДАНИЕ БАКТЕРИЙ ЖИВОТНЫМИ

Взаимоотношение между животными–фильтраторами и бактериями в биоценозе сводится к тому, что первые постоянно поедают последних. Давно уже замечено, что в большинстве водоемов уровень численности

бактерий в течение длительного периода времени остается постоянным. На этом основана методика М.В.Иванова (1954) по определению скорости размножения и выедания бактерий животными. Наибольшие суточные колебаний наблюдаются лишь в гипертрофированных водоемах. Но в настоящее время этот способ несколько устарел. Появился ряд новых математических формул (Кожова, 1964; Романова, Зонов, 1964, и др.) для расчета скорости размножения и выедания бактерий зоопланктоном по данному методу. Их применение привело к тому, что при использовании одних и тех же исходных данных получаются разные результаты. В сущности же дело не в формулах, а в том, что при фильтровании воды – необходимая операция в данном методе – нарушается равновесие всей системы, всего биоценоза и процессы идут не так, как в нормальных условиях. Но и сейчас им можно пользоваться для весьма приближенных расчетов, и в частности для определения скорости размножения бактерий. Мы приводим здесь описание другого, еще мало опробованного метода, но который, как нам кажется, имеет перспективное будущее. При его использовании и анализы и расчеты значительно упрощаются.

Кроме того, сейчас назрела необходимость пересмотреть понятия о скорости размножения бактерий в водоемах. Весь бактериальный биоценоз состоит из большого количества бактерий всевозможных видов. Одни из них размножаются быстро, другие медленно, третьи вообще не размножаются в данный момент и т.д. В настоящее время появились способы, с помощью которых можно разграничить быстро размножающихся бактерий от медленно размножающихся (Романенко, 1969). По-видимому, в будущем удастся определить скорость размножения отдельных физиологических групп.

Величины, которые получаются при использовании метода Иванова, представляют собой среднюю из скоростей размножения быстро и медленно делящихся клеток. Поскольку процедура определения скорости размножения бактерий производится в воде, освобожденной от животных, то в результате определяется потенциальная величина размножения. Она относится ко всему микробиоценозу, ко всей биомассе; при расчетах в формулу входят даже мертвые клетки, что, несомненно, сказывается на результате. Если, к примеру, средняя величина скорости размножения бактерий в водоеме равна 10 час., то, следовательно, какие-то бактерии размножаются чрезвычайно быстро, возможно, удваиваются за 2–3 часа и компенсируют инертное состояние других видов. Величину, которую мы получаем при использовании метода Иванова, мы предлагаем назвать потенциальное время удвоения исходного числа бактерий или исходной биомассы, что одно и то же, хотя, строго говоря, последнее даже точнее. За величиной же, которая может быть рассчитана по интенсивности удвоения ассимиляции CO_2 (Романенко, 1969) и по которой определяется скорость размножения быстро делящихся клеток, предлагаем оставить старое название: время генерации быстро делящихся клеток. И наконец, по методу, описанному ниже, определяется некоторая другая величина, на которую накладывает отпечаток выедание бактерий в момент размножения, как раз она и приближается к истинным процессам размножения бактерий

в воде с учетом их элиминации: истинное время удвоения численности бактерий (Романенко, 1970).

1. Проба воды из озера или водохранилища берется батометром и выливается в склянку. После перемешивания из нее отбирается 10–20 мл воды и профильтровывается через мембранный фильтр № 2 или № 3 – препарат для прямого подсчета бактерий. Бактерии на фильтре фиксируются в парах формалина в чашке Петри, фильтр высушивается, карандашом на нем ставят номер и в лаборатории после окраски эритрозином на нем определяется исходное количество бактерий.

2. Оставшаяся вода делится на две равные порции – по 100 или 200 мл в две одинаковых склянки. В одну из склянок добавляют свежий приготовленный раствор антибиотиков пенициллина и стрептомицина из расчета по 100 ед на 1 мл воды.

В первой пробе будут идти процессы размножения бактерий и выедания их животными-фильтраторами, в пробе с антибиотиками размножение бактерий будет заторможено и будет происходить лишь их выедание.

3. Через некоторое время (6–8–20 час., в зависимости от обилия зоопланктона и температуры воды) из обеих склянок на мембранных фильтрах готовятся препараты для прямого подсчета бактерий. Через фильтр пропускается такое же количество воды, как первоначально. Фильтры обрабатываются таким же образом, и в лаборатории на них определяется численность бактерий.

4. Расчет выедания и продукции микроорганизмов производится по формуле:

$$П_6 = (A - B) + (Г - A),$$

где A – исходное количество бактерий в млн. в 1 мл воды; B – конечное количество бактерий в пробе с антибиотиками; $Г$ – конечное количество бактерий в нормальной воде; $(A - B)$ – выедание; $(Г - A)$ – влияние на конечный результат выедания и размножения бактерий.

Все результаты переводятся на 1 л воды.

Истинное время удвоения (D) численности бактерий рассчитывается по формуле:

$$D = \frac{t \lg 2}{\lg [Г + (A - B)] - \lg A},$$

где: t – время опыта; 2 – материнская клетка делится на две; остальные параметры указаны выше.

Литература

- Алексин О.А. 1954. Химический анализ вод суши. Л., Гидрометеиздат.
Буткевич В.С. 1958. Прибор для взятия проб воды для микробиологических исследований. – Избр. труды, т.2. М., Изд-во АН СССР.
Горбенко Ю.А. 1961. О наиболее благоприятном количестве сухого питательного агара в средах для культивирования морских гетеротрофных микроорганизмов. – Микробиология, т. XXX, вып. 1.

- Горбенко Ю.А. 1970. Об усовершенствовании метода пластинок обрастания для наблюдений за перифитонными микроорганизмами. — Труды Ин-та БИМ, вып. 18. "Биология моря". Киев, "Наукова думка".
- Иванов М.В. 1954. Определение времени генерации водных бактерий в рыбхозе дельты реки Волги. — Труды Ин-та микробкол. АН СССР, вып. 3.
- Карзакян Г.С. 1934. К изучению бактериального перифитона. — Труды Лимнол. станции в Косино, вып. 17.
- Кожова О.М. 1964. Бактериопланктон Иркутского водохранилища в первые после за-лития годы (1957–1960). — В сб. "Биология Иркутского водохранилища", М. "Наука".
- Кузнецов С.И., Романенко В.И. 1963. Микробиологическое изучение внутренних во-доемов. Лабораторное руководство. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Омелянский В.Л. 1940. Практическое руководство по микробиологии. М. — Л., Изд-во АН СССР.
- Перфильев Е.В., Габе Д.Р. 1961. Капиллярные методы изучения микроорганизмов. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Родина А.Г. 1965. Методы водной микробиологии. Практическое руководство. М.—Л., "Наука".
- Романенко В.И. 1964. Гетеротрофная ассимиляция CO_2 бактериальной флоры воды. — Микробиология, т. XXXIII, вып. 4.
- Романенко В.И. 1969. Время генерации и время удвоения ассимиляции CO_2 гетеро-трофными бактериями. — Информ. бюлл. ИБВВ АН СССР, № 4.
- Романенко В.И. 1970. Экспериментальное исследование продукции бактерий в воде и выедание их дафниями. — Микробиология, т. XXXIX, вып. 4.
- Романенко В.И. 1973. Размножение бактерий на природной воде. — Информ. бюлл. ИБВВ АН СССР, № 17.
- Романенко В.И., Добрынин Э.Г. 1973. Потребление кислорода, темновая ассимиляция CO_2 и интенсивность фотосинтеза в натуральных и профильтрованных пробах воды. — Микробиология, т. XIII, вып. 4.
- Романенко В.И., Кузнецов С.И. 1974. Экология микроорганизмов пресных водоемов. М.—Л., "Наука".
- Романенко В.И., Младова Т.А. 1969. Шарообразные стеклянные баллоны для стериль-ного отбора проб воды с больших глубин. — Информ. бюлл. ИБВВ АН СССР, № 4.
- Романенко В.И., Романенко В.А. 1971. К методике определения численности бактерий в иловых отложениях водоемов. — Микробиология, т. XI, вып. 5.
- Ромакова А.П., Зоков А.И. 1964. К определению продукции бактериальной биомассы в водоемах. — Докл. АН СССР, т. 155, № 1.
- Сорокин Ю.И. 1962. Вопросы методики отбора проб при изучении морской микрофлоры. — Микробиология, т. II, вып. 5.
- Сорокин Ю.И. 1963. Об истинной природе нового класса микроорганизмов *Krassilnikoviae* (Крисс). — Микробиология, т. XXXII, вып. 3.
- Холодный А.Г. 1957. К познанию микрофлоры почвы. — Избр. труды, т. 3. Киев, Изд-во АН УССР.
- Щербаков А.П. 1967. Роль зоопланктона в деструкции органического вещества в озе-рах. — Журн. общ. биологии, т. XXVIII, № 2.
- Henrici A.T. 1933. Studies of freshwater bacteria a direct microscopie technique. — J. Bacteriol., v. 25, N 3.
- Hirsch P., Pankratz H. 1970. Study of bacterial populations, in natural environments by use of Submerged electron microscope grids. — Zeitschr. Allg. Mikrobiologie, Bd. 10, H. 8.
- Marshall K.C., Stout R., Mitchell R. 1971. Selective sorption of bacteria from seawater. — Canadien J. Microbiol., v. 17, N 11.
- Rossi G. 1928. (цит.: Холодный Н.Г. Избранные труды, 1957, т. 3, стр. 185–207).
- Wright R.T., Hobbie J.E. 1965. The uptake of organic solutes in lake water. — Limnol. and Oceanogr., v. 10, N 1.
- ZoBell C. 1946. Marine microbiology. Mess. USA.

ФИТОПЛАНКТОН

ВИДОВОЙ СОСТАВ И ОБИЛИЕ

Характер биогеоценотических процессов в пресноводных водоемах весьма специфичен. Специфичны поэтому и методы исследования, которые, однако, для многих групп гидробионтов еще недостаточно разработаны. В частности, методы количественного учета водорослей планктона до сих пор не унифицированы. Нет общепринятой методики даже для крупных озер, рек и водохранилищ. Тем не менее в печати появляются результаты исследований, где вопросы методики плохо или совсем не освещены, что крайне затрудняет использование и сопоставление данных, полученных разными авторами.

Во взглядах на содержание и объем понятия "фитопланктон", несмотря на неоднократно проводившиеся научные дискуссии, единообразия также нет. Одни исследователи трактуют понятие "планктон" в широком смысле и включают в списки все найденные в планктонной пробе виды водорослей, другие сужают рамки до признания лишь облигатно- и факультативно-планктонных видов, совершенно игнорируя группы временно-планктонных и тихо-планктонных организмов.

И.А.Киселев, детально проанализировав взгляды многих исследователей, приходит к такому выводу: "Если даже согласиться с тем, что основных групп в планктоне две – истинно-планктические и факультативно-планктические, то игнорировать случайно-планктические организмы планктологу нельзя, ибо вряд ли бентолог всегда и одновременно, как полагает Скабичевский, их будет учитывать, а их роль в толще воды и в процессах взаимодействия с другими категориями организмов планктического биоценоза и со средой несомненна" (1969, стр. 111).

Исходя из этого, фитопланктологу необходимо учитывать все встречающиеся в толще воды виды водорослей, отмечая при этом их местообитание, жизненное состояние и количественное развитие. Основываясь на литературных данных и собственных наблюдениях, мы считаем целесообразным выделять планктонные формы, обитающие в пелагиали и литорали, бентосные формы (обитающие на грунте), перифитонные (обрастающие различные предметы, погруженные в воду), эпифитобионтные и эндофитобионтные виды (прикрепляющиеся или поселяющиеся внутри планктонных растений и животных).

ВЫБОР СТАНЦИЙ И ТРАНСЕКТ (РАЗРЕЗОВ)

Вполне естественно, что обследовать всю водную массу сколько-нибудь значительного водоема совершенно невозможно. Поэтому всегда применяют метод выборочного обследования, при котором отбирают пробы на станциях, расположенных в разных частях водоема. Выбор станций определяется морфометрией водоема и преследует цель возможно полнее охватить экологически разнородные участки. Так, при работе на озерах и водохранилищах необходимо исследовать впадающие реки и устья наиболее крупных ручьев, основные заливы. На остальной акватории, если она невелика, достаточно наметить пять-семь станций, расположенных равномерно. На крупных озерах и водохранилищах необходимо применять трансектирование акватории, причем число станций на трансектах должно быть пропорционально площади обследуемых заливов или плёсов. При обследовании реки, особенно в месте впадения крупных притоков, необходимо закладывать поперечные трансекты, уменьшая число станций на них по мере смешивания двух водных масс — основной и впадающей рек. При закладывании трансекты вдоль реки необходимо учитывать влияние крупных населенных пунктов и промышленных комплексов. Перед населенным пунктом можно отбирать пробу на одной русловой станции, но ниже его необходимо закладывать две-три поперечные трансекты. Учитывая, что влияние промышленных и бытовых стоков на фитопланктон может сказаться только через 2–3 суток, по скорости течения реки рассчитывают место заложения поперечных трансект. Так, при скорости реки у исследуемого пункта 0,5 м/сек первую трансекту целесообразно заложить через 43, вторую — через 86, а третью — через 130 км (эти расстояния водная масса пройдет за 1, 2, 3 суток соответственно). При исследовании влияния сточных вод в мало- или беспроточных водоемах трансекты закладываются с учетом ветровых сгонов так как ветровые течения часто превосходят склоновые.

МЕТОДЫ СБОРА И ОРУДИЯ ЛОВА

Сетной метод — наиболее распространенный, но для количественного учета водорослей совершенно не применим. Используется в основном флористами для поиска малочисленных видов и систематиками для получения массового материала.

Более удобны и просты в изготовлении планктонные сетки конической формы. Для их изготовления лучше использовать самое мелкое (не ниже № 70) мельничное сито из шелковой или капроновой нити. Раскраивать сетку необходимо из двух кусков по прямой нити сита, так как раскроенная по косой, как это рекомендуется И. А. Киселевым (1956, 1969), сетка вытягивается с одной стороны и становится крайне неудобной в работе. Шелковое сито сшивается бельевым швом, а капроновое — простым с последующим сплавлением краев, зажатых между двумя стеклами или рейками, на газовой горелке. Сшитый ко-

нус сетки приметывается к металлическому кольцу (латунному или из нержавеющей стали) и обшивается полоской полотна, выкроенной по косой нитке. На нижний конец сетки надевается стаканчик и закрепляется зажимным кольцом. Стаканчик лучше иметь разъемный, так как это облегчает его очистку от посторонних предметов. Положение рукоятки вентиля в закрытом состоянии должно быть продольное, чтобы избежать открывания во время лова.

На мелководьях обычно применяется буксирование за лодкой, а на глубоких лучше проводить тотальный лов от дна к поверхности. Сеть после каждого применения должна тщательно промываться и просушиваться.

Учитывая, что сеть даже из самого плотного сита плохо улавливает мелкие формы, сетной планктон можно использовать только для определения видового состава. Если необходима оценка соотношения видов в пробе, то материал лучше отбирать батометром и концентрировать его одним из описанных ниже методов.

Батометрический метод отбора проб фитопланктона более предпочтителен. Он одинаково применим для качественного и количественного сбора материала.

Системы существующих батометров весьма разнообразны, но для сбора фитопланктона приемлемы лишь батометры с вертикально расположенной входной крышкой, так как горизонтально расположенная крышка не только разбивает поверхностную пленку всплывших водорослей, но и сильно перемешивает воду в зоне действия прибора. Почти все существующие конструкции батометров и их описание приведены в монографии И. А. Киселева (1969). Наиболее прост в изготовлении и удобен в работе однометровый батометр, конструкции А. В. Францева (Киселев, 1956, 1969; Гусева, 1956а) (рис. 1), однако он требует применения лебедки.

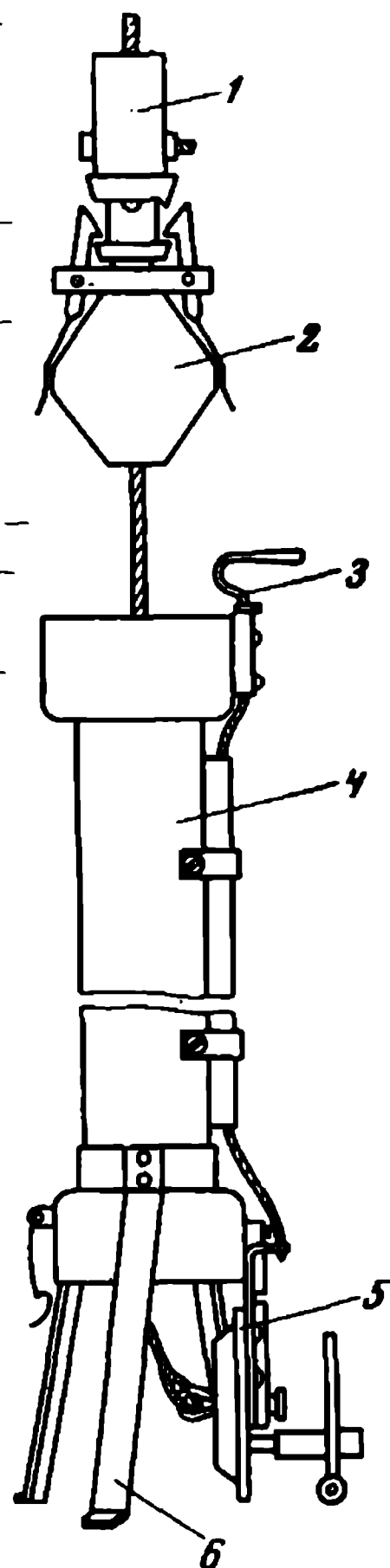


Рис. 1. Батометр конструкции А. В. Францева (из Гусевой, 1956а)

1 — сбрасывающее приспособление; 2 — чечевицеобразный груз, являющийся одновременно верхней крышкой; 3 — сбрасывающийся крючок механизма закрывания нижней крышки; 4 — корпус батометра однометровой длины; 5 — нижняя крышка с патрубком для слива воды; 6 — тренога, препятствующая захвату грунта

При работе с лодки можно изготовить укороченную модель длиной 50 см. При диаметре 8 см его объем будет 2,5 л.

Горизонты отбора проб – один из существеннейших и наиболее спорных вопросов планктонологии. В настоящее время достаточно хорошо изучена пятнистость популяций фитопланктона по вертикали, суточная и сезонная миграции видов, тем не менее многие альгологи до сих пор довольствуются пробой, взятой с поверхности водоема. Не меняет существа дела и отбор усредненной пробы в двухметровом поверхностном слое, где, якобы, по мнению некоторых специалистов, концентрируется основная масса фитопланктона.

Анализ данных по 343 сериям вертикальных проб фитопланктона, полученных нами в Шекснинском и Рыбинском водохранилищах, показал, что в большинстве случаев (37,6%) наибольшая биомасса водорослей регистрировалась ниже компенсационной точки (в слое 2–8 м), в 35% случаев стратификация в распределении планктона отсутствовала и только в 27,4% случаев биомасса фитопланктона в эвфотической зоне превосходила биомассу на других горизонтах (Кузьмин, Елизарова, 1967; Кузьмин, 1971).

На примере Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ И.Л.Пыриной с соавторами (1972) было показано, что в речных участках и прилегающих к ним плёсах, где планктон носил смешанный характер, его биомасса в течение светового дня в двухметровом поверхностном слое менялась незначительно, в то время как в местах массового развития синезеленых водорослей она изменялась в 10 раз и более.

Отсюда со всей очевидностью вытекает, что ни познать структуру фитоценозов водоема, ни оценить биомассу фитопланктона по пробам, отобраным с поверхности или даже из двухметрового слоя, совершенно невозможно, а все попытки доказать обратное лежат в области спекуляций.

Учитывая, что все обследования значительных по размерам водоемов проводятся маршрутно и пробы отбираются на гидрологически разнотипных участках (речные, озерные), в разное время суток и при различных метеорологических условиях, необходимо отбирать или серию проб по вертикали, или вырезать весь столб воды от поверхности до дна. При работе на глубоководных водоемах облавливаемый слой можно ограничить 25–70 м, ориентируясь на распределение организмов, т.е. довольствоваться тем слоем, ниже которого их численность настолько мала, что практически не сказывается на полученных результатах. В водоемах с глубинами 10–20 м целесообразнее вырезать весь столб воды, используя для этого однометровый батометр А.В.Францева. Поскольку объем его довольно велик (при диаметре 8 см – 5 л), то из каждых двух слитых в чистое эмалированное ведро батометров, после тщательного перемешивания, отбирают вторичную пробу объемом 1 л и переносят во второе ведро. Так, отбирая метр за метром, облавливают всю водную толщу до дна. Из второго ведра, также после тщательного перемешивания, отбирают пробу для концентрирования фитопланктона.

Если батометр меньшей длины или тотальный отбор проб затруднителен, можно отобрать серию проб с пропуском в 1 м (но не более!).

Разновидностью батометрического метода может служить "бутылочный" (см. главу IV). Лучше применять бутылки большого объема (1–2 л) и работать на глубине до 10 м, так как глубже выдернуть пробку из горла бутылки очень трудно. Таким прибором при соответствующем навыке можно с успехом отбирать усредненную по глубине пробу фитопланктона.

Пробка применяется резиновая и перед закрыванием смачивается водой. Чем слабее закрыта пробка, тем легче она будет выдергиваться под водой, поэтому для уменьшения удельного веса прибор погружают в воду, оставляя над поверхностью только горлышко бутылки. Пробка вставляется в горлышко, и прибор быстро опускается до дна водоема, затем энергичным рывком за литье выдергивается пробка и прибор поднимается к поверхности. Сначала быстро, а по мере приближения к поверхности медленнее с тем, чтобы с уменьшением давления сохранить постоянство притока воды в бутылку. Время подъема определяется эмпирически, так, чтобы поднятая на поверхность бутылка была немного не заполнена. Вода выливается в ведро, и операция повторяется еще не менее двух раз. После перемешивания отбирают пробу для концентрирования планктона.

Причины, вызывающие вертикальную миграцию водорослей, все еще недостаточно изучены, и вопрос этот представляет несомненный интерес. Безусловно, что большую экологическую информацию несет изучение процесса в динамике, но и статическое распределение, полученное на большом материале, представляет известную ценность. Для изучения вертикального распределения фитопланктона выбирают несколько характерных станций и серия проб по горизонтам отбирается по возможности чаще. Много ценнее проведение наблюдений в течение нескольких суток, при повторении отбора через каждые 4–5 час.

МЕТОДЫ СГУЩЕНИЯ И КОНСЕРВАЦИИ ФИТОПЛАНКТОНА

В настоящее время наиболее распространенными методами концентрирования планктона являются седиментация, центрифугирование и фильтрация пробы воды через мелкопористые мембранные фильтры.

Седиментационный метод был предложен в 1914 г. Р.Г. Гринбергом (1915) и модифицирован П.И. Усачевым (1926). С тех пор он прочно вошел в практику гидробиологов, что объяснялось прежде всего подкупающей простотой и надежностью получаемых данных. У этого метода, на наш взгляд, только два недостатка. Это – невозможность изучения живого материала и громоздкость, особенно сказывающаяся при длительных экспедиционных работах.

Сущность метода заключается в следующем. Пробой воды, предназначенной для сгущения, в зависимости от степени развития фитопланктона, заполняются пол-литровые или литровые бутылки и консервируются приведенным ниже фиксатором в нашей прописи (см. стр. 78). Уже спустя 3–4 дня после отстаивания в темноте воду над осевшими водо-

рослями можно осторожно декантировать или отсосать сифоном, оставив приблизительно 100 см³ пробы, которую для экономии места следует перелить в 100-кубичные склянки. За 2–3 дня до количественной обработки пробы разливаются по мерным цилиндрам и после отстаивания в темноте их объем доводится до 5–10 см³. Затем они переносятся без потерь в склянки из-под пенициллина и дополнительно консервируются одной–двумя каплями 40%-ного формалина. Такие пробы могут храниться много лет.

Разновидностью этого метода является метод Утермеля в сочетании с инвертированным (перевернутым) микроскопом его же конструкции (Utermöhl, 1958). Принцип метода состоит в осаждении фитопланктона под действием специального фиксатора прямо в цилиндрах, дно которых одновременно является счетной камерой. Объем отобранной пробы небольшой – от 50 до 300 см³, в зависимости от густоты планктона. Быстрота осаждения и подсчета, малый объем пробы и удобство работы создали этому методу большую популярность (Гусева, 1959; Киселев, 1969; Margalef, 1969). К сожалению, наша промышленность только в последнее время начала выпуск инвертированных микроскопов, которые пока еще недоступны широкому кругу гидробиологов.

Метод центрифугирования почти не применим в экспедиционных условиях, так как требует дорогостоящих специальных центрифуг и источника питания, а использование ручных центрифуг утомительно и из-за малого объема центрифужных пробирок ведет к значительной ошибке при подсчете.

Наиболее портативным, особенно пригодным при длительных экспедиционных работах, является метод фильтрации пробы воды через мелкопористые мембранные фильтры. К неоспоримым преимуществам этого метода относятся его простота и возможность концентрирования пробы в 200 раз и более. Кроме того, этот метод обладает достаточной точностью и, в отличие от отстойного, позволяет подсчитывать пробу без фиксации (Гусева, 1956б, 1959).

Фильтрация воды осуществляется под давлением (Кузьмин, 1966) или под вакуумом в специальной воронке, укрепленной на колбе Бунзена, которая соединяется с насосом Комовского. Воронки и способы фильтрации описаны в ряде работ (Киселев, 1950, 1969; Гусева, 1956б; Кузьмин, 1966, и др.), поэтому мы кратко остановимся только на рационализации некоторых методических приемов.

Отечественная промышленность выпускает мембранные фильтры шести номеров, из которых для сгущения фитопланктона пригодны два: № 5 и 6 (бывший "предварительный"), с диаметром пор 1,2 и 2–5 мкм соответственно. Перед работой фильтры необходимо прокипятить в свежеперегнанной дистиллированной воде и высушить. Скрутившиеся фильтры использовать нежелательно. Кипячение увеличивает скорость фильтрации и способствует равномерному распределению осадка на поверхности фильтра.

Предназначенная для сгущения проба объемом 0,5 или 1,0 л не менее чем за 1/2 часа до фильтрации консервируется 5–10 каплями формалина или, что лучше, раствором Люголя, или фиксатором в нашей

прописи до слабо-желтого цвета. Предварительная консервация объектов, как показал наш опыт работы, ведет к их меньшей деформации при фильтрации. Вставленный в воронку фильтр смачивается несколькими каплями дистиллированной воды или природной, предварительно отфильтрованной через фильтр № 5. Проба тщательно встряхивается и вначале фильтруется через фильтр № 6, так как фильтровать сразу через фильтр № 5 бывает очень трудно из-за обилия взвеси. Фильтрация должна вестись медленно и при минимальном разрежении. Ее прекращают в тот момент, когда воды над осадком уже нет, но поверхность его еще влажная. Ни в коем случае нельзя допускать обсыхания фильтров. Фильтрат повторно фильтруется через фильтр № 5. Фильтры помещают в склянки из-под пенициллина, куда добавляется 5 или 10 см³ фильтрата. Оба фильтра поочередно осторожно очищают от осадка мягкой (лучше колонковой) кисточкой, и проба консервируется. Проводить фильтрацию пробы, предназначенной для количественного учета водорослей, только через фильтр № 6 недопустимо, так как очень часто встречаются фильтры с диаметром пор в 40 мкм и более. В настоящее время в Союзе получили распространение безукоризненно выполненные чешские фильтры марки "Synpro-2" с диаметром пор 1,2 мкм. Они как нельзя лучше удовлетворяют целям количественного учета фитопланктона, так как имеют гладкую поверхность, с которой хорошо счищается осадок, а скорость фильтрации не меньше, чем у фильтров № 6.

Поскольку при фильтрации пробы, и особенно при ее консервации, происходит неизбежная потеря некоторых нежных форм (особенно гимнодиниевых, охромонадовых и др.), необходимо просматривать под микроскопом живой фитопланктон. Для этих целей через мембранный фильтр № 5 или "Synpro-2" при минимальном разрежении профильтровывается 50–100 см³ пробы. Фильтр с осадком помещается на часовое стекло и заливается 1 см³ фильтрата. Осадок с фильтра осторожно счищается кисточкой, равномерно перемешивается и вносится в счетную камеру. В камере определяются, измеряются и подсчитываются все нежные формы: из золотистых, желтозеленых и пиррофитовых водорослей — все "голые" формы, из эвгленовых — все метаболирующие, из зеленых — представители класса вольвоксовых (исключая сем. Volvocaceae). Если определение и подсчет затруднительны из-за обилия подвижных форм, проба консервируется осмиевой кислотой или раствором Люголя. Представители остальных таксономических групп обрабатываются в основной пробе в стационарных условиях.

Если параллельно гидробиологическим наблюдениям ведутся и флористические исследования, то отбираются так называемые качественные пробы. Для полного флористического анализа собирается сетной планктон, для оценки обилия и соотношения видов — батометрический. Вода для качественной пробы объемом 2 л берется из того же ведра, что и для количественной. Фильтрацию достаточно проводить через фильтр № 6, причем в мутных водах или во время цветения пробу приходится фильтровать частями на два-три фильтра. Все они поочередно помещаются в склянку, и со всех кисточкой счищается осадок. Вна-

чале просматривается живой планктон, определяются нежные формы и визуально оценивается их соотношение по шестибалльной шкале С.М.Вислоуха (1916). В дальнейшем, после количественного подсчета, в оценку обилия можно внести коррективы. Для сопоставления данных, полученных разными авторами, мы предлагаем следующее численное отождествление шкалы: 1 — очень редко (1–5 тыс. кл/л), 2 — редко (5–50 тыс. кл/л), 3 — нередко (50–500 тыс. кл/л), 4 — часто (500 тыс. — 5 млн. кл/л), 5 — очень часто (5–50 млн. кл/л), 6 — масса (цветение) — более 50 млн. кл/л.

После обработки живого планктона проба консервируется. Наиболее распространенным консервантом является формалин, но действие его на клетку очень "жесткое", что приводит или к ее деформации, отбрасыванию жгутов, выскакиванию монад из домиков, или, в случае "голых" форм, к полному разрушению организма. "Мягко" фиксирует клетки раствор Люголя, но действие его непродолжительно, и проба загнивает, несмотря на увеличение концентрации раствора. На основе раствора Люголя нами был разработан и в течение 10 лет испытывался следующий фиксатор:

Раствор I

KJ — 10 г
H₂O — 50 см³
J — 5 г

Раствор II

Хромовая кислота 1% — 5 см³
Ледяная уксусная кислота — 10 см³
Формалин 40% — 80 см³

Оба раствора сливаются и хранятся в темной склянке. Введение хромовой кислоты желательно, так как она ведет к уплотнению объекта, в то время как уксусная, наоборот, приводит к разбуханию его. Предлагаемый нами фиксатор не растворяет слизистой оболочки водорослей, сохраняет и оттеняет жгуты и пиреноиды и незначительно деформирует нежные формы. По сравнению с фиксатором Утермеля (Utermöhl, 1958) он имеет преимущество, так как введенный в него формалин предохраняет пробу от загнивания при длительном хранении.

В зависимости от густоты пробы вначале к ней добавляют одну–пять капель консерванта, а через 2–3 часа доводят концентрацию до цвета темного чая. Бентосные пробы с большим количеством органического вещества через несколько недель желательно дофиксировать несколькими каплями формалина.

Этикетирование проб — довольно ответственный момент. К сожалению, альгологам нельзя помещать этикетку внутрь пробы, как это делают зоологи, а приклеенная к склянке она часто отпадает и теряется. Вместо бумажных этикеток нами с успехом применяются кусочки медицинского лейкопластыря. Записи на нем ведутся мягким черным грифелем или шариковой ручкой. При условии хранения проб в темном прохладном месте (кстати, это обязательное правило хранения альгологического материала) этикетки сохраняются более двух десятков лет.

Вопросы таксономии и систематики, методы определения видов здесь не рассматриваются, так как они весьма специфичны и им посвящена обширная литература. Основным пособием для определения видов может служить серия "Определитель пресноводных водорослей СССР" под редакцией М.М.Голлербаха и других, а некоторые современные методы флористических исследований и весьма ценные примечания к ним приводит И.А.Киселев (1969).

Методы подсчета водорослей планктона

Методы количественной обработки фитопланктона весьма разнообразны, однако для познания биологии организмов, структуры популяций и фитоценозов, для прогнозирования режима водоема применим лишь метод прямого микроскопирования с точной идентификацией видов, с учетом их размерных характеристик, жизненного состояния, стадий развития и подсчетом средней численности. Счетный метод наиболее старый и, пожалуй, самый трудоемкий, но при биологическом анализе он всегда будет сохранять свою ценность.

Для подсчета численности водорослей могут использоваться любые счетные камеры высотой не менее 100 мкм. Предпочтительнее камеры типа "Учинская" или "Нажотта" с площадью дна 1 см^2 и высотой 100 и 500 мкм, хотя вполне удовлетворительные результаты можно получить и в камере Горяева, применяемой в медицине.

При экологических исследованиях необходимо получить статистически достоверные и сравнимые по численности и биомассе результаты и количественно оценить изменения видового разнообразия. Если для решения первой задачи требуется просматривать тем больший объем пробы, чем ниже плотность фитопланктона, то для решения второй необходимо, чтобы объем просмотренной части пробы был всегда постоянен. Объединение этих задач в одной операции — дело трудное. Практически поступают следующим образом. Перед счетом проба тщательно перемешивается продуванием воздуха через капилляр с входным отверстием не менее 2 мм, и одна капля этим же капилляром вносится в камеру. Очень удобны для этих целей отмытые хромовой смесью или ацетоном пластиковые трубки от шариковых ручек. Камера быстро закрывается покровным стеклом и после оседания водорослей на дно (10–15 мин.) проводится определение всех встреченных водорослей, за исключением тех видов, которые были определены и подсчитаны живыми. Если живая проба не была обработана, то желательно в консервированном материале определить принадлежность организма к таксономическим единицам более высокого ранга, при затруднениях, указать хотя бы систематический отдел, но ни в коем случае не пытаться идентифицировать с "похожим" видом. Подавляющее большинство водорослей хорошо определяется в фиксированном состоянии.

Для оценки видового разнообразия фитопланктона на различных станциях практически бывает достаточно определить все виды в одной камере объемом 10 мм^3 или в 10 камерах объемом $0,9\text{ мм}^3$ (типа Горяева).

Один из наиболее существенных аспектов счетного метода — статистическая достоверность подсчета. Поскольку всю пробу подсчитать невозможно, то встает вопрос, какую ее часть при имеющейся плотности необходимо обработать, чтобы иметь правильные суждения о пробе в целом. В среднем численность пресноводного планктона довольно высока, и при концентрировании пробы в 100–200 раз (0,5–1,0 л до 5 см³) в камере объемом 10 мм³ может находиться от пяти до нескольких десятков тысяч клеток, поэтому исходя из статистической проверки счетного метода, проведенной С.Р.Вельдре (1963) и уточненной В.В.Крыловым (1969), практически бывает достаточно вести счет в камере до тех пор, пока не сосчитано 400–600 клеток различных видов (помимо попавших больших колоний хроококковых).

В связи с тем, что даже при самом тщательном заполнении камеры с площадью дна 1 см² организмы распределяются неравномерно, лучше просчитывать каждую пятую полосу камеры, а при высокой численности — каждую десятую (камера Горяева просчитывается полностью). Для подсчета клеток можно использовать ту же камеру, в которой только что были определены все виды водорослей или сделать повторное наполнение. Если применяется камера Горяева, то удобнее в первых наполнениях сразу вести подсчет, а в остальных определять только видовой состав.

Крупные формы планктона (*Microcystis*, *Gloeotrichia*, *Rivularia*, *Volvox*, *Petridinium* и др.) можно подсчитывать только в камерах большого объема (не менее 0,1 см³). Хорошие результаты, при отсутствии камеры, дает просчет по полям зрения при малом увеличении микроскопа 0,5 см³ пробы, отобранной штемпель-пипеткой, помещенной на предметное стекло и прикрытой покровным стеклом 24 × 32 мм (Усачев, 1961).

При эколого-флористических исследованиях необходимо за "счетную единицу" принимать клетку, все встреченные особи тщательно замерыть, отмечать жизненное состояние и стадию развития каждой популяции. При гидробиологических исследованиях, где численность не используется, так как абсолютно не отражает количественное состояние фитопланктона, счет ведется любыми "счетными единицами", удобными для вычисления биомассы. Желательно все встреченные клетки, нити или колонии измерять. В крайнем случае можно вывести средние размеры, но обязательно на исследуемом материале, причем для каждого сезона и года необходимы новые измерения. Ни в коем случае нельзя пользоваться средними размерами, полученными в других климатических зонах или на других водоемах, так как такая нивелировка сводит на нет всю предыдущую попытку исследователя получить репрезентативный материал.

Если ставится задача дать оценку не только общей биомассы фитопланктона, но и биомассы доминирующих видов, то для статистической достоверности подсчета необходимо, чтобы каждый из них был встречен в камере не менее 100 раз. Существенную экономию времени при таком подсчете может дать использование простого прибора для счета водорослей (Кузьмин, Ривьер, 1966).

При малой численности планктона или при пользовании другими камерами целесообразно определять число камер или полос в камере, которые необходимо просмотреть при заданной точности подсчета (Урманцев, 1967; см. также раздел "Микрофитобентос" наст. сборника).

Пересчет численности на 1 л воды ведут по формуле:

$$N = \frac{n \cdot v \cdot 1000}{w},$$

где N — число клеток в 1 л воды; n — число клеток в камере объемом 1 см³; v — объем концентрата пробы; w — объем профильтрованной воды.

Если объем профильтрованной воды и концентрата пробы постоянны (500 см³–5 см³), то формула принимает вид: $N = n \cdot 10$ и все сводится к вычислению n . Так, например, если при работе с камерой объемом 0,01 см³, расчерченной на 40 полос, было просмотрено 10 полос и отмечено 420 клеток, то во всей камере их будет в четыре раза больше, т.е. 1680, а в пересчете на камеру объемом 1 см³ — 168 тыс. В 1 л же воды их будет содержаться 1,68 млн.

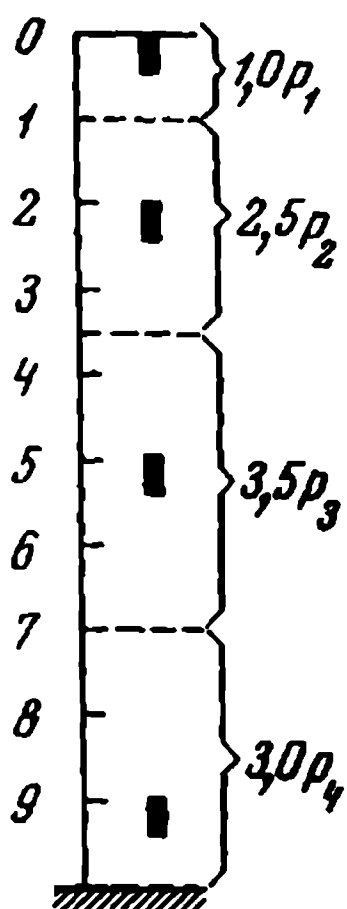
Метод вычисления биомассы

Для вычисления биомассы популяции необходимо определить средний объем клетки или, в зависимости от целей исследования, всех встречаемых в камере клеток. Удельный вес водорослей условно принимается равным 1,0. Форма клеток приравнивается к близкому геометрическому телу. Поскольку подавляющее большинство обильных видов имеет форму шара, цилиндра, эллипсоида или двух конусов, то каждый исследователь может составить себе таблицы объемов этих тел и постоянно пользоваться ими, причем по таблице, составленной для определения объемов эллипсоидов, можно определять объемы шаров и двух конусов (объем двух конусов равен половине объема эллипсоида). В случае более сложной формы клетки приходится вычислять объем индивидуально. Найденный для каждой клетки объем (в мкм³) умножается на ее численность (в тыс. кл./л), и биомасса выражается в граммах в 1 м³ воды с точностью до 0,1 или 0,01 г/м³ (212 тыс. кл. × 1272 мкм³ = 0,27 г/м³).

Если была обработана тотальная проба, то полученная биомасса будет отражать среднюю для всей глубины. Перемножением ее на глубину станции (в м) находят биомассу под 1 м² поверхности. Если была отобрана серия проб по вертикали с промежутком в 1 м, то среднюю биомассу находят как среднюю арифметическую, если промежутки были неодинаковы, то — как взвешенную среднюю арифметическую:

$$M = \frac{v_1 p_1 + v_2 p_2 + \dots + v_n p_n}{p_1 + p_2 + \dots + p_n} = \frac{\sum v p}{\sum p},$$

где v — биомасса (в г/м³) с определенного горизонта; p — 1/2 промежутка (в м) между отобранными пробами (рис. 2); $\sum v p$ — биомасса фи-



Р и с. 2. Схема определения столба воды (p) между отобранными пробами для расчета взвешенной средней арифметической биомассы планктона

топланктона под 1 м^2 поверхности; M — взвешенная средняя арифметическая биомасса.

Анализ распределения фитопланктона по акватории и периодичности его сезонного и годовичного развития можно проводить только по средневзвешенной (средней для всего столба воды) биомассе, а продуктивность разных станций — по биомассе под 1 м^2 поверхности. При публикации материалов весьма желательно приводить табличные данные по обоим показателям с тем, чтобы ими могли воспользоваться исследователи смежных специальностей.

Применение численности методов оценки сходства и разнообразия планктонных фитоценозов

Первая попытка количественного выражения степени сходства между сообществами принадлежала швейцарскому исследователю Жаккару, и его коэффициент флористического сходства до сих пор широко используется в геоботанике. Гидробиологи чаще применяют формулу коэффициента общности видового состава Сёренсена (Sørensen, 1948), так как она отражает общие положения теории множеств, в то время как формула Жаккара выведена эмпирически и по сравнению с формулой Сёренсена дает занижение результатов на 15–20% (Константинов, 1969; Василевич, 1969).

Приводим формулу Сёренсена:

$$K = \frac{2c}{a + b}, \quad (1)$$

где K — коэффициент общности видового состава; a — число видов на участке А; b — число видов на участке В; c — число общих видов.

Для достоверного суждения о видовом сходстве двух образцов, отобранных даже из одного водоема, необходимо иметь выборку достаточно большой величины с тем, чтобы охватить все виды сообщества, поэтому формулу лучше применять для крупномасштабных сравнений. И все же, поскольку формула не учитывает обилия видов, коэффициент общности отражает биоценотическое сходство недостаточно полно.

За последние годы количество предложенных формул для оценки степени биоценотического сходства по относительной и абсолютной численности видов лавинообразно возросло. Более апробированной (Вайнштейн, 1971) и, на наш взгляд, более приемлемой для оценки относительного

фитоценотического сходства является формула А.А.Шорыгина, основанная на математической теории множеств (Константинов, 1969):¹

$$K_0 = \sum v_i \min, \quad (2)$$

где K_0 — коэффициент относительного фитоценотического сходства; v_i — удельное обилие вида i (\min — означает, что из сравниваемых удельных обилий вида i в пробе j и пробе k избирается меньшее).

$$v_i = \frac{x_i}{\sum x} \quad (3)$$

где x_i — численность (биомасса) особей вида i в пробе; $\sum x$ — численность (биомасса) всех видов в пробе.

Однако этот коэффициент не отражает в полной мере структурных изменений сообщества.

Так, если применить его к оценке двух гипотетических сообществ, состоящих из одинакового числа удельно равнообильных членов, но отличающихся по суммарной биомассе, т.е. структурно различных, он окажется равным 1.

В тех случаях, когда необходимо одновременно оценить и видовые и численные изменения, лучше использовать коэффициент не относительного, а абсолютного сходства, предложенный А.С.Константиновым (1969):

$$K_a = \frac{2 \sum x_i \min}{\sum x_{ij} + \sum x_{ik}} \quad (4)$$

где K_a — коэффициент абсолютного фитоценотического сходства; $x_i \min$ — меньшая биомасса (численность) вида i в двух сравниваемых пробах; $\sum x_{ij}$ — биомасса (численность) всех видов в пробе j ; $\sum x_{ik}$ — то же в пробе k .

Степень сложности биологических систем может рассматриваться также в аспекте разнообразия их структуры. Количественно оценить разнообразие позволяет теория информации Клода Шеннона (1963). На основе этой теории испанский исследователь Маргалеф (Margalef, 1957) предложил для характеристики планктонных ценозов индекс разнообразия.

В наиболее простом виде индекс вычисляется по формуле:

$$H = - \sum p_i \log_2 p_i, \quad (5)$$

¹ Формулы (2) (3) (4) даны в транскрипции Б.А.Вайнштейна (1971).

Пример подсчета индекса видового разнообразия для трех

Вид	I		
	Биомасса, г/м ³	P_i	$-p_i \log_2 p_i$
<i>Melosira islandica</i>	1,71	0,20	0,4644
<i>M. italica</i> subsp. <i>subarctica</i>	1,20	0,14	0,3971
<i>Asterionella formosa</i>	1,02	0,12	0,3671
<i>Diatoma elongatum</i>	0,86	0,10	0,3322
<i>Stephanodiscus astraea</i>	0,85	0,10	0,3322
<i>S. binderanus</i>	0,85	0,10	0,3322
<i>Pandorina morum</i>	0,68	0,08	0,2915
<i>Pediastrum duplex</i>	0,60	0,07	0,2686
Остальные виды	0,77	0,09	0,3126
Сумма	8,54	1,00	3,0979

где H – разнообразие в битах (binary digit – "двоичный разряд" – сокращенно "bit"); p_i – удельное обилие вида i , находится как частное от деления биомассы вида i на общую биомассу фитопланктона; $-p_i \log_2 p_i$ – находится по таблице, приведенной в работе В.И.Черныша и И.А.Напалкова (1964).

При вычислении индекса лучше оперировать не численностью видов, а биомассой, так как она полнее отражает разнообразие функциональных связей сообщества (Гиляров, 1967, 1969а, б).

Существенным достоинством индекса разнообразия является его полная независимость от биоценотического сходства сравниваемых сообществ и возможность оценки степени разнообразия каждого ценоза в отдельности. Некоторое неудобство заключается в том, что хотя этот критерий имеет биологический верхний предел порядка 6,6 бит, значительное увеличение выборки влияет на величину индекса. Избежать этого можно, используя не все виды, найденные в пробе, а только преобладающие, составляющие приблизительно 90 % общей биомассы, так как именно они в конечном итоге определяют структуру и продуктивность сообщества (см. таблицу). Анализ почти 7 тыс. проб фитопланктона, собранных в водохранилищах волжского каскада, показал, что число видов, входящих в 90%-ную биомассу, обычно не превышает 10.

Можно пойти и по пути не видового, а таксономического разнообразия, что было предпринято нами (Кузьмин, 1971) в 1963–1966 гг. при выделении водных масс различного генезиса и анализе экологической сукцессии Шекснинского водохранилища, где вместо биомассы видов была использована биомасса семи систематических отделов водорослей, представленных в планктоне.

II			III		
Биомасса	p_i	$-p_i \log_2 p_i$	Биомасса	p_i	$-p_i \log_2 p_i$
2,47	0,60	0,4422	-	-	-
0,82	0,20	0,4644	-	-	-
-	-	-	2,17	0,60	0,4422
0,42	0,10	0,3322	-	-	-
-	-	-	0,72	0,20	0,4644
-	-	-	-	-	-
-	-	-	0,43	0,12	0,3671
-	-	-	-	-	-
0,41	0,10	0,3322	0,30	0,08	0,2915
4,12	1,00	1,5710	3,62	1,00	1,5652

Помимо приведенного показателя степени разнообразия, Маргалевым использовались еще два, но они не получили пока широкого распространения:

$$K = \frac{S - 1}{\ln N} \tag{6}$$

$$K = 1,443 \ln \frac{N!}{n_1! + n_2! + n_3! + \dots + n_n!}, \tag{7}$$

где S – число видов; N – численность всех видов; n – численность отдельных видов.

ПОДГОТОВКА ВОДОРΟΣЛЕЙ К ЭЛЕКТРОННОЙ МИКРОСКОПИИ

Идентификация диатомовых и золотистых водорослей в световом микроскопе вызывает затруднения, поскольку тонкая структура их панциря в нем неразличима, так как находится за пределами разрешающей способности микроскопов. Мало помогает использование для этих целей эффектов "темного поля" и фазового контраста. Применение электронного микроскопа для изучения морфологии панцирных форм открывает большие перспективы в таксономии и систематике водорослей.

Опыт показал, что для работ в области изучения морфологии кремниевых фрагментов водорослей вполне достаточна разрешающая способность 20–30 Å при предельном увеличении 40 000х. Из отечественных электронных микроскопов этими параметрами обладают наиболее

простые по устройству и эксплуатации микроскопы ЭМ-7, ЭМ-9, а из зарубежных HS-6 (Япония, Hitachi), JEM-50B, JEM-30C (Япония, Leol), Tesla BS-242B и BS-242E (Чехословакия, Tesla), Эмильскоп II (ФРГ, Siemens), EM-75 B (Голландия, Philips); EF-4 (ГДР, Jena).

Превосходя оптические микроскопы по разрешающей способности и прямому увеличению, электронные микроскопы требуют тщательной подготовки объектов. При сборе материала, предназначенного для электронной микроскопии, необходимо предъявлять повышенные требования к чистоте посуды. Она должна быть промыта в моющих смесях, а затем сполоснута дистиллированной водой.

В качестве консервирующей жидкости могут быть применены обычные фиксаторы. Мы рекомендуем уксуснокислый йодно-формалиновый фиксатор, разработанный Г.В. Кузьминым (1971). Он не вызывает растворения створок диатомей и образования осадка выпавших из раствора солей. Эти качества позволяют хранить зафиксированные пробы весьма продолжительное время.

Все способы подготовки кремниевых фрагментов водорослей для электронной микроскопии сводятся к освобождению их от органического вещества клетки. Для этого необходимо прежде всего отмыть водоросли от фиксатора. Пробу помещают в центрифужные пробирки, заливают дистиллированной водой, тщательно перемешивают и дают отстояться 2-3 часа для экстракции консервирующей жидкости из водорослей. По истечении срока пробирки центрифугируют при 2 000 об/мин. Желательно использование стеклянных пробирок, в которых седиментация осадка хорошо заметна.

Для освобождения панциря от органического вещества клеток в большинстве случаев пригодны те методы, которые применяются для световой микроскопии. Сжигание при кипячении в концентрированной серной кислоте (H_2SO_4) (Кольбе, 1916) или методы "холодного сжигания" серной кислотой в присутствии перманганата калия ($KMnO_4$) (Werff, 1955; Приймаченко, 1960; Hasle, Fryxell, 1970) или азотной кислотой (HNO_3) (Fott, Ludvik, 1956). Вполне применимы и методы, основанные на реакции 30%-ной перекиси водорода (H_2O_2) с бихроматом калия ($K_2Cr_2O_7$) или перманганатом калия ($KMnO_4$) (Werff, 1955). Правда, рекомендовать их можно только для обработки диатомовых водорослей, имеющих достаточно грубый панцирь. Организмы с нежной структурой кремниевых оболочек требуют применения более мягких способов обработки материала, таких, как сжигание 30%-ным пергидролом при облучении ультрафиолетовым светом (Swift, 1967).

При необходимости отделения панциря от пектиновой оболочки клеток с наименьшими повреждениями, что особенно важно при электронной микроскопии золотистых водорослей, нами был разработан метод кипячения в бидистиллированной воде. Для этого отмытый от фиксатора и сконцентрированный осадок заливался бидистиллятом. После 10-15-минутного кипячения осадка на водяной бане и последующего центрифугирования почти вся вода отсасывалась сифоном. Полученный таким образом осадок содержал большое количество отделившихся от клеток неповрежденных чешуек.

Наиболее универсальным методом освобождения кремниевых элементов органики является метод использования хромовой смеси, которая готовится следующим образом: 1 г бихромата калия ($K_2Cr_2O_7$) добавляют к 100 мл теплой концентрированной серной кислоты (H_2SO_4) и нагревают при перемешивании до растворения. Затем эта смесь доливается в количестве 0,5–1,0 мл к центрифугату водорослей. Золотистые водоросли достаточно выдержать 1 мин., тонкопанширные формы диатомей – 2 мин., а виды с более грубой структурой – до 10 мин. Затем следует долить пробирку дистиллированной водой и центрифугировать при 2000 об/мин. После этого следует трех-, четырехразовая промывка в бидистиллированной воде с последующим центрифугированием и декантированием воды. Подготовленный этим методом материал пригоден как для световой, так и для электронной микроскопии.

Полученный осадок лучше всего сразу нанести на сетки для электронного микроскопа, на которых материал может храниться несколько месяцев.

В большинстве случаев для альгологических целей вполне подходит пленка подложка из нитроцеллюлозы и формвара. Они достаточно прочны, тонки и наиболее просты в приготовлении ("Электронно-микроскопические методы ...", 1963).

Литература

- Вайнштейн Б.А. 1971. Распределение пресноводных беспозвоночных в водоемах и методы оценки их обилия. – В кн. "Биология и продуктивность пресноводных организмов". Л., "Наука".
- Василевич В.И. 1969. Статистические методы в геоботанике. Л., "Наука".
- Вельдре С.Р. 1963. Статистическая проверка счетного метода количественного анализа планктонных проб. – В сб. "Применение математических методов в биологии", т. 2. Л.
- Вислоух С.М. 1916. Биологический анализ воды (Приложение). См. Златогоров С.И. "Руководство по теоретической и практической микробиологии". – Практич. медицина, т. 7 и 8.
- Гиляров А.М. 1967. Теория информации в экологии. – Усп. соврем. биол., т. 64, № 1(4).
- Гиляров А.М. 1969а. Соотношение биомассы и видового разнообразия в планктонном сообществе. – Зоол. журн., т. 68, № 4.
- Гиляров А.М. 1969б. Индекс разнообразия и экологическая сукцессия. – Журн. общ. биол., т. 30, № 6.
- Гринберг Р.Г. 1915. О методике лова и количественного учета планктона. – Отчет Времен. комитета по изысканию мер к охране водоемов Московского промышленного района за 1914 год. М.
- Гусева К.А. 1956а. Фитопланктон Рыбинского водохранилища (сезонная динамика и распределение его основных групп). – Труды Биол. ст. "Борок", № 2.
- Гусева К.А. 1956б. Методы эколого-физиологического исследования водорослей. – Жизнь пресных вод СССР, т. IV, вып. 1, М. – Л., Изд-во АН СССР.
- Гусева К.А. 1959. К методике учета фитопланктона. – Труды Ин-та биол. водохранилищ, № 2 (5).
- Киселев И.А. 1950. Изучение планктона водоемов. Серия "В помощь работающим на защитных лесных полосах", Л., Изд-во АН СССР.
- Киселев И.А. 1956. Методы исследования планктона. – Жизнь пресных вод СССР, т. IV. М. – Л., Изд-во АН СССР.
- Киселев И.А. 1969. Планктон морей и континентальных водоемов. Л., "Наука".
- Кольбе Р.В. 1916. К технике изготовления препаратов диатомовых водорослей. – Журн. микробиол., т. 3, № 1–2.

- Константинов А.С.** 1969. Использование теории множеств в биогеографическом и экологическом анализе. – Усп. соврем. биол., т. 67, № 1.
- Крылов В.В.** 1969. О точности результатов, получаемых при обработке части пробы. – Зоол. журн., т. 67, № 2.
- Кузьмин Г.В.** 1966. Портативный прибор для фильтрации под давлением. – Труды ИБВВ АН СССР, 11 (14).
- Кузьмин Г.В.** 1971. Фитопланктон Шекснинского водохранилища и сопредельной ему акватории Рыбинского водохранилища. Автореф. канд. дисс. Л.
- Кузьмин Г.В., Елизарова В.А.** 1967. Фитопланктон Шекснинского плёса Рыбинского водохранилища в 1963–1965 гг. – Труды ИБВВ АН СССР, вып. 15 (18).
- Кузьмин Г.В., Ривьер И.А.** 1966. Усовершенствованный прибор для счета водорослей. – Труды ИБВВ АН СССР, вып. 11 (14).
- Приймаченко А.Д.** 1960. О методике технической обработки диатомовых водорослей. – Бюлл. Ин-та биол. водохранилищ АН СССР, № 7.
- Пырина И.Л., Рутковская В.А., Ильинский А.Л.** 1972. О влиянии фитопланктона на проникновение солнечной радиации в воду волжских водохранилищ. – В кн. "Органическое вещество и элементы гидрологического режима волжских водохранилищ". Л., "Наука".
- Урманцев К.А.** 1967. О статистической сущности биологических объектов. I. Основные приемы биометрии. – Физиология растений, т. 14, № 2.
- Усачев П.И.** 1926. К методике планктонных исследований. – Дневник Всес. съезда ботаников в Москве. М., Изд-во МГУ.
- Усачев П.И.** 1961. Количественная методика сбора и обработки фитопланктона. – Труды Всес. гидробиол. о-ва, вып. 11.
- Черныш В.И., Напалков И.А.** 1964. Математический аппарат биологической кибернетики. М., "Медицина".
- Шеннон К.** 1963. Работы по теории информации и кибернетике. М., ИЛ
- Электронно-микроскопические методы исследования биологических объектов. 1963. М., Изд-во АН СССР. Авт.: Бирюзова В.И., Боровягин В.Л., Гилев В.П. и др.
- Fott B., Ludvik J.** 1956. Elektronenoptische Untersuchung der Kieselsturen bei Chrysosphaerella (Chrysomonadineae). – Preslia, 28.
- Hasle G.R., Fryxell G.A.** 1970. Diatoms: cleaning and mounting for light and elektron microscopy. – Trans. Amer. Microsc. Soc., v. 89, N 4.
- Margalef R.** 1957. La teoria de la informacion en ecologia. – Mem. Real. Acad. Cienc. y Artes Barcelona, t. 32 (Gen. Syst. t. 3).
- Margalef R.** 1969. Sampling techniques and methods for estimating quantity and quality of biomass, counting. A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments. Oxford and Edinburgh.
- Sörensen T.** 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content. – Kongelige Danske videns, Selskab. Biol. Krifter., v. 5, N 4.
- Swift E.** 1967. Cleaning diatom frustules with ultraviolet radiation and peroxide. – Phycologia, v. 6, N 2–3.
- Utermöhl H.** 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton – Methodik. – Intern. Verein. Limnol. Mittell. Com., 9.
- Werff A.A.** 1955. A new method of concentrating and chaming diatoms and other organisms. – Inter. ass. theor. a. applied limnol. v. XII. Stuttgart.

ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ ФИТОПЛАНКТОНА

При обсуждении методов, которые могут быть использованы для оценки первичной продукции фитопланктона, необходимо иметь в виду особенности планктонных растительных сообществ. В отличие от сообществ наземных растений их облик и состояние в большей степени определяются факторами среды как гидрофизическими и гидрохимическими (температура, турбулентция, свет, активная реакция среды и элементы питания), так и биологическими (выедание, действие метаболитов). Поэтому при определении первичной продукции важно учитывать степень изолированности исследуемого фитопланктона, а также основные факторы и условия, от которых она зависит.

В практике работ по первичной продукции фитопланктона можно выделить два основных методических подхода.

Один из них основан на измерениях интенсивности фотосинтеза изолированных проб воды с естественным сообществом планктонных организмов. Такие пробы могут экспонироваться в водоеме, на тех же глубинах, где они были собраны (так называемые измерения "in situ"), или в искусственных условиях — в сосуде с водой (инкубаторе) при солнечном освещении или под лампами. Преимущества такого подхода заключаются в возможности точного учета изменений исследуемых показателей фотосинтеза: кислорода, углекислоты, углерода и т.д. в течение заданного отрезка времени. Однако при этом следует иметь в виду отклонения в скорости процесса против естественной под влиянием изолирования образцов воды с планктоном.

Второй подход основан на измерениях, проводимых непосредственно в естественных условиях, т.е. на неизолированных сообществах планктонных организмов. Об интенсивности процесса первичного продуцирования в этом случае можно судить по изменению тех же показателей: содержания в воде кислорода, pH. Кроме того, представление о первичной продукции может быть получено по приросту биомассы или по потреблению элементов минерального питания, происходящих в течение более длительного периода. Таким способом можно получить информацию о биологической активности сообщества, более близкую к естественной. Значение этого преимущества, однако, снижается из-за сложности процедуры измерений и последующих расчетов, а также недостаточной их точности.

Из факторов внешней среды наиболее значим для подводного фотосинтеза свет. Им главным образом лимитируется толщина фотосинтезирующей зоны водоема и зависящая от нее первичная продукция под еди-

ницей площади. В водоеме основная часть света поглощается водой и не доходит до клеток фитопланктона. Наземные растительные сообщества с этой точки зрения находятся в более выгодных условиях, так как поглощение света воздушной средой гораздо слабее. Поэтому если в наземных растительных сообществах фотосинтез ограничивается главным образом другими факторами, а не светом, то в водных условиях световой режим — ведущий фактор среды.

В отличие от наземных растительных сообществ фитопланктонные сообщества гораздо труднее учесть количественно, так как клетки водорослей практически нельзя отделить от зоопланктона и другой взвеси. Оценка количества фотосинтезирующего фитопланктона возможна лишь визуальным подсчетом и измерением объема клетки или по пигментам; присущим только растительным организмам планктона. Последний способ в работах по первичной продукции получает все большее применение. Это обусловлено тем, что пигменты фитопланктона, в частности хлорофилл "а", имея непосредственное отношение к процессу фотосинтеза, поддаются достаточно точной количественной оценке объективными инструментальными методами. Кроме того, пигменты могут служить дополнительным параметром физиологического состояния растительных сообществ планктона.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ФИТОПЛАНКТОНА В ИЗОЛИРОВАННЫХ ПРОБАХ

ГЛУБИНЫ, НА КОТОРЫХ ОПРЕДЕЛЯЕТСЯ ФОТОСИНТЕЗ

Первичная продукция в столбе воды водоема под единицей его поверхности (1 м^2) рассчитывается как интеграл площади, ограниченной кривой вертикального распределения фотосинтеза и осями координат.

Исходные данные по фотосинтезу должны быть получены с пяти — семи горизонтов фотической зоны водоема. Занижнюю границу фотической зоны рекомендуется (Vollenweider а. oth., 1969) принимать глубину проникновения 1 % солнечного света (видимого) от измеренного в поверхностном горизонте. Глубина расположения горизонтов, на которых определяется фотосинтез, зависит от прозрачности воды и количества проникающего на них света. При этом можно придерживаться рекомендаций Джиттса (Jitts, 1963), предлагающего измерять фотосинтез фитопланктона с глубин, на которые поступает 100, 50, 10, 5, 2 % света от падающего на поверхность. Например, на водоемах с относительной прозрачностью по белому диску около 2 м такими глубинами могут быть: 0; 0,25; 0,50; 1,0; 2,0; 3,0 и 4,0 м. Более частое расположение первых горизонтов обусловлено необходимостью уловить максимум фотосинтеза, который обычно находится в верхней части фотической зоны, задерживающей около половины проникающего света.

ОТБОР ПРОБ

Отбор проб для определения фотосинтеза производится так же, как и при изучении фитопланктона (см. соответствующую главу наст. руководства). Необходимо только иметь в виду следующее. Объем батометра должен быть достаточно большим, чтобы можно было заполнить "светлые" и "темные" склянки, а также взять пробы для учета биомассы фитопланктона, пигментов и других сопутствующих анализов. Следует избегать экспонирования на полном солнечном свете неадаптированных к нему водорослей. Проба не должна иметь контакта с металлом, который может угнетать развитие водорослей (Doty и Oguri, 1958, цит. по Vollenweider и соавт., 1969) или стимулировать их (Coldman, 1963, цит. там же).

ПРИСПОСОБЛЕНИЯ ДЛЯ ИЗОЛИРОВАННЫХ ПРОБ

Классическим приспособлением для изолирования проб являются склянки с притертыми пробками. Правда, стекло поглощает часть света, особенно ультрафиолетового. Поэтому световые условия в склянках, в зависимости от качества стекла, будут отличаться от естественных (Ohle, 1958). Кроме того, наблюдается четкое различие фотосинтеза в стеклянной и кварцевой посуде (Findenegg, 1966).

Использование посуды из кварца, полнее пропускающего коротковолновые лучи, позволяет получить световые условия, более близкие к естественным. Однако ее применение лимитируется высокой стоимостью. В связи с этим полезно отметить, что по оптическим свойствам довольно близок к кварцу плексиглас и некоторые другие сходные пластические материалы.

Объем склянок должен быть в пределах 100–300 мл. Можно рекомендовать склянки типа "кислотные" – с притертой пробкой и колпачком. Колпачок со шлифом позволяет создать вокруг пробки "водяную рубашку" и предохранить пробу от воздуха или посторонней воды, которые могут проникнуть (обычно при изменении температуры) даже через хороший шлиф.

"Темнота" в склянках достигается заворачиванием их плотной темной материей из двух–трех слоев. Если используются мешки, необходимо следить, чтобы они туго завязывались и их швы были плотные.

Поскольку в небольшом объеме склянок перемешивание, турбулентия и некоторые другие факторы изменяются, идут поиски приспособлений, которые позволили бы экспериментировать с фитопланктоном в условиях, возможно близких к естественным. Например, используются вертикальные пластиковые трубки (Thomas, 1959, 1962, цит. по Vollenweider и соавт., 1969; Goldman, 1962) или цилиндрические контейнеры из пластиковой пленки (Stepanek, Zelinka, 1961; Lund, 1972) в несколько метров длиной (до дна), с помощью которых вырезается целый столб воды. Однако эти приспособления, хотя и позволяют лучше воспроизвести в эксперименте естественные условия обитания организмов, до-

вольно громоздки и требуют большого умения и хорошо подготовленных специалистов.

Несколько проще проведение такого рода экспериментов на мелководье или в мутных водах, где фотосинтетическая зона не более 1 м. Здесь можно применить вертикальные стеклянные цилиндры и измерять с их помощью интегральный фотосинтез в целом столбе воды (Vollenweider a. oth., 1969).

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЭКСПОНИРОВАНИЯ ПРОБ

Многие неблагоприятные явления, связанные с заключением воды в склянки, становятся более заметными в процессе длительной экспозиции. В некоторых работах (Ichimura, Saijo, 1958; Vollenweider, Nauwerck, 1961) показано, что продукция фотосинтеза уменьшается, если экспозиция протекает 4–6 час. В очень продуктивных водах даже за 1 час может быть нежелательное увеличение рН и пересыщение воды кислородом.

Однако следует иметь в виду, что для характеристики первичной продукции в водоеме наиболее подходят данные, относящиеся к 24-часовому отрезку времени (суткам). Поэтому, несмотря на физиологические преимущества, результаты опытов с короткой экспозицией оказываются не вполне подходящими, так как при расчетах на их основе суточной величины первичной продукции приходится делать допущения на изменение в течение дня условий освещенности и, возможно, фотосинтетической способности фитопланктона.

Соотношение между продукцией за короткий период и за сутки находится эмпирически (Hepher, 1962, цит. по Vollenweider a. oth., 1969; Романенко, Кузнецов, 1974) или рассчитывается (Talling, 1965).

Некоторые авторы (Vollenweider, Nauwerck, 1961) получали первичную продукцию за сутки, суммируя данные трех-, четырехчасовых опытов. Такие опыты дают результаты, наиболее близкие к истинным, и имеют явное преимущество, особенно в тех случаях, когда наблюдаются суточные изменения в плотности, составе и фотосинтетической активности фитопланктона. Однако они весьма громоздки и для массовых работ вряд ли могут быть рекомендованы.

УСЛОВИЯ ЭКСПОНИРОВАНИЯ ПРОБ

В опытах "in situ" экспонирование склянок с пробами на определенном горизонте обычно осуществляется с помощью поддерживаемого в вертикальном положении троса с крючками или зажимами. Обычно на каждой глубине подвешиваются две "светлых" и две "темных" склянки. Склянки лучше располагать горизонтально. При таком их положении продукция фотосинтеза получается более высокой (Ohle, 1958; Elster, Motsch, 1966, цит. по Vollenweider a. oth., 1969). Кроме того, необходимо следить, чтобы склянки, подвешенные на тросе, не затеняли друг друга.

В работах по изучению первичной продукции фитопланктона больших водоемов, проводимых на экспедиционных судах, регулярные опыты "in situ" невозможны, так как они связаны с длительной стоянкой судна. Это привело к необходимости разрабатывать способы и приспособления для измерений фотосинтеза вне водоема с последующим вычислением его величин "in situ" дополнительными расчетами.

Существует два типа приспособлений (инкубаторов) для экспонирования фотосинтезирующих проб вне водоема, различающихся в зависимости от того, какой свет — искусственный или солнечный — в них используется.

В инкубаторах, рассчитанных на солнечный свет, часто применяются светофильтры (нейтральные и цветные), позволяющие имитировать условия освещения на различных глубинах водоема. В качестве нейтральных светофильтров иногда используют металлическую или пластиковую сетку. Их полезно дополнить фильтром, задерживающим коротковолновое излучение. Иначе может оказаться завышенной доля ультрафиолета, который в водоеме быстро срезается самым верхним слоем воды. Температура в таких инкубаторах обычно поддерживается близкой к естественной с помощью тока заборной воды. Примеры инкубаторов, рассчитанных на солнечный свет, можно найти в работах Саундерса с соавторами (Saunders, Trama, Bachmann, 1962, цит. по Vollenweider a. oth., 1969) и Джиттса (Jitts, 1963).

В инкубаторах с искусственным освещением интенсивность света и температура обычно задаются постоянными. В большинстве работ их поддерживают близкими к наблюдающимся в слое максимального фотосинтеза.

В качестве источника света могут использоваться разнообразные лампы, в излучении которых содержится достаточно энергии фотосинтетически активной области спектра. Пробы лучше освещать с одного направления, так как при этом легче измерить интенсивность поступающего излучения. Лампы можно дополнить светофильтрами и таким образом приблизить спектральные особенности освещения в инкубаторе к подводным. Температура поддерживается с помощью потока водопроводной воды и термостата. В случае большой теплоотдачи ламп воду рекомендуется охлаждать пропусканием ее через холодильник или сосуд со льдом. Инкубаторы с искусственным освещением описаны во многих работах (Doty, Ogury, 1958, 1959, цит. по Vollenweider a. oth., 1969; Talling, 1960; McAllister, Shan, Strickland, 1964; Романенко, Кузнецов, 1974).

В инкубаторах желательно предусматривать приспособления для легкого потряхивания проб, чтобы как-то возместить отсутствие в них турбулентии.

Обязательно измерение интенсивности света, поступающего на пробы. Она должна быть выражена в энергетических единицах. При пользовании люксметрами необходимо переводить единицы освещенности в энергетические, основываясь на данных о спектральной характеристике датчика и источника света.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ИНТЕНСИВНОСТИ ФОТОСИНТЕЗА

Интенсивность фотосинтеза может быть учтена по количеству поглощенной углекислоты, выделенного кислорода или синтезированного органического вещества (углерода). В работах по первичной продукции наибольшее применение получили два последних показателя. На их основе разработаны широко известные кислородный и радиоуглеродный методы. Определение подводного фотосинтеза по углекислоте (и связанной у с ее содержанием pH) производится гораздо реже.

Кислородный метод

Процедура определения фотосинтеза кислородным методом чрезвычайно проста. Исследуемая вода с фитопланктоном со всеми предосторожностями, необходимыми при анализе кислорода, разливается в пять склянок. В одной из них кислород фиксируется сразу же. Остальные — две "светлые" и две "темные" — экспонируются в определенных условиях освещения. После экспозиции содержимое склянок фиксируется для определения кислорода. Интенсивность фотосинтеза находится по разности концентрации кислорода в воде "светлых" и "темных" склянок. Концентрация кислорода рассчитывается по формуле:

$$O_2, \text{ мг/л} = \frac{8 \cdot N \cdot n \cdot V_1}{V (V_1 - V_2)} \cdot 1000, \text{ где}$$

N — нормальность тиосульфата; n — количество тиосульфата, пошедшее на титрование, мл; V — объем титруемой пробы, мл; V_1 — объем склянки, мл; V_2 — объем добавленных в склянку реактивов для фиксации кислорода, мл.

Особенности и применимость метода определения фотосинтеза фитопланктона по кислороду обсуждаются во многих работах (Винберг, 1934; Винберг, Иванова, 1935; Lund, Talling, 1957; Gessner, 1959, 1960; Винберг, 1960; Strickland, 1960; Strickland, Parsons, 1968; Vollenweider a. oth., 1969).

Преимущество метода в его простоте и удобстве применения в полевых условиях, а также в достаточно высокой чувствительности, позволяющей улавливать изменения концентрации кислорода порядка $\pm 0,02$ мг O_2 / л. Надежность результатов достигается строгим соблюдением необходимых приемов процедуры анализа.

1. Фиксированные пробы (лучше в виде осадка) должны храниться не более суток, желательно в темноте, при низкой температуре, под слоем воды.

2. Время, необходимое для титрования пробы, и количество индикатора (крахмала), по возможности, должно быть постоянным. При продолжительном титровании могут быть ошибки за счет потери йода (Montgomery, Thom, Cockburn, 1964, цит. по Vollenweider a. oth., 1969).

3. Колбу после оттитрованной пробы необходимо тщательно отмыть от остатков йода или избытка тиосульфата.

4. Объем титруемой пробы, титр тиосульфата и бюретка должны быть такими, чтобы соблюдалась указанная точность измерения — $\pm 0,02 \text{ мг O}_2 / \text{л}$. Она достигается, например, анализом пробы объемом 50 мл по 0,01 н. тиосульфату, измеряемому с точностью $\pm 0,01$ мл (по бюретке с делениями на 0,02 мл).

Конец титрования может быть установлен также амперометрически. Этот способ, подробно рассмотренный Галлингом (Galling, 1973), рекомендуется в тех случаях, когда приходится анализировать кислород в пробах небольшого объема (несколько миллилитров).

Наиболее обычный источник ошибок кислородного метода — пузырьки воздуха или кислорода внутри склянки. Воздух попадает в склянки в процессе их наполнения и при изменении температуры, кислород — от пересыщения за счет интенсивного фотосинтеза. При этом терпимо довольно сильное пересыщение — до 200 %, а до 140 % считается вполне допустимым (Баславская, Трубецкова, 1964), если не образуются пузырьки газа. Однако единственный пузырек кислорода, выпущенный из склянки во время фиксирования пробы, может быть источником существенной ошибки. Чтобы избежать этого, можно перед открыванием склянки несколько наклонить ее и постараться сместить пузырек под воду. Тогда в момент добавления реактивов пузырек останется под слоем жидкости и содержащийся в нем кислород будет зафиксирован.

Погрешности могут быть за счет различного поглощения кислорода при дыхании на свету и в темноте. Кроме того, дыхание может зависеть от содержания кислорода, которое в "светлых" и "темных" склянках тоже разное. Однако эти различия будут отражаться на величинах фотосинтеза (рассчитываемых по разности данных "светлых" и "темных" склянок) только в том случае, если потребление кислорода в пробе относительно высоко, как, например, при интенсивном развитии бактерий и зоопланктона.

Часть йода, выделившегося в процессе анализа кислорода по методу Винклера, может быть адсорбирована фитопланктоном, зоопланктоном, детритом и другой взвесью. Адсорбция обычно обратима, что заметно на конечной стадии титрования пробы (она вновь синеет). Однако во время титрования это следует учитывать.

При некоторых обстоятельствах кислород фотосинтеза может вовлекаться в цикл фосфорилирования и не выделяться в свободном виде. Без выделения кислорода осуществляется также бактериальный фотосинтез. Правда, оба эти процесса имеют меньшее распространение, чем типичный фотосинтез, поэтому можно полагать, что занижение валовой первичной продукции за счет их недоучета невелико.

Радиоуглеродный метод

Процедура определения фотосинтеза по радиоактивному углероду (Романенко, Кузнецов, 1974) заключается в следующем. Исследуемая вода наливается в три склянки белого стекла (100 мл на склянку объемом 150 мл). В две из них пипеткой со шприцем вводится раствор радиоактивного карбоната натрия ($\text{Na}_2\text{C}^{14}\text{O}_3$) общей радиоактивностью

около 1 мккюри. Третья проба служит для определения в ней общего количества углерода бикарбонатной и свободной углекислоты. Скланки с радиоактивным изотопом экспонируются в определенных условиях освещения. После экспозиции пробы фиксируются подщелоченным формалином и фильтруются через мембранный фильтр № 5. По радиоактивности осевшего на фильтрах фитопланктона судят об интенсивности фотосинтеза. Количество новообразованного органического углерода вычисляется по формуле:

$$C, \text{ мкг/л} = \frac{C_k \cdot r}{R}, \text{ где,}$$

r — радиоактивность фитопланктона, имп/мин; R — общая радиоактивность карбонатов и CO_2 , имп/мин; C_k — концентрация в воде углерода карбонатов и CO_2 мкг/л.

Особенности этого метода обсуждаются во многих работах (Steemann Nielsen, 1952; Сорокин, 1956; Винберг, Кабанова, Кобленц-Мишке, Хмелева, 1960; Кузнецов, Романенко, 1963; Vollenweider a. oth., 1969; Романенко, Кузнецов, 1974). Его достоинство — в очень высокой чувствительности порядка $+ 0,0001$ мг/л, благодаря которой он незаменим при изучении первичной продукции олиготрофных водоемов, где все другие методы оказываются слишком грубыми.

Из недостатков радиоуглеродного метода наиболее существенны следующие.

Связывание организмами C^{14} , поступающего в форме бикарбонатов, может быть результатом различных процессов, среди которых не все имеют отношение к фотосинтезу. Из образующихся при этом продуктов легко устранимы только радиоактивные карбонаты кальция, оседающие на поверхность клетки, которые можно удалить выдерживанием пробы над парами кислоты.

Включение C^{14} в органическое вещество может быть результатом темновой реакции карбоксилирования (гетеротрофной ассимиляции). Правда, эта реакция активна только в отмирающем растительном материале. В фотосинтезирующих организмах она подавляется светом (Fogg, 1963) и мало выражена. Однако вследствие этого на нее нельзя вводить поправку вычитанием C^{14} , ассимилированного в "темных" склянках.

В отличие от кислорода, который, будучи продуктом одной из первых фотохимических реакций (фотолиза воды), представляет собой довольно близкий эквивалент прибыли потенциальной химической энергии, C^{14} по-разному характеризует повышение энергетического уровня клетки в зависимости от того, какой продукт образован: углеводы, белки, жиры.

Несмотря на то, что методы оценки потребления C^{14} в темноте допустимы (Steemann Nielsen, Hansen, 1959), полученная таким путем поправка на дыхание не совсем верна. По мнению Фогга (цит. по Vollenweider a. oth., 1969), продукты фотосинтеза могут использоваться

при дыхании предпочтительнее и в эксперименте, длящемся около 24 час., потери фотосинтетически связанного C^{14} за счет этого процесса окажутся ощутимыми; кроме того, часть фиксированного C^{14} выделяется из клетки с растворимыми продуктами фотосинтеза.

При радиоуглеродном методе желательны краткосрочные опыты (1–4 часа). Более длительное экспонирование (до 24 час.), которое, как упоминалось, лучше подходит для измерения первичной продукции в естественных условиях, ведет к увеличению методических погрешностей.

Остается неясным, измеряется ли радиоуглеродным методом "валовый" или "чистый" фотосинтез фитопланктона, или нечто среднее между ними, несмотря на то, что специальные работы по этому вопросу проводились (Steemann Nielsen, 1963; Yentsch, 1963; Романенко, 1967).

Анализ особенностей кислородного и радиоуглеродного метода приводит к следующему заключению. Кислородный метод дает более верное представление об истинном "валовом" фотосинтезе фитопланктона. Достоинство радиоуглеродного метода – в его гораздо более высокой чувствительности. Поэтому если величина первичной продукции достаточна для точного ее измерения в течение 24 час. по кислороду, кислородный метод более предпочтителен. Показателем, лимитирующим его применимость, как рекомендуется (Vollenweider a. oth., 1969), может служить хлорофилл "а", концентрация которого не должна быть менее 1 мкг/л (нижний предел вод мезотрофного типа). Радиоуглеродный метод остается единственно удовлетворительным для работы в бедных олиготрофных водах.

РАСЧЕТ СУТОЧНОЙ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ПОД ЕДИНИЦЕЙ ПЛОЩАДИ ВОДОЕМА

Наиболее просто величину первичной продукции, приходящейся на единицу площади водоема за сутки, можно получить по данным опытов "in situ", выполненных при суточной экспозиции. Искомая величина продукции при этом, как уже упоминалось, представляет собой интеграл площади, очерченной кривой вертикального профиля и осями координат, и устанавливается планиметрированием или на основе арифметической интерполяции.

Если экспозиция опытов "in situ" сокращена до половины светового дня или нескольких часов, то суточная величина первичной продукции может быть вычислена умножением полученной в краткосрочном эксперименте на коэффициент, отражающий различие в поступлении солнечного света во время экспозиции и за сутки. При этом полученные величины будут ближе к истинным, если имеются данные об энергии света на глубинах, где определяется фотосинтез. Тогда сначала следует вычислить первичную продукцию на каждой глубине за сутки и затем обычным способом рассчитывать интегральную ее величину, приходящуюся на 1 м².

Допустимо простое удвоение результатов измерения продукции фотосинтеза в краткосрочном опыте, если экспозиция была приурочена

к первой или второй половине дня. Однако достаточно достоверные данные таким путем можно получить только при условии ясной погоды.

Гораздо больше осложнений и допущений при вычислении суточной первичной продукции под единицей площади водоема по данным, полученным из экспериментов в инкубаторах. При этом намечаются два основных подхода.

1. Пробы для опытов берутся с нескольких горизонтов фотической зоны и экспонируются в палубном инкубаторе при освещении, имитирующем естественное на исследуемых глубинах (Jitts, 1963). Тогда условия экспозиции более или менее удовлетворяют требованиям опытов "in situ" и величина первичной продукции может быть рассчитана тем же способом.

2. Для получения интегральной величины продукции фотосинтеза под 1 м^2 используются параметры, которые устанавливаются эмпирически (Сорокин, 1956). Это определяемые в условиях поверхностного освещения фотосинтез в пробе воды с поверхности (исходный, C_n) и фотосинтез проб с исследуемых горизонтов (поправка на вертикальное распределение фитопланктона и химических элементов, K_p), а также фотосинтез однородной пробы фитопланктона, измеренный на разных глубинах фотической зоны (поправка на ослабление света в водной толще, K_t). Определение первого параметра обязательно при суточной экспозиции, второго — при любой более короткой, третьего — желательно тоже при суточной. По данным о фотосинтезе за сутки для поверхностного слоя воды и характеристикам его изменений с глубиной, в зависимости от численности фитопланктона, химических условий среды и освещения, рассчитывается (перемножением $C_n \cdot K_p \cdot K_t$) суточная первичная продукция в единице объема воды (1 л) на исследуемых горизонтах. На основе этих данных описанным выше интегрированием площади на кривой вертикального профиля можно получить суммарную величину первичной продукции под 1 м^2 .

При использовании этого способа необходимо иметь в виду, что, если радиация высокая и сильно выражено световое подавление фотосинтеза, экспонированием проб в условиях поверхностного освещения можно не уловить зависимости фотосинтеза от фитопланктона и химических ингредиентов; то же — если пробы с разных глубин различаются по своей потребности в свете. Эти осложнения могут быть уменьшены, если экспонирование проводить в условиях светового насыщения. Кроме того, "световая" поправка K_t может меняться в зависимости от оптических свойств воды и интенсивности поступающей в воду радиации. В связи с этим необходимо иметь серию поправок для различных условий, как это делалось в некоторых работах (Пырина, 1966), и по возможности контролировать их в специальных экспериментах.

В последние годы развивается аналитический способ расчета первичной продукции, базирующийся на использовании основных закономерностей подводного фотосинтеза. Теоретические предпосылки для этого способа даются в работах Таллинга (Talling, 1957 a, b) и Фолленвайдера (Vollenweider, 1965; Vollenweider a. oth., 1969).

В расчетах исходят из следующего общего уравнения:

$$\Sigma P = \int_{t_r}^{t_s} \int_0^{\infty} (P_z \cdot dz) dt, \text{ где} \quad (1)$$

ΣP — первичная продукция под 1 м² за световой день;

P_z — интенсивность фотосинтеза на глубине z в момент времени t ;

t_r и t_s — время восхода и захода солнца; dz — толщина слоя, для которого получен фотосинтез; dt — промежуток времени, в течение которого ведутся измерения.

При равномерном распределении фитопланктона мгновенная продукция фотосинтеза под единицей водной поверхности может быть описана уравнением

$$\int_0^{\infty} P_z dz = \frac{I'_0}{I_k} \frac{P_{\text{макс}}}{\epsilon}, \text{ где} \quad (2)$$

$P_{\text{макс}}$ — максимальная интенсивность фотосинтеза на глубине светового насыщения; I'_0 — интенсивность подповерхностного фотосинтетического активного света; I_k — интенсивность света в момент наступления светового насыщения фотосинтеза (Talling, 1957 a, b); ϵ — коэффициент вертикального ослабления подводного света той же области спектра.

Если в уравнение вводится величина суточного фотосинтеза в максимуме, то оно может быть представлено в более простом виде

$$\Sigma P = \int F(i) \frac{P_{\text{опт}}}{\epsilon}, \text{ где} \quad (3)$$

$P_{\text{опт}}$ — продукция фотосинтеза в максимуме за сутки (в ней суммируются все колебания в течение целого дня, в этом смысле она обозначена как оптимальная); $F(i)$ — функция отношения общей суточной интенсивности подповерхностного света I'_0 к средней величине I_k за целый день.

Расчетный способ кажется наиболее простым, так как параметры, на которых он основан, не требуют проведения трудоемких опытов. Экспериментальным путем устанавливается только величина фотосинтеза в области светового насыщения ($P_{\text{опт}}$). Ее изменения в зависимости от условий освещения на глубинах, которые, в двух предыдущих способах определяются эмпирически, здесь учитываются через функцию $F(i)$ и коэффициент вертикального ослабления света ϵ .

Однако при практическом использовании этого способа возникает немало затруднений, связанных с тем, что в природе условия обычно сложнее, чем теоретически предполагаемые. Недостаточно изучены также адаптационные характеристики фитопланктона, такие, как область светового насыщения фотосинтеза и линейной зависимости его от света и основанная от них величина I_k . Поэтому последнюю трудно выбрать. Правда эмпирически показано (Talling, 1957 a; Vol—

lenweider, 1965), что отношение $\frac{I'_0}{I_k}$ в большинстве случаев колеблется в пределах 2,5–3,0, хотя иногда и в пределах 0–3,5.

Большие осложнения имеются при проведении подводных световых измерений, необходимых для получения ϵ . Без этого коэффициента никакие расчеты невозможны.

Перечисленные затруднения обусловлены в основном сравнительно слабой изученностью зависимостей подводного фотосинтеза от условий освещения, а также еще довольно низким уровнем методики подводных световых измерений, которыми сопровождается большая часть работ по первичной продукции. При условии преодоления их в будущем расчетный способ определения первичной продукции в водоеме по данным о максимальном фотосинтезе и результатам гидрооптических измерений кажется наиболее перспективным.

ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ, КАСАЮЩИЕСЯ ЭКСПЕРИМЕНТОВ С ИЗОЛИРОВАННЫМИ ПРОБАМИ

Несмотря на то, что к настоящему времени в стандартных экспериментах с изолированными пробами фитопланктона получено большое число данных по подводному фотосинтезу, следует признать, что они являются недостаточно полным источником информации о первичной продукции в водоеме. В значительной мере это обусловлено ограничениями, связанными с нарушением состояния окружающей клетки фитопланктона среды при изолировании пробы с ними в небольшом объеме склянок.

Ослабление циркуляции и турбулентции в пробах воды в склянках обычно приводит к оседанию клеток, или, напротив, в случае синезеленых, — к их всплыванию. В результате этого ухудшаются условия питания и освещения.

В процессе экспозиции возможно изменение плотности популяции за счет прироста, разложения или выедания, что особенно вероятно в длительных опытах. Может наблюдаться усиленное развитие водорослей, особенно зеленых, нетипичных для планктона исследуемого водоема. Возможен прирост бактерий, которые влияют на интенсивность деструкции.

За счет фотосинтеза изменяется химический состав водной среды в склянках, например pH, содержание CO_2 , HCO_3' , O_2 . Некоторые биогенные элементы, например Fe, PO_4'' , адсорбируются на стенках сосуда; их содержание может также измениться под влиянием деятельности бактерий.

Насколько существенны все эти проявления, пока не вполне ясно. Поэтому представляется необходимым, в дополнение к стандартным измерениям первичной продукции, более детальное исследование фотосинтеза водорослей в зависимости от их физиологических особенностей — световой адаптации, потребления элементов питания, взаимоотношения с ними других планктонных организмов.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ В НЕИЗОЛИРОВАННЫХ СООБЩЕСТВАХ ФИТОПЛАНКТОНА

Поскольку на интенсивность метаболизма могут влиять условия окружающей среды, измерения, проводимые непосредственно в водоеме, в неизолированных сообществах фитопланктона, кажутся более подходящими для оценки их первичной продукции. Для этого можно использовать учитываемые непосредственно в водоеме такие показатели жизнедеятельности растительного планктона, как суточные колебания содержания кислорода или углекислоты, обусловленные фотосинтезом; убывание в течение определенного времени элементов минерального питания, например фосфора или кремния, вовлекаемых в процессы синтеза органических веществ; прирост биомассы фитопланктона за определенный отрезок времени.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ПО ИЗМЕНЕНИЮ СОДЕРЖАНИЯ В ВОДЕ КИСЛОРОДА

Изменения содержания O_2 и CO_2 , обусловленные суточным ходом фотосинтеза в продуктивных водоемах, обнаруживаются довольно хорошо. Для целей оценки первичной продукции чаще используется кислород. Это обусловлено более простыми и точными методами его анализа, а также возможностью вычислить процентное насыщение относительного воздуха. Примеры таких расчетов можно найти в работах С.В.Бруевича (1936), Г.Г.Винберга (Винберг, Яровицина, 1939; Винберг, 1955, 1960), Таллинга (Talling, 1957, цит. по Vollenweider. a. oth., 1969), Одума (Odum, Hoskin, 1958; Odum, Wilson, 1962, цит. по Vollenweider a. oth., 1969).

В расчетах исходят из того, что прибыль кислорода на единицу площади, установленная по разности его максимальной (перед заходом солнца) и минимальной (на рассвете) концентраций с учетом расходов на газообмен между водой и воздухом, а также на дыхательные процессы, соответствует суточной интенсивности фотосинтеза. Однако при количественной оценке газообмена на границе вода — воздух возникают большие трудности. Интенсивность обмена с атмосферой зависит от степени насыщения кислородом поверхностной воды и от физических условий на границе вода — воздух. Влияние этих условий выражается коэффициентом обмена, установить точную величину которого довольно сложно.

Интенсивность поглощения кислорода на деструктивные процессы в водной толще и на границе вода — дно может быть определено по его убыванию в ночное время с поправкой на обмен с атмосферой. Чтобы избежать последнюю, расчеты лучше производить для условий, когда степень насыщения поверхностной воды кислородом близка к 100%. В этом случае средняя скорость уменьшения содержания кислорода ночью приблизительно равна его положению в столбе воды (Talling, 1957, цит. по Vollenweider a. oth., 1969).

Применимость метода лимитируется эффектом горизонтального и вертикального перемещения водных масс. Кроме того, сравнительно низкая точность определения изменений содержания кислорода делает его неприменимым в малопродуктивных водах.

Эти ограничения существенно снижают значение основного преимущества метода — возможность избежать искусственного изолирования воды и учесть процессы жизнедеятельности как планктонных, так и донных организмов.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ПО УБЫВАНИЮ БИОГЕННЫХ ЭЛЕМЕНТОВ

Убывание биогенных элементов в процессе минерального питания растительного планктона бывает трудно оценить количественно из-за их быстрой регенерации, а также поступления со стоком и из донных отложений. Особенно это относится к фосфатам, которые, кроме того, могут адсорбироваться растительной клеткой. Более надежно соотношение между продукцией диатомовых и убылью кремния. Последняя часто бывает значительной в период массового развития этих водорослей и в меньшей степени зависит от скорости круговорота кремния в водоеме. Пример такой оценки продукции диатомовых приводится в работе Ланда с соавторами (Lund Mackereth, Mortimer, 1963, цит. по Vollenweider a. oth., 1969).

Существенным ограничением применимости этого способа определения продукции фитопланктона является сравнительно малая чувствительность, а также капризность методов оценки биогенных элементов. Кроме того, их потребление не имеет непосредственного отношения к фотосинтезу и не имеет, поэтому оценка по ним первичной продукции может быть лишь приблизительной.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ ПО ИЗМЕНЕНИЮ БИОМАССЫ ФИТОПЛАНКТОНА

Принципиально возможно определить первичную продукцию фитопланктона по данным об изменении его биомассы в водоеме, подобно тому, как это принято при изучении сообществ высших растений. Первичная продукция, учтенная таким образом, могла бы быть приравнена к минимальной чистой продукции фитопланктона. Однако прирост биомассы в сообществах фитопланктона учесть гораздо труднее. Из-за больших потерь на выедание, оседание, перенос течением даже минимальная величина чистой продукции оказывается сильно заниженной. Кроме того, чтобы результаты были сравнимы с полученными более прямыми методами, биомасса должна выражаться в сухом весе и в углероде. Это требует дополнительных расчетов и применения связанных с ними коэффициентов перехода. Совершенно очевидно, насколько проблематичны получаемые таким путем величины. Поэтому, несмотря на то, что имеется много данных о сезонной динамике биомассы фитопланктона, мало кто на их основе пытался подойти к оценке первичной продукции.

Для того чтобы определить первичную продукцию по изменению биомассы фитопланктона, необходимо: собирать пробы не реже чем один раз в неделю; следить, чтобы горизонтальное распределение фитопланктона было равномерным и не подвергалось воздействию ветра и течений; учитывать возможное влияние вертикального перемещения фитопланктона; учитывать потери за счет выедания и оседания клеток.

Чтобы избежать некоторые из этих трудностей, рекомендуется об изменении биомассы судить по данным усредненной (интегрированной) пробы для всего столба воды (или его наиболее перемешиваемой части), а также для нескольких станций данного участка. Можно наблюдения за изменениями биомассы фитопланктона дополнить опытами по учету его оседания с помощью специальных сосудов, подвешиваемых над дном или под трофогенным слоем, как это рекомендует Фолленвайдер (Vollenweider a. oth., 1969). Таким путем довольно точно можно учесть оседание диатомовых и зеленых водорослей. Проблема выедания фитопланктона применительно к его первичной продукции обсуждается Науверком (Nauwerck, 1963).

Для расчетов первичной продукции по изменению биомассы фитопланктона может быть использовано следующее общее уравнение (Vollenweider a. oth., 1969):

$$\frac{\Delta B}{\Delta t} = B (p - r - g - s), \text{ где}$$

B — биомасса; t — время; p , r , g , s — коэффициенты продукции, дыхания, выедания и потерь на оседание.

Более точно это уравнение решается по данным, полученным за короткий период времени.

Примеры расчетов скорости прироста некоторых массовых видов фитопланктона (*Asterionella*, *Fragilaria*, *Tabellaria*, *Melosira*) по изменению биомассы, правда без внимания к их первичной продукции, имеются в работах Ланда (Lund, 1949, 1950, 1954) и аллинга (Talling, 1955). Проблема в целом обсуждается Райли (Riley, Stommel, Bumpus, 1949, цит. по Vollenweider a. oth., 1969).

Несмотря на все свои слабые стороны, эта методика в сочетании с другими, более прямыми определениями может быть очень полезной для получения дополнительной информации и более глубокого понимания динамики первичной продукции фитопланктона.

К такому же заключению приводит анализ и двух других рассмотренных способов определения первичной продукции в неизолированных сообществах фитопланктона. Они все не могут рекомендоваться для массовых работ, но были бы желательны в специальных исследованиях, направленных на изучение закономерностей образования в водоеме первичного органического вещества и его дальнейшего преобразования.

Литература

- Биславская С.С., Трубецкова О.М. 1964. Практикум по физиологии растений. М., Изд-во МГУ.
- Бруевич С.В. 1936. Определение продукции органического вещества в море. В сборнике "Академику Вернадскому к 50-летию научной деятельности". М., Изд-во АН СССР.
- Викберг Г.Г. 1934. Опыт изучения фотосинтеза и дыхания в водной массе озера. К вопросу о балансе органического вещества. Сообщ. 1. - Труды Лимнол. ст. в Косино, т. 18.
- Викберг Г.Г. 1955. Значение фотосинтеза для обогащения воды кислородом при самоочищении загрязненных вод. - Труды Всес. гидробиол. о-ва, т. 6.
- Викберг Г. Г. 1960. Первичная продукция водоемов. Минск, Изд-во АН БССР.
- Викберг Г.Г., Иванова А.И. 1935. Опыт изучения фотосинтеза и дыхания в водной массе озера. К вопросу о балансе органического вещества. Сообщ. 2. - Труды Лимнол. ст. в Косино, т. 20.
- Викберг Г.Г., Кабанова Ю.Г., Кобленц-Мишке О.И., Хмелева Н.И. 1960. Методическое пособие по определению первичной продукции органического вещества в водоемах радиоуглеродным методом. Минск.
- Викберг Г.Г., Яровицина Л.И. 1939. Суточные колебания количества растворенного кислорода как метод измерения величины первичной продукции водоемов. - Труды Лимнол. ст. в Косино, т. 22.
- Кузнецов С.И., Романенко В.И. 1963. Микробиологическое изучение внутренних водоемов (лабораторное руководство). Л., Изд-во АН СССР.
- Пырина И.Л. 1966. Первичная продукция фитопланктона в Иваньковском, Рыбинском и Куйбышевском водохранилищах в зависимости от некоторых факторов. - Труды ИБВВ, вып. 13 (16). "Продуцирование и круговорот органического вещества во внутренних водоемах".
- Романенко В.И. 1967. Сравнение кислородного и радиоуглеродного методов определения интенсивности фотосинтеза фитопланктона. - Труды ИБВВ, вып. 15 (18). "Микрофлора, фитопланктон и высшая растительность внутренних водоемов".
- Романенко В.И., Кузнецов С.И. 1974. Экология микроорганизмов пресных водоемов. Л., "Наука".
- Сорокин Ю.И. 1956. О применении радиоуглерода для изучения первичной продукции водоемов. - Труды Всес. гидробиол. о-ва, т. 7.
- Findenegg I. 1966. Die Bedeutung kurzweiliger Strahlung für die planktische Primärproduktion in Seen. - Verh. Int. Verein. Limnol., Bd. 16.
- Fogg G.E. 1963. The role of algae in organic production in aquatic environments. - Brit. Phys. Bull., v. 2.
- Gessner F. 1959. Hydrobotanik. Bd. II. Stoffhaushalt VEB Deutscher Verlag. Berlin.
- Gessner F. 1960. Die Photosynthese des Phytoplanktons. - In Handbuch der Pflanzenphysiologie (ed. by W. Ruhland), Bd. 5 (2).
- Goldman G.R. 1962. A method of studying nutrient limiting factors in situ, in water columns isolated by polyethylene film. - Limnol. and Oceanogr., v. 7.
- Ichimura S., Saijo V. 1958. On the application of C-14 method measuring organic matter production in the lake. - Bot. Mag. Tokyo, v. 71.
- Jitts H.R. 1963: The simulated in situ measurement of oceanic primary production. - Austr. J. mar. Freshwat. Res., v. 14 (2).
- Lund J.W.G. 1949. Studies on *Asterionella formosa* Hass. I. The origin and nature of the cells producing seasonal maxima. - J. Ecol., v. 37.
- Lund J.W.G. 1950. Studies on *Asterionella formosa* Hass. II. Nutrient depletion and the spring maximum. - J. Ecol., v. 38.
- Lund J.W.G. 1954. The seasonal cycle of the plankton diatom *Melosira italica* subsp. *subarctica* O. Müll. - J. Ecol., v. 42.
- Lund J.W.G. 1972. Preliminary observations on the use of large experimental tubes in lakes. - Verh. Internat. Verein. Limnol., v. 18.

- Lund J.W.G., Talling J.F.* 1957. Botanical limnological methods with special reference to the algae. – *Bot. Rev.*, v. 23.
- McAllister C.D., Shah N., Strickland J.D.H.* 1964. Marine phytoplankton photosynthesis as a function of light intensity: a comparison of methods. – *J. Fish. Res. Bd. Canada*, v. 21.
- Nauwerck A.* 1963. Die Beziehungen zwischen Zooplankton und Phytoplankton im See Erken. – *Symb. Bot. Upsal.*, Bd. 17 (5).
- Ohle W.* 1958. Diurnal production and destruction rates of phytoplankton in lakes. – *Rapp. Cons. Explor. Mer.*, v. 144.
- Steemann Nielsen E.* 1952. The use of radioactive carbon (C-14) for measuring organic production in the sea. – *J. Cons. Int. Explor. Mer.*, v. 18.
- Steeman Nielsen E.* 1963. Productivity, definition and measurement. – In "The Sea" v. 2. (ed. by M.N.Hill). N.Y., Interscience.
- Steeman Nielsen E., Hansen V.K.* 1959. Measurements with the C-14 technique of the respiration rates in natural populations of phytoplankton. – *Deep-Sea Res.*, v. 5.
- Stepanek M., Zelinka M.D.* 1961. Limnological study of the reservoir Sedlice near Zeliv. XVII. "The development of phytonannoplankton in sillonbags" *Sbornik vys. školy chem. – technol.* v. Praze, č. 5.
- Strickland J.D.H.* 1960. Measuring the production of marine phytoplankton. – *Bull. Fish. Res. Bd. Canada*, v. 122.
- Strickland J.D.H., Parsons T.R.* 1968. A practical handbook of seawater analysis. – *Bull. Fish. Res. Bd. Canada*, v. 167.
- Talling J.F.* 1955. The light relations of phytoplankton populations. – *Verh. Intern. Verein. Limnol.*, v. 12.
- Talling J.F.* 1957a. The phytoplankton population as a compound photosynthetic system. – *New Phytol.*, v. 56.
- Talling J.F.* 1957b. Photosynthetic characteristics of some freshwater plankton diatoms in relation to underwater radiation. – *New Phytol.*, v. 56.
- Talling J.F.* 1960. Comparative laboratory and field studies of photosynthesis by a marine planktonic diatom. – *Limnol. and Oceanogr.*, v. 5.
- Talling J.F.* 1965. The photosynthetic activity of phytoplankton in East African lakes. – *Intern. Rev. ges. Hydrobiol.*, v. 50.
- Talling J.F.* 1973. The application of some electrochemical methods to the measurement of photosynthesis and respiration in fresh waters. – *Freshwat. Biol.*, v. 3.
- Vollenweider R.A.* 1965. Calculation models of photosynthesis depth curves and some implications regarding day rate estimates in primary production measurements. – *Mem. Ist. Ital. Hidrobiol. (Suppl.)*, v. 18.
- Vollenweider R.A., Nauwerck A.* 1961. Some observations on the C-14 method for measuring primary production. – *Verh. int. Verein. Limnol.*, v. 14.
- Vollenweider R.A., Talling J.F., Westlake D.F.* 1969. A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments. – *IBP Handbook*, N 12. Oxford.
- Yentsch C.S.* 1963. Primary production. – *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, v. 1.

ФИТОБЕНТОС

МИКРОФИТОБЕНТОС

ВВОДНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Методы учета планктонных организмов разрабатываются более интенсивно, чем методы учета донных, что связано со значительными трудностями, возникающими при отделении населения дна от субстрата, на котором или в котором это население обитает. Применительно к животному населению дна водоемов эти трудности в основном преодолены, за исключением самых мелких и самых крупных его обитателей. Отсутствие удовлетворительных методов учета организмов, населяющих твердые плотные субстраты (камни, сваи и т.п.), компенсируется широким внедрением метода "пластинок обрастаний". Несмотря на ряд присущих этому методу недостатков, он является основным и при учете фитообрастаний.

Гораздо слабее разработаны методы учета водорослей, обитающих в грунтах водоемов (микрофитобентоса). Обзоры методов учета микрофитобентоса в отечественной литературе, по-видимому, отсутствуют. В работах, содержащих сведения о количественном развитии микрофитобентоса, методы сбора и обработки материалов, как правило, излагаются очень поверхностно. В ряде работ данные о примененной методике вообще отсутствуют. Все это свидетельствует о настоятельной необходимости критического рассмотрения применяемых методов учета донной альгофлоры с целью их усовершенствования и стандартизации. Однако для выполнения этой задачи необходимы достаточно трудоемкие исследования достоверности существующих методов учета микрофитобентоса с анализом возможных погрешностей, возникающих при их применении. Разработка унифицированных методов исследования микрофитобентоса во многом — задача будущего. Поэтому рекомендуемые в данном сообщении методы его учета не могут считаться вполне совершенными.

Термин "микрофитобентос" довольно широко распространен в современной гидробиологической литературе. Однако его толкование разными исследователями неоднозначно. Некоторыми термин микрофитобентос используется применительно к сообществам как обитателей дна водоема, так и различных предметов, погруженных в водную толщу, в том числе к обрастаниям высшей водной растительности. Ряд авторов использует термин фитобентос, включая в него как микроско-

пические одноклеточные водоросли донных отложений и перифитона, так и макроскопические скопления нитчаток. Подобное расширение содержания понятия "бентос" вряд ли оправдано в настоящее время, так как накоплено довольно много фактов, свидетельствующих об отчетливой экологической и флористической обособленности сообществ водорослей бентоса, перифитона и микроскопических скоплений нитчаток (типа)¹. Несмотря на то, что между этими растительными группировками порой бывает трудно провести четкие границы, необходима их дифференциация, обусловливаемая еще и необходимостью применения для каждой из них своих методов изучения. Так, метод пластинок обрастаний неприменим для изучения микрофитобентоса, а распределение скоплений нитчаток в водоеме вряд ли имеет смысл устанавливать с помощью стратометра.

Термином микрофитобентос по смыслу этого слова следует обозначать сообщества микроскопических водорослей, обитающих на или в толще подвижных грунтов — песчаных, илистых, торфянистых и т.п. Ряд бентосных многоклеточных водорослей (некоторые зеленые, бурые и багрянки) в силу своих макроскопических размеров должен быть отнесен к макрофитобентосу. Но и некоторые микроскопические водоросли на дне водоемов образуют крупные колонии размером до нескольких сантиметров (например, ряд видов *Nostoc*). Еще более обычную картину в прибрежье водоемов представляют скопления на дне нитчатых колониальных водорослей (войлок, подушки и т.п.). Крупные колонии и скопления водорослей на дне водоемов, по-видимому, логично отнести к мезофитобентосу. Установить точную границу между микро- и мезофитобентосом довольно трудно; исходя из практических соображений, она должна лежать где-то около 2–5 мм. Площадь обычно применяемых трубчатых дночерпателей или стратометров достаточная для учета микрофитобентоса, но слишком мала для мезофитобентоса.

МЕТОДЫ ОТБОРА ПРОБ

Общие принципы размещения точек отбора проб рассмотрены в руководстве В.И. Жадина (1960). Отметим лишь, что основное внимание при этом должно быть уделено прибрежью водоема в пределах эвфотической зоны, которая, как известно, практически ограничивается глубиной видимости белого диска $\times 2,5-3,0$. За пределами эвфотической зоны микрофитобентос состоит преимущественно из водорослей, опустившихся из водной толщи, а также способных к гетеротрофному усвоению энергии.

¹ Раунд (Round, 1964) предлагает выделить скопления неприкрепленных нитчатых водорослей, не соприкасающихся или соприкасающихся частично с поверхностью дна или возвышающихся над ним предметов, в особую ассоциацию — метафитон.

Единая общепринятая методика количественного учета микрофитобентоса отсутствует. Для отбора проб разными исследователями использовались разные орудия лова. Некоторые исследователи с этой целью применяли различного рода приспособления для всасывания верхних слоев грунта.

Значительно более точные данные могут быть получены отбором неповрежденной колонки грунта. Иногда это достигалось при использовании в качестве орудия лова трубок из прозрачных материалов. Однако этот метод может быть применен лишь на сравнительно неглубоких участках водоемов.

В настоящее время для отбора проб на глубине до 4–5 м обычно используются штанговые трубчатые дночерпатели различной конструкции. Среди отечественных гидробиологов первая попытка применения прибора такого типа для исследования микрофитобентоса, по-видимому, была предпринята Н.В. Кордэ (1950). Однако в использованном ею приборе оригинальной конструкции отсутствуют приспособления, препятствующие вымыванию грунта. Для отбора неповрежденной колонки грунта в прибрежье современными гидробиологами обычно используются штанговые трубчатые дночерпатели Ф.Д. Мордухай–Болтовского (1958) и К.С. Владимировой (1961). Описание трубчатого дночерпателя Мордухай–Болтовского дано в разделе, посвященном методам учета зообентоса.

По сравнению с другими штанговыми дночерпателями этот прибор обладает рядом преимуществ. Благодаря откидывающейся в сторону после подъема прибора на поверхность штанге с его помощью можно без особых затруднений отбирать пробы на глубине до 5 м. После отведения штанги в сторону вся поверхность колонки грунта остается открытой, что дает возможность беспрепятственно извлекать ее верхнюю часть.

Для отбора проб микрофитобентоса на более глубоких участках водоема обычно используются микробентометры В.В. Гурвича и Я.Я. Цееба (1958), В.С. Травялко и Л.В. Евдокимовой (1968), а также стратометр С–1. Наибольшими преимуществами, на наш взгляд, обладает последний прибор. Его описание дано в разделе, посвященном мейозообентосу. Микробентометр Гурвича – Цееба громоздок и неудобен при работе с лодки. При отборе проб этим прибором на песчаных грунтах и мягких илах часто происходит вымывание колонки. При подъеме микробентометра Гурвича – Цееба он принимает наклонное положение, что может вызвать размучивание ила. Общим для микробентометров недостатком является непрозрачность трубки прибора, что препятствует визуальной оценке высоты и степени сохранности колонки грунта. Микробентометры снабжены свинчивающейся трубкой, резьба которой подвержена коррозии и забивается частичками грунта. Стратометр С–1 свободен от указанных недостатков, так как снабжен трубкой из органического стекла со штыковым затвором. Благодаря плотно прижимаемой пружиной резиновой прокладке прибор идеально герметичен, что дает возможность отбирать пробы на разных грунтах, за исключением наиболее крупнозернистого песка и жидкого ила.

Таким образом, наиболее удобными для отбора проб микрофитобентоса приборами из числа применяющихся отечественными гидробиологами нам представляются при отборе проб в прибрежье штанговый трубчатый дночерпатель Ф.Д.Мордухай-Болтовского, а на глубине свыше 4–5 м – стратометр С–1

Оценка обилия микрофитобентоса в различных биотопах, полученная на основе применяющихся методов, всегда в той или иной степени приближительна. Наиболее вероятными причинами погрешностей, связанных с отбором проб существующими приборами, нам кажутся следующие: 1) пятнистое распределение микрофитобентоса; 2) взмучивание наилка при погружении прибора в грунт и его подъеме на поверхность; 3) попадание в пробу планктонных водорослей; 4) "закапывание" водорослей в толщу грунта.

Пятнистость в распределении донных организмов наблюдалась рядом исследователей и, по-видимому, является общим правилом. Она отмечена и для микрофитобентоса (Кордэ, 1950; Duthie, 1965, и др.). Очевидно, единственным средством уменьшения ее влияния на получаемые данные является увеличение числа повторностей при отборе проб. До тех пор, пока не проведены специальные исследования этого вопроса, при отборе проб микрофитобентоса, по аналогии с отбором проб зообентоса, можно рекомендовать двух-, пятикратную повторность.

При погружении прибора в толщу грунта и его подъеме на поверхность может происходить взмучивание наилка. В этом случае сливание придонной воды повлечет потерю части донных водорослей. Поскольку удельная плотность бентосных и планктонных водорослей различается нерезко, отстаивание пробы может привести к осаждению на грунт фитопланктона. Поэтому единственное средство для снижения потерь микрофитобентоса в случае необходимости сливания надколоночной воды – уменьшение взмучивания наилка. В связи с этим следует избегать слишком быстрого опускания прибора для снижения воздействия на наилок гидродинамической волны, образующейся впереди быстро движущегося тела. Конструкция прибора должна обеспечивать свободное прохождение воды сквозь погружаемую вил трубку. Последняя должна быть неподвижно зафиксирована после подъема прибора на поверхность.

При учете обилия в микрофитобентосе планктонных видов значительное влияние на результаты подсчета может оказать присутствие фитопланктона в надколоночной воде. Очевидно, что завышение обилия планктонных видов водорослей в микрофитобентосе (A) пропорционально толщине попавшего в пробу придонного слоя воды (h) и обилию фитопланктона (b) в нем.

$$A = h b \quad (1)$$

Толщину захваченного слоя придонной воды при известном объеме (v) последней можно определить из соотношения

$$h = \frac{v}{S}, \quad (2)$$

где S — площадь, облавливаемая прибором. При высоте захваченного придонного слоя 10 см и биомассе фитопланктона у дна порядка 10 г/м^3 $A = 1 \text{ г/м}^2$. При той же биомассе фитопланктона, объеме захваченной придонной воды 100 мл и при площади прибора, равной 10 см^2 , величина A также будет равна 1 г/м^2 .

Вертикальное распределение донных водорослей в толще грунта изучено недостаточно. Способность подвижных водорослей активно мигрировать в ней отмечалась рядом авторов, проводивших свои исследования преимущественно в приливно-отливной зоне морских водоемов. Однако вопрос о том, на какую глубину в толщу грунта способны активно проникать подвижные водоросли, почти совсем не изучен.

По данным Д.Н. Засухина с соавторами (1927), слой песка толщиной 1 см почти не пропускает света. Слой песка толщиной 3 мм задерживает 99 % падающей солнечной радиации (Taylor, Palmer, 1963). Еще большего ослабления освещенности можно ожидать в грунтах с меньшим размером частиц и большей заиленностью.

В связи с тем, что большинство водорослей микрофитобентоса в норме является автотрофами, можно предполагать, что основная масса жизнеспособных водорослей концентрируется в верхнем слое грунта толщиной несколько миллиметров. Присутствие водорослей на большей глубине может быть связано с перераспределением грунтов под воздействием волновой активности, течений и деятельности животного населения. При этом, по крайней мере водоросли, не обладающие подвижностью, оказываясь в толще грунта, надолго или навсегда выключаются из процессов продуцирования органического вещества. Поэтому для оценки потенциальной первичной продуктивности водоемов на основе учета обилия водорослей можно ограничивать его верхним слоем грунта толщиной несколько миллиметров на малоподвижных, заиленных грунтах и 1–2 см слоем на песчаных грунтах.

На основе изложенного выше можно предложить следующую схему отбора проб.

При отборе проб должны быть соблюдены условия, предотвращающие взмучивание наилка. После подъема стратометра или дночерпателя на поверхность нижний конец трубки прибора вставляется в предварительно намеченную вмятину в пластине из пенопласта или затыкается пробкой. После визуального контроля за сохранностью колонки грунта избыточная надколоночная вода в тех случаях, когда проводится учет обилия не только бентосных, но и планктонных видов, может быть удалена.

Однако для предотвращения потерь микрофитобентоса придонный слой воды толщиной не менее 5 см должен быть оставлен. В тех случаях, когда основное внимание уделяется учету бентосных видов водорослей, а также при слабом развитии фитопланктона, удаления надколоночной воды следует избегать. Удаление избытка придонной воды следует производить с помощью груши, снабженной стеклянной трубкой с загнутым вверх концом.

Поскольку основную массу микрофитобентоса составляют неприкрепленные формы водорослей¹ с удельной плотностью, близкой 1, микрофитобентос отделяют от колонки грунта взмучиванием ее верхней части. Взмучиванию следует подвергать верхний 1,5–2,0 см колонки при взятии проб на песчаных грунтах. С увеличением глубины взятия пробы и заиленности грунтов толщину взмучиваемого слоя следует сокращать до нескольких миллиметров на тонких илах. Сразу же после взмучивания верхнего слоя грунта производится сливание или отсасывание взвеси.

Пробы фиксируют формалином. При использовании 40%-ного формалина его объем должен составлять десятую часть объема пробы. В этом случае его концентрация в пробе будет около 4%.

ОБРАБОТКА ПРОБ

Методы изучения видового состава водорослей рассмотрены в руководстве М.М. Голлербаха и В.И. Полянского (1951). Не останавливаясь на них, отметим, что створки диатомей, обычно наиболее флористически разнообразной группы микрофитобентоса, могут длительно сохраняться в грунтах, переноситься водными токами и переотлагаться. Поэтому при характеристике видового состава микрофитобентоса определенного участка водоема данные, полученные на основе просмотра постоянных препаратов, приготовленных методом сухого и мокрого сжигания, должны подвергаться коррекции. Для этого просмотр препаратов, приготовленных методом сжигания, должен сочетаться с просмотром мокрых или подсушенных препаратов.

Для облегчения последующих расчетов пробы микрофитобентоса должны быть приведены к округленным объемам (250, 500, 750 или 1000 мл). С этой целью к ним добавляется 4%-ный раствор формалина.

Наиболее рациональна следующая схема обработки материалов. Перед количественной обработкой пробы просматривается ее препарат, приготовленный методом сжигания. Предварительный просмотр препарата позволяет более точно установить видовой состав диатомовых при последующем подсчете клеток. В свою очередь, просмотр материала в камере вносит коррективы в данные, полученные на основе просмотра постоянного препарата, по крайней мере в отношении наиболее массовых видов, так как нередко виды, в массе отмечаемые при просмотре препарата, представлены в основном пустыми створками.

Для подсчета водорослей используются счетные камеры различного типа (Гусева, 1956, 1959). Для учета микрофитобентоса наиболее

¹ Некоторые авторы (Grontved, 1960; Round, 1964; Бондарчук, 1970) отмечают значительное количество мелких, прикрепленных к частицам грунта водорослей, предлагая выделить их в особую ассоциацию. Однако учесть обилие этих водорослей при применении обычных методов подсчета практически невозможно.

удобны камеры объемом 0,01; 0,05 и 0,1 мл. В зависимости от количества взвесей и обилия водорослей в пробе используется камера того или иного объема.

Размеры клеток и колоний микрофитобентоса варьируют в широких пределах. Крупные клетки и колонии водорослей, как правило, отмечаются в камерах объемом 0,01–0,1 мл в недостаточном для достоверного определения их численности количестве. Однако они могут составлять значительную долю общей биомассы микрофитобентоса. В связи с этим после подсчета наиболее часто встречающихся в камере видов дополнительно просматривается часть пробы. Для этого 1–2 мл пробы с помощью пипетки разливается на несколько предметных стекол, накрывается покровными и полностью просматривается при малом увеличении ($\times 100$ – 150) микроскопа. При этом учитываются лишь крупные клетки и колонии водорослей.

Методы оценки достоверности определения численности клеток в пробе рассматриваются рядом авторов (Вельдрё, 1963; Виленкин, 1969; Крылов, 1969).

Очевидно, точность подсчета клеток возрастает пропорционально объему просмотренной части пробы и числу отмеченных в ней клеток. Для определения объема части пробы, необходимого для подсчета клеток с заданной степенью точности, можно воспользоваться соотношениями, предлагаемыми Ю.А. Урманцевым (1967). Для этого просматриваются 25–30 полей счетной камеры. Результаты подсчета клеток в каждом поле регистрируются отдельно. Число полей камеры, которые необходимо просматривать для достижения заданной точности подсчета клеток определенного вида или общей численности микрофитобентоса (например, с точностью ± 25 клеток и т.д.), рассчитывают из соотношения

$$n \geq \frac{U_p^2 s^2}{\omega}, \quad (3)$$

где U_p – величина, задающая ширину доверительного интервала при числе степеней свободы f и уровне значимости P ; s – несмещенная оценка стандартного отклонения; ω – точность, задаваемая при подсчете.

В тех случаях, когда задаются не "абсолютной", а относительной точностью подсчета клеток (ϵ), число полей камеры (n), которые необходимо просматривать, рассчитывается из соотношения

$$n \geq \frac{U_p^2 v}{\epsilon^2}, \quad (4)$$

где v – коэффициент вариации; ϵ – требуемая точность подсчета в процентах (Урманцев, 1967).

Биомасса микрофитобентоса, как и биомасса фитопланктона, рассчитывается так называемыми объемным методом (см. раздел, посвященный методам учета фитопланктона).

Для облегчения сопоставления получаемых различными авторами данных по численности и биомассе микрофитобентоса их следует пересчитывать на 1 м^2 поверхности дна водоемов.

Расчет численности производится по формуле

$$N = \frac{nV}{vs} \quad (5)$$

где N — численность вида на 1 м^2 ; n — количество клеток, отмеченных при просмотре части пробы объемом v ; V — объем всей пробы; s — площадь захвата орудия лова в 1 м^2 .

Биомасса находится из соотношения

$$B = \frac{Nu}{10^9}, \quad (6)$$

где B — биомасса вида в $\text{мг}/\text{м}^2$; N — численность этого вида в персчете на 1 м^2 ; u — объем (мк^3) геометрического тела, к которому приравнивается вид.

Общая численность и биомасса микрофитобентоса рассчитываются суммированием численности и биомассы отдельных видов.

Литература

- Бондарчук Л.Л. 1970. Бентосные диатомеи Кандалакшского залива Белого моря. Автореф. канд. дис. М.
- Вельдре С.Р. 1963. Статистическая проверка счетного метода количественного анализа планктонных проб. — В кн. "Применение математических методов в биологии", № 2. Л.
- Виленкин Б.Я. 1969. О применении статистических методов в планктологии. — В кн.: Киселев А.И. Планктон морей и континентальных водоемов, т. 1.
- Владимирова К.С. 1961. Удоскаленный прилад для сбора проб фитомикробентосу. — Укр. бот. журн., т. 18, № 2.
- Голлербах М.М., Полянский В.Ч. 1951. Пресноводные водоросли и их значение. — Определитель пресноводных водорослей СССР, т. 1. М.
- Гурвич В.В., Цеев Я.Я. 1958. Микробентометр для взятия килькисних проб микробентосу. — Докл. АН УССР, т. 10.
- Гусева К.А. 1956. Методы эколого-физиологического исследования водорослей. — Жизнь пресных вод СССР, т. IV, ч. I. М.—Л.
- Гусева К.А. 1959. К методике учета фитопланктона. — Труды Ин-та биологии водохранилищ, вып. 2 (5).
- Жадин В.Ч. 1960. Методы гидробиологического исследования. М., "Высшая школа".
- Засухин Д.П., Кабанов Н.М., Неизвестнова Е.С. 1927. К изучению микроскопического населения наносных песков в русле р. Оки. — Русский гидробиол. журн., т. VI, № 3–5.
- Кордэ Н.В. 1950. О зависимости между микробентосом и пеламопланктоном. — Труды Биол. ст. "Борок", вып. 1.
- Крылов В.В. 1969. О точности результатов, получаемых при обработке пробы. — Зоол. журн., т. 47, № 2.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. 1958. Усовершенствованная система трубчатого дночерпателя. — Бюлл. Ин-та биол. водохранилищ, № 1.

- Травялко В.С., Евдокимова Л.В.* 1968. Микробентометр МБ-ТЕ. — Гидробиол. журн., т. 4, № 1.
- Урманцев Ю.А.* 1967. О статистической сущности биологических объектов. 1. Основные приемы биометрии. — Физиология растений, т. 14, № 2.
- Duthie H.C.* 1965. A study of distribution and periodicity of some algae in a bog pool. — J.Ecol., v. 53.
- Grontved J.* 1960. On the productivity of microbenthos and phytoplankton in some Danish fiords. — Medd. Dan. Dish. og Havundersøg, N 5, 3.
- Round F.E.* 1964. The ecology of the benthic algae. — In "Algae and Man" . N-Y.
- Taylor W.R., Palmer J.D.* 1963. The relationship between light and photosynthesis in intertidal benthic diatoms. — Biol. Bull., v. 125.

ВЫСШАЯ ВОДНАЯ РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

Высшая растительность представляет собой совокупность фитоценозов или сообществ прибрежно-водных растений, называемых обычно макрофитами. К макрофитам мы относим как высшие растения (цветковые, папоротники, хвощи и мхи), так и харовые водоросли, которые по характеру роста и методам исследования примыкают к высшим растениям. Сообщества макрофитов как один из компонентов пресноводного биогеоценоза вносят свою долю участия в круговорот веществ и энергии в водоеме и создают особую среду для его обитателей, поэтому исследования водной растительности следует считать необходимым звеном в комплексном изучении водоемов. Аспекты ее исследования весьма разнообразны, но могут быть сведены к следующим основным задачам: 1) выявление роли фитоценоза в накоплении первичной продукции, 2) выявление характера и степени взаимодействия растительности и других элементов водоема, 3) выявление роли растительности в динамике всего водного биогеоценоза, 4) определение влияния человека на растительность с целью повышения общей продуктивности водоема.

Методика исследования высшей водной растительности изложена кратко в некоторых сводках ("Программы для ботанико-географических исследований", 1910; Лепилова, 1934; Жадин, 1960, и др.), а подробнее в специальных работах В.М. Катанской (1939, 1956, 1971).

Поскольку водная растительность является объектом геоботаники, в какой-то мере для ее исследования могут быть использованы и методические пособия по геоботанике, особенно последняя сводка — "Полевая геоботаника" (1959, 1960, 1964, 1972).

ВИДОВОЙ СОСТАВ И СТРУКТУРА ФИТОЦЕНОЗА

Изучение прибрежно-водного, как и любого фитоценоза, начинается с установления видового состава. Для водных сообществ это бывает подчас затруднительно, так как некоторые растения типа *Isoëtes*, мхи и харовые водоросли бывают погружены на значительную глубину. В таких случаях их приходится вытаскивать со дна или руками, или специальными орудиями (грабли, драги, скребки и др.). При твердом грунте весьма перспективно применение легкого водолазного снаряжения, с помощью которого можно обследовать за 1 час до 2000 м² (Распопов, 1962).

В зоне временного затопления водохранилищ, помимо полностью развитых растений, имеются нередко виды, представленные только ювенильными формами, а также захороненными в почве семенами, корневищами и клубнями. Полная инвентаризация этих "скрытых возможностей" ценоза может быть проведена только специальными исследованиями, включающими выемку монолитов грунта и отмывку всех подземных органов и семян. Определения семян из литорали водохранилищ (Овеснов, 1963) показали, сколь велики их запасы в грунте литорали.

Качественная характеристика фитоценоза состоит из полного списка видов с указанием их фенологической фазы, а иногда еще и жизненности. Определение этих показателей имеет значение для экологического анализа видов и соответствует таковому для наземных растений (Быков, 1967).

Количественная характеристика сообщества разделяется на две группы методов: глазомерные и точные, которые позволяют установить в сообществе соотношение отдельных видов. При этом выделяются доминанты и содоминанты — виды господствующие или согосподствующие по числу побегов или по массе. Доминанты, которые обуславливают особенности данного ценоза, называются эдификаторами (Шенников, 1964).

Методы получения характеристики фитоценоза подробно изложены в "Полевой геоботанике", т. III (1964), но применительно к водной растительности некоторые из них неприемлемы или имеют свою специфику. Так, например, истинное покрытие, т.е. покрытие почвы основаниями побегов, для макрофитов зачастую определить невозможно, так как основания побегов находятся под водой. Не всегда удается определить и проективное покрытие, так как для этого необходимо смотреть на заросли сверху, а высота тростника и других воздушно-водных растений часто значительно превышает человеческий рост. Определяя проективное покрытие по ярусам, можно иногда говорить о перекрытии, так как сумма проективного покрытия по ярусам бывает иногда гораздо более 100 %.

Встречаемость ($R\%$) — степень вероятности найти тот или иной вид на любой маленькой площадке в данном ценозе (Шенников, 1964). Для ее определения в наземных условиях берутся 25–50 и более площадок от $1/10$ до 10 м^2 в случае очень разреженной растительности. На площадках, отграниченных проволочным кольцом или "радиусом", отмечаются все виды, после чего вычисляется коэффициент встречаемости. Этот метод, однако, далеко не всегда применим для исследования прибрежно-водной растительности. Для учета встречаемости и проективного покрытия водных растений В.М. Машатиной (Катанской) (1936) был предложен специальный прибор, который позволяет произвести подсчет растений на определенной площади и зарисовать расположение их частей на поверхности воды и у дна. По зарисовкам можно в дальнейшем вычислить процент покрытия растениями площади, т.е. проективное покрытие.

Более объективными методами являются, конечно, точные методы: измерение высоты побегов, подсчет их числа и весовой метод. Подсчет числа побегов или учет густоты стояния проволочится на определенной площади, большей частью на 1 м^2 или на $1/4\text{ м}^2$. Высота побегов также измеряется на определенной площадке для 20–50 побегов, после чего вычисляется средняя высота. Наиболее ценен с точки зрения биогеоценологии весовой метод (определение биомассы), который будет рассмотрен особо в следующем разделе.

Очень важно установить соотношение между массой, проективным покрытием и высотой, что дает возможность косвенно определять био-

массу. Разработка методов косвенного определения фитомассы имеет особое значение для высоких труднодоступных зарослей, например тростника, так как взятие укосов в них бывает весьма трудным. В связи с этим возникает вопрос о разработке проективно-массовых таблиц для примерной оценки запасов растительности, что было уже сделано для луговой растительности (Раменский, 1937). Попытки создания таксационных таблиц для тростника есть у В.М.Катанской (1960).

Изучение структуры фитоценоза весьма важно для познания его жизни, так как структура — это оформление результатов жизненной конкуренции и "сживания" многих особей в фитоценозе (Шенников, 1964). Структура фитоценоза выражается в его неоднородности в вертикальном и горизонтальном направлениях.

Ввиду неоднородности сложения ценоза был введен термин "синузия". Синузии — это структурные части фитоценоза, отграниченные в пространстве (особая экологическая ниша) и отличающиеся морфологически, флористически, экологически и фитоценопотически (Шенников, 1964). При таком понимании синузии они в основном соответствуют понятию "ярус". Ярусность является отражением вертикальной структуры. Так, при описании прибрежно-водной растительности хорошо выделяются следующие ярусы: воздушно-водных растений, растений с плавающими листьями и погруженных. Разграничение ярусов при описании водной растительности весьма желательно и ценно для гидробиологов, так как отдельные ярусы связаны обычно с разными группировками животного населения. При выделении ярусов желательно указывать их высоту и проективное покрытие травостоя в каждом ярусе.

Горизонтальная структура фитоценоза выражается в разном характере распределения растений на площади. А.П.Шенников (1964) различает следующие типы сложения травостоя: 1) отдельное, 2) отдельно-групповое, 3) сомкнуто-групповое и 4) сомкнуто-диффузное. Мозаичные и пятнистые фитоценозы (Быков, 1967) близки к делению Шенникова и весьма характерны для литорали водохранилищ. Большая пестрота прибрежно-водной растительности водохранилищ связана или с молодостью водоема, или с неустойчивостью его уровня режима. Размещение растительности по горизонтали изучают как глазомерно, так и более точными методами: промеры и схематические зарисовки отдельных пятен или учетных площадок. Структуру придонной растительности можно изучать лишь с помощью специального снаряжения (акваланг или водолазный костюм). Для решения вопроса о том, являются ли отмеченные пятна растительности случайными, ежегодно меняющимися, или это структурные части фитоценоза, необходимы многолетние наблюдения на постоянных площадках.

Изучение подземной структуры фитоценоза для прибрежно-водной растительности сложно и еще не освоено. Весьма интересная в методическом отношении работа по изучению подземных органов крупнокорневищных растений была проведена в Англии Д. Вестлейком (1968), который выяснил не только распределение их в почве, но даже ежегодный прирост корневищ у отдельных видов. Если подземные органы находятся под водой, но на небольшой глубине, их осторожно

вытаскивают руками (Голубева, 1936), а для извлечения их с глубины необходимо конструирование каких-то специальных приборов, которых пока еще у нас не существует. Извлеченные из грунта корневые системы можно помещать в сосуд с водой для рассмотрения и зарисовки. Лучшую видимость корней дают черные кюветы. Длина, объем и поверхность корней могут быть определены обычными методами количественного учета корней наземных растений. Однако корни водных растений без воды очень быстро подсыхают, а поэтому их диаметр и объем надо определять как можно скорее после их извлечения ("Полевая геоботаника" т. III, 1964).

Все перечисленные определения проводятся на пробной площади, размер которой, как и для всякого травянистого фитоценоза, равен обычно 10×10 м. Для прибрежно-водной растительности это правило, правда, не всегда приемлемо: она часто представлена более мелкими пятнами или очень узкой полосой вдоль берега. В таких случаях для описания берется все пятно или участок полосы на протяжении нескольких метров. Что касается размещения пробных площадей, то наиболее рациональным следует признать сознательное выделение микрогруппировок, а внутри них — случайный выбор площадок ("Полевая геоботаника", т. III, 1964). Этот принцип вполне приемлем для водной растительности, где обычно выделяются пояса или отдельные массивы зарослей, а внутри них уже случайно берутся площадки для описания. Наиболее удобно проводить описание прибрежно-водной растительности по профилям, следуя широко известному методу эколого-фитоценологических рядов (Сукачев, 1931 и др.).

Описание водной растительности проводится на специальном бланке (Катанская, 1956), хотя возможно использование и перфокарт, что может облегчить систематизацию материала при большом числе описаний.

На основании описания растительное сообщество относится к той или иной ассоциации. Ассоциация — основная единица классификации фитоценозов. К одной ассоциации относятся фитоценозы сходного состава и строения, отражающие сходство взаимоотношений между растениями в данных условиях существования. Установить ассоциацию можно только на основе сравнительного изучения нескольких фитоценозов, предположительно по доминантам отнесенных к одной ассоциации и сопоставленных в так называемой сводной таблице. Для окончательного установления ассоциации используются некоторые диагностические признаки, например коэффициенты общности и постоянства видов (Шенников, 1964).

Коэффициент общности (в %) устанавливается для каждой пары фитоценозов по формуле Жаккара:

$$\frac{C \cdot 100}{(A + B) - C},$$

где A — число видов в одном ценозе; B — число видов в другом ценозе; C — число общих видов. При 10 описаниях у нас будет 45 коэффи-

циентов для всех парных сочетаний ценозов, например 1 и 2-й, 1 и 3-й и т.д. После этого можно вычислить и общий коэффициент общности для данной ассоциации (Шенников, 1964).

Постоянство, или константность, вида определяется по количеству ценозов, где имеется данный вид. Константность (K) в 100 % означает, что вид встречен во всех ценозах, указанных в таблице. Различают несколько градаций постоянства (10 классов через 10 % или 5 классов через 20 %). Распределение видов по классам постоянства можно изобразить в виде кривой постоянства, характеризующей ассоциацию. Если константные виды очень обильны, их называют доминирующие константы. Виды, отмеченные во всех ценозах, — постоянные константы, а в некоторых — местные или локальные константы (Шенников, 1964).

Приведенные выше диагностические признаки могут быть в принципе использованы и при описании прибрежно-водной растительности, но с двумя оговорками: 1) ввиду большой трудоемкости работы на воде число описаний по каждой ассоциации бывает часто недостаточным для вычисления этих показателей, 2) водные фитоценозы часто состоят всего лишь из одного — трех видов.

При дальнейшей обработке материала ассоциации объединяются в формации. В одну формацию входят ассоциации, где господствующий ярус сложен одними тем же видом, например тростником. Формации объединяются по преобладанию эколого-биологических форм в группы или классы формаций, далее в подтипы и в тип растительности. Отдельные авторы вкладывают в эти подразделения несколько различного содержания. Примеры классификации прибрежно-водной растительности имеются в ряде работ (Катанская, 1939; Богачев, 1950; Экзерцев, 1960; Белавская, 1969, и др.).

Для наименований ассоциаций употребляется обычно бинарная номенклатура: первое слово состоит из родового названия вида-эдификатора (доминанта) с добавлением к его корню окончания "etum" а второе слово — из родового названия содоминанта с добавлением окончания "osum", например, *Phragmitetum polygonosum*, *Scolochloetum glyceriosum*. Если согосподствуют разные виды макрофитов, то пишется: *Phragmitetum aqui-herbosum*. Если надо указать, какой именно вид является эдификатором, то к его родовому названию добавляется видовое в родительном падеже, например *Potamogeton perfoliati ranunculosum*, а иногда указываются и два вида: *Potamogeton perf. heterophylli potamogetonosum*.

Ввиду громоздкости этого способа наименований и частых случаев доминирования в водных ценозах двух и даже трех-четырех видов, наиболее приемлем для прибрежно-водной растительности другой способ — перечисление латинских названий доминантов и содоминантов. При этом знаком тире отделяются доминанты разных ярусов, а знаком плюс — одного яруса. Перечень доминантов начинается с верхнего яруса. Например: *Phragmites communis* — *Carex rostrata*+*aqui-herbosum*, *Phragmites communis*+*Scirpus lacustris* — *Potamogeton natans*, *Scirpus lacustris* — *Potamogeton natans* — *Chara* sp. + *Elodea canadensis*.

Время исследования прибрежно-водной растительности должно быть приурочено к моменту ее максимального развития. Для средней полосы это обычно конец июля – начало августа. По мере движения к югу эти сроки будут, естественно, сдвигаться на более ранние месяцы.

При стационарных геоботанических исследованиях ведутся еще регулярно и фенологические наблюдения, а также желательно изучение факторов среды: температуры воды и воздуха, цветности и прозрачности воды, рН и солевого состава воды, механического и химического состава грунта.

В последние годы в геоботанике для сравнения отдельных показателей все чаще применяются статистические методы, обзор которых дан в книге В.И.Василевича (1969). Для применения этих методов необходимы два условия: число описаний, и особенно укосов, должно быть пропорционально площади фитоценоза, достаточно большой объем выборки, причем чем больше колебания между минимальными и максимальными показателями, тем он должен быть больше. Для определения проективного покрытия доминантов достаточно взять, например, 15–20 площадок по 1 м² (Василевич, 1969). Для определения же средней фитомассы, которая у водной растительности весьма неравномерна, надо брать, вероятно, не меньшее количество площадок. Надо сказать, что применение статистики, требующей огромного числа повторностей, в гидроботанике весьма ограничено, что связано опять же с трудоемкостью исследований, особенно взятия укосов.

БИОМАССА И ПРОДУКЦИЯ ФИТОЦЕНОЗА

Определение первичной продукции, в том числе и создаваемой макрофитами, – одна из центральных проблем изучения водоемов.

Учет растительной продукции, или как ее называют фитопродукции, основан на определении массы, выраженной в весовых единицах. В работах, посвященных данному вопросу, существует большой разноречивостью в терминологии, что требует ее некоторого уточнения. Обычно под биомассой фитоценоза гидроботаники понимают вес растительности с единицы площади (1 м² или 1 га) в данный момент. Следует заметить, что если приводятся данные по сухому весу, надо всегда говорить не просто о биомассе, а о воздушно-сухой или абсолютно сухой биомассе. Кроме того, приводя данные по биомассе, авторы обычно имеют в виду только надземную массу. Лишь в очень немногих работах имеются примеры расчета всей биомассы, включая и подземные органы (Голубева, 1936; Катапская, 1954).

Однако при биогеоценологических исследованиях водоемов часто не столь важно определение биомассы как продукции растительности, которая является результатом процесса создания зеленой массы за единицу времени (сутки, месяц, год). Согласно большинству гидроботаников (Боруцкий, 1950; Щербаков, 1950; Экзерцев, 1958; Белавская, Серафимович, 1973, и др.), годовая продукция высших растений равна их максимальной биомассе, приуроченной к концу цветения. В средней

полосе это обычно бывает в конце июля – начале августа. По данным других исследователей, принимать биомассу, хотя бы и максимальную, за продукцию – не совсем точно, а для ряда видов и совсем неприемлемо. Так, по данным Е.В. Боруцкого (1950), продукция вегетирующей круглый год элодеи в пять раз превышает ее биомассу, тогда как для тростника – только на 2%. По мнению Вестлейка (1965), составившего обширную сводку по этому вопросу, максимальная биомасса соответствует продукции только в том случае, если начальная биомасса растений очень незначительна. У некоторых макрофитов существует, например, несколько "волн" побегообразования (*Glyceria maxima*), а кроме того, почти все макрофиты, в отличие от наземных растений, теряют за вегетационный сезон до 15 % годовой продукции (Westlake, 1965). Нельзя забывать и о том, что водные растения служат пищей многих беспозвоночных, что приводит к потере их продукции от 0,4 до 7,5 % (Смирнов, 1961).

Из приведенных данных становится очевидным, что для правильного решения вопроса о соотношении биомассы и продукции нужна постановка специальных опытов и наблюдений на постоянных площадках или за отдельными растениями. Определяя прирост и опад в течение года, можно вычислить поправочные коэффициенты для определения продукции по биомассе.

Для вычисления общей продуктивности водоема важно выражение продукции всех компонентов в одних единицах. Поэтому весьма желательно определение содержания в макрофитах органического вещества, так как затем оно может быть переведено в углерод и в энергию (к/кал). Кроме того, имея данные по годовой продукции макрофитов и зная период их вегетации, можно рассчитать их суточную продукцию, как это принято для фитопланктона. Полезно иметь данные по химизму макрофитов. Зная их продукцию и химический состав, можно рассчитать количество отдельных элементов, накапливающихся за год в растительности.

При изучении структуры фитомассы целесообразно разделять фотосинтезирующую и скелетную массу, что относится прежде всего к воздушно-водной растительности. Для растений с плавающими листьями желателен учет листьев, плавающих и погруженных отдельно. Для цветущих и плодоносящих растений следует рекомендовать отдельный учет генеративных органов, отличающихся повышенной калорийностью и играющих наиболее важную роль в жизни растительного сообщества и всего водоема. Подземные органы фитоценоза могут быть подразделены на запасающие органы (корневища, клубни, луковицы) и на корни. В случае многоярусного водного фитоценоза очень важно проводить учет массы для каждого яруса отдельно, так как каждому ярусу соответствует свой зоо- и микробоценоз.

Все перечисленные определения возможны в значительной мере только при стационарных работах.

Процессы деструкции фитомассы играют весьма важную роль в жизни водоема. Исследование процессов разложения растительности

начинается с определения массы отмирающих частей по фракциям, их химизма и скорости разложения. Эти вопросы могут быть решены только экспериментальным путем с непременным участием в них микробиолога и химика (Горбунов, 1953; Корелякова, 1958).

Методика учета биомассы прибрежно-водной растительности весьма различна для разных ее групп (воздушно-водные, с плавающими листьями, погруженные, свободно плавающие).

Для взятия проб или так называемых укусов воздушно-водной растительности, растущей у уреза воды или на очень незначительной глубине, употребляются те же орудия, что и для наземной растительности, — ножницы, серп, а иногда коса с укороченной режущей частью. Растительность с плавающими листьями и погруженная, растущая на мелководье (до 70–80 см), вырывается просто руками. Для погруженной растительности используются разные гидробиологические орудия — зарослечерпатель Липиных, Бута, а для мелкой придонной растительности — скребок Дутькейта. В последние годы для взятия проб придонной растительности, особенно харовых водорослей, вошла в практику драга Бернатовича (Bernatowicz, 1960). С водолазной аппаратурой придонную растительность можно собирать руками (Распопов, 1962).

Сложнее обстоит дело со взятием количественных проб подземных органов. В условиях осеннего обсыхания, в период осеннего спада или ухода воды, особенно в условиях водохранилищ, можно подземные органы макрофитов выкапывать так же, как и у наземных растений. В этих случаях берутся монолиты грунта определенного объема (например, $10 \times 10 \times 10$), подземные части выделяются из взятых проб механически или отмывкой на системе сит. Учет же подземных органов со значительных глубин должен проводиться какими-то специальными приборами, конструирование которых — дело будущего.

Укусы для определения фитомассы берутся в наиболее типичных местах описываемой растительности с 1 или $0,25 \text{ м}^2$. Для ограничения укусной площади используется деревянная рамка. Для растительности с плавающими листьями (нимфейные) рекомендуется брать укусы с 4 м^2 (Катанская, 1956). Количество повторностей точно не установлено. Большинство исследователей берут только в трех повторностях, а некоторые доводят это число до 5–10 (Экзерцев, 1958).

Взятые образцы растительности должны быть слегка обсушены с помощью фильтровальной бумаги или марли, после чего можно определить их сырой вес. Для определения веса используют любые весы: чашечные, детские и безмен, причем последний особенно удобен для полевых условий. Поскольку определить точно сырой вес водных растений довольно трудно, необходимо наряду с сырым весом всегда приводить и сухой (воздушно-сухой или абсолютно сухой) или же ограничиваться лишь последним. Воздушно-сухой вес достигается высушиванием укусов на воздухе, а абсолютно сухой — в сушильном шкафу при температуре от 60 до 100° .

Фитомасса водной растительности выражается в весовых единицах на единицу площади (г/м^2 , кг/м^2 , ц/га). Зная площади отдельных ас-

социаций и их производительность, можно определить запас растительной массы на весь водоем, а затем на 1 м^2 или 1 м^3 водоема, имея в виду определение продукции. Фитопродукцию лучше переводить в органическое вещество или углерод, так как в этих единицах обычно выражается продукция фитопланктона. Еще лучше представлять продукцию макрофитов в универсальных для всех компонентов биогеоценоза энергетических единицах — калориях (к/кал на 1 м^2) ("Общие основы Советской национальной программы по МБП", 1966). Известно, что калорийность водных растений, вычисленная по углероду, составляет от 4,3 до 4,8 ккал/г С, причем у жестких макрофитов калорийность ниже, например у *Typha latifolia* — 4,35 ккал/г С (Braun, 1962; Westlake, 1965).

Иногда при специальных исследованиях определяют объем растительности. Определение объема достигается погружением растительной массы в специальные сосуды с водой, так называемые ксилометры ("Программы для геоботанических исследований", 1932). Особенно важно для макрофитов отношение объема к весу, так как эта величина сильно варьирует в зависимости от наличия воздушных полостей. По данным Гейни (Hejny, 1960), эта величина составляет для *Butomus umbellatus* 1,3–1,7 $\text{см}^3/\text{г}$ (сырого веса), *Scirpus lacustris* — от 2,6 до 5,6 $\text{см}^3/\text{г}$. Плавающие же части водных растений имеют большие величины этого показателя — до 7 $\text{см}^3/\text{г}$.

РАЗМЕЩЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Из всех компонентов водного биогеоценоза водная растительность, особенно воздушно-водная, наиболее доступна визуальному наблюдению. По ее составу и распределению в водоеме можно судить до некоторой степени о морфометрии дна, о характере грунта, о типе водоема и т.д.

Размещение растительности в водоеме изучается как на эколого-фитоценологических профилях, так и на всей площади водоема картированием растительности.

Профили, на которых проводится описание растительности, идут перпендикулярно к глубинной части водоема, где кончаются заросли макрофитов. Работа на профиле начинается от берега, причем исследователь проходит при малых глубинах его пешком, считая расстояние шагами, или на лодке, измеряя расстояние мерным шнуром, или по числу гребков, или глазомерно. По профилю отмечается протяженность отдельных ассоциаций и проводятся геоботанические описания со взятием укосов. Расстояние между профилями зависит от величины водоема, от степени равномерности растительности, а главное, от задачи исследования и заданного масштаба картирования, поскольку метод профилей является основным методом картирования прибрежно-водной растительности.

Для картирования водных фитоценозов необходимо иметь крупномасштабную (от 1:5000 до 1:25000) карту водоема, причем очень желательно, чтобы она была батиметрической. При детальном, стационар-

ном изучении водоема составляются планы растительности масштаба 1:50 или 1:100. В этом случае растительность с площадки 10×10 наносится последовательно на бумагу, где начерчен квадрат, разбитый на 100 клеток. Для обозначения растительности на картах можно пользоваться как штриховкой, так и значками. Второй способ распространен шире и часто бывает удобнее, так как водная растительность во многих случаях представлена не сплошной полосой зарастания, а отдельными пятнами или же узкая полоса зарастания не укладывается в масштаб карты. Необходимо заметить, что разные авторы для обозначения одних и тех же видов пользуются разными значками и поэтому необходимо создание единой системы наиболее удобных значков для макрофитов.

После составления карты растительности определяются по карте площади основных ассоциаций или формаций. Для вычисления площадей применяются обычные геоботанические приемы – планиметрирование, определение площади с помощью палетки или вырезанием и взвешиванием контуров.

При картировании растительности крупных водоемов, особенно при недоступности прибрежной зоны (заболоченные берега, сплавины, мощные непроходимые заросли), неоценимую помощь картированию могут оказать аэрометоды – визуальные наблюдения с вертолета или самолета, и особенно аэрофотосъемка. С высоты 50–100 м при зависании вертолета над прибрежной зоной Рыбинского водохранилища были хорошо различимы не только отдельные фитоценозы, но даже виды слагающих их растений, например виды рдестов (Белавская, 1961). В дельте Амударьи с высоты 100–200 м хорошо были видны с самолета все доминирующие виды – тростник, рогоз, рдесты, кувшинки и даже харовые водоросли на дне (Фортунатов, 1959).

Составление более или менее точных карт прибрежно-водной растительности во многих случаях почти невозможно без аэрофотоснимков (например, Центральный мыс и Изможевский залив Рыбинского водохранилища, дельта Амударьи и пр.). Для аэрофотосъемки водных фитоценозов наиболее удобен масштаб 1:10 000, при котором хорошо оконтуриваются пятна диаметром до 20–30 м. Дешифрирование снимков производится методом ключей, которыми являются в данном случае экологические профили (Виноградов, Ревякина, 1962).

ЭКОЛОГИЯ И БИОЛОГИЯ МАКРОФИТОВ

По мнению А.П. Шенникова, "Биология и экология растений являются основой учения о растительности, основой геоботаники" (1964, стр. 240). Для водных растений это наиболее важно, так как в силу особенностей среды обитания их морфолого-анатомические и биологические черты весьма специфичны.

Экологические группы водных растений выделяются по степени их связи с водной средой. Кроме водных растений или гидрофитов в прибрежной зоне водоемов могут встречаться еще гигро- и даже мезо-

фиты. Прибрежно-водные растения делятся обычно на следующие группы: 1) воздушно-водные, 2) растения с плавающими листьями и 3) погруженные. В последних двух группах могут быть подгруппы — растения прикрепленные и свободно плавающие. Шенников (1950) воздушно-водные растения называет гелофитами, а две другие группы — гидрофитами. По терминологии Т.Н. Кутовой (1957), гелофиты — это земноводные растения, которые наиболее типичны для зоны временного затопления водохранилищ. Помимо приведенных нами примеров, в литературе существует много терминов и классификаций водных растений по их жизненным формам и экологии.

Исследование экологии и биологии макрофитов является весьма важной, но почти не разработанной проблемой. Исследования эти должны включать как маршрутные, таки главным образом стационарные наблюдения и эксперименты. В их программу должно входить изучение отдельных признаков какого-то вида (обилие, продуктивность и пр.) в связи с основными факторами среды: глубина, прозрачность и цветность воды, волнения, характер грунта и пр. Кроме того, желательна постановка экспериментов, чтобы выяснить оптимальные для каждого вида величины отдельных факторов и их крайние значения. Хорошим образцом экологической характеристики видов может служить монография Гейни (Hejny, 1960) для макрофитов Чехословакии, а у нас работы А.А.Потапова (1951 и др.), сводка А.Л.Смиренского по биологии и экологии водных растений (1950, 1952), а также отдельные данные в ряде гидрботанических работ. И все же следует заметить, что в нашей литературе весьма мало работ по экологии и биологии макрофитов, а рассеянные отдельные данные нуждаются в систематизации и обобщении.

Экологические исследования, включающие изучение среды, должны проводиться комплексно, с участием гидрботаника, гидролога и гидрохимика. Однако некоторые простейшие измерения факторов среды (глубина, прозрачность, рН и пр.) могут проводиться самим ботаником. Методика изучения водной среды подробно описана во многих гидробиологических и лимнологических руководствах (Welch, 1948; Семенович, 1950; Близняк, 1952; Кордэ, 1956; Алекин, 1959; Коншин, Каден, 1959; Жадин, 1960).

Углубленное изучение экологической морфологии и анатомии водных растений может дать ключ к пониманию их приспособлений к водной среде, а также филогении их отдельных групп. Эти исследования особенно актуальны в условиях водохранилищ, где прибрежно-водные растения попадают в условия резко меняющейся среды, в частности уровня воды. Примером проведения такого рода морфолого-анатомических исследований может служить работа Т.Н.Кутовой (1957), выполненная на земноводных растениях Рыбинского водохранилища.

В понятие "биология растений" входят такие вопросы, как сохранение зачатков, их прорастание, сезонное развитие растений, их генеративное и вегетативное размножение. При изучении размножения учитываются такие показатели, как степень развития генеративных органов, обилие цветения и плодоношения, урожайность и всхожесть семян,

их размер, вес и морфология, способы их распространения, характер проростков. Важно также учесть и охарактеризовать количественно органы вегетативного размножения растений: клубни, корневища, луковицы ("Программа и методика биогеоценологических исследований", 1966, 1974). Работы по биологии отдельных видов, как, например, работа В.В. Экзерцевой по биологии манника большого (1972), весьма желательны, но пока что очень редки в нашей гидрботанике.

Методические указания для исследования биологии наземных растений, в частности их генеративного и вегетативного размножения, фенологии, распространения семян подробно освещены во II томе "Полевой геоботаники" (1960). Необходимо оговориться, что все описанные там приемы могут быть использованы для макрофитов лишь частично и должны быть модифицированы применительно к водной среде. Наблюдения над биологией водных растений, в частности над их приростом и опадом, желательно проводить круглогодично.

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ РАСТЕНИЯМИ В ФИТОЦЕНОЗЕ

Состав и строение фитоценоза в значительной степени зависят от взаимоотношений между растениями. Можно говорить о взаимоотношениях между особями одного вида, между разными видами и, наконец, между сообществами. При этом, конечно, в первую очередь надо обращать внимание на взаимоотношения между доминантами — эдификаторами, т.е. строителями ценоза. Взаимодействия растений друг на друга могут быть как прямые, посредством выделения каких-то веществ (аллелопатия), так и косвенные — конкуренция за место, свет, пищу и пр.

Методы изучения взаимодействий растений друг на друга делятся на сравнительные и экспериментальные ("Программа и методика биогеоценологических исследований", 1966, 1974).

В первом случае проводятся обычные геоботанические описания, а затем анализ количественных показателей (покрытие, численность, масса) по видам в разных экологических условиях. При этом, изучая действие какого-то фактора, например глубины, надо стараться выбирать такие площадки, где все прочие условия среды более или менее одинаковы. Определение количественных показателей при такого рода исследованиях лучше проводить на малых площадках (от 0,25 до 4 м²). Для прибрежно-водных сообществ, среди которых часто встречаются монодоминантные заросли, весьма желательно сравнить развитие вида в этих зарослях и в смешанных группировках. Однако при этом надо очень тщательно подбирать площадки с более или менее одинаковыми условиями среды.

Более широкие возможности дает для затронутой нами проблемы экспериментальный метод. Опыты могут проводиться как в природе, так и в лабораторных условиях, где значительно проще выделить действие какого-либо фактора на растения. К экспериментальному изучению взаимоотношений макрофитов можно применять и метод посадок

растений разной густоты стояния. С помощью этого метода можно выяснить разнообразные вопросы: зависимость между густотой стояния растений, весом одного побега и продуктивностью, определение конкурентной мощности вида в разных условиях среды и др. Проведение подобных работ в водоеме встретится неизбежно с массой трудностей и потребует в каждом конкретном случае специальных приемов и орудий.

Изучая взаимоотношения видов, можно говорить иногда и о взаимоотношении водных сообществ или фитоценозов, если они представлены монодоминантными зарослями. Интересная в методическом отношении работа по изучению взаимоотношений фитоценозов манника большого и хвоща приречного была проведена на Иваньковском водохранилище (Экзерцев, Солнцева, 1963). Тщательным изучением травостоя (численность побегов, проективное покрытие, распределение корневых систем и пр.) на трансекте, пересекающей пограничную полосу этих двух ассоциаций, удалось выяснить, что сообщество хвоща наступает на сообщество манника и постепенно его вытесняет. Подобного рода работы могут дать очень важный материал как для изучения жизни водоема, так и для общей геоботаники.

ДИНАМИКА ПРИБРЕЖНО-ВОДНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Изменения растительного покрова представляют для исследователя большой интерес, помогая понять развитие и историю любого биогеоценоза. Они бывают весьма различного характера и разделяются на следующие категории. 1. Динамика фитоценоза: 1) суточная, 2) сезонная, 3) многолетняя или погодичная. 2. Динамика растительного покрова или сукцессии растительности — смена одного фитоценоза другим (Сукачев, 1942).

Изучение динамики фитоценоза проводится обычно на постоянных площадках. Примером изучения суточных изменений сообщества может служить определение суточного прироста тростника (Распопов, 1969), а отчасти и фенологические наблюдения, методика которых изложена в статье В.М. Катанской (1939). Сезонные и погодичные изменения могут быть выявлены сравнением описаний, сделанных на одном и том же участке в разные сезоны или в один и тот же сезон, но в разные годы. Однако более точные данные можно получить картированием постоянных, закрепленных площадок. Особенно ценны такие работы на водохранилищах с их беспрестанно меняющимся уровнем воды, а отсюда и растительностью.

Особым вопросом в проблеме динамики фитоценозов является изучение динамики биомассы макрофитов. Методика этой весьма трудоемкой работы изложена подробно Е.В. Боруцким (1949, 1950).

Все методы изучения смен растительности, которые делятся на прямые и косвенные, подробно изложены В.Д. Александровой ("Полевая геоботаника", т. III, 1964). Из всех известных методов наилучшие результаты дают наблюдения на постоянных площадках в течение ряда лет

и эксперимент. Для проведения наблюдений должны быть выделены и закреплены площадки от 1 до 10 м² или же трансекты от 1 до 20 м шириной. Площадки и трансекты должны закрепляться деревянными, лучше обугленными кольями, а еще лучше железными или бетонными (Александрова, "Полевая геоботаника", т. III, 1964). Использование всех этих методов наталкивается в водоемах на большие трудности. В этом отношении удобны изолированные пятна растительности, за которыми можно вести ежегодные наблюдения (измерение, картирование) без закрепления их на местности.

Наиболее интересные и ценные материалы по динамике и сменам растительности дают многолетние наблюдения. Самые длительные из известных нам наблюдений (в течение 43 лет) были проведены Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1958) на побережье Средиземного моря. В течение 16 лет (хотя и с перерывами) длились работы по изучению динамики растительности пойменных водоемов р. Хопра (Красовская, 1959). Несколько лет проводила наблюдения за растительностью зоны временного затопления Рыбинского водохранилища Т. Н. Кутова (1957). Наблюдения на выделенных ею площадках продолжаются и по сей день (Дарвинский заповедник).

Отдельные сведения о динамике прибрежно-водной растительности можно найти в целом ряде работ (Боруцкий, 1949; Распопов, Рычкова, 1964, и др.). Е. В. Боруцкий (1949) проследил динамику зарослей оз. Белого в Косино с 1888 по 1938 г. Подобного рода наблюдения чрезвычайно редки и постановка их весьма желательна, особенно в заповедниках.

В заключение следует отметить, что в области изучения прибрежно-водной растительности по-прежнему остаются актуальными задачи, указанные И. М. Распоповым (1965): 1) получение эколого-биологических характеристик макрофитов, 2) изучение динамики зарастания естественных, и особенно искусственных водоемов, 3) регулирование зарастания водоемов (борьба с зарастанием, и наоборот разведение ценных растений), 4) прогнозы зарастания искусственных водоемов. Решение вопросов регулирования зарастания и составление прогнозов невозможно без хорошего знания биологии и экологии макрофитов. Помимо указанных задач, изучение прибрежно-водной растительности, особенно ее динамики, может облегчить разработку типологии водоемов, что остается одной из центральных проблем лимнологии.

Литература

- Алексин О. А. 1959. Методы исследования физических и химических свойств воды. Жизнь пресных вод, т. IV, вып. 2. М.
- Белавская А. П. 1961. Ботанические наблюдения с вертолета и самолета на Рыбинском водохранилище. — Бот. журн., т. 4, № 1.
- Белавская А. П. 1969. Растительность Пеновско-Лоховского участка Верхневолжского водохранилища. — Бот. журн., т. 54, № 3.
- Белавская А. П., Серафимович Н. Б. 1973. Продукция макрофитов некоторых озер Псковской области. — Растительные ресурсы, т. IX, вып. 3. Л.
- Близняк Е. В. 1952. Водные исследования. М., Речиздат.
- Богачев В. К. 1950. О развитии водной растительности в Рыбинском водохранилище. — Труды Биол. ст. "Борок", вып. 1. М.

- Боруцкий Е.В.* 1949. Изменение зарослей макрофитов в Белом озере в Косино с 1888 по 1938 г. — Труды Всес. гидробиол. о-ва, т. I.
- Боруцкий Е.В.* 1950. Материалы по динамике биомассы макрофитов озер. — Труды Всес. гидробиол. о-ва, т. II.
- Быков Б.Н.* 1967. Геоботаническая терминология. Алма-Ата.
- Василевич В.И.* 1969. Статистические методы в геоботанике. М.—Л., "Наука".
- Вестлейх Д.Ф.* 1968. Методы определения годичной продукции болотных растений с мощными корневищами. — В сб. "Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы". Л.
- Виноградов Б.П., Ревякина Э.К.* 1962. Изучение прибрежно-водной растительности. — В сб. "Аэрометоды в изучении природных ресурсов". М., Географгиз.
- Голубева М.М.* 1936. Некоторые данные о строении и производительности озерной растительности. — Сов. ботаника, № 6.
- Горбунов К.В.* 1953. Распад остатков высших водных растений и его экологическая роль в водоемах нижней зоны дельты Волги. — Труды Всес. гидробиол. о-ва, т. V.
- Жадин В.И.* 1960. Методика гидробиологических исследований. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Катанская В.М.* 1939. Фенологические стационарные наблюдения над водной растительностью Перт-озера и методы их постановки. — Уч. зап. ЛГУ, серия биол. наук, вып. 3.
- Катанская В.М.* 1954. Биомасса высшей водной растительности в озерах Карельского перешейка. — Труды Лабор. озероведения. т. III. Л.
- Катанская В.М.* 1956. Методика исследования высшей водной растительности. — Жизнь пресных вод, т. IV, ч. I. М., Изд-во АН СССР.
- Катанская В.М.* 1960. Материалы для изучения продуктивности зарослей водных растений дельты р. Амударьи. — Труды Лабор. озероведения АН СССР, т. X. Л.
- Катанская В.М.* 1971. Высшая водная растительность озера Красного. — В сб. "Озера Карельского перешейка". Л., "Наука".
- Коншин В.Д., Каден С.Б.* 1959. Методика изучения физических свойств, механического и химического состава донных отложений. — Жизнь пресных вод, т. IV, ч. 2. М., Изд-во АН СССР.
- Кордэ Н.В.* 1956. Методика биологического изучения донных отложений озер. — Жизнь пресных вод, т. IV, ч. I. М., Изд-во АН СССР.
- Корелякова И.Л.* 1958. Некоторые наблюдения над распадом перезимовавшей прибрежно-водной растительности Рыбинского водохранилища. — Бюлл. Ин-та биол. водохранилищ, № 1.
- Красовская С.А.* 1959. Динамика зарастания водоемов поймы р. Хопра высшей водной растительностью. — Труды Хоперск. гос. заповедника, вып. 3. Воронеж.
- Кутова Т.Н.* 1957. Экологическая характеристика растений зоны временного затопления Рыбинского водохранилища. — Труды Дарвинск. гос. заповедника, вып. IV. Вологда.
- Лепилова Г.К.* 1934. Инструкция для полевого исследования высшей водной растительности. — Инструкции по биологическому исследованию вод, ч. 2, "Биология материковых вод", разд. А, вып. V. Л.
- Машатина В.М. (Катанская).* 1936. Прибор для определения встречаемости при изучении водной растительности. — Бот. журн., т. 21, № 3.
- Общие основы Советской национальной программы по МБП. 1966. М.—Л., "Наука".
- Овеснов А.М.* 1963. Всхожие семена в почве, затопленной водами Пермского водохранилища. — Материалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ. Сборник статей. М.—Л.
- Полевая геоботаника, т. I—IV, 1959, 1960, 1964, 1972. М.—Л., "Наука".
- Потанов А.А.* 1951. Роль химизма донных илов в распространении и смене типов водной растительности в озерах лесной полосы. — Труды Сапропелевой лаборатории, вып. V. М.
- Программы для ботанико-географических исследований. 1910, вып. 1. "Водная и береговая растительность". СПб., Изд. Ботанико-географ. подкомиссии при почвен. ком. Вольного эконом. о-ва.

- Программы для геоботанических исследований. 1932. Л., Изд-во АН СССР.
- Программа и методика биогеоценологических исследований. 1966, 1974. М., "Наука".
- Рябенский Л.Г. Учет и описание растительности. М., Изд-во АН СССР.
- Распопов И.М. 1962. О применении водолазной аппаратуры при изучении высшей водной растительности заливов Сев. Ладоги. — В сб. "Биология внутренних водоемов Прибалтики". М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Распопов И.М. 1965. Важнейшие проблемы советской гидробиологии. — В сб. "Проблемы современной ботаники", т. 1. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Распопов И.М. 1969. К динамике численности растений в чистой ассоциации тростника. — В сб. "Предварительные итоги комплексной экспедиции по исследованию Онежского озера", вып. 3. Петрозаводск.
- Распопов И.М., Рычкова М.А. 1964. Динамика зарастания залива шхерного района Ладожского озера. — В сб. "Элементы режима Ладожского озера". М.—Л., "Наука".
- Семенович Н.И. 1950. Комплексное исследование озер. Справочник путешественника и краеведа, ч. II. М., Географгиз.
- Смиренский А.А. 1950, 1952. Водные кормовые и защитные растения в охотничье-промысловых хозяйствах, вып. 1 и 2. М., Заготиздат.
- Смирнов Н.Н. 1961. Величина годового потребления беспозвоночными трех погруженных токсикозных растений. — В сб. "Первичная продукция морей и внутренних вод." Минск.
- Сукачев В.Н. 1931. Руководство к исследованию типов леса. Изд. 3. М.—Л., Сельхозгиз.
- Сукачев В.Н. 1942. Идея развития в фитоценологии. — Сов. ботаника, № 1—3.
- Фортуатов М.А. 1959. Аэрометоды и их применение при лимнологическом изучении водоемов. — Труды VI совещ. по проблемам биологии внутренних вод. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Шенников А.П. 1950. Экология растений. М., "Сов. наука".
- Шенников А.П. 1964. Введение в геоботанику. Л., Изд-во ЛГУ.
- Щербаков А.П. 1950. Продуктивность прибрежных зарослей макрофитов Глубокого озера. — Труды Всес. гидробиол. о-ва, т. III.
- Экзерцев В.А. 1958. Продукция прибрежно-водной растительности Ивановского водохранилища. — Бюлл. Ин-та биол. водохранилищ АН СССР, № 1.
- Экзерцев В.А. 1960. Классификация растительных группировок зоны временного затопления Угличского водохранилища. — Бюлл. Ин-та биол. водохранилищ АН СССР № 6.
- Экзерцев В.А., Солнцева М.А. 1963. Сообщество хвоща приречного на Ивановском водохранилище. — Труды Ин-та биол. водохранилищ АН СССР, вып. 5 (8).
- Экзерцева В.В. 1972. Большой манник (*Glyceria maxima* L.) на волжских водохранилищах (биологические, экологические и фитоценологические исследования). Автореф. канд. дис. М.
- Bernatowicz S. 1960. Metody badania roslinnosci naczyniowej w jeziorach. — Rozniki nauk rolniczych., t. 77, Ser. B., Zeszyt. 1. Warszawa.
- Braun-Blanquet J. 1958. Lagunenverlandung und Vegetationsentwicklung. Veröffentlich. Geobot. Inst. Rübel in Zürich. H. 33.
- Brau. 1962. Estimates of energy Budgets for a Typha (Cattail) Marsh. — Science, v. 136.
- Hejny S. 1960. Ökologische Charakteristik der Wasser- und Sumpfpflanzen in den Slowakischen Tiefebene. — Verlag des Slowakisch. Akad. der Wissenschaften. Bratislava.
- Welch P.S. 1948. Limnological Methods. Philadelphia.
- Westlake D.F. 1965. Some basic data for investigations of the productivity of aquatic macrophytes. — Mat. Ist. ital. Idrobiol., 18, Suppl.

Глава VIII

ПРОСТЕЙШИЕ

БЕСЦВЕТНЫЕ ЖГУТИКОНОСЦЫ

Бесцветные жгутиконосцы – группа простейших, исследование которой требует применения своеобразных методик. Имея размеры в среднем от 5 до 20 мк, т.е. близкие к размерам некоторых бактерий и водорослей, они, однако, не могут быть учтены с помощью методик, используемых микробиологами и альгологами. Мелкие размеры и сильная метаболия тела многих форм, позволяющая им проникать через поры размером до 1 мк и меньше, требуют применения мелкопористых фильтров, а кроме того, нежная оболочка клеток при использовании таких фильтров ломается. Концентрация зоофлагеллат с помощью центрифугирования (3–5 тыс. об/мин) в принципе возможна и используется при работе с чистыми культурами жгутиконосцев. В пробах же, взятых из водоема, центрифугирование концентрирует все организмы и взвеси, содержащиеся в воде, что сильно затрудняет, а иногда делает и вообще невозможным количественный учет. Концентрацию можно применять, предварительно отфильтровывая более крупные организмы и взвеси, но следует иметь в виду, что значительная часть жгутиконосцев – прикрепленные организмы, использующие часто в качестве субстрата водоросли.

Другая трудность – невозможность применения фиксации, так как большинство жгутиконосцев даже при очень строгом подборе фиксатора через некоторое время округляется, теряет жгутики и лизирует.

Таким образом, в настоящее время в практике полевых работ приходится применять метод прямого микроскопирования неконцентрированных и нефиксированных проб.

МЕТОДИКА СБОРА И ОБРАБОТКИ ПЛАНКТОННЫХ ФОРМ

Отбор проб осуществляется батометрами, обычно используемыми при работе альгологов. По вертикали жгутиконосцы распределены более равномерно, чем водоросли, и в принципе возможно отбирать пробы реже, чем через 1 м (2–3 м). В местах же предполагаемого или действительного поступления в водоем органического вещества отбор проб должен производиться по вертикали через 1 м и соответственно необходимо увеличивать число станций, так как здесь обычно наблюдается резкое увеличение численности некоторых групп зоофлагеллат. По

этой же причине требуется более детальное обследование мелководных, сильно заросших водной растительностью. Далее, несмотря на то, что жгутиконосцы в толще воды распространены довольно равномерно, отбор проб только с верхних горизонтов, при отсутствии перемешивания воды в момент цветения водорослей, недостаточен, так как большая группа сидячих жгутиконосцев, использующая диатомовые в качестве субстрата, может находиться именно в верхнем горизонте. При небольшой глубине (1–5 м), перемешивании, отсутствии ярко выраженного цветения, иногда даже достаточно поверхностной пробы.

Интегрированная проба разливается в чашки Петри (три повторности) так, чтобы вода тонким слоем покрывала все дно. При диаметре чашки 6 см в нее наливается 5 см³ пробы. Пробу удобней рассматривать не сразу же, а дать ей постоять в чашках спокойно 20–30 мин. За это время жгутиконосцы в большинстве перестают беспорядочно плавать, локализуются на дне чашки или рядом с ним, другая часть переходит в поверхностную пленку, спускаются ко дну и водоросли, на которых расположены прикрепленные формы жгутиконосцев. После этого пробы просматриваются под микроскопом; для учета используется объектив $\times 10$ (или $\times 20$) и окуляр $\times 7$, желательно с вмонтированной счетной сеткой. В каждой чашке просматривается 20 полей (или сеток), по 10 полей по двум перпендикулярным диаметрам чашки. Просматриваемые поля должны находиться примерно на одинаковом расстоянии друг от друга. Жгутиконосцы в чашках просчитываются не в одной плоскости, а в объеме, т.е. фокусируют микроскоп на дне, просчитывают организмы в поле зрения и плавно, но по возможности быстро, поднимают объектив, не переставая считать попадающихся в толще организмов, до поверхностной пленки. Затем чашка перемещается и счет продолжается в следующем поле. Число организмов, подсчитанных в определенном объеме, можно отнести к площадям полей зрения. Тогда численность жгутиконосцев в 1 мл можно определить по формуле:

$$N = \frac{nS}{v \cdot s},$$

где N – количество организмов в 1 мл; n – количество организмов в пространственных полях зрения; S – площадь чашки; s – площадь пространственных полей зрения; v – использованный объем пробы.

При большей численности жгутиконосцев (20 тыс. и более в 1 мл) для счета можно использовать камеру Горяева или Учинскую.

Следует помнить, что, поскольку пробы не фиксируются, обработка их должна идти по возможности быстро. В летнее время, при температуре 18–20°, в замкнутом сравнительно небольшом объеме (склянки 0,5–1 л) численность жгутиконосцев за сутки может увеличиться в два с лишним раза. Для сохранения проб в целях их последующей количественной обработки можно использовать холодильник, но вообще же желательно по крайней мере количественный учет жгутиконосцев проводить в течение первых 3–5 час. после отбора проб.

Определение жгутиконосцев при известном навыке возможно вести одновременно при их подсчете с тем же объективом. Для большей точности используются объективы водной иммерсии ($\times 40$, $\times 70$ или $\times 80$), погружаемые прямо в чашку. При значительной численности жгутиконосцев для этих целей можно применять предметные и покровные стекла с сухими объективами. При определении желательно использование фазового контраста. Параллельно с определением жгутиконосцев непосредственно в отобранной пробе для более тщательного изучения их видового состава рекомендуется использовать посе́вы на искусственные жидкие минеральные среды (Пратта, Лозино-Лозинского и др.) с добавлением органического вещества и без него. В чашки Петри с искусственной минеральной средой объемом примерно 10 мл вносится 0,5–1 мл пробы. Виды, вызывающие трудности при определении в экспедиционных условиях, регулярными пересевами на свежие среды могут сохраняться неопределенно долгое время.

Необходимо добавить, что при работе с микроскопом в экспедиционных условиях большая помеха возникает от вибрации судна. Подсчет и определение зоофлагеллат требует остановки основных двигателей.

Методика сбора и обработки бентосных форм зоофлагеллат остается практически не разработанной. Отбирать пробы с небольших глубин можно стратометром; небольшой объем воды (примерно 2 см над грунтом) оставляется в стратометре, осторожно взмучивается и разливается в чашки Петри. Дальнейшая обработка идет так же, как и планктона, но большую трудность вызывает повышенная мутность таких проб из-за обилия в них различных минеральных и органических частиц. Качественное изучение населения грунта возможно также производить с помощью стекол обрастания и пелоскопов.

ИНФУЗОРИИ

Простейшим, по-видимому, принадлежит немалая роль в трансформации органического вещества в водоемах. Численность и биомасса их значительны, весной и осенью они равноценны таковым рачкового и коловраточного планктона (Щербаков, 1963). Питаясь водорослями и бактериями, сами они служат пищей рачкам и коловраткам. Велика их роль в процессах самоочищения. Простейшие – наиболее чувствительные индикаторы при оценке сапробного состояния водоемов.

Однако роль их до сих пор оценена не в полной мере, что связано главным образом с трудностями методического характера. Методы учета этих организмов также далеки от совершенства.

УЧЕТ ПЛАНКТОННЫХ ФОРМ

Пробы планктонных простейших отбираются по заранее намеченной сетке станций в прибрежной и пелагической частях водоема батометром любой системы и конструкции. Можно пользоваться батометром

системы А.В. Францева объемом 2–3 л. При обзорных и комплексных исследованиях целесообразно отбирать интегрированную по горизонтам пробу, которая дает средневзвешенную величину численности простейших во всей толще воды.

Для получения интегрированной пробы воду отбирают по горизонтам 1–2–4–6–8–10 м, далее через 5 м, перемешивают в емкости и затем берут для исследования. На части станций при этом следует проводить отбор проб по отдельным горизонтам для выяснения вертикального распределения простейших, которое в разные сезоны бывает различно.

В обычных условиях на каждой станции есть необходимость исследовать три горизонта: поверхностный, средний и придонный, которые часто различаются по численности. На мелководных станциях, до 3 м, вполне достаточно брать пробы в поверхностном и придонном слоях. Сразу же после отбора проба должна быть обработана, желательно на месте.

До недавнего времени простейшие учитывались в отстойных пробах после фиксации их раствором Люголя (Щербаков, 1963). Этот метод, однако, не позволяет сделать достаточно полного учета, так как при фиксации и длительном отстаивании многие простейшие (например, *Amphileptus trachelioides*, *Stokesia vernalis* и др.) разрушаются, форма других сильно изменяется.

В прибрежной зоне водоемов весной и осенью в массовом количестве развиваются жгутиконосцы, которые в фиксированном состоянии легко принять за инфузорий. Мешают учету водоросли, развивающиеся в большом количестве в теплое, а иногда и в холодное время года.

Поэтому в последнее время учет простейших проводится предпочтительно в живом состоянии. Этот метод был предложен Н.С. Гаевской (1949), разработан и с успехом использован Ф.П. Чориком (1968) и С.И. Мажейкайте (1972).

В несколько усовершенствованном виде метод учета планктонных простейших сводится к следующему. Проба воды объемом, как правило, 500 мл выливается в воронку для фильтрования и концентрируется фильтрацией через мембранный фильтр № 6 без применения вакуума до объема 10 мл. Полученная таким образом концентрированная проба осторожно взбалтывается и выливается в маленький стаканчик. Использованный фильтр помещается в другой стаканчик с небольшим количеством воды, которая затем просматривается под микроскопом.

При небольшой численности простейших, до 500 экз/л, весь объем (10 мл) небольшими порциями просматривается под бинокулярным микроскопом МБС–1 при увеличении 2х–4х и окуляре 8х. Если численность значительна, выше 500 экз/л, из 10 мл концентрированной пробы отбирается 0,5–1 мл воды, распределяется в плоской камере или на стекле в виде капель и изучается под микроскопом для учета мелких форм; остальной же объем пробы просматривается под бинокулярным микроскопом.

При фильтрации часть простейших гибнет, причем потери могут составлять около 20 %, однако учет простейших в воде без фильтрования нецелесообразен, так как для просмотра под микроскопом даже небольшого объема воды требуется много времени, в течение которого

часть простейших погибает от изменения температуры и уничтожается рачками и коловратками.

При фильтрации 500 мл воды до 10 мл и последующем учете организмов в 0,5 мл концентрированной пробы расчет количества простейших проводится по следующей формуле:

$$N = 40n_1 + 2n_2,$$

где N — количество простейших в 1 л; n_1 — количество простейших в 0,5 мл пробы, для мелких организмов; n_2 — количество простейших в 10–0,5 мл пробы для крупных организмов.

УЧЕТ БЕНТОСНЫХ ФОРМ

Изучение бентосных простейших можно проводить по методике, предложенной Я.Я. Цеебом (1958). Пробы грунта отбираются с помощью микробентометра В.В. Гурвича и Я.Я. Цееба (1958) или стратометра, описанного в главе по микрофитобентосу настоящего сборника. На мелководьях удобно пользоваться трубками из стекла или прозрачного синтетического материала, которые рукой вдавливаются в грунт, закрываются пробкой и затем извлекаются вместе с монолитом. Вода, находящаяся над грунтом, выливается и изучается отдельно. Монолит выдвигается с помощью специального деревянного поршня, 1–2 см поверхностного слоя вместе с наилком и небольшим количеством воды помещается в стаканчики сразу же изучается под микроскопом. Для этого стеклянной трубкой, снабженной резиновой грушей, диаметром 0,5 см берется небольшая порция пробы, выливается в камеру (мы пользовались камерой Богорова) и изучается под микроскопом. Эта операция повторяется не менее трех раз, после чего вычисляется средняя численность на 1 м² площади водоема.

Попутно с инфузориями описанными методами учитываются и саркодовые (солнечники и корненожки).

Литература

- Гаевская Н.С. 1949. Простейшие (Protozoa). — В кн. "Жизнь пресных вод", т. 2, М.—Л.
- Гурвич В.В., Цееб Я.Я. 1958. Микробентометр для взятия количественных проб микробентосу. — Доп. АН УРСР, № 10.
- Мажейкайте С.И. 1972. Планктонные простейшие. — В кн. "Зоопланктон Онежского озера". Л.
- Цееб Я.Я. 1958. Состав и количественное развитие фауны микробентоса низовьев Днепра и водоемов Крыма. — Зоол. журн., т. 37, № 1.
- Чорик Ф.И. 1968. Свободноживущие инфузории водоемов Молдавии. Кишинев.
- Щербаков А.П. 1963. Продуктивность зоопланктона Глубокого озера. — Труды ВГБО, т. XIII, Сообщ. III "Планктонные простейшие".

ЗООПЛАНКТОН И НЕЙСТОН

Рассматривая зоопланктон открытой части водоема, мы пользуемся термином зоопланктонное "сообщество", подразумеваем под ним условно лишь животную часть (зооценоз) биоценоза пелагиали водоема.

Зоопланктонное сообщество пелагиали — только часть зоопланктона водоема. В это сообщество открытой воды входят главным образом истинно-планктические виды (Воронков, 1913), или облигатно-планктические виды (Рылов, 1924). Это организмы, вся активная жизнь которых и стадия яйца (летнего и партеногенетического) протекают во взвешенном состоянии. Среди населения водоема эта группа менее всего связана со дном.

Изучая планктон пелагиали в каждый определенный момент его развития, мы не можем не учитывать присутствующие в планктоне временные формы, переходные к другим биоценозам. Естественно, что в морях, благодаря огромной толще воды, многие планктонные организмы менее либо совсем не связаны с бентосом. В мелководных пресных водоемах организмы открытой воды и дна находятся в теснейшем контакте. Пребывание придонных форм в толще воды, благодаря волнению и взмучиванию, скорее, следует считать не случайным, а кратковременным и периодически повторяющимся. При этом, находясь какое-то время во взвешенном состоянии, донные организмы дышат, могут питаться, поедаются другими, отмирают, т.е. вступают во взаимоотношения с животными открытой воды и на какой-то период становятся компонентами сообщества.

Зоопланктонное сообщество пелагиали имеет и более тесную, естественную связь с бентосом. На дне зимуют латентные яйца большинства ракообразных (*Cladocera*, *Copepoda*), вышедшие из них молодые особи некоторое время держатся вблизи дна. Личиночные стадии дрейсены являются типичными планктонными обитателями, глохидии *Apo-donta* и *Unio* некоторое время плавают в толще воды. Вышедшие из яиц личинки многих хирономид держатся в планктоне и таким образом расселяются от места кладки. Личинки *Chaoborus* всегда держатся в толще воды.

Таким образом, рассматривая зоопланктон пелагиали как сообщество, невозможно не учитывать временно-планктические, факультативно-планктические, пассивно-планктические, и реже случайно-планктические организмы. Присутствуя в пелагиали иногда в огромных количествах, эти организмы имеют сложные биологические взаимоотношения с

истинным населением пелагиали. Даже вынесенные ветровым воздействием из прибрежной зоны зарослевые формы, погибающие в открытой части, влияют каким-то образом на ее экологический режим. Появляющиеся в массе в пелагиали в период размножения велигеры моллюсков, питающиеся фильтрационным способом, несомненно, изменяют условия питания зоопланктеров-фильтраторов. Личинки дрейссены присутствуют в планктоне в течение теплого времени года, достигая временами высокой численности (в волжских водохранилищах до 400 000 экз/м³) (Кирпиченко, 1968б). Огромного развития достигают в планктоне внутренних морей личинки *Balanus*, вступая в сложные взаимоотношения с остальными компонентами сообщества. Науплисы и циприсовидные личинки баянуса служат пищей для рыб и беспозвоночных, одновременно являясь хищниками. Они питаются не только растительными клетками, но и животными организмами, в частности личинками копепод, науплиусами *Acartia*, объедают личинок рыб (Куделина, Журавлева, 1963), поедают полифемоидей. Однако степень воздействия временно-планктических или факультативно-планктических животных на основных компонентов сообщества остается малоизученной.

Зоопланктонное сообщество, как всякое сообщество, должно характеризоваться постоянством видового состава, динамической устойчивостью, определенной, присущей ему организацией. Основная черта всякого сообщества – постоянство видового состава – полностью присуща зоопланктонному сообществу. Всякому исследователю, проработавшему несколько лет на водоеме, известно, что из года в год видовой состав сообщества пелагиали остается одним и тем же.

Зооценозам наших водоемов не в меньшей степени, чем растительным сообществам, свойственна сезонная динамика. В зимнее время основная масса животного населения открытой воды откладывает покоящиеся яйца и выпадает из планктона. Сезонные изменения, характерные для отдельных видов, из года в год повторяются, динамика этих процессов устойчива.

Зоопланктонному сообществу присущи некоторые специфические черты: микроскопические размеры подавляющего большинства животных, исключительно высокие темпы размножения благодаря партеногенезу у массовых видов, питание большинства видов фильтрационным способом и некоторые другие.

Изучение зоопланктонного сообщества включает в себя установление видового состава животных (таксономический подход).

Затем необходимо выяснить роль отдельных видов и групп в сообществе (количественный учет), а также изменение этой роли в разные периоды его существования (сезонная динамика).

Пространственная структура зоопланктонного сообщества может быть установлена при изучении горизонтального и вертикального распределения животных разных видов в различные сроки вегетационного периода, а также в течение суток.

Размерная структура сообщества включает в себя размерную структуру популяций, входящих в его состав.

Трофические связи внутри сообщества выясняются при изучении питания отдельных видов как в природе, так и в экспериментальных условиях.

ВИДОВОЙ СОСТАВ

Изучение зоопланктонного сообщества следует начинать с установления видового состава. Такие работы необходимо проводить летом в течение вегетационного периода, когда основная масса видов присутствует в планктоне и активно размножается. Методика сбора материала при этом должна быть направлена на то, чтобы обловить всю толщу воды. Необходимо собрать несколько проб большого объема, чтобы редкие виды попались в достаточном количестве. В мелководных водоемах до 2 м глубиной такой лов можно производить сачком, малой сеткой Джудая при буксировании ее за лодкой либо ведром, профильтровав не менее 5–10 ведер через мельничный газ № 64 или 77. Однако получение достаточного количества материала зависит от густоты населения. Объем пробы должен быть установлен в процессе работы в данном водоеме. Следует пользоваться сетками с ситом различного диаметра ячеи: более густым (газ № 64–77) для ловли коловраток, науплиальных стадий копепод и молоди *Cladocera* и менее густым (№ 23–38) для взрослых ракообразных. При обследовании видового состава более глубокого водоема необходимо производить тотальный лов от дна до поверхности. Это определяется вертикальной неравномерностью распределения отдельных видов и отдельных возрастных групп.

КОЛИЧЕСТВЕННОЕ СООТНОШЕНИЕ ВИДОВ

Вторым этапом изучения сообщества должно стать определение численности отдельных видов, с применением количественных методов учета.

Методы количественного учета зоопланктона подробно рассмотрены И.А. Киселевым (1969).

В настоящее время можно считать доказанной невозможность применения планктонных сетей как количественных орудий лова, особенно в пресных водоемах, характеризующихся цветением (Романова, 1948; Воронина, 1959). Сеть может и должна остаться орудием массового сбора материала для определения видового состава зоопланктона (Кусморская, 1954).

В последнее время при количественном изучении зоопланктона волжских водохранилищ применялся планктобатометр, системы которого постепенно модернизировались в ИБВВ АН СССР. Не останавливаясь на истории усовершенствования прибора и методике работы с разными его предшественниками, подробно опишем работу с настоящим последним вариантом прибора.

Планктобатометр ДК (Дьяченко – Кожевникова) представляет собой усовершенствованный вариант прибора, сконструированного ра-

нее И.П. Дьяченко. Прибор (рис. 1) состоит из укрепленного на стойках (1) цилиндра (2) объемом 10 л с верхней (3) и нижней (4) крышками, снабженными прокладками из пористой резины (5). На нижней крышке находится кран (6). Перед началом работы планктонобаторметр ставят на палубу или борт судна и нажимом на перекладину (7) открывают нижнюю крышку, которая особыми фиксаторами закрепляется в вертикальном положении. Открывают верхнюю крышку, которая тоже фиксируется в вертикальном положении при помощи упора (8). С открытыми крышками планктонобаторметр быстро и равномерно опускается в воду на тросе с лебедки; по достижении заданной глубины лебедка резко стопорится, и тогда от рывка троса нижняя и верхняя крышки автоматически захлопываются. Прибор поднимают из воды, ставят на

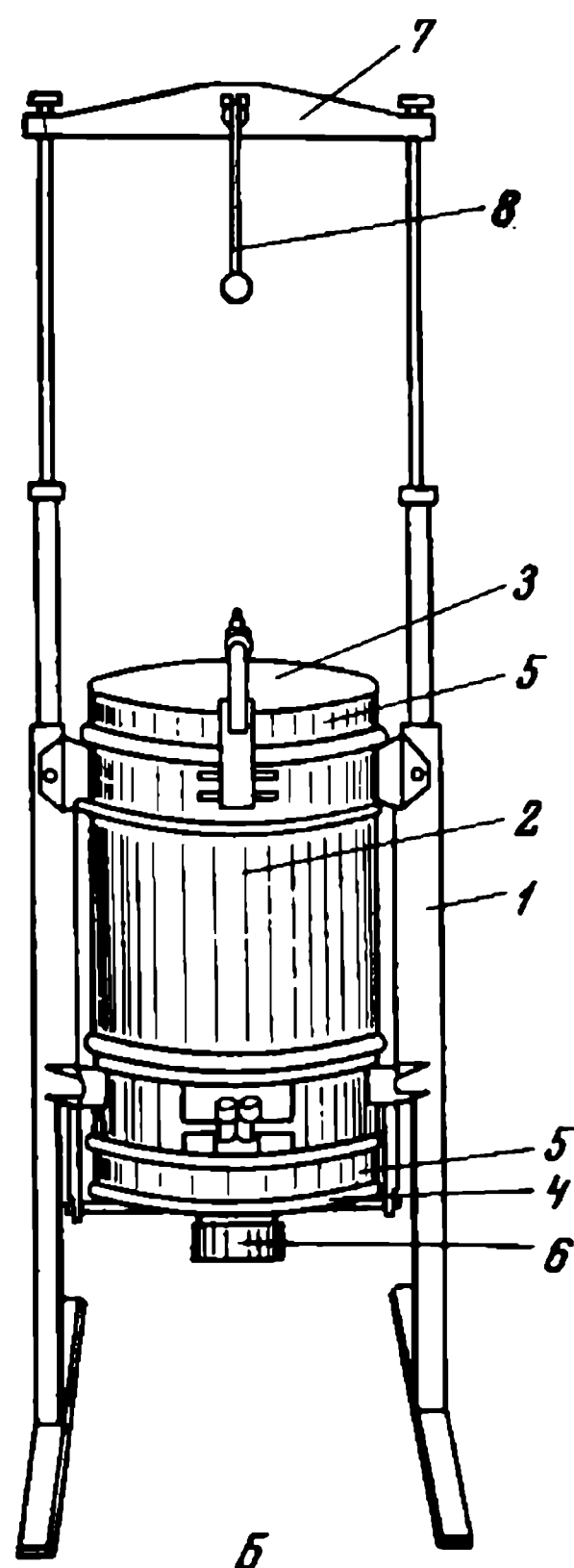
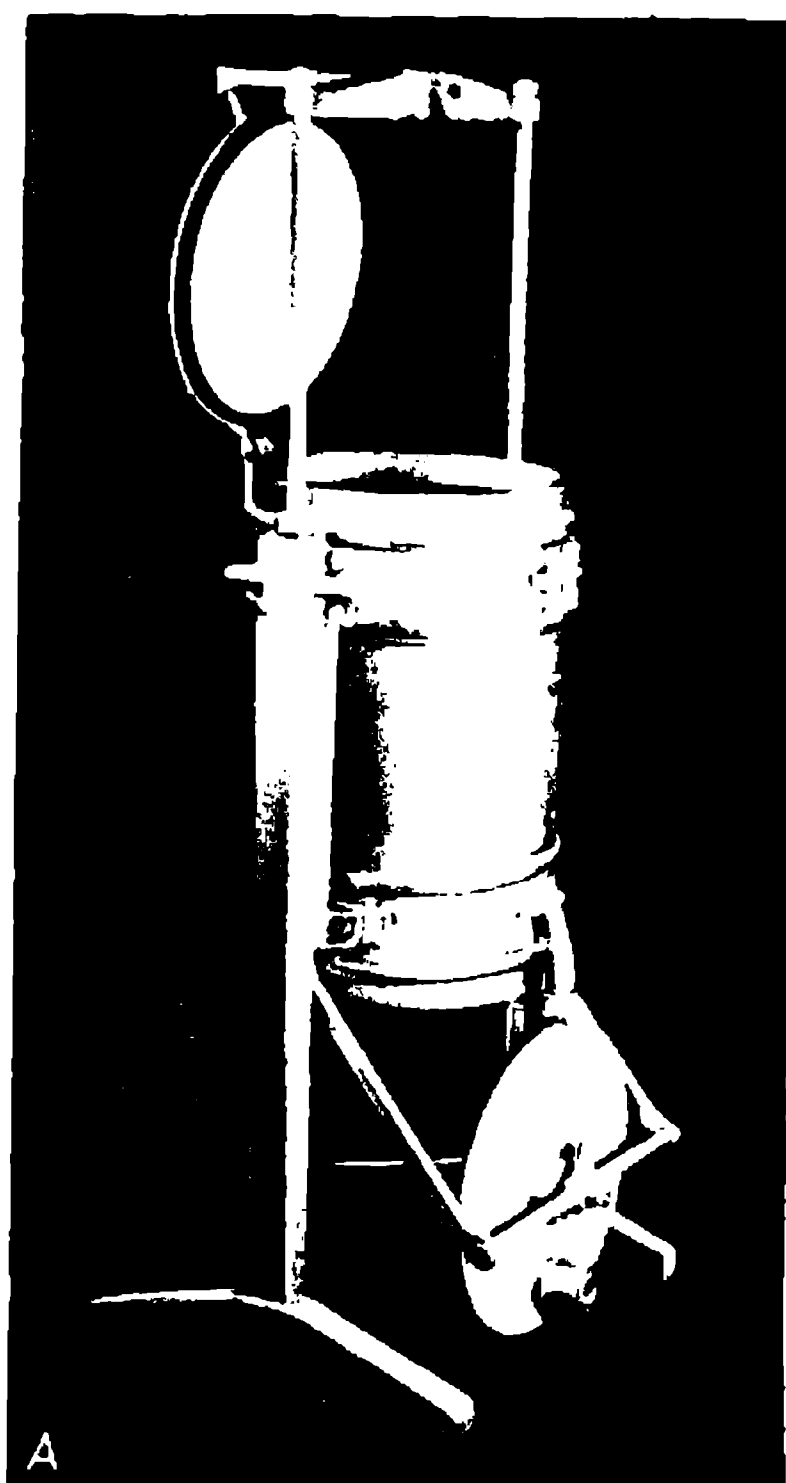


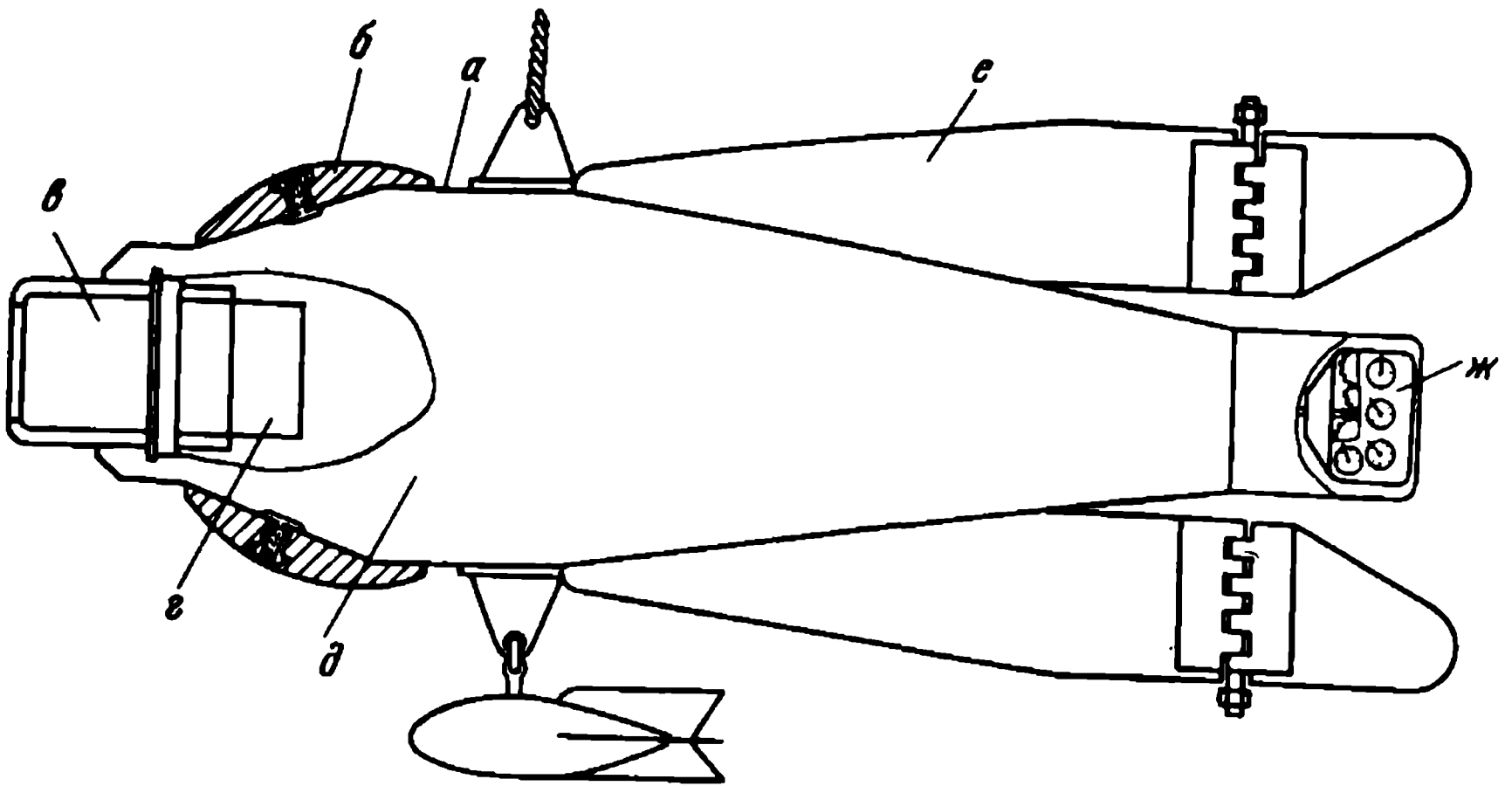
Рис. 1. Планктонобаторметр ДК (Дьяченко – Кожевникова)

А – вид с открытыми крышками; Б – вид с закрытыми крышками;
1 – стойки; 2 – цилиндр; 3 – верхняя крышка; 4 – нижняя крышка;
5 – прокладка из пористой резины; 6 – кран; 7 – перекладина;
8 – упор

палубу и, открыв кран в нижней крышке, выпускают воду в небольшой сачок из мельничного газа № 70, на вершине которого имеется металлический стаканчик. В период работы сачок хранится в ведре с чистой процеженной водой, лишенной всяких организмов. Концентрированная проба из металлического стаканчика сливается в склянку и фиксируется формалином, после чего сачок промывается с закрытым краном еще дважды для того, чтобы уловить все организмы, осевшие на его стенках. Перед фильтрацией следующей пробы сачок тщательно промывается с открытым краном, чтобы удалить случайные остатки предыдущей пробы. Сачок в течение работы хранится в воде, чтобы избежать изменений его фильтрационной способности, усыхания, а также запутывания организмов в сите.

Преимущество описанного планктонобатометра в том, что он, опускаясь с вертикально поставленными крышками, свободно прорезает воду, не нарушая стратификации и захлопывается автоматически на нужной глубине, не ожидая удара посыльного груза. Благодаря этому наиболее подвижные формы ракообразных, в частности копеподы, не успевают уйти и улавливаются лучше, чем другими приборами. Специальная проверка первоначального варианта прибора показала, что его уловистость заметно выше, чем у планктоночерпателя Богорова и тем более у планктонной сети Джудая. Различия в уловистости оказались статистически достоверными для ракообразных, особенно копепод (Дьяченко, 1963).

Отбор проб производится описанным батометром по вертикали через каждые 2 м. При изучении вертикального распределения зоопланктона проба из каждого батометра фиксируется отдельно. Для получения средней пробы, характеризующей численность зоопланктона в данной точке, все подъемы планктобатометра сливаются в один сачок и в одну банку. Для количественного учета крупных кладоцер (*Leptodora kindtii*, *Bythotrephes longimanus*) необходимо облавливать как можно больший объем воды. Для этой цели могут служить различные планктоноуловители с приспособлениями для измерения объема воды, профильтрованной через сетяной мешок планктоноуловителя (Киселев, 1969), или последняя модификация подобных приборов — "Ракета КО-2" с гидрометрической вертушкой и механическим счетчиком (Кирпиченко, 1962, 1968а) (рис. 2). Размер ячеей конического сита, которое помещается в корпусе ракеты, должен быть не менее 0,7–0,5 мм, что соответствует газу № 11–15. Сито с более мелкой ячейей быстро забивается мелкими водорослями. Количество лептодор в 1 м³, как правило, в два–два с половиной раза выше, чем при использовании сети Джудая (газ № 21–23). Однако под действием сильного напора воды в ракете ракообразные травмируются настолько, что определить размеры рачков, пол, стадию зрелости почти невозможно. Для этих целей лучше пользоваться параллельными сетными ловами (большой сеткой Джудая, газ № 21–23). Взрослые особи *L. kindtii* имеют тенденцию скапливаться в глубоководных участках водоемов, а молодь — ближе к берегу. Поэтому для репрезентативности количественных дан-



Р и с . 2. Планктоноуловитель "Ракета КО-2"

а – корпус ракеты; *б* – уравнивающий груз; *в* – насадка на входное отверстие; *г* – полиэтиленовый клапан; *д* – ловящая сеть; *е* – стабилизатор; *ж* – механический счетчик обловленного объема воды

ных и выявления возрастной и размерной структуры популяции лептодоры пробы необходимо собирать как в открытой части водоема, так и вблизи берега (Кузичкин, 1974).

Второй этап выяснения структуры сообщества – вычисление численности и биомассы животных. Это необходимо для установления количественной характеристики сообщества, выявления видов разной степени значимости, а также для выяснения динамики видов во времени и распределения их в пространстве.

Камеральная обработка проб для определения численности и биомассы ведется по общепринятой методике. Употребление штемпель-пипетки того или иного объема и объем концентрированной пробы зависят от величины осадка и выбираются с таким расчетом, чтобы количество организмов водной порции было не менее нескольких десятков. В противном случае полученные данные весьма ненадежны (Виленкин, 1969). Содержимое штемпель-пипетки выливается в камеру Богорова, где ведется подсчет крупных организмов под бинокулярным микроскопом МБС-1. Для подсчета коловраток употребляются штемпель-пипетки меньшего объема (0,1, 0,2, 0,5 мл) и подсчет Rotatoria ведется под микроскопом в специальной прямоугольной камере, разделенной на счетные квадраты. Наиболее подходящей для подсчета коловраток является камера Димова (Киселев, 1969). Подсчет менее многочисленных видов следует вести во всей пробе.

После определения количества животных разных видов в каждой порции пробы либо во всей пробе необходимо произвести их промеры

для вычисления биомассы по таблицам средних весов Ф.Д.Мордухай-Болтовского (1954) и С.Н. Уломского (1958, 1961). Количество промежуточных организмов различных видов должно зависеть от амплитуды колебания их размеров в пробе. Размерный ряд организмов в пробе определяется видовой принадлежностью, а также зависит от сезона исследований. Так, например, длина *Leptodora kindtii* в пробах летом из Рыбинского водохранилища колеблется от 1,2 до 12,3 мм, *Daphnia cucullata* — от 0,55 до 1,4 мм (Иваньковское водохранилище), *Bosmina coregoni* — от 0,27 до 0,98 (Рыбинское водохранилище), *B. longirostris* — от 0,25 до 0,45 (Иваньковское водохранилище). Весной, до появления первого партеногенетического помета, и осенью, после прекращения партеногенетического размножения, популяции ветвистоусых ракообразных наиболее однородны в размерном отношении. Летом, в период массового размножения, в популяциях хорошо представлены все возрастные группы от новорожденных рачков до крупных половозрелых самок. Выявление необходимого минимального числа промеров особей для вычисления среднего размера и среднего веса показано на рис. 3. При исчезновении резких колебаний кривых, характеризующих средний вес и средний размер особей, определяется минимальное необходимое число промеров.

Так, например, для *Leptodora kindtii* минимальное необходимое число промеренных особей должно составлять 30, для *D. cucullata* – около 15–20, для *Bosmina longirostris* – около 15. Такие данные могут быть легко получены для любого вида ракообразных и для любого водоема.

При определении веса крупных ракообразных лучше пользоваться не таблицами средних весов, где диапазоны между размерными группами велики и возрастание веса идет особенно резко в старших возрастных группах, а кривыми, построенными по табличным данным. При этом завышение или занижение веса будет минимальным. Примеры таких кривых приводятся ниже (рис. 4). Результаты обработки записываются на специальном бланке.

Институт биологии внутренних вод АН СССР

Водоем _____
Станция № _____ Местонахождение _____
Горизонт _____ Ветер – напр. _____ сила _____ Волнение _____
197 г. _____ Время _____ Глуб. _____ Прозр. _____ Т-ра воды пов. _____ прид. _____
Грунт _____ Заросли _____
Орудие лова _____

№ п/п	Виды	В штемпель- пипетке			В про- бе	Размер, мл	Числен- ность в 1 м ³	Биомас- са, г/ м ³
		I	II	III	экз/мл			

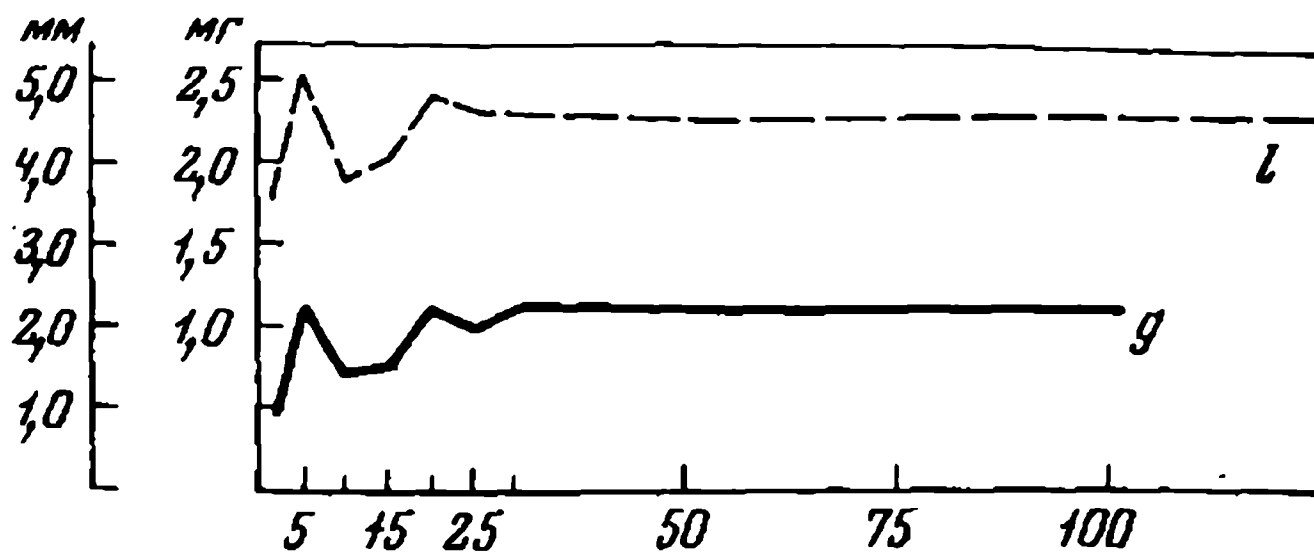


Рис. 3. Зависимость среднего размера и среднего веса *Leptodora kindtii* от количества промеренных особей

По оси ординат — размер (l) и вес (g) лептодоры; по оси абсцисс — число промеренных особей

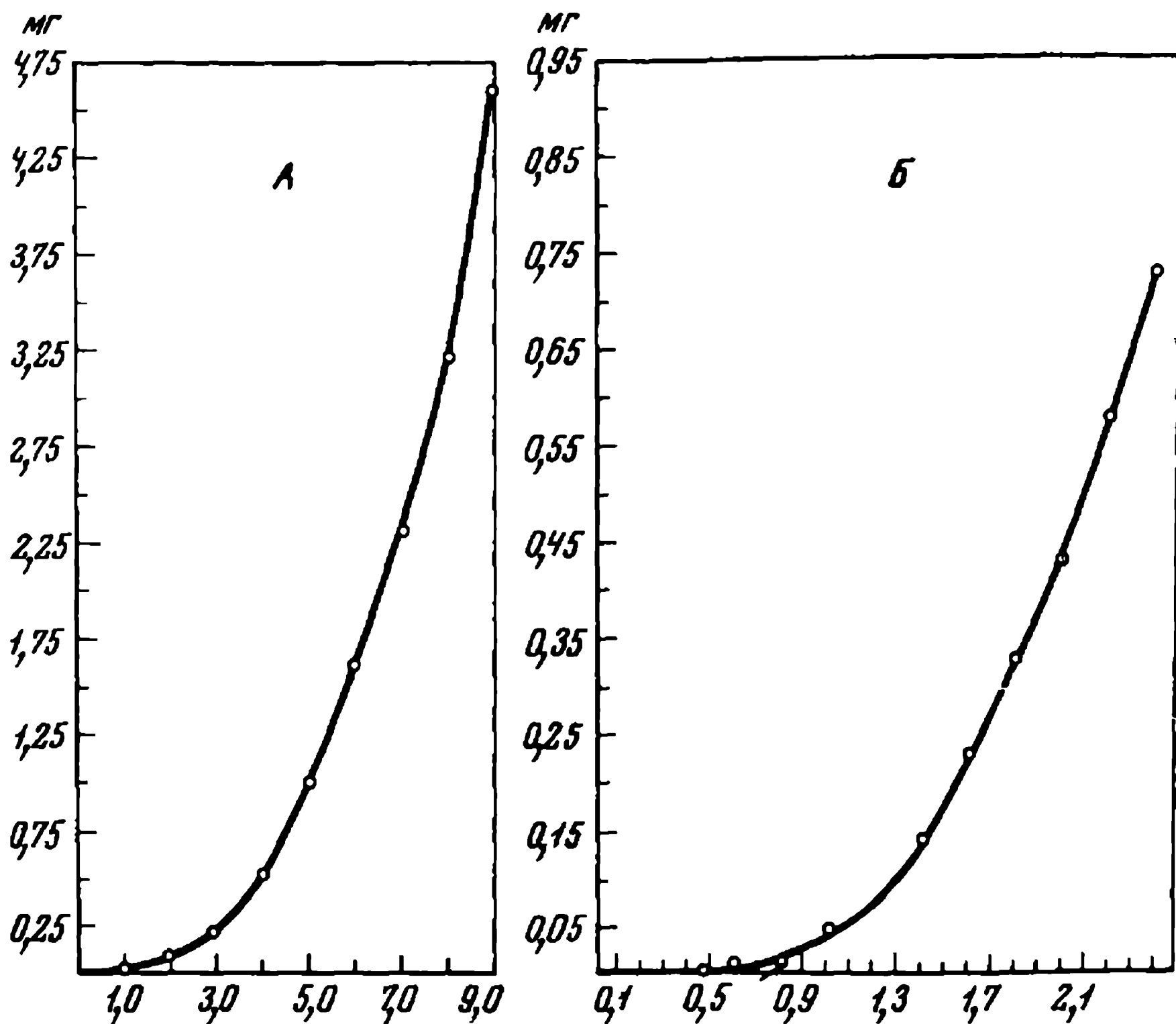


Рис. 4. Зависимость веса от длины клadoцер *Leptodora kindtii* (А) и *Daphnia cucullata* (Б)

По оси ординат — вес рачка; по оси абсцисс — длина

Изучение видового состава биоценозов невозможно без определения роли отдельных видов.

Виды, представленные наиболее многочисленными популяциями, выступают как руководящие или доминантные; уступающие им по численности – субдоминантные, затем – второстепенные; виды, представленные единичными особями, – редкие.

Значение отдельных видов по численности и биомассе может не совпадать. Так, крупные ракообразные *Leptodora kindtii* и *Bythotrephes longimanus*, относящиеся по численности к редким видам, могут быть субдоминантами по биомассе. Подобная зависимость наблюдается и среди коловраток – крупной *Asplanchna* и мелкими многочисленными *Keratella quadrata* и *K. cochlearis*. Возможно, что наиболее объективное представление о роли популяции того или иного вида в жизни биоценоза дает не численность и биомасса, а количество поглощенного кислорода, характеризующего интенсивность жизнедеятельности данной популяции.

При камеральной обработке полученных материалов одной из характеристик структуры сообщества может служить степень разнообразия его элементов (информация). Для оценки видового разнообразия данного зоопланктонного сообщества может быть использован индекс, впервые предложенный для фитопланктона Р. Маргалефом. Этот индекс был применен при изучении структурных особенностей зоопланктонных сообществ некоторых северных озер (Гиляров, 1969а, б, 1970).

Формула, которая используется для зоопланктона, имеет следующий вид:

$$Hb = - \sum_{i=1}^S \frac{Bi}{B} \log_2 \frac{Bi}{B}.$$

где Hb – разнообразие в битах/ед веса; Bi – биомасса всех особей i -го вида в пробе; B – биомасса особей всех видов в пробе; S – число видов в пробе; $B = \sum_{i=1}^S Bi$.

Величина индекса видового разнообразия зависит от числа видов, встречающихся в данном сообществе, и распределения численности (или биомассы) особей по отдельным видам. Величина индекса уменьшается в районах повышенной биомассы и резкого преобладания какого-либо одного или максимум трех видов и увеличивается при большом количестве видов и отсутствии резкого преобладания одного из них.

Индекс может служить для количественной оценки многочисленных наблюдений на морских и пресноводных водоемах в тех случаях, когда уменьшение видового разнообразия сообщества сопровождается увеличением биомассы, и наоборот (Гиляров, 1970). Подобная зависимость может наблюдаться в течение вегетационного периода в одном водоеме, когда в наиболее благоприятные периоды биомасса и численность организмов возрастают значительно быстрее, чем число видов, которое может не изменяться (Заика, Андрущенко, 1969).

ИЗУЧЕНИЕ СЕЗОННОЙ ДИНАМИКИ ЧИСЛЕННОСТИ (СТРУКТУРА СООБЩЕСТВА ВО ВРЕМЕНИ)

Сезонные изменения структуры в водоемах умеренных широт свойственны зоопланктонным сообществам в значительно большей степени, чем бентосным.

Изучение сезонной динамики численности планктонных животных следует начинать с распределения станций в водоеме, наиболее характеризующих зоопланктон пелагиали. На этих точках в течение вегетационного периода все виды, характерные для данного сообщества, встречаются в достаточном количестве. После вскрытия водоема в течение весны пробы должны собираться не менее одного раза в 5–7 дней. Это необходимо для того, чтобы уловить сроки появления отдельных видов из зимних яиц. Гидробиологическая весна включает в себя период с момента появления первых особей отдельных видов до времени достижения максимальной численности первыми отдельными видами. В течение гидробиологического лета пробы могут собираться через 7–10 дней. Пробы обрабатываются по обычной методике, вычисляется численность и биомасса отдельных видов в каждый срок сборов.

Эта методика стандартных сборов использовалась на Рыбинском водохранилище с 1952 г. и позволила тщательно проследить динамику численности отдельных видов и многолетние изменения ее (Монаков, 1972).

Кривые сезонной динамики видов лишь формально отражают то, что происходит внутри сообщества, и скрывают за собой массу информации. Причины той или иной периодичности планктонных форм остаются в значительной степени невыясненными. Под понятием сезон года скрывается целая сумма факторов (температура, пища, конкуренция, наследственные ритмы и т.д.). Однако при преимущественном влиянии какого-то одного фактора (например, солености в районах, подверженных ее большим колебаниям) возможно связать динамику видов с сезоном и этим фактором (Марковский, 1954). Экологические ареалы отдельных видов, приведенные в виде диаграммы, позволяют выявить особенности сезонной динамики отдельных видов в водах с разной соленостью.

Преимущественное развитие двух видов в тот или иной срок позволило Ю.М.Марковскому (1954) выявить зоопланктонные комплексы, характерные для определенного сезона при той или иной величине солености.

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА СООБЩЕСТВА

ИЗУЧЕНИЕ ГОРИЗОНТАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ

Приуроченность животных отдельных видов и возрастных групп к определенным районам и определенным глубинам водоема является показателем структурной целостности данного биоценоза.

Успех изучения горизонтального распределения зависит от установления сетки станций для сбора зоопланктона, наиболее полно характеризующих все особенности экологического режима открытой части водоема (размах глубин, защищенность, грунт, солевой, кислородный, температурный режим и т.д.).

Горизонтальное распределение в водоемах умеренных широт тесно связано с сезонностью. На мелководных участках отдельные формы появляются весной и исчезают осенью раньше, чем на глубоководных, что связано не только с более быстрыми изменениями температуры на меньшей глубине, но и с условиями питания, развитием фитопланктона и бактерий. Горизонтальное распределение зоопланктона изменяется в течение года и должно быть исследовано в каждый отдельный гидробиологический сезон. В каждой точке ежесезонно необходимо проводить тотальные сборы проб (от дна до поверхности), характеризующие численность видов в данном экологическом районе. При штилевой погоде у ракообразных наблюдается образование стай и мозаичность в распределении, что следует иметь в виду при изучении горизонтального распределения.

При камеральной обработке вычисляется число особей в 1 м^3 отдельных видов, среднее для данной точки, либо только число особей в поверхностном слое. Затем составляются карты-схемы, характеризующие горизонтальное распределение зоопланктона в данном водоеме.

ИЗУЧЕНИЕ ВЕРТИКАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ

При изучении вертикального распределения необходимо выявить среди зоопланктеров активных мигрантов, а также формы, приуроченные к определенным горизонтам в течение всего вегетационного периода либо в отдельные его сроки. Исследования такого рода, как уже отмечалось, тесно связаны с изучением вертикальных суточных миграций.

Выявление активных мигрантов осуществляется в течение круглосуточного сбора проб на различных горизонтах в одной точке водоема. Наиболее подходящее время для выявления активных мигрантов — период гидробиологического лета, когда большинство видов имеет достаточную численность и их биологические проявления наиболее интенсивны. Пункты круглосуточных наблюдений, так же, как для изучения сезонной динамики, должны в наибольшей степени быть характерными для данного сообщества. Прежде чем наметить горизонты сбора проб, необходимо проследить вертикальное распределение температуры. В слое температурного скачка пробы собираются через 1–2 м, так как в этом слое распределение своеобразно. Сроки сбора проб устанавливаются в зависимости от географической широты водоема и конечных целей исследований, но наиболее часто необходимо собирать пробы утром и вечером — в периоды наиболее резкого изменения освещенности и активных миграций животных. Сбор в каждой серии необходимо начинать с одного и того же горизонта, чтобы промежуток времени меж-

ду сборами на отдельных горизонтах в разных сериях оставался одинаковым. Это связано с тем, что работа с планктобатометром в каждый срок достаточно длительна, особенно на станциях с большими глубинами. Фиксация проб и дальнейшая их обработка ведутся по общепринятой методике.

Для выявления особенностей вертикального распределения половозрелых особей и молоди, а также установления суточной ритмики в размножении пробы обрабатываются по специальной методике (Ривьер, 1969, 1971). Зрелые самки разбиваются на группы по стадиям зрелости их зародышей или яиц. Наиболее четко эти стадии установлены для *Cladocera* (*Daphniidae*, *Leptodora*, *Polyphemoides*). Установление таких стадий возможно лишь после тщательного изучения в природе и в лабораторных условиях процессов ово- и эмбриогенеза и отрождения молоди. Ракообразные в пробах за каждый срок круглосуточных наблюдений разбиваются по группам с учетом установленных стадий.

Вычисляется относительное количество рачков каждой группы. Выявляется динамика рачков отдельных групп в течение суток. Применяя подобную методику, удалось доказать отрождение молоди в ночное время у полифемоидей и лептодор и выявить различия в миграциях половозрелых особей, молоди, новорожденных рачков.

РАЗМЕРНО-ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА СООБЩЕСТВА

Размерная структура зависит от наличия и преобладания в сообществе отдельных видов, различающихся размерами.

Весной зоопланктонное сообщество состоит из относительно мелких форм (*Rotatoria* — *Keratella*, молодь *Cladocera*). Летом размеры животных значительно возрастают, в планктоне преобладают *Cladocera*, появляются в значительном количестве крупные хищные *Leptodora kindtii* и *Bythotrephes longimanus*, почти исчезают коловратки. Крупные зоопланктеры имеют относительно низкую численность, иное пространственное распределение, более низкий темп размножения, часто более высокую организацию, большую относительную скорость движения и т.д., чем мелкие.

Размерная структура сообщества зависит также от размерной структуры популяций отдельных видов, входящих в его состав. Изучение размерной структуры сообщества невозможно без знания особенностей роста и размножения отдельных видов. Размерная и половая структура популяций определяется особенностями биологии данного вида, характерна для каждого вида в каждый период его жизни. Нарушения структуры популяции (исчезновение молоди, новорожденных особей, резкое возрастание количества взрослых, снижение их плодовитости) являются отражением влияния неблагоприятных факторов.

Обильные количественные пробы, необходимые для выявления размерной структуры популяций, следует собирать регулярно в течение

всего сезона. При камеральной обработке около 100 особей одного вида промеряются, определяется их пол, стадия зрелости зародышей, их количество. Вычисляется относительное количество новорожденных рачков, молоди, самок с зародышами на разных стадиях зрелости, самцов, старых, не размножающихся самок, гамогенетических (для *Cladocera*) самок и т.д. Вычисляется средний размер особей в пробе, средний размер половозрелых самок (партеногенетических, гамогенетических) и т.д. Это позволяет выявить особенности популяции в различное время сезона. Так, у *Cladocera* в весеннее время наблюдается максимальное количество молоди, минимальные средние размеры особей, максимальные за весь сезон размеры партеногенетических самок первого поколения, вышедших из эффипиев; в летнее время — максимальное количество новорожденных (в связи с коротким эмбриональным периодом), снижение средней и удельной плодовитости, минимальные размеры половозрелых особей и т.д., в осеннее время — исчезновение новорожденных рачков, резкое преобладание в популяции крупных самок, снижение плодовитости, появление самцов и т.д. (Ривьер, 1973).

Структура популяции и ее динамика могут быть представлены графически, что помогает проследить судьбу отдельных размерно-возрастных групп.

ТРОФИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ В ЦЕНОЗЕ

Все зоопланктонное сообщество представлено организмами потребителями органического вещества — консументами, которые образуют второй трофический уровень. К ним в зоопланктонных сообществах средней полосы относятся коловратки, *Copepoda* и *Cladocera* — фильтраторы, питающиеся за счет водорослей и бактерий. Третий уровень образуют хищные коловратки (*Asplanchna*), хищные циклопы, полифемоидеи (битотрефес, церконагис, подоиды) и лептодора. Выяснение качественной и количественной сторон питания отдельных видов может производиться в основном в экспериментальных условиях. Непосредственные наблюдения за питанием в природе и вскрытие кишечника не могут дать удовлетворительных результатов для количественной оценки питания. Изучение содержимого кишечника фильтраторов может дать представление лишь о качественном составе пищи. Для хищных *Cladocera* и *Copepoda*, высасывающих свою жертву, вскрытие пищеварительного тракта не имеет смысла либо дает лишь приблизительное представление о характере питания (Мордухай-Болтовская, 1958; Буторина, 1965). Мгновенная фиксация проб, когда всасываемая жертва остается в когтях хищника, позволяет судить лишь о видовом составе кормовых организмов.

Для крупных хищных ракообразных наиболее объективна методика изучения их питания в лаборатории. Животные содержатся в оптимальных условиях по одному экземпляру в сосудах, им предоставляется корм — различные виды животных в различном количестве. Учитывает—

ся количество и видовой состав потребленных жертв за определенный период. Количество и качество потребленных животных связываются с возрастом хищника. Методика изучения питания крупных хищных *B. longimanus* и *L. kindtii* подробно описана Э.Д. Мордухай-Болтовской (1958).

Наблюдения над питанием циклопов, и особенно крупных хищных *Mastocyclops*, также успешно велись в экспериментальных условиях подсчетом съеденных жертв или выращиванием рачков на различной пище (Богатова, 1951; Fryer, 1957).

Наиболее объективные данные, касающиеся не только состава съеденной пищи, ее количества в определенный период времени, но зависимости потребления от концентрации и количества усвоенной пищи были получены при изучении питания с помощью радиоуглеродной методики.

Эта методика впервые была освоена и применена для изучения питания беспозвоночных Ю.И.Сорокиным (1966). Обзор работ, содержащих подробное описание методик и результатов изучения питания многих видов пелагических ракообразных, дается А.В.Монаковым (Monakov, 1972).

В этой же работе приводится схема трофических связей в крупных водоемах, впервые разработанная на примере Рыбинского водохранилища Ф.Д.Мордухай-Болтовским (1963).

Только для зоопланктонного сообщества по сравнению с сообществами всего водоема схема трофической структуры выглядит значительно проще (рис. 5).

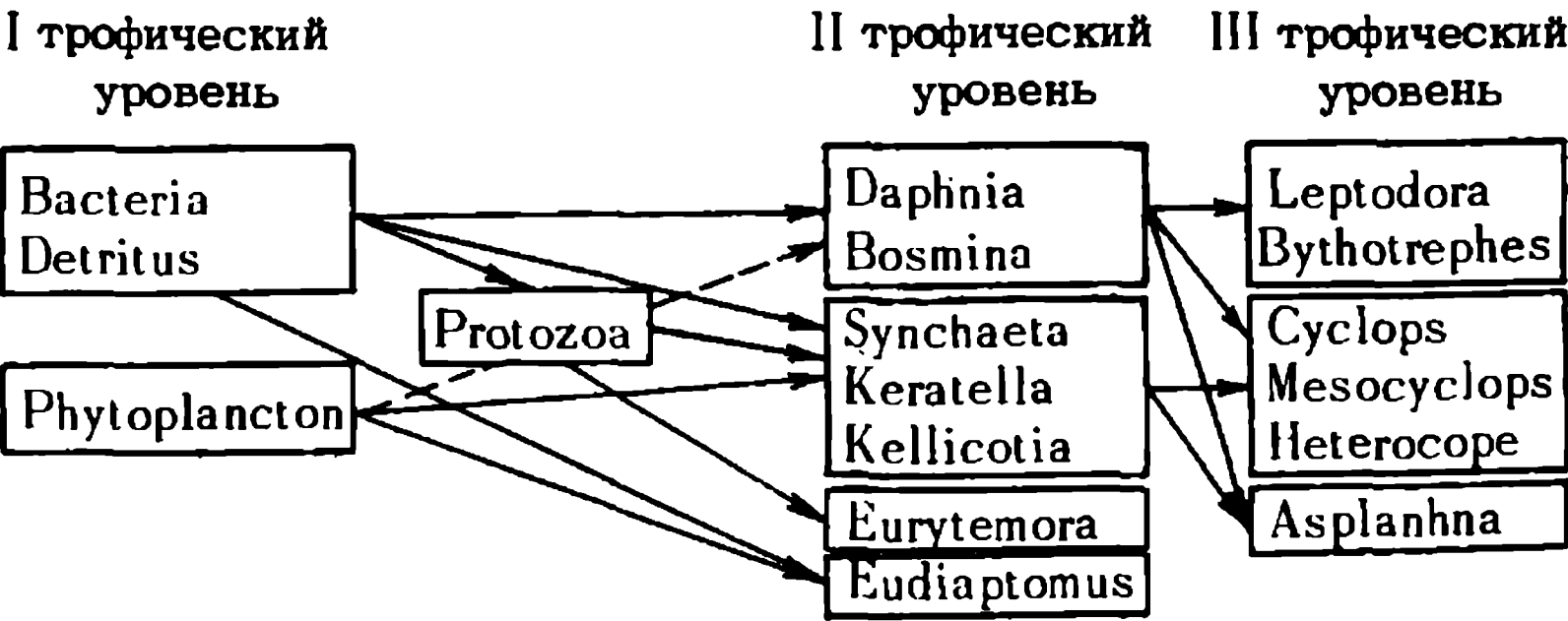


Рис. 5. Схема трофической структуры

Подобная схема трофической структуры изучаемого сообщества является результатом детального изучения питания отдельных видов и пищевых связей между их популяциями.

Для количественной характеристики трофической структуры может служить учет трансформации вещества и энергии по различным трофическим уровням (Edmondson, Winberg, 1971).

ИЗУЧЕНИЕ МЕЖПОПУЛЯЦИОННЫХ ОТНОШЕНИЙ В ЗООПЛАНКТОННОМ СООБЩЕСТВЕ

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ОРГАНИЗМОВ, ОТНОСЯЩИХСЯ К ОДНОМУ ТРОФИЧЕСКОМУ УРОВНЮ (НЕЙТРАЛИЗМ, КОНКУРЕНЦИЯ)

Эти взаимоотношения могут быть выяснены в результате изучения сезонной динамики численности, распределения, питания отдельных видов, особенностей биологии. Обычно конкуренция среди близких видов, относящихся к одному трофическому уровню, устраняется тем, что они обитают в различных экологических нишах.

При изучении вертикального распределения ракообразных различные возрастные группы одного вида (науплии, копеподитные стадии и взрослые особи *Copepoda*, молодь и взрослые хищных *Cladocera*) оказываются распределенными по разным горизонтам либо близкие виды (*Calanus*, *Eucalanus*), питающиеся водорослями, доминируют в разных слоях при ограниченном количестве пищи. При цветении водорослей все эти ракообразные размножаются в массе в одних и тех же слоях (Виноградов, 1968).

Межвидовая пищевая конкуренция играет значительную роль в колебаниях численности популяций различных зоопланктонных животных. В сложные пищевые взаимоотношения вступают коловратки, личинки рыб, ветвистоусые, веслоногие-фильтраторы и личинки дрейссены. При массовом развитии в водоемах *Daphnia magna*, *Daphnia longispina*, *Limnospira frontosa*, обладающих наибольшей величиной суточной фильтрации и высокой плодовитостью, другие популяции *Cladocera* находятся в угнетенном состоянии (Мануйлова, 1958, 1964). В периоды массового развития велигеров *Dreissena* обычно резко падает численность других планктеров-фильтраторов — *Cladocera* и *Rotatoria* (Мануйлова, 1964). Обнаружив в водоеме или его отдельных районах массовое развитие *Calanoida*-фильтраторов — *Eudiaptomus gracilis* и *E. graciloides*, можно ожидать низкой численности фильтраторов *Cladocera*.

Пищевая конкуренция может ослабляться при массовом размножении одинаково питающихся видов в разные сроки. Так, в Рыбинском водохранилище потребляющие бактерий *Daphnia* и *Bosmina* имеют различный характер сезонной динамики. Босмины достигают максимума численности весной и осенью, дафнии размножаются в массе летом (Монаков, 1972).

Взаимоотношения пищевых конкурентов в планктонном сообществе могут изменяться вследствие воздействия рыб, интенсивно выедающих одного из конкурентов. Избирательное питание рыб каким-то одним видом планктонных ракообразных может вызвать вспышку численности их пищевых конкурентов. Повышение численности коловраток в отдельных районах водоема может быть вызвано избирательным выеданием рыбами их пищевых конкурентов — ветвистоусых. В прудах при выедании рыбами крупных *Daphnia magna*, *Daphnia longispina* в массе развиваются *Ceriodaphnia*, *Bosmina* и, наконец, коловратки (Григорек

и др., 1962). Таким образом, могут резко видоизменяться отношения в зоопланктонном сообществе.

При изучении пищевых взаимоотношений следует учитывать также численность простейших, особенно в эвтрофных водоемах и удобряемых прудах, так как при массовом развитии Protozoa они значительно более интенсивно выедают бактерий, чем самые активные фильтраторы среди ветвистоусых, такие, как *Daphnia magna* (Мануйлова, 1964).

Экспериментальные исследования межвидовой конкуренции могут проводиться при содержании двух близких видов в сосудах. При этом создаются различные варианты экологических факторов. Ослабление конкуренции между двумя видами тифельки, выращиваемыми в одном сосуде на одном корме, достигается пространственным разобщением этих видов — образованием двух разных экологических ниш (Гаузе, 1936). При содержании в сосудах двух видов ветвистоусых необходимо учитывать их общую численность, смертность, количество новорожденных, размещение в сосуде, поведение. Так, при содержании в одном сосуде *Simocерphalus vetulus* и *Daphnia pulicaria* выявлялась некоторая дифференциация двух ниш даже в небольшом сосуде (Frank, 1952). *S. vetulus* сосредотачивался вблизи стенок, *D. pulicaria* — в свободной середине сосуда. Подобное распределение соответствует поведению этих видов в водоеме.

ХИЩНИЧЕСТВО

Как уже отмечалось, этот тип взаимоотношений характерен для популяций, относящихся к различным трофическим уровням.

Основной метод изучения — наблюдения над питанием хищных форм в садках и в лабораторных условиях. В садки, поставленные непосредственно в водоеме, можно помещать мирных и хищных зоопланктонных животных. Хищное питание *Asplanhna* и воздействие этой коловратки на мелких *Cladocera* (*Bosmina*, *Chydorus*) можно проследить в течение суток, учитывая численность подопытных видов и количество жертв в каждой особи *Asplanhna* (Мануйлова, 1964). При наблюдениях в лаборатории следует адаптировать хищников к условиям опыта и некоторое время (до полного освобождения кишечника) содержать без пищи. Затем к ним подсаживают жертвы, относящиеся к разным видам, и в различном количестве. Эксперименты можно проводить непосредственными наблюдениями и подсчетом съеденных жертв либо кормлением хищников жертвами, выращенными на меченых C^{14} водорослях или бактериях. Таким образом удастся выяснить суточный рацион, избирательность в пище, наличие каннибализма, повадки и поведение хищников. Варианты экспериментов должны определяться конкретными целями исследований.

Определив суточный рацион хищников и численность их популяций, можно подсчитать, какое количество мирного планктона они потребляют в сутки в данный период. Так, Мордухай-Болтовской (1958) было показано, что лептодора и битотрефес в Рыбинском водохранилище

съедают мирного зоопланктона гораздо больше, чем молодь судака. Воздействие хищных *Cladocera* на зоопланктонное сообщество оказывается сравнимым с влиянием планктоноядных рыб.

КОММЕНСАЛИЗМ И ДРУГИЕ ФОРМЫ СОЖИТЕЛЬСТВА

Комменсализм хорошо известен среди зоопланктонных животных. Многие коловратки (Богословский, 1955) часто используют планктонных ракообразных в качестве субстрата. *Brachionus rubens*, *Proales daphnicola*, *Pleurotrocha petromyzon*, являясь свободноживущими формами, часто поселяются на поверхности тела дафний и циклопов. Взаимоотношения этих коловраток и дафний можно наблюдать как в природе, так и в лабораторных условиях. Некоторые коловратки (*Euchlanis dilatata*) приклеивают лишь свои яйца к пучкам *Aphanizomenon* и комкам *Microcystis* (Цееб и др., 1965). В качестве субстрата использует колонии синезеленых *Chydorus sphaericus*, видимо, питаясь бактериями на их поверхности.

ХИМИЧЕСКИЕ И БИОХИМИЧЕСКИЕ МЕЖПОПУЛЯЦИОННЫЕ СВЯЗИ

Одна из характерных черт гидробиоценозов — огромное значение межорганизменных связей, осуществляющихся посредством взаимовлияния различных продуктов обмена веществ, выделяющихся организмами в водную среду. Эти метаболиты создают сложные связи и взаимодействия внутри сообщества: с одной стороны, обуславливают целостность отдельных популяций, с другой — создают биохимическую связь между популяциями, когда одни виды используют продукты, синтезируемые другими (Хайлов, 1965). Однако биохимические межорганизменные связи хорошо известны лишь среди одноклеточных водорослей, макрофитов, бактерий и одноклеточных водорослей.

Стимулирующее, угнетающее и токсическое влияние различных видов водорослей друг на друга изучено значительно подробнее, чем взаимодействие водорослей и зоопланктона и биохимическое взаимодействие популяций различных планктонных животных. Влияние синезеленых водорослей на зоопланктон исследовано наиболее полно. В период "цветения" ракообразные резко снижают свою численность (Цееб и др., 1965). В ветреную погоду синезеленые водоросли обычно распределяются на значительную глубину, в тихую — образуют плотную поверхностную пленку, особенно в мелководных заливах, под которой наблюдается дефицит кислорода, отмирание и загнивание водорослей, что влечет за собой гибель молоди рыб и планктонных животных. Подобные результаты могут быть получены непосредственно во время комплексных экспедиций при работе с борта судна.

Причина гибели и угнетения синезелеными водорослями различных видов зоопланктеров могут быть самыми различными: механическими — забивание фильтрующих органов, химическими — дефицит кислорода и повышенное содержание углекислоты и биохимическими — воздействие токсинов, выделяемых водорослями. Эти токсические веществ—

ва у одних и тех же видов водорослей могут быть различными в разные сроки вегетации водорослей (Горюнова, 1966).

Воздействие водорослевых токсинов на ракообразных может быть выяснено в лабораторных условиях, при содержании рачков в чистых культурах водорослей либо в вытяжках из них (Телитченко, Гусев, 1965).

Совершенно своеобразный биогидроценоз – нейстон – связан с поверхностной пленкой воды. Это виды растений и животных, находящиеся на верхней (обращенной к воздуху) стороне или использующие нижнюю (обращенную к воде) сторону поверхностной пленки. Соответственно их называют эпи- и гипонейстон. К эпинейстону относятся некоторые насекомые: клопы-водомерки, первично-бескрылые по-дуры, бегающие по пленке, и плавающие жуки-вертячки (*Gyrinus*). К гипонейстону можно относить кладоцер (*Scapholeberis*), личинок комаров-кулицид и других двукрылых, клопов, жуков и некоторых легочных моллюсков, большую часть жизни или временами использующих поверхностную пленку снизу. На обеих сторонах пленки обитает также несколько видов водорослей.

К нейстону можно относить из растений и два вида ряски.

Этот нейстонный биоценоз обитает почти исключительно в малых водоемах, распадаясь при волнениях, нарушающих ровную поверхность воды. Он до сих пор очень слабо исследован с количественной и "синэкологической" стороны. Для изучения пресноводного нейстона можно рекомендовать методы, применяющиеся для изучения морского нейстона и плейстона (Зайцев, 1970).

Литература

- Богатова И.Б. 1951. Количественные данные о питании *Cyclops strenuus* и *Cyclops viridis*. – Труды Саратовск. отд. Касп. филиала ВНИРО, т. 1.
- Богословский А.С. 1955. Коловратка может быть причиной гибели личинок карпа и других рыб. – Рыбное хозяйство, № 2.
- Буторина Л.Г. 1965. Наблюдения над поведением *Polyphemus pediculus* и функцией его конечностей в процессе питания. – Труды ИБВВ АН СССР, вып. 8.
- Виленики Б.Я. 1969. О применении статистических методов в планктологии. – В кн.: И.А.Киселев. Планктон морей и континентальных водоемов. М.
- Викторцов М.Е. 1968. Вертикальное распределение океанического зоопланктона. М., "Наука".
- Вороника 1959. Горизонтальное распределение зоопланктона в северных отрогах Рыбинского водохранилища. – Труды Всес. гидробиол. о-ва, т. IX.
- Воронков Н.В. 1913. Планктон пресных вод. М.
- Гаузе Г.Ф. 1936. О некоторых основных проблемах биоценологии. – Зоол.журн., т.15, № 3.
- Гилларов А.М. 1969а. Соотношение биомассы и видового разнообразия в планктонном сообществе. – Зоол.журн., т. 48, № 4.
- Гилларов А.М. 1969б. Индекс разнообразия и экологическая сукцессия. – Журн. общ. биол., т. 30, № 6.
- Гилларов А.М. 1970. Структурные особенности пресноводных планктонных сообществ. Автореф. канд. дис. М.
- Горюнова С.В. 1966. Прижизненные выделения водорослей, их физиологическая роль и влияние на общий режим водоемов. – Гидробиол. журн., т. 2, № 4.

- Григорев Е., Гильбрехт А., Сподневская. 1962. Изменение планктонного биоценоза, вызванное влиянием рыб, действующих как хищники и контролирующих среду прудов. – В сб. "Вопросы экологии", т. 47, вып. 5.
- Дьяченко И.П. 1963. Сравнительный анализ уловистости планктоночерпателя системы Богорова и планктонобатометра. – Материалы по биологии и гидрологии волжских водохранилищ. М.–Л.
- Заика В.Е., Андрющенко А.А. 1969. Таксономическое разнообразие фито- и зоопланктона Черного моря. – Гидробиол. журн., т. 5, № 3.
- Зайцев И.П. 1970. Морская неистонология. Киев, "Наукова думка".
- Кирпиченко М.Л. 1962. Новый количественный быстродвижущийся планктоноуловитель. – В сб. "Вопросы экологии." По материалам 4-й эколог. конф., IV. Киев.
- Кирпиченко М.Л. 1968а. Учет численности водных организмов методом интегрированного сбора и расчет продукции. – В сб. "Лимнология", т. 3, ч. 2. Рига, "Зинатме".
- Кирпиченко М.Л. 1968б. Экология онтогенетических стадий дрейссены в реках Волге и Каме. (1-я конф. по изучению водоемов бассейна Волги). – В сб. "Волга-1". Тольятти.
- Киселев И.А. 1969. Планктон морей и континентальных водоемов. Л., "Наука".
- Константинов А.С. 1972. Общая гидробиология. М., "Высшая школа".
- Куделина Е.И., Журавлева С.К. 1963. Питание копепод и личинок баянуса в Азовском море. – Труды АЗНИИРХ, вып. 6.
- Кузочкин А.П. 1974. Сезонная динамика численности и распределение популяций *Leptodora kindtii* (Foske) в Ивановском водохранилище. – Бюлл. Ин-та биол. водохранилищ АН СССР, № 22.
- Кусморская А.П. 1954. Об изучении вертикального распределения морского планктона. – Труды Всес. н.-и. ин-та морского рыбного хозяйства и океанографии, т.28.
- Марковский Ю.М. 1954. Фауна беспозвоночных низовьев рек УССР, условие ее существования, II, Киев, Изд-во АН УССР.
- Мануйлова Е.Ф. 1958. К вопросу о значении численности бактерий в развитии ветвистоусых рачков в естественных условиях. – Докл. АН СССР, т. 120, № 5.
- Мануйлова Е.Ф. 1962. Влияние синезеленых водорослей на развитие зоопланктона. – Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 67, вып. 1.
- Мануйлова Е.Ф. 1964. Ветвистоусые рачки (*Cladocera*) фауны СССР. М.–Л., "Наука".
- Можаков А.В. 1972. Зоопланктон. – В кн. "Рыбинское водохранилище". Л., "Наука".
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. 1954. Материалы по среднему весу водных беспозвоночных бассейна Дона. – Труды пробл. и темат. совещ. 2 "Проблемы гидробиологии внутренних вод". М.–Л., Изд-во АН СССР.
- Мордухай-Болтовская Э.Д. 1958. Предварительные данные по питанию хищных кладоцер *Leptodora kindtii* и *Bythotrephes*. – Докл. АН СССР, т. 122, № 4.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. 1963. Главные трофические связи в волжских водохранилищах. – Труды ИБВВ АН СССР, вып. 5.
- Ривьер И.К. 1969. Суточная ритмика в размножении каспийских полифемид. – Труды ИБВВ АН СССР, вып. 19 (22). "Физиология водных организмов и их роль в круговороте органических веществ".
- Ривьер И.К. 1971. Материалы по размножению хищных *Cladocera* (*Leptodora kindtii* и *Bythotrephes longimanus*) в Рыбинском водохранилище. – Труды ИБВВ АН СССР, вып. 22 (25). "Биология и физиология пресноводных организмов".
- Ривьер И.К. 1973. Особенности структуры популяции *Daphnia pulex* во временном водоеме. – Бюлл. ИБВВ АН СССР, № 20.
- Романова Г.П. 1948. К методике количественного учета зоопланктона. – В сб. "Задачи н.-и. организации в IV пятилетке в области развития рыбного хозяйства Сибири". Новосибирск.
- Рылов В.М. 1923. Жизнь пресных вод. I. Свободноплавающие организмы (планктон). Пг., "Поллярная звезда".
- Рылов В.М. 1924. Жизнь пресных вод. Планктон. I. Л., "Наука и школа".
- Сорокин Ю.И. 1966. О применении радиоактивного углерода для изучения питания и пищевых связей водных животных. – Труды ИБВВ АН СССР, вып. 12.
- Телищенко М.М., Гусев М.В. 1965. О токсичности синезеленых водорослей. – Докл. АН СССР, т. 160, № 6.

- Уломский С.И.** 1958. Материалы по сырому весу низших ракообразных из водоемов Урала. – Научно-техн. бюлл. Всес. н.-и. ин-та озерного и речного рыбного хозяйства, № 6.
- Уломский С.И.** 1961. Сырой вес массовых форм низших ракообразных Камского водохранилища и некоторых озер Урала и Зауралья. Камское водохранилище как рыбохозяйственный водоем. – Труды Уральск. отд. Всес. н.-и. ин-та озерного и речного рыбного хозяйства, т. 5.
- Хайлов К.М.** 1965. Перспективы динамической биохимии моря. – Океанология, т.5, вып. 1.
- Цееб Я.Я., Литвинова М.А., Гусынская С.Л.** 1965. Количественная динамика планктонных синезеленых водорослей в связи с их влиянием на численность и распределение зоопланктона в Каховском водохранилище. – В сб. "Экология и физиология синезеленых водорослей". М., "Наука".
- Edmondson W.T., Winberg G.G.** 1971. A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters. Oxford – Edinburgh.
- Frank P.W.** 1952. A laboratory study of interspecies and intraspecies competition in *Daphnia pulicaria* (Forbes) and *Simocephalus vetulus* O.F. Müller. – *Physiol. Zool.*, v.25.
- Fryer G.** 1957. The food of some freshwater cyclopoid Copepodit and its ecological significance. – *J. Anim. Ecol.*, v. 26, N 2.
- Monakov A.V.** 1972. Review of studies on feeding of aquatic in vertebrates, Conducted of the Institute of biology of inland waters of Academy of Science USSR. – *J. Fish. Res.*, Canada, v. 29.

Глава X

ЗООБЕНТОС И ДРУГИЕ БИОЦЕНОЗЫ, СВЯЗАННЫЕ С СУБСТРАТОМ

МАКРОБЕНТОС

ПРОГРАММА РАБОТ

Перед началом исследования бентоса, после общего ознакомления с водоемом, в нем выделяются характерные зоны и биотопы и определяются их границы. В соответствии с характером расчленения водоема и соотношением выявленных в нем зон и биотопов намечаются станции для сбора проб.

Число станций, во избежание излишних затрат средств и времени, не должно значительно превышать количество, необходимое для получения достаточно достоверных данных. Однако даже в самых маленьких и однородных водоемах, равно как на каждой глубинной зоне и биотопе более крупного водоема, число станций должно быть не менее трех. На большом водоеме при рекогносцировочном обследовании намечается около 20–30 станций. Полученные в результате рекогносцировочного обследования данные позволяют определить необходимое число станций по формуле для определения объема выборки (Плохинский, 1961; Петров, 1967).

В соответствии с целью исследований намечаются сроки сборов материала. Полные съемки бентоса в пресноводных водоемах обычно проводятся весной и осенью. Весеннюю съемку нужно проводить в возможно ранние сроки, до вылета хирономид. При изучении сезонной динамики бентоса сборы во время, когда лед еще не сковал водоем, проводятся не реже чем раз в месяц, а в периоды вылета хирономид – ежелекдно, как и при изучении жизненных циклов видов с небольшой продолжительностью жизни. В течение зимы подо льдом достаточно провести сборы один–два раза.

МЕТОДЫ СБОРА БЕНТОСА

Применяемые для сбора бентоса орудия подразделяются на орудия качественного и количественного сбора.

Качественным сбором можно пользоваться при установлении видового состава донной фауны, для уточнения размерно–возрастного состава популяции изучаемого вида и в других случаях, когда не ставится задача определения численности и биомассы организмов.

Орудиями качественного сбора могут служить сачки, скребки, драги, тралы, водяные грабельки, камнешупы и ловушки. Описания этих орудий сбора приводятся в руководствах В.И.Жакина (1956, 1960) и др.

При помощи драг и тралов, влекомых по дну на тросе (веревке), можно облавливать как мелководные, так и глубокие участки водоемов. Драги бывают треугольной или четырехугольной формы, они могут быть снабжены ножами или зубьями и захватывают грунт. Тралы от драг отличаются тем, что они не должны захватывать грунт, а облавливают его поверхность и придонный слой воды.

Количественные сборы применяются для выяснения количества бентоса и характера его количественного распределения по зонам и биотопам. Количественные пробы бентоса в известных условиях можно собирать указанными выше приборами, учитывая обловленную ими площадь дна при помощи некоторых приспособлений, как в количественных драгах Грезе (1944) и Гордеева (1946).

В основном количественный учет бентоса проводится с помощью дночерпателей, но применяются также количественные рамки, бентометры и некоторые другие приборы.

На мелководных участках с глубиной не более 2–2,5 м можно пользоваться дночерпателями, опускаемыми на штанге (палке). В "Рекомендациях по методике количественного учета пресноводных беспозвоночных" (1968) и в "Решениях совещания по методике гидробиологических исследований" (1967) рекомендуется для исследования бентоса побережья применять штанговый коробчатый дночерпатель Заболицкого (1936) и трубчатый штанговый дночерпатель системы Мордухай-Болтовского.

В Институте биологии внутренних вод АН СССР применяется последний. Этот прибор позволяет получить в ненарушенном состоянии самый верхний слой грунта вместе с прилегающим к нему нижним слоем воды (рис. 1).

Штанга надета на стержень (а), к которому крепится болтом (б). Стержень в нижней половине имеет винтовую нарезку, соответствующую нарезке бронзовой втулки (в муфте в), через которую он проходит. Конец стержня вставляется в находящийся на крышке дночерпателя патрон (г) и удерживается в нем двумя шпонками.

Перед опусканием в воду дночерпатель открывается, т. е. поднимают крышку простым вращением штанги (обычно изготовляемой из дюралевой трубки). Прибор опускается на дно и с силой вдавливается в грунт, а затем вращением штанги в обратную сторону закрывают дночерпатель, т. е. опускают крышку на цилиндр. Резиновая прокладка на нижней поверхности крышки позволяет очень плотно закрыть цилиндр.

По извлечении дночерпателя из воды снизу к монолиту грунта подставляется деревянный поршень (шомпол), затем крышка приподнимается и отвинчиваются барашки на верхних болтах (д), после чего цилиндр, вращаясь вокруг горизонтальной оси, образуемой парой нижних болтов (е), наклоняется. Нажимая снизу на поршень (ж), выжимают монолит

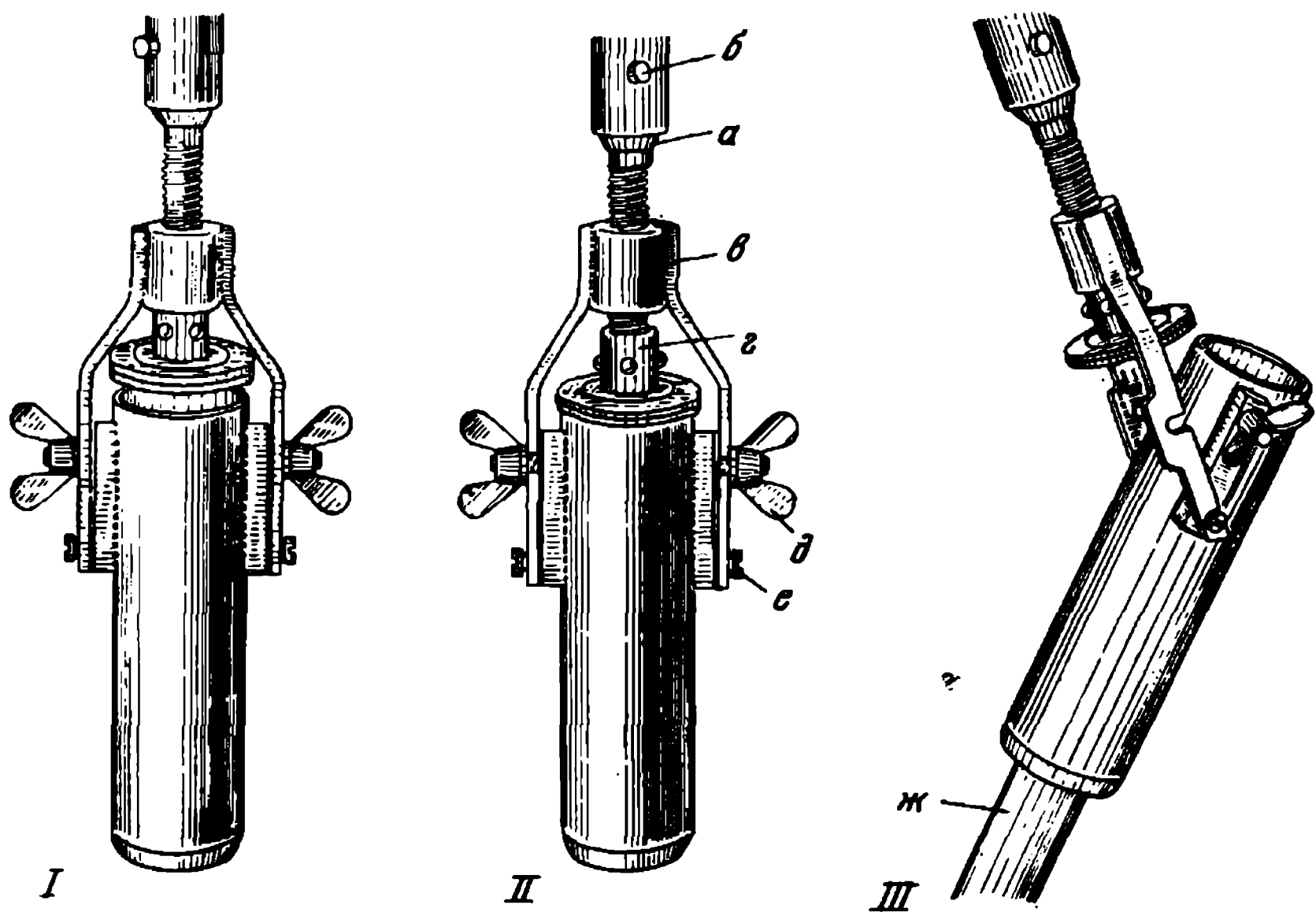


Рис. I. Внешний вид трубчатого дночерпателя

I – в открытом виде; *II* – в закрытом виде; *III* – при извлечении пробы (пояснения в тексте)

грунта к верхнему краю цилиндра. Подставляя промывательное сито или прямо банку, можно получить придонный слой воды и верхний слой грунта любой толщины, срезая его ножом. Использовалась модель с площадью захвата $1/250 \text{ м}^2$.

Штанговые дночерпатели удобны при работе на плотных грунтах, но не могут применяться на глубинах, превышающих длину штанги. В глубоких участках применяются дночерпатели, опускаемые на тросе (веревке). При работе с тросом обычны коробчатые и ковшовые дночерпатели, но иногда применялись и другие модели трубчатых пневматических дночерпателей. К их числу относится пневматический дночерпатель Кирпиченко (1936) и дночерпатель Ласточкина–Уломского (1952).

Для работы на плотных грунтах на больших глубинах можно использовать пневматический бентометр Кирпиченко. Этот прибор очень тяжел, и им можно работать только с помощью лебедки. На плотных грунтах можно применять утяжеленные модели ковшовых дночерпателей Петерсена, ковшовый дночерпатель "Океан" (Лисицын, Удинцев, 1955) и дночерпатель Ван–Вина.

На мягких илистых грунтах применяются коробочные дночерпатели типа Экмана – Берджа с площадью захвата $1/25$ и $1/40 \text{ м}^2$ или облегченные модели дночерпателя Петерсена. При работе на очень мягких и

глубоких илах рекомендуется применять дночерпатель Боруцкого (1932) с высоким коробом. На песчаных грунтах и при наличии течения в реках лучше работает утяжеленная модель дночерпателя Петерсена с малой площадью захвата.

Подробное описание методов сбора бентоса и характеристика орудий сбора приводятся в руководстве МБП, составленном Эдмондсоном и Винбергом (Edmondson, Winberg, 1971), а также в книге Швербеля (Schwoebel, 1970). Сравнительную характеристику дночерпателей разных систем при работе в различных условиях приводят Холм (Holme, 1964) и Слай (Sly, 1969). Холм отмечает высокие качества дночерпателя Ван-Вина, Слай признает наиболее удачными модели "Ponag" и "Shipek". Первая напоминает дночерпатель Петерсена, вторая – прибор Холма (Holme, 1949), где круглый ковш, вращаясь на 180°, производит выемку грунта.

В Институте биологии внутренних вод АН СССР применяется преимущественно видоизмененная модель коробчатого дночерпателя типа Экмана – Берджа, изображенная на рис. 2. Этот дночерпатель, в отличие от старых моделей, имеет более сильные спиральные пружины *а* (по две для каждой щеки) и заряжается простым поднятием рукоятки *б*,

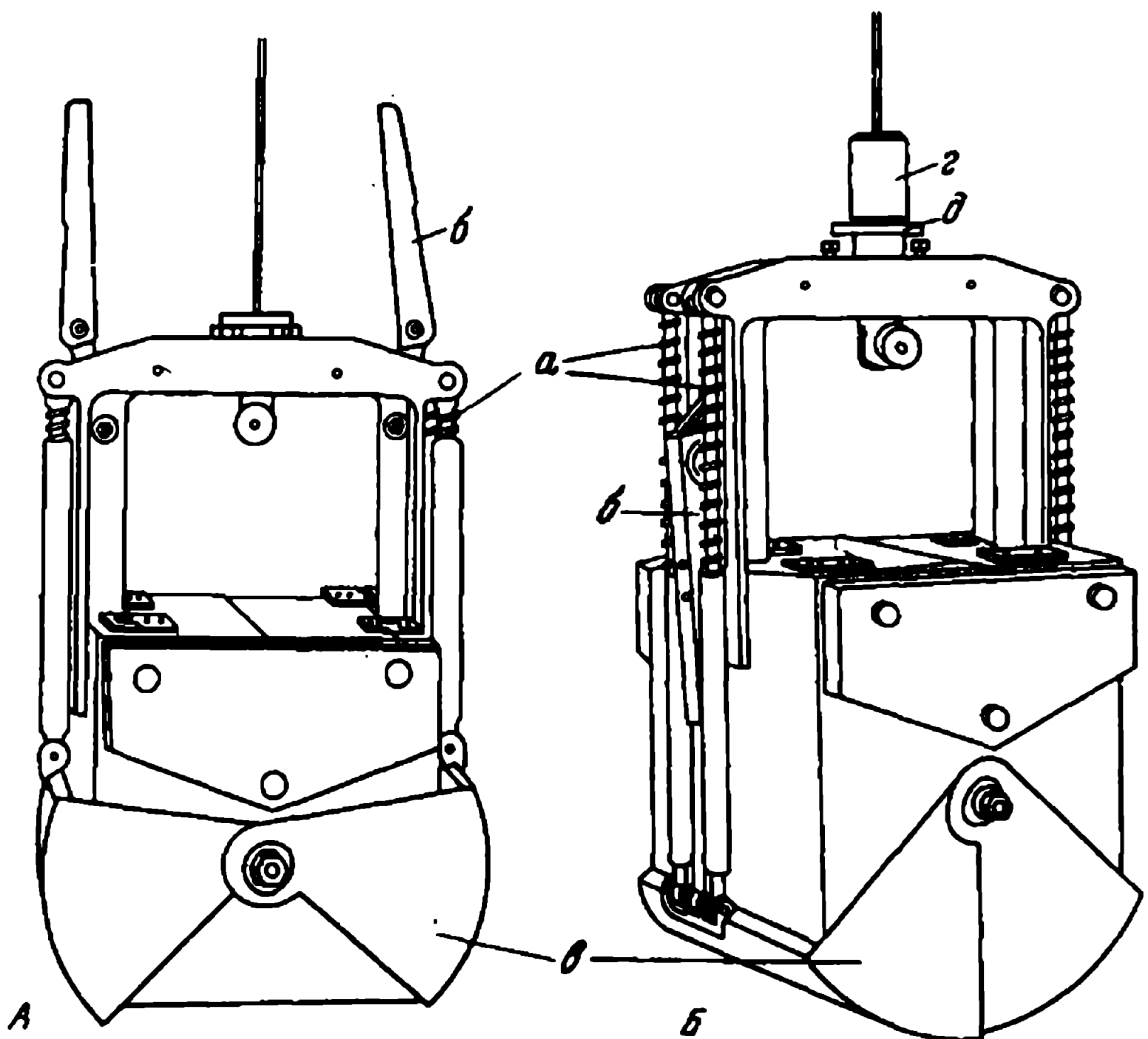


Рис. 2. Внешний вид видоизмененного дночерпателя Экмана – Берджа

А – в открытом виде; *Б* – в закрытом виде. Пояснения в тексте

взводящей пружины и поднимающей щеки в прибора. У старых моделей серьги тросиков надевались на штифты рычажков спускового механизма.

При опускании заряженного дночерпателя на дно нужно следить, чтобы трос сохранял вертикальное положение, а прибор становился на грунт плавно и не валился на бок. Этот дночерпатель (как и обычные модели Экмана — Берджа) срабатывает с помощью посыльного груза z , ударяющего по спусковому механизму d и освобождающего пружины.

Дночерпатель легко заряжается, лучше старых моделей срабатывает на плотных грунтах и при волнении, прочен и надежен в работе. Большой моделью ($1/25 \text{ м}^2$) можно работать только с лебедки, а малой моделью ($1/40 \text{ м}^2$) — и вручную, опуская прибор на веревке с лодки.

Число взятых на каждой станции проб может быть различным и зависит от состава и количества бентоса. Оно также зависит от площади захвата грунта дночерпателем. Рекомендуется при работе с дночерпателями с площадью захвата $1/25 \text{ м}^2$ брать не менее двух выемок, а при меньшей площади — не менее четырех—пяти выемок. При изучении сезонной динамики бентоса число проб рекомендуется увеличивать.

При исследовании рек количественные сборы бентоса затрудняются не только тем, что дночерпатель должен быть сильно утяжелен, чтобы его не сносило течением, но и мозаичностью дна и распространенностью жестких, в том числе каменистых грунтов.

Извлеченные дночерпателями или другими приборами пробы грунта вываливаются в укрепленное в станке на борту или за бортом судна промывательное сито из мельничного газа № 19 — 23. Промывательное сито пришито к четырехугольной дюралевой рамке и на веревке может спускаться за борт судна на половину глубины мешка или несколько глубже. При большом объеме пробы промывка сначала проводится в станке, а затем продолжается за бортом судна. При работе с лодки промывательное сито при вываливании в него пробы следует держать в руках. В случае песчаного грунта проба вываливается в таз или ведро, где она отмучивается. Песок взбалтывается рукой или палкой, и вода со взвесью многократно сливается в промывательное сито из газа № 34 — 38.

Отмытые от избытка грунта пробы этикетируются пергаментными этикетками и помещаются в матерчатые мешочки, и, если не предусмотрена немедленная их разборка, завязываются и опускаются в сосуд с 10%-ным формалином (часто применяются цинковые "гробы"). Можно отмытые пробы помещать не в мешки, а в стеклянные и пластмассовые банки.

МЕТОДЫ ОБРАБОТКИ БЕНТОСА

Выборку организмов отмытых проб можно проводить на месте. Живые организмы более заметны и легче поддаются выборке. Выборку производят пинцетом, помещая грунт маленькими порциями в эмалированные ванночки или пластмассовые кюветы с тонким слоем воды. Иногда организмы (особенно фиксированные) бывают заметнее на чер-

ном фоне, для чего дно кюветы закрашивают черным лаком. Применяются кюветы, одна половина дна которых черная, а другая белая.

При обильном бентосе можно применять метод флотации с помощью рапы — насыщенного раствора NaCl (Мордухай-Болтовской, 1955). Грунт с организмами по частям помещается в рапу, а всплывающие на поверхность организмы отбираются сеточкой (ложечкой). После этого грунт следует просматривать обычным способом, так как моллюски и запутавшиеся в растительных остатках в грунте олигохеты не всплывают.

Отобранные организмы помещаются в пробирки или бюксы, этикетруются и фиксируются 10%-ным формалином или 70-градусным спиртом. Моллюсков и ракообразных лучше фиксировать спиртом, а если формалином, то в последний нужно добавлять соду. Отобранные организмы разбиваются на группы и определяются с помощью бинокля и микроскопа. Животные из основных групп бентоса определяются до вида. В количественных пробах представители каждой группы просчитываются, измеряются и взвешиваются. Измерения производятся для характеристики размерно-возрастного состава популяции. В большинстве случаев измеряется длина тела (в мм); у личинок хирономид для определения возрастной стадии измеряется ширина головной капсулы. Для очень мелких животных (особенно, если они малочисленны) измерения необходимы для нахождения их веса по специальным таблицам средних весов. Результаты просчета и взвешивания приводятся к 1 м^2 .

Мелкие животные взвешиваются на торсионных весах (навеска не должна превышать 1 г), а более крупные — на химико-технических весах. Животные перед взвешиванием подсушиваются на фильтровальной бумаге. Относительно большие навески выдерживаются на бумаге с перемещением с места на место до прекращения появления на бумаге мокрых пятен. Очень маленькие навески оставляются на бумаге до 1 мин. Сборы проб и их последующая обработка сопровождаются соответствующей документацией. Рекомендуется пользоваться специальными бланками. Приводим форму принятых в Институте биологии внутренних вод АН СССР отпечатанных типографским способом специальных карточек, где записываются результаты сбора и обработки проб.

Форма № 1

Бентос

Институт биологии внутренних вод АН СССР

Станция № _____ Проба № _____
Местонахождение _____
197__г. Ветер _____ Волн. _____ Глуб. _____ Прозр. _____
Т-ра воды пов. _____ прид. _____ O_2 _____
Грунт и заросли _____
Орудие лова _____

№ п/п	Виды	В пробе		Размер, мм	Числен- ность, экз/м ²	Биомас- са, г/м ²
		число экз.	вес, мг			

Во время экспедиционных работ при сборе проб заполняются указанные в журнале графы. Те же данные в несколько сокращенном виде пишутся на этикетке. Этикетка должна полностью идентифицировать пробу. Она пишется четко твердым карандашом или несмываемой пастой.

Карточки с записями результатов обработки проб служат первичным материалом для разного рода расчетов, сопоставлений и обобщений относительно состава, обилия и распределения донной фауны, роли в ней отдельных видов и групп организмов. Эти же карточки дают информацию для изучения экологии отдельных видов.

Нанесенные на карточках данные подвергаются той или иной статистической обработке. По ним вычисляются средние численность и биомасса организмов отдельных видов, а также суммарные показатели для отдельных составляющих бентос групп организмов и бентоса в целом. Помимо получения средних, рекомендуется определять ошибку выборки, что, в свою очередь, позволяет решать вопрос о достоверности материала.

Средняя арифметическая вычисляется по формуле $M = \frac{\sum v}{n}$, где

M – средняя арифметическая; $\sum v$ – сумма дат (отдельных значений численности и биомассы); n – число дат (число использованных карточек).

Можно пользоваться и средней геометрической G , которая вычисляется по формуле: $G = \sqrt[n]{\prod v}$, где \prod – произведение дат. Так как извлечение корня при $n > 2$ затруднительно, обычно пользуются логарифмами:

$$\lg G = \frac{\sum \lg v}{n} = \frac{\lg v_1 + \lg v_2 + \dots + \lg v_n}{n}.$$

Донные беспозвоночные обычно распределены очень неравномерно. Неравномерность их распределения, как правило, наблюдается даже в условиях однородного по физико-химическим условиям биотопа, населенного олигомиктным биоценозом. Так, численность типичного обитателя илов – личинок *Chironomus* – в отдельных точках дна озер с одинаковым грунтом и глубиной (как, например, оз. Чаны или оз. Белое Вологодской обл.) колеблется в несколько десятков раз; то же наблюдается у олигохет и сфериид (Битюков, 1962; Мордухай-Болтовской, Митропольский, 1959; Митропольский, 1971). По-видимому равномерное распределение у донных беспозвоночных вообще не встречается или во всяком случае представляет собой исключение. В силу неравно-

мерности распределения организмов, выборочная средняя, полученная из ограниченного числа наблюдений, может отличаться от действительной средней для всей совокупности. Рекомендуется проверять статистическую достоверность полученных средних величин посредством определения ошибки средней по формуле:

$$m = \frac{\sigma}{\sqrt{n}},$$

где m – ошибка средней; σ – среднее квадратическое отклонение; n – число дат.

Среднее квадратическое отклонение (сигму) находят по формуле:

$$\sigma = \sqrt{\frac{\sum D^2}{n-1}},$$

где $D = V - \bar{M}$ (разность между отдельными датами и средней арифметической).

Допустимая величина ошибки средней определяется характером исследования. Некоторые авторы (Шпет, Ротовская, 1962) считают, что при оценке обилия бентоса как кормовой базы рыб ошибка может составлять 5–7% от средней.

Среднее квадратическое (стандартное) отклонение можно использовать для оценки степени агрегатности бентических беспозвоночных. Так, предлагалось (Вайнштейн, 1969) устанавливать степень агрегатности по показателю дисперсии Сведберга D по формуле

$$D = \frac{\sigma^2}{M}.$$

Если $D > 1$, то распределение агрегированное и вычисление средней

по формуле $M = \frac{\sum v}{n}$ неприемлемо. В случае увеличения числа проб

показатель D уменьшается и если он приближается к 1, то можно получить достоверную среднюю арифметическую обычным способом.

При определении факторов, воздействующих на развитие бентоса или тех или иных его представителей, рекомендуется применять дисперсионный (вариансный) анализ. Сущность дисперсионного анализа состоит в изучении статистического влияния одного или нескольких факторов на результативный признак. При помощи этого анализа выясняется степень и достоверность влияния изучаемых факторов. Методы статистического анализа сборов бентических беспозвоночных подробно рассматриваются в книге Эллиота (Elliot, 1971).

Применение статистических методов требует обязательной биологической оценки полученных результатов.

При выражении результатов исследований рекомендуется широко использовать табличное и иллюстративное выражение. Применяются карты распределения видов беспозвоночных по водоему, карты распре-

деления биомассы бентоса или составляющих его массовых видов. При составлении подобных карт можно использовать изобенты и круговые диаграммы соотношения отдельных групп донной фауны. При построении изобент на карте соединяются плавной кривой точки с одинаковым значением биомасс бентоса. При составлении круговых диаграмм площадь круга пропорциональна значению суммарной биомассы бентоса, а сектора – процентному содержанию отдельных групп или видов.

Размерный состав популяции отдельных видов может быть представлен в виде вариационной кривой или гистограммы.

АНАЛИЗ БИОЦЕНОЗОВ

В противоположность зоо- (и фито-) планктону, который в пределах одной зоны неглубокого водоема может рассматриваться как один биоценоз, зообентос в пределах одной зоны обнаруживает значительную неоднородность, образуя несколько, иногда много биоценозов. Состав и обилие бентоса зависят от многих факторов, из которых наибольшее значение имеют глубина, подвижность воды, колебания уровня, характер грунта, зарастаемость. Биотопами для биоценозов бентоса считают обычно участки с однородными на всем их протяжении грунтами, лежащие в пределах одной вертикальной (глубинной) зоны. В пределах прибрежной зоны резко различаются биотопы защищенных от волнений участков (большой частью заливов, бухт) и участков, открытых прибойной волне. Интенсивное развитие высшей растительности возможно только в первых; за счет ее остатков накапливаются массы детрита, образующие илистые донные отложения. На открытом побережье растительность развивается слабо или вовсе отсутствует, отложения ила невозможны, грунты размываются. В побережье возможно еще выделение верхних горизонтов, осыхающих (или промерзающих) при понижениях уровня, население которых вследствие этого беднее (состоит только из видов, выносящих временное осыхание дна). В водохранилищах с сильными колебаниями уровня (до 4–5 м в равнинных водохранилищах, а в горных значительно больше) область периодического обнажения дна может быть очень велика (иногда составляя до 50% акватории водохранилища) и значительно больше, чем зона подводной растительности. В таких водоемах зону обнажения дна (непостоянного затопления) целесообразно подразделять еще на горизонты верхний (собственно осыхающий, обнажающийся еще летом), средний (до границы захождения растительности, промерзающий) и нижний (покрываемый льдом, но с непромерзающими грунтами). Каждый из них может считаться особым биотопом и отличается от другого характером бентоса. Нижний горизонт в таких водоемах распространяется уже на зоны сублиторали или склона (свала) и профундали.

В реках и речных водохранилищах выделяются те же зоны, но с другими наименованиями: литораль называют рипалью, сублитораль или склон – субрипалью, ложе – медиалью.

Сублитораль (субрипаль) и профундаль по условиям обитания для бентоса отличаются не так сильно, как литораль от глубже лежащих

частей. Обе зоны лишены подводной растительности, в естественных водоемах не подвергаются обнажению дна, и здесь биотопы определяются в основном характером грунта. Механический состав грунта зависит преимущественно от гидродинамических условий, в основном течения, размывающего илистые отложения (на отмелях, лежащих вдали от берегов, возможен также размыв волнением). Но в искусственных водоемах — водохранилищах на пространствах затопленной суши — многие годы сохраняются незаиленные плотные задернованные почвы.

Состав и количество бентоса сильно изменяются вместе с изменением характера грунта, причем при переходе к грунтам совершенно иного типа, например от мягких илистых к каменистым или плотным искусственным субстратам, может произойти почти полная смена всего состава населения беспозвоночных. Эта зависимость бентоса от грунта привела к особой терминологии: биоценозы и отдельные бентические виды делятся по предпочитаемому ими грунту на литофильные (обитатели камней и других твердых субстратов), псаммофильные (обитатели песков), пелофильные (обитатели илов), фитофильные (живущие на макрофитах) и промежуточные между ними псаммопелофильные и т.д.

Донное население различных грунтов в разных зонах водоема часто считают биоценозами; говорят, например, "биоценоз илистых грунтов профундали". Возможно, однако, что такие системы не следует приравнивать к настоящим биогидроценозам, а считать более мелкими подразделениями. Массу воды, находящуюся над данным типом грунта, не следует относить к тому же биогидроценозу: во всяком случае границы биотопов в ней не соответствуют границам грунтов. Некоторые авторы для разных грунтов одной зоны пользуются выражением "станции" как подразделения биотопа.

Поскольку понятие "биоценоз" (=сообщество) предполагает взаимосвязь между организмами и между ними и неживой средой, а существование этой связи обычно трудно доказать, многие авторы предпочитают говорить о "группировках" или "комплексах" бентоса (как и планктона) (Воробьев, 1949; Зенкевич, 1951, и др.).

Биоценозы, или комплексы, отличаются друг от друга составом участвующих в них видов или их соотношением, т.е. различным участием общих видов. Для характеристики и сравнительного анализа биоценозов пользуются некоторыми количественными показателями.

Степень сходства или различия между двумя биоценозами можно определять по коэффициенту общности $C = \frac{c \cdot 100}{d}$, где c — число

видов, общих между двумя биоценозами, d — общее число видов, обнаруженных в обоих биоценозах. При отсутствии общих видов коэффициент $C = 0$, что указывает на полное несходство видового состава биоценозов.

Виды, входящие в состав бентического, как и всякого другого биоценоза, очень сильно различаются по своей значимости. Значение отдельных видов должно определяться тем, какую роль играют они в

функционировании экосистемы или в продукционном процессе. Но при исследованиях биогидроценозов установить истинную функциональную роль видов нелегко, и об их значении можно в первом приближении судить по их обилию, т.е. численности и биомассе.

Обычно в биоценозах зообентоса, как и в наземных, есть несколько руководящих видов, выделяющихся по своему обилию среди всех прочих.

За ними следует группа широко распространенных и многочисленных, но уступающих первым; наибольшее же число видов относится к встречающимся лишь местами и в малом количестве или даже единично.

Руководящие виды могут быть названы, как и в фитоценозах, доминантами; за ними следует группа "субдоминантов"; остальные же считаются второстепенными. Среди второстепенных есть некоторые случайные или редкие. Такая структура характерна для большинства природных биоценозов. Однако отнесение входящих в состав биоценоза видов к указанным группам только по их числовому обилию (Ласточкин, 1930) было бы неправильным, так как более мелкие формы, как правило, наиболее многочисленны и всегда будут оказываться руководящими. Лучше пользоваться для этого биомассой, т.е. весом на единицу площади дна, характеризующим массу живого органического вещества, которую образует вид.

Но одна биомасса, как и одна численность, тоже не может достаточно полно охарактеризовать роль вида в биоценозе, так как в число доминантов или субдоминантов могут попасть крупные виды, найденные в большом количестве только в одной или двух точках биотопа. Поэтому необходимо привлечь еще "встречаемость" вида или, как иногда выражаются, степень его "постоянства" (Морозова-Водяницкая, 1936).

Встречаемость определяется по формуле $P = \frac{m}{n} \cdot 100\%$, где n — общее число станций (проб), использованных для характеристики биоценоза; m — число станций, на которых встречен данный вид. При $p = 75\%$ или более вид может считаться "константным" (постоянно или почти постоянно присутствующим).

Используя и биомассу и встречаемость отдельных видов, можно оценить их роль в биоценозах. Для этого для каждого вида вычисляется "индекс плотности" \sqrt{pb} , где p — встречаемость; b — средняя биомасса (средняя из биомасс на отдельных станциях). Наиболее высоким индексом обладают, очевидно, наиболее обильные (дающие самую высокую биомассу) и чаще всего встречающиеся в биоценозе виды. Этот индекс был предложен для анализа бентических "комплексов" северных морей (Броцкая, Зенкевич, 1939; Зенкевич, Броцкая, 1937), затем использован для бентоса Азовского моря (Воробьев, 1949) и для бентоса речных дельт и лиманов северо-западного причерноморья (Марковский, 1953—1955).

Так как размах колебаний биомассы (колеблющейся, в зависимости от размера животных, в сотни тысяч раз, от 1 мг до десятков и сотен грамм на 1 м²) значительно больше, чем колебаний встречаемости (не превосходящей 100), виды с очень высокой биомассой, как круп-

ные моллюски, будут всегда иметь высокий индекс, даже если встречаются редко. Поэтому был предложен несколько видоизмененный "индекс доминирования" $\sqrt{p} \sqrt{b}$ (или просто $p \sqrt{b}$), в котором колебания биомассы уменьшены, он применялся при изучении бентоса внутренних водоемов (Мордухай-Болтовской, 1940).

В обоих случаях корень квадратный, уменьшая величины индекса, которые могут быть очень большими, применяется для облегчения графического изображения структуры комплекса. Вместо корня можно для этой цели пользоваться логарифмами. Располагая на графике по оси абсцисс виды в порядке убывания индекса ("плотности" или "доминирования"), величины которого откладываются по оси ординат, получаем характерные понижающиеся кривые, в которых отрезки постепенного понижения чередуются с уступами – участками более резкого падения. Последние отделяют главные группы видов: доминанты, субдоминанты, второстепенные. Для иллюстрации общей биомассы бентоса в комплексе и роли биомассы главных групп рядом с этой кривой обычно приводятся циклограммы, в которых площадь круга и его секторов пропорциональна средней биомассе бентоса и его главных групп. Для примера приводим графики для бентических комплексов дельты Дона (рис. 3).

В большинстве случаев доминантов один–два (редко до трех), но они по кривой индексов резко возвышаются над другими, и по их имени удобно называть биоценоз (например, "биоценоз дрейссены"). За

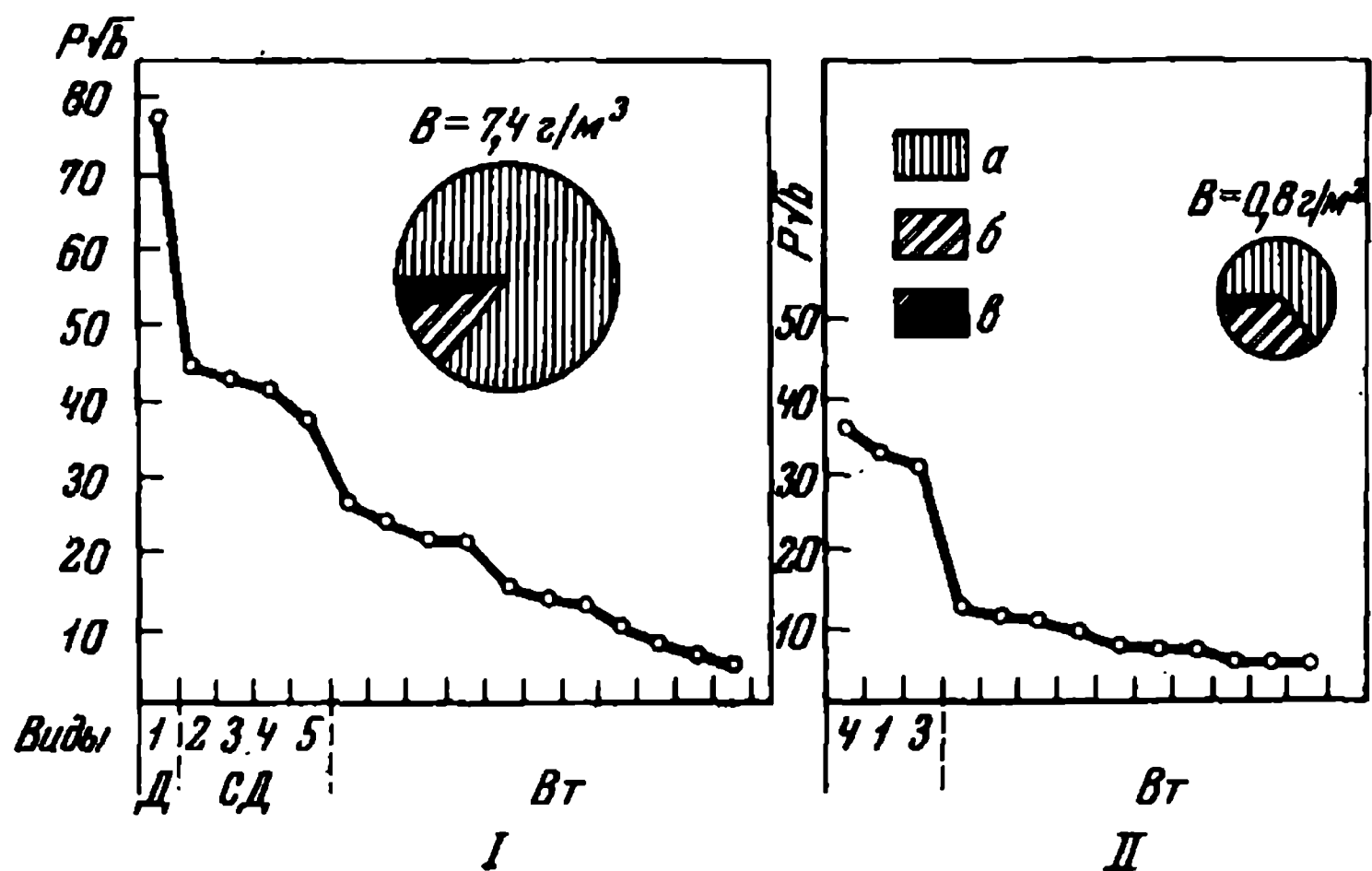


Рис. 3. Структура бентических биоценозов в дельте Дона

I – комплекс илов; *II* – комплекс песков русел; *B* – средняя биомасса; *Д* – доминанты; *СД* – субдоминанты; *Вт* – второстепенные виды; 1 – *Tubifex*; 2 – *Limnodrilus newaensis*; 3 – *Schizorhynchus eudorelloides*; 4 – *Hypaniola*; 5 – *Procladius*; *a* – черви; *b* – ракообразные; *v* – хирономиды

ними следует группа из нескольких (обычно трех—семи) субдоминантов и часто длинный перечень из второстепенных и редких видов.

Таким образом, можно получить довольно ясное представление о видовой "качественно—количественной" структуре комплексов (биоценозов) и сравнить их друг с другом. Так, было замечено, что в бедных по биомассе и числу видов комплексах, какие обитают в биотопах, мало благоприятных для зообентоса вообще (постоянно перемещаемые подвижные пески прибрежной зоны и рек, осыхающие зоны открытого побережья), хорошо выраженных доминантных видов нет и кривая индексов имеет сглаженную форму (Мордухай—Болтовской, 1948); очевидно в них отсутствуют виды, находящие свой экологический оптимум.

Среди видов, входящих в состав комплексов, можно выделить еще категорию характерных или специфических, обитающих только в одном биоценозе (если, конечно, они не встречаются в виде случайных единичных особей). Сопоставление компонентов биоценоза, особенно доминантов и субдоминантов, с условиями биотопа позволяет определить их экологические требования.

Оценку роли видов в биоценозе можно дать и по количеству энергии их обмена, которую можно вычислить на основании зависимости между весом и интенсивностью дыхания. При этом соотношение видов изменяется и на первые места выходят более мелкие и подвижные формы, даже если они имеют невысокие индексы плотности или доминирования (Виленкин, 1965).

В последнее время для характеристики бентических сообществ некоторые авторы используют индекс видового разнообразия, применявшийся для анализа планктонных сообществ (см. главу IX) (Sanders, 1968; Goulden, 1969).

Все такие цифровые показатели, хотя и могут охарактеризовать структуру биоценоза, но в сущности лишь с внешней стороны, не вскрывая взаимоотношений между видами.

Тщательные наблюдения над динамикой численности видов позволяют проследить за сменой поколений и ростом молодежи, но при обязательном условии точной фиксации пункта сборов (что не так просто для водоемов). Специальными количественными сборами можно уточнить характер распределения вида в пределах одного биотопа. Зная морфологию и биологию совместно живущих видов и сопоставляя их с особенностями биотопа, можно догадаться о многом, что их связывает и объединяет.

Но истинные, интимные взаимоотношения между видами (и особями одного вида) становятся ясными только в результате непосредственных наблюдений над живыми животными, над их поведением в процессе передвижений, размножения, питания и выполнения других жизненных функций. Такие же наблюдения, как правило, возможны лишь в лабораторных условиях с применением экспериментальных работ. В некоторых случаях много могут дать наблюдения над моделями биоценозов в аквариумах, хотя такие модельные биоценозы, конечно, сравнительно очень примитивны.

ОБРАСТАНИЯ, ФИТОФИЛЬНЫЕ БИОЦЕНОЗЫ И ПЛАНКТОБЕНТОС

ФАУНА ОБРАСТАНИЙ

Фауну обрастаний (перифитона) можно рассматривать как разновидность бентоса, развивающуюся на плотных субстратах. В отличие от бентоса, эту фауну часто называют эпибиозом, подчеркивая ее поверхностное положение. Она состоит из форм, живущих на поверхности субстратов и неспособных зарываться в грунт. Они образуют особый комплекс, отличающийся сидячими (прикрепляющимися) формами и строящими на субстрате неподвижные домики или обладающими иными средствами прикрепления. Эти животные вместе с эпибионтами и нитчатыми водорослями образуют на плотных субстратах обрастания, среди которых развиваются находящие здесь убежища и пищу вторичные поселенцы — ползающие и бегающие формы беспозвоночных. В результате возникает сложный и богатый биоценоз, изучение которого имеет большое значение, так как он развивается не только в естественных условиях, но особенно на различных искусственных субстратах и находящихся под водой сооружениях.

СБОР МАТЕРИАЛА

Качественные сборы с естественных субстратов можно проводить с помощью скребка или извлекая отдельные предметы (камни, коряги). Эти предметы помещаются в сосуд с водой из того же водоема и с них ножом, скальпелем или стамеской делается соскоб.

Количественные сборы можно получать, собирая фауну с определенной площадки на субстрате, или после сбора с коряг, сучьев, камней, определяя площадь их поверхностей.

При сборе обрастаний на живых растениях с толстых листьев и стеблей лезвием бритвы срезается площадка эпидермиса площадью в 1 см^2 и помещается в чашку Петри с водой. Тонкие и прозрачные листья исследуются непосредственно под микроскопом.

Широко распространен полужэкспериментальный метод установки искусственных (ловчих) субстратов. Применяются пластинки (дощечки) из естественных и искусственных материалов. Например, при исследовании фауны обрастаний затопленного леса и пней В.И.Жадин (1956) рекомендует вырезать чурки или дощечки из затопляемых пней тех пород деревьев, фауна обрастаний которых изучается.

В качестве пластинок из искусственных материалов применяются предметные стекла. С их помощью можно изучать вертикальное распределение обрастаний в водоеме. Для этого дощечки с прикрепленными к ним через равные интервалы стеклами подвешиваются в вертикальном положении на кабеле, один конец которого крепится к буйку, а к другому привязывается груз (Дуплаков, 1925, 1928). Точно так же на кабеле (капроновой веревке или тросе) можно располагать и деревянные и другие ловчие субстраты. Иногда вместо троса применяются шесты.

ОБРАБОТКА МАТЕРИАЛА

Из собранных с обрастаний проб сначала выбирается макрофауна, а мелкие животные обрабатываются объемным методом (как планктон) с применением штемпель-пипеток и счетных камер. Численность и биомасса организмов вычисляется на единицу поверхности субстрата.

При помощи установки искусственных субстратов можно исследовать процесс образования перифитонного биоценоза (процесс обрастания субстрата). Для этого в начале работы устанавливается сразу много пластинок, которые в течение вегетационного периода постепенно одна за другой вынимаются из воды, и образовавшаяся на них фауна собирается и подсчитывается.

ФИТОФИЛЬНЫЕ БИОЦЕНОЗЫ

Фитофильная фауна состоит из беспозвоночных, обитающих на водной растительности, которая используется ими как субстрат, убежища или пища. Они образуют специфический зооценоз, очень разнообразный по составу и богатый по численности и биомассе. Фитофильные биоценозы во внутренних водоемах — наиболее продуктивные из всех биоценозов, но, естественно, обитающие только в прибрежной зоне, в пределах распространения водных макрофитов.

В макрофауне этих биоценозов главную массу составляют легочные моллюски и насекомые. Большинство легочных моллюсков — типичные фитофилы (катушки, прудовики). Очень много фитофилов среди насекомых, особенно стрекоз, поденок, клопов, жуков. Много фитофильных форм и среди личинок хирономид и ручейников, а из червей среди олигохет семейства наидид и пиявок.

Из микрофауны в составе фитофильных биоценозов преобладают ракообразные, особенно клadoцеры и остракоды, но много также коловраток и других форм.

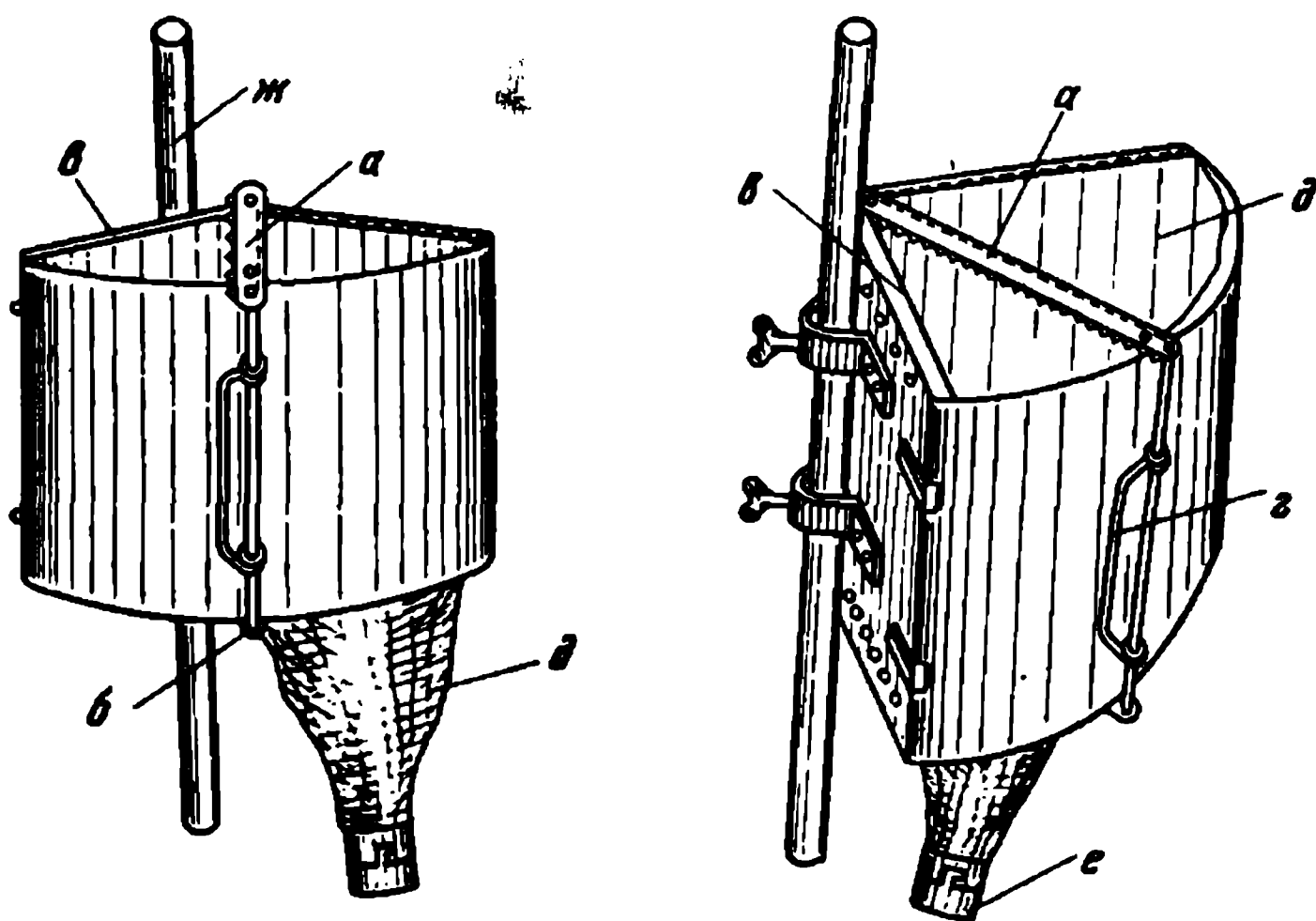
СБОР МАТЕРИАЛА

При исследовании фауны зарослей нужно учитывать общую площадь и плотность зарастания, а также соотношение площадей, занятых воздушно-водными, плавающими и погруженными растениями. Следует иметь в виду, что различные виды макрофитов заселяются неодинаковой по обилию и составу фауной, что объясняется и особенностями их строения, и специфичностью выделяемых ими в воду метаболитов.

Для учета фауны материал собирается не менее чем в трех разных точках отдельных растительных ассоциаций или фитоценозов. Частота взятия проб зависит от цели проводимых исследований. При изучении сезонной динамики макро- и микрофауны сборы проводятся еженедельно в течение всего вегетационного периода.

Для количественных сборов фитофильной фауны применяются приборы, вырезающие определенный объем воды с содержащимися в нем растениями.

Разными авторами было сконструировано много таких приборов, обычно именуемых зарослеоблаивателями или зарослечерпателями. Из них можно упомянуть прибор А.Н. и Н.Н.Липиных (1939), Л.М. Зимба-левской (1963), Мэкена и тот же прибор в модификации Окленда (Edmondson, Winberg, 1971), Джеркинга (Gerking, 1957), Джиллесли и Брауна (Gillespie, Brown, 1966). Для сборов в зарослях жесткой воздушно-водной растительности применялись прибор Ляхновича в модификации А.И. Щербакова (1959), зарослечерпатель Н.И.Кашкина (1957).



Р и с . 4. Зарослечерпатель системы Бута (в полуоткрытом виде, в двух положениях)

а — верхний и б — нижний подвижные ножи; в — неподвижный нож; г — ручка для закрывания прибора; д — сетка (мешок) для сохранения улова; е — разъемный стаканчик; ж — штанга

В Институте биологии внутренних вод АН СССР применяется главным образом зарослечерпатель В.И. Бута (1938) с некоторыми изменениями (Мордухай-Болтовской, 1955). Прибор состоит из двух плоских и одной изогнутой стенок, и его сечение имеет форму сектора (рис.4). Зарослечерпатель снабжен мешком из мельничного газа со стаканчиком (как у планктонной сети). Прибор надевается на размеченный через интервалы в 25 см шест. Он может быть рекомендован для работы в зарослях как подводной, так и воздушно-водной растительности. Следует иметь в виду, что этот прибор собирает материал не по всей высоте растения, а только в определенном горизонте.

Перед взятием проб всеми перечисленными выше приборами надводная часть растений осторожно срезается. Все зарослечерпатели плохо ~~заряжаются~~ работают под водой, если ими манипулировать с лодки. Они лучше срабатывают, если самому находиться в воде. В общем методика количественного учета фитофильных зооценозов до сих пор еще не совершенна и нуждается в дальнейшей разработке. Во многих случаях для количественной оценки фитофильной фауны можно пользоваться обыкновенным сачком или скребком. Краткий обзор методов сбора макрофауны зарослей был сделан Е.Б.Савватеевой (1967), а методы обработки макро- и микрофауны рассматриваются Л.Н.Зимбалевской (1972, 1973).

ОБРАБОТКА МАТЕРИАЛА

Для выборки животных стебли жестких растений просматриваются в кюветах с водой, а мягкие растения многократно прополаскиваются в сосуде с водой, которая затем процеживается через сито из газа № 19–23. Растения, с которых собраны животные, подсушиваются до потери наружной влаги и взвешиваются.

Из полученного в результате процеживания осадка макрофауна выбирается пинцетом в кюветах, а оставшаяся после этого масса детрита, грунта и обрывков растений просматривается под биноклем. Для выборки макро- и микрофауны можно, как и для бентоса, применять рапу-насыщенный раствор поваренной соли. В случае получения большого остатка после ополаскивания растений можно выборку мелких животных проводить только из определенной навески, но крупные животные выбираются из всей пробы.

Микрофауна, отделенная при помощи соли или взмучиванием, обрабатывается в дальнейшем как планктон. Удобнее всего из пробы, сконцентрированной до объема 40–100 мл, брать порцию крупной (2–5 мл) штемпель-пипеткой и просматривать ее в счетной камере Богорова.

Есть несколько способов вычисления численности и биомассы макрофауны зарослей. Иногда эти величины рассчитываются на 1 м^3 , в других случаях на 1 м^2 или на 1 кг веса растений.

ПЛАНКТОБЕНТОС

Планктобентос (или нектобентос) представляет собой своеобразный биоценоз, состоящий из подвижных животных, населяющих придонный слой воды. В основном это формы не планктонные, время от времени использующие поверхность дна или других субстратов, но в придонном слое всегда имеется и нередко даже концентрируется зоопланктон. Для гидробиолога важно то, что они не улавливаются ни планктонными, ни бентическими орудиями лова. Планктонные сети и батометры могут брать пробы на высоте не менее 5–10 см от дна, а от дночерпателей любых систем планктобентические, особенно крупные, животные успевают, во всяком случае частично, уйти.

Поэтому количественный учет планктобентоса и до сих пор представляет собой неудовлетворительно решенную задачу.

В морях планктобентос, в состав которого входят преимущественно ракообразные (особенно высшие), значительно богаче, чем во внутренних водоемах. В наших южных морях и в низовьях понтокаспийских рек основную массу планктобентоса составляют мизиды — сравнительно крупные ракообразные, постоянно плавающие у дна (но поднимающиеся и в верхние слои во время суточных вертикальных миграций). Мизиды в последние десятилетия распространяются по многим водоемам СССР в результате их намеренной акклиматизации. Кроме мизид к планктобентосу относятся личинки комара *Chaoborus* — "коретры"; сюда же можно отнести более подвижные формы микробентоса — клещей и циклопов, часть кладоцер (из хидорид и макротирид), а также планктонных животных, находящихся в придонных слоях.

Эта фауна попадает, конечно, в пробы микробентических орудий лова, но лучше улавливается орудиями типа тралов, скользящих по

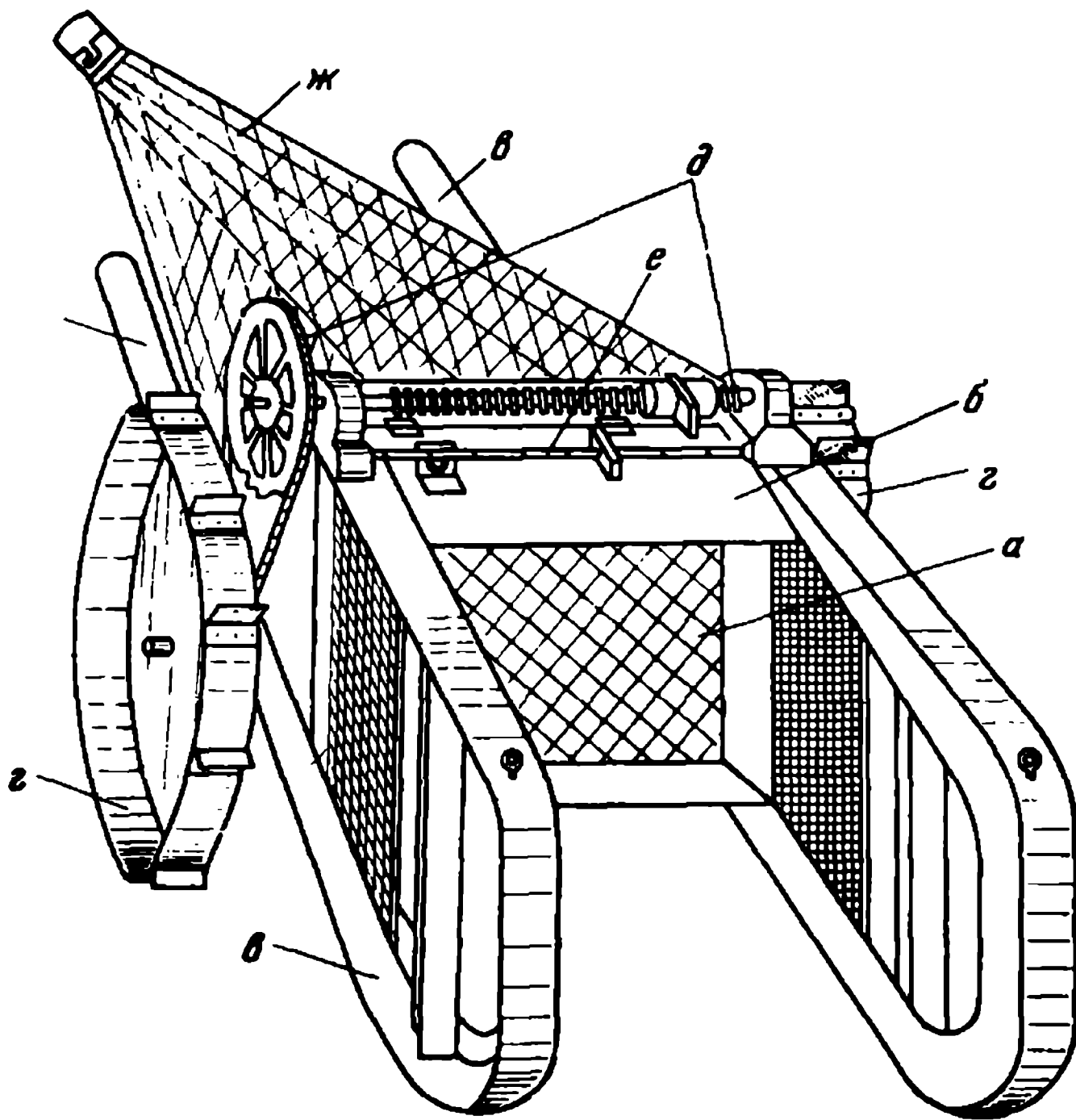


Рис. 5. Трал для количественных сборов планктобентоса (системы Грезе — Марковского, с изменениями)

а — входное отверстие; б — крышка; в — полозья; г — колеса с лопастями; д — спусковой механизм, учитывающий пройденный тралом путь; е — планка со стопорной отсечкой, устанавливаемой на заданное расстояние; ж — сетка (мешок) трала со стаканчиком

дну без захвата грунта. Различные конструкции тралов для лова планктобентоса неоднократно предлагались разными исследователями. Для количественного учета планктобентоса тралы снабжались приспособлениями, учитывающими обловленную ими площадь дна.

Более или менее удовлетворительные конструкции количественных тралов для планктобентоса были предложены В.Н.Грезе (1951) и Ю.М.Марковским (1953). Позже была предложена третья конструкция, соединяющая особенности двух первых (Монаков, Мордухай-Болтовской, 1959) и применявшаяся в Институте биологии внутренних вод АН СССР (рис.5). Этот трал, со входным отверстием 25×22 см и сеткой из мельничного газа № 32 с разъемным стаканчиком, удовлетворительно работает на относительно плотных грунтах, но на чрезвычайно мягких торфянистых илах погружается в ил и вскоре забивается им. На закоряженных участках работать им вообще нельзя.

Перед началом работы стопорную отсечку на планке устанавливают на число метров пути, который должен пройти трал в открытом состоянии. Когда трал пройдет это расстояние, спусковой механизм отодвинет отсечку и отверстие трала автоматически захлопывается. Обычно трал проходил 10 или 20 м, облавливая площадь дна соответственно $2,5$ или 5 м^2 и придонный слой воды толщиной в 22 см; таким образом, объем прошедшей через трал воды составлял $0,5$ или 1 м^3 .

Даже при работе на плотных грунтах трал всегда захватывает много частиц грунта. Поэтому при разборке проб использовался метод флотации в растворе поваренной соли. При этом на дне сосуда остаются некоторые формы, но не относящиеся к планктобентосу (часть олигохет и остракод, моллюски). Обработка проб ведется такими же методами, как и обработка зоопланктона.

Литература

- Битюков Э.И. 1962. О распределении *Chironomus f.l. salinarius* Kieff. в условиях гомогенного биотопа. — Зоол. журн., т. XLI, вып. 10.
- Боруцкий Е.В. 1932. К вопросу о технике количественного учета донной фауны. — Труды Лимнол. ст. в Косино, вып. 15.
- Броцкая В.А., Зенкевич Л.А. 1939. Материалы по количественному учету донной фауны Баренцева, Белого и Карского морей. — Труды ВНИРО, вып. 5.
- Бут В.И. 1938. Количественная драга для исследования бентоса зарослей в водоемах. — Докл. АН СССР, т. XXI.
- Вайнштейн Б.А. 1969. О статистической достоверности количественных учетов пресноводных беспозвоночных. — Информ. бюлл. ИБВВ АН СССР, вып. 3.
- Вяленкин Б.Я. 1965. Об интерпретации данных количественных сборов бентоса. Океанология, т. V, вып. 1.
- Воробьев В.П. 1949. Бентос Азовского моря. — Труды АзЧерНИРО, т. 14, вып. 13.
- Гордеев В.Д. 1946. Зоологическая количественная драга. — Изв. Тихоокеан. н.-и. ин-та морск. рыбного хозяйства и океанографии, т. XXII.
- Грезе В.И. 1944. Количественная драга для учета донной фауны. — Зоол. журн., т. XXIII, вып. 2-3.
- Грезе В.И. 1951. Придонный планктон, его роль в питании рыб и методика учета. — Зоол. журн., т. XXX, вып. 1.
- Дуплахов С.И. 1925. Исследование процесса обрастания в Глубоком озере. — Труды Гидробиол. ст. Глубокого оз., т. VI, вып. 2-3.

- Дуплаков С.П.** 1928. Некоторые наблюдения над вертикальным распределением обрастаний в Глубоком озере. Труды Гидробиол. ст. Глубокого оз., т. VI, вып. 4.
- Жадин В.И.** 1956. Методика изучения донной фауны водоемов и экологии донных беспозвоночных. — Жизнь пресных вод СССР, т. 4, ч. I, гл. 40, М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Жадин В.И.** 1960. Методы гидробиологического исследования. М., "Высшая школа".
- Заболоцкий А.А.** 1936. О беспружинном штанговом дночерпателе. — Труды Ленингр. о-ва естествоисп., т. 55, вып. 2.
- Зенкевич Л.А.** 1951. Фауна и биологическая продуктивность моря. т. I. М., "Сов. наука".
- Зенкевич Л.А., Броцкая Е.А.** 1937. Материалы по экологии руководящих форм бентоса Баренцова моря. — Уч. зап. МГУ, вып. XIII.
- Зимбалевская Л.И.** 1963. Фауна заростей пониззя Дніпра після спорудження Каховського водоймища. Гідрохімічний та біологічний режим пониззя Дніпра після спорудження Каховського водоймища. — Праці Ін-ту гідробіол. АН УРСР, № 39. Київ.
- Зимбалевская Л.И.** 1972, 1973. Распределение фитофильных беспозвоночных и методы их количественного учета. Сообщ. I. — Гидробиол. журн., 1972, т. VIII, № 2; Сообщ. II. 1973, т. IX, № 6.
- Кашкин И.И.** 1957. К методике количественного изучения населения водных растений. — Рыбная промышленность, сб. 37, М.
- Кирпиченко М.Я.** 1936. Новый пневматический дночерпатель. — Труды Гидробиол. ст. АН УССР, вып. 12.
- Ласточкин Д.А.** 1930. Ассоциации животного населения береговой области Переславского (Плещеева) озера. — Изв. Иван.—Вознес. политехн. ин-та, т. 17.
- Ляпкин А.И. и И.И.** 1939. К методике гидробиологических работ. — Труды Лабор. сапропелев. отлож., вып. I.
- Лисицын А.П., Удильцев Г.Б.** 1955. Новая модель дночерпателя. — Труды Всес. гидробиол. о-ва, т. VI.
- Марковский Ю.М.** 1953–1955. Фауна беспозвоночных низовьев рек Украины, условия ее существования и пути использования, ч. I, 1953; ч. II, 1954; ч. III, 1955. Киев, Изд-во АН УССР.
- Митропольский В.И.** 1971. Распределение сфериид в верхововолжских водохранилищах. — Труды ИБВВ АН СССР, вып. 21 (24).
- Монахов А.В., Мордухай-Болтовской Ф.Д.** 1959. К методике исследования придонной микрофауны. — Бюлл. Ин-та биол. водохранилищ АН СССР, № 4.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д.** 1940. Состав и распределение донной фауны в водоемах дельты Дона. — Труды АзЧерНИРО, т. 12, № 2.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д.** 1948. Распределение бентоса в дельте Днепра. — Зоол. журн., т. XXVII, вып. 5.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д.** 1955. О методике количественного учета фауны во временных водоемах и в периодически затопляемых зонах водохранилищ. — Труды Биол. ст. "Брок", вып. 2.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Митропольский В.И.** 1959. Бентос Белого озера. — Труды Ин-та биологии водохранилищ АН СССР, т. 2, № 5.
- Морозова-Водяницкая И.В.** 1936. Опыт количественного учета донной растительности в Черном море. — Труды Севастоп. биол. ст., т. 5.
- Петров В.В.** 1967. Некоторые результаты применения статистических методов в гидробиологии. Тез. докл. к совещ. по методике гидробиол. иссл. Л., изд. ГосНИОРХ.
- Плохинский И.А.** 1961. Биометрия. Новосибирск. Рекомендации по методике гидробиологических исследований. 1967. Л., изд. ГосНИОРХ.
- Решения совещания по методике гидробиологических исследований. 1967. Л., изд. ГосНИОРХ.
- Рекомендации по методике количественного учета пресноводных беспозвоночных. Под ред. Н.А. Дзюбана. 1968. М., Сов. нац. ком. по МБП.

- Саватеева Е.Б.* 1967. Обзор и анализ приборов и способов, применяемых при исследовании макрофауны зарослей. Тез. докл. к совещ. по методике гидробиол.исслед Л., изд. ГосНИОРХ.
- Уломский С.И.* 1952. Опыт количественного учета бентоса на плотных речных грунтах. — Труды Всес. гидробиол. о-ва, т. IV.
- Шпет Г.И., Ротовская В.С.* 1962. О достоверности гидробиологических проб в оценке кормовой базы рыб. — Вопр. ихтиол., т. 2, вып. 4 (25).
- Щербатов А.П.* 1959. Модификация прибора Ляховича для количественного учета микроскопической фауны зарослей. — Труды Всес. гидробиол. о-ва, т. IX.
- Edmondson W.I., Winberg G.G.* 1971. A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters. — IBP Handbook, N 17.
- Elliot I.M.* 1971. Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates. — Freshwat. Biol. Assoc., Sci. publ., N 25.
- Gerking S.D.* 1957. A method of sampling the littoral macrofauna and its application. — Ecology, v. 38.
- Gillespie D., Brown C.T.* 1966. A quantitative sampler for macroinvertebrates associated with aquatic macrophytes. — Limnol., Oceanogr., v. 11.
- Goulden Cl.E.* 1969. Developmental phases of the biocoenosis. → Proceed. Nation. Acad. Scien., v. 62, N 4.
- Holme N.A.* 1949. A new bottom sampler. — J. Mar. Biol. Assoc. U.K., v. 28.
- Holme N.A.* 1964. Methods of sampling the benthos. — Adv. marine biol., v. 2.
- Hynes H.B.N.* 1972. The ecology of running waters. Liverpool, Univ. Press.
- Sanders H.L.*, 1968. Marine benthic diversity. A comparative study. — American Naturalist, v. 102.
- Schwoerbel J.* 1970. Methods of hydrobiology (freshwater biology), Pergamon Press.
- Sly P.G.* 1969. Bottom sediment sampling. Proc. 12-th Conf. Great Lakes Res. Internat. Assoc. Great Lakes Res.
- Welch P.S.* 1948. Limnological methods. Philadelphia. Toronto.

МИКРОЗООБЕНТОС

При обычных исследованиях бентоса взятые дночерпателем пробы грунта после промывки через сита подвергаются разборке и из них выбираются пинцетом все хорошо видимые невооруженным глазом организмы. Это организмы размером более 1 мм или, при удлиннном червеобразном теле, длиной не менее 2–3 мм. Их можно считать относящимися к мезо- и макробентосу. Более мелкие формы, которые при применении сравнительно редких (из газа № 8–13) промывательных сит проходят через сито и которые выбрать без оптического увеличения очень трудно или совсем невозможно, обычно считаются микробентосом. Они, однако, должны быть подразделены на две размерные группы: полумикроскопические формы размером более 0,1–0,2 мм, образующие так называемый мейобентос, и более мелкие, вполне микроскопические — собственно микробентос (Mare, 1942; Bougie, 1950; Численко, 1961).

Как видно, подразделение донной фауны на группы довольно условно и определяется различиями в методике исследования.

Собственно микрозообентос во внутренних водоемах состоит в основном из простейших (голых и раковинных корненожек, бес-

цветных жгутиковых, инфузорий), коловраток и гастротрих. Исследование этих групп возможно лишь в живом состоянии и в очень маленьких порциях грунта.

Применяющаяся при сборе и обработке этих материалов методика вкратце описывается в настоящем руководстве в главе об изучении простейших.

Мейобентос во внутренних водоемах представляет собой сообщество весьма разнообразного состава. К нему относятся нематоды, часть турбелларий и олигохет, несколько групп ракообразных — придонные кладоцеры, копеподы, большинство остракод, некоторые мелкие формы хирономид, большая часть водяных клещей. Кроме этих постоянных компонентов в мейобентос входят временные — а именно молодые, наиболее мелкие стадии развития мезо- и макробентических форм. Это только что вышедшие из покоящихся стадий мшанки, олигохеты — наидиды, новорожденные моллюски — сферииды, только что осевшие на дно дрейссены или вышедшие из коконов и яиц тубифициды и личинки хирономид. Эту группу можно называть "псевдомикробентосом". С ростом они выходят из размерной группы мейобентоса и переходят в мезо- (а часто и в макро-) бентос. При этом мейобентос беднеет, что заметно особенно к концу лета. Но с наступлением осени наблюдается обратное явление: обогащение мейобентоса за счет оседания из толщи воды планктонных копепод — циклопов на последней копеподитной стадии. В этой стадии, большей частью в покоящемся состоянии, циклопы проводят на дне всю зиму, только весной созревают и переходят в планктон. Вместе с циклопами осенью на дно опускаются в большом количестве эфиппии и покоящиеся яйца планктонных кладоцер и коловраток, из которых весной также выходят активные планктонные формы.

Вследствие этого при исследовании мейобентоса изучение его в различных сезонных аспектах очень важно для получения ясного представления об этом сообществе.

СБОР МАТЕРИАЛА

Для исследования видового состава мейобентоса собирают "качественные" пробы, которые отличаются от аналогичных сборов мезо- и макробентоса тем, что грунт промывается через более густые сита (с мельничным газом не реже чем № 35–40). Эти сборы делаются сачками и скребками различной формы и размеров на мелководных участках и дночерпателями разных систем на более глубоководных. Если необходимо собрать массовый материал при низкой численности мейобентоса, в отдельные сезоны приходится собирать от одного–двух ведер (10–20 кг) верхнего слоя грунта — наилка. Частичную промывку наилка желательно осуществлять в местах сбора, используя сито из газа № 37. Отмытые от мелких частиц детрита пробы грунта в лаборатории размещаются в кристаллизаторы и заливаются водой. Обычно животные выползают из толщи грунта в поверхностный слой (пелоген или наилок) при комнатной температуре через 1–3 часа. Отстоявшийся наилок вместе с животными сливается в сито из газа № 37, промывается, а затем эта операция повторяется несколько раз. Выборка жи-

вотных из промывшегося наилка производится под бинокулярной лупой. Пробы грунта хранятся в холодильнике. Сбор организмов мейобентоса представляет собой трудоемкий этап работ. Некоторые компоненты мейобентоса (кладоцеры) хорошо переносят условия транспортировки в любых сосудах с небольшим количеством грунта, едва покрывающим их тело.

Для количественных сборов мейобентоса в качестве основных орудий сбора используются трубчатые приборы, вырезающие монолит грунта вместе с животными или отсасывающие наилок вместе с ними. Вообще желательно применять трубчатые приборы, герметически закрываемые крышкой с резиновой прокладкой и прижимаемой пружиной. Подобная конструкция обеспечивает сохранность (невыпадение) грунтов в трубе, особенно жидких илов и песков, которые обычно в ней не удерживаются.

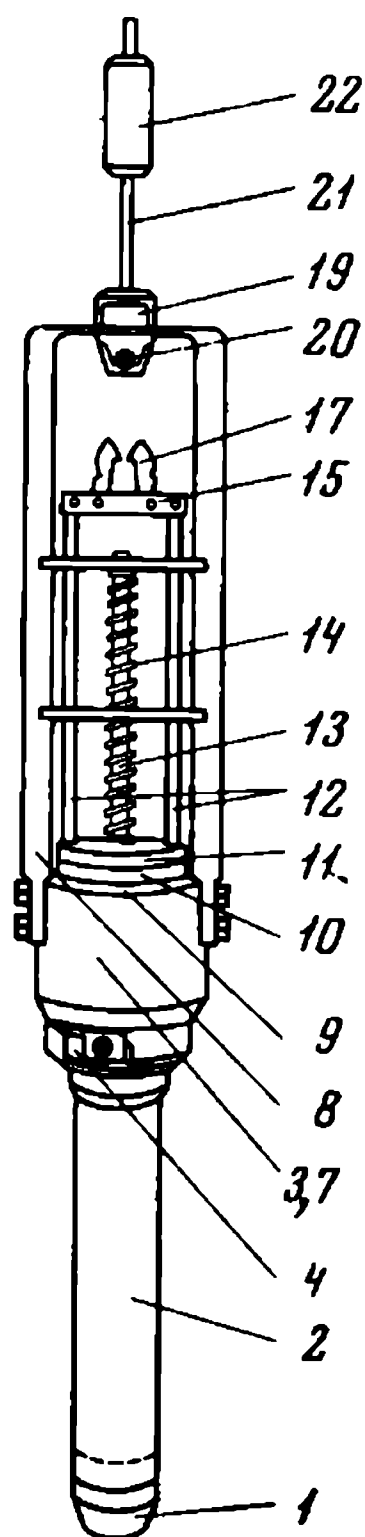
Для сбора проб мейобентоса на небольшой глубине — до 4 м — можно применять трубчатый пневматический дночерпатель системы Ф.Д. Мордухай-Болтовского (1958). Значительный диаметр цилиндра, составляющий от 6 до 11,5 см, и его длина до 30 см обеспечивают облов сравнительно большой площади и одновременно значительной толщи грунта. Этот дночерпатель безотказно работает на грунтах разного типа, в том числе на плотных — глине и задернованных залитых почвах. Несложность конструкции дночерпателя этой системы и удобство в работе позволяют рекомендовать его как прибор для отбора проб мейобентоса на мелководье.

Для сбора проб мейобентоса на более глубоководных участках удобнее применять микробентометр системы "С-1". Это стратометр, т.е. прибор для изучения стратификации донных отложений, конструкция которого видоизменена Ю.И. Сорокиным. Микробентометр системы "С-1" изготовлен в экспериментальной мастерской ИБВВ АН СССР в 1965 г. (рис. 6).

Микробентометр системы "С-1" состоит из двух основных частей — трубы и замыкающего устройства. Труба из органического стекла (2) одним концом вставлена в металлический наконечник с заостренными краями (1), а другим концом во втулки из металла (3) и оргстекла (7). Втулки несут на себе замыкающее устройство и соединяют трубу с последним.

Труба удерживается во втулках при помощи затвора со штыковым устройством (4).

Замыкающее устройство состоит из рамы (8), внутри которой к нижним концам двух штоков (12) крепится крышка, состоящая из шайбы (11) и резиновой



Р и с. 6. Микробентометр "С-1"

Пояснения в тексте

прокладки (10). Снизу резиновая прокладка поджимается к шайбе маленькой шайбой из оргстекла (9). В центре крышки крепится шток (13), на который надета пружина (14).

Верхние концы двух боковых штоков (12) соединены планкой (15), несущей два крючка (17), которые, цепляясь за выступы рамы под бойком (19), при поднятой крышке и сжатой пружине удерживают прибор в заряженном состоянии. Через отверстие спускового устройства (на котором надет боек) пропускается трос (или веревка), на котором прибор опускается на дно во время работы.

Перед взятием пробы прибор заряжается поднятием крышки и сжатием пружины. Крючки (17), цепляясь за выступы рамы, удерживают прибор в заряженном состоянии, боек (19) приподнят и удерживается фиксатором (20). Микробентометр с открытой трубой проходит через толщу воды и погружается в грунт, не нарушая его поверхности. Опускаемый по тросу (21) посыльный груз (22) ударяет о боек, снимает его с фиксатора, и боек сбрасывает крючки с выступов рамы. Пружина, разжимаясь, опускает крышку и прижимает ее к трубе, плотно закрывая последнюю. По извлечении прибора из воды нижнее отверстие трубы закрывают пластинкой или пробкой, чтобы из нее не выпал грунт. Поворотом трубы на 1 см открывают затвор, а затем вынимают трубу из прибора.

Полученные таким образом образцы грунта были полноценными. Сквозь прозрачные стенки трубы можно было видеть грунт с ненарушенным слоем пелогена, а также придонный слой воды с бегавшими в ней циклопами. Пробы придонного слоя воды сливались в банку, куда помещался верхний 5-сантиметровый слой грунта, выдавленный из трубы при помощи вставляемого в нее снизу деревянного поршня. Нижележащие части колонки грунта можно отбросить, так как в наилке и подстилающем слое грунта толщиной около 5 см сосредоточена преобладающая часть мейофауны. Обрезая колонку грунта через каждые 1–2 см и обрабатывая отрезки, можно исследовать вертикальное распределение мейобентоса в грунте.

Трубка микробентометра "С-1" может вырезать придонный слой воды толщиной до 30 см с содержащейся в нем фауной. Наблюдения за поведением придонных ракообразных показывают, что они живут на поверхности грунта или в воде в непосредственной близости от него и хорошо облавливаются описываемым прибором.

Труба микробентометра имеет диаметр 3 см (площадь сечения около 7 см²), высоту 34 см. При указанных размерах прибор удовлетворяет предъявляемым к нему требованиям обеспечения сохранности грунта различной консистенции. Вес микробентометра системы "С-1" без посыльного груза и троса равен 7 кг. Прибор испытан на глубине до 25 м, но может быть использован и для работы на большей глубине.

Применение других приборов для количественного учета мейобентоса – трубчатого лота Гурвича – Цееба (1958), трубки К.С.Владимировой (1961) и микробентометра системы МБ-ТЕ, предложенного В.С.Травянко и Л.В.Евдокимовой (1968), – ограничено вследствие некоторых

конструктивных недостатков их основных частей. У первых двух крышка не обеспечивает герметичность закрывания трубы. По этой причине микробентометром Гурвича – Цееба можно работать только на вязких и плотных грунтах; мягкие илы и заиленные пески, особенно на больших глубинах, в трубке этого бентометра не удерживаются.

В микробентометре типа МБ–ТЕ герметичность затвора достигается при помощи клапана – резиновой груши с металлическим наконечником. Перед работой груша заполняется водой, а зимой – спиртом, глицерином или другой незамерзающей жидкостью. Авторы МБ–ТЕ рекомендуют при изготовлении микробентометра исходить из размера клапана – резиновой груши, изготавливаемой промышленностью.

Существует еще ряд других конструкций трубчатых приборов, которые используются для сборов микробентоса. Часть их описана в старых (Жадин, 1956) и новых (Edmondson, Winberg, 1971) руководствах по гидробиологическим исследованиям. Простой трубчатый прибор для сбора макро- и микробентоса предложил Милбринк (Milbrink, 1971). Обзор методов сбора и обработки мейобентоса был опубликован Халингсом и Греем (Hulings, Gray, 1971) по материалам специальной конференции по мейофауне.

Сбор мейобентоса вместе с придонным планктоном возможен также при помощи тралов, описанных в предыдущем разделе настоящей главы; однако они хорошо работают лишь на более или менее плотных (мало заиленных) грунтах.

ОБРАБОТКА МАТЕРИАЛА

Пробы грунта и придонного слоя воды на месте отбора фиксируются 4%-ным раствором формалина, снабжаются этикеткой и транспортируются в лабораторию. Перед камеральной обработкой производится промывка грунта через сито из газа № 32–37. Пробы грунта, особенно илов, обычно хорошо промываются. Промывать пробы грунта под водопроводной струей воды следует осторожно во избежание выпадения яиц из выводковой камеры самок *Cladocera* и облома отдельных хитиновых частей тела (фуркальные щетинки *Soropoda*, хвостовые придатки и ножки насекомых). Проба промывшегося грунта в сосуде с водой доводится до определенного объема (обычно от 50 до 500 см³, в зависимости от количества грунта), хорошо перемешивается и взмучивается, и из взвеси при помощи штемпель–пипетки отбирается часть объема. Применяются штемпель–пипетки разных объемов – от 1 до 5 см³, но лучше – от 1 до 2,5 см³; пробы отбираются несколько раз с тем, чтобы общий объем взвешенного грунта, взятого пипеткой, составлял не менее 10% всего объема пробы. Пробы, взятые штемпель–пипеткой, выливаются в счетную камеру. Для просмотра и подсчета животных наиболее удобна камера В.Г.Богорова (1947). Операция подсчета организмов и их измерения производится дважды. После этого просматривается вся проба с целью определения видового состава и количества единично встречающихся животных. Количество организ-

мов, заключенных в объеме пипетки, пересчитывается на объем пробы. Выборку животных из пробы, содержащей много растительных остатков, можно облегчить методом флотации, используя насыщенный раствор поваренной соли (Монаков, Мордухай-Болтовской, 1959). В таком растворе большая часть мейобентоса (кроме моллюсков, части остракод и олигохет) всплывает к поверхности и может быть легко собрана сеточкой.

Для получения данных по биомассе используются таблицы средних весов. Наиболее полная таблица средних весов водных беспозвоночных опубликована Ф.Д.Мордухай-Болтовским (1954). Для некоторых групп (особенно копепод, остракод) можно пользоваться номограммами Л.Л.Численко (1968). Материалы по численности и биомассе каждого вида и всей пробы пересчитываются на 1 м^2 площади дна и записываются в учетную карточку.

Анализируя данные количественного учета (частота встречаемости, показатели численности и биомассы), можно получить представление об обилии всего мейобентоса и отдельных видов, составе биоценозов и их изменениях по сезонам.

Круглогодичные количественные сборы мейобентоса для получения более точных сведений по отдельным видам желательно дополнить наблюдениями за поведением животных, а также материалами их культивирования в лабораторных условиях или садках, установленных в водоеме. В Институте биологии внутренних вод АН СССР исследовался жизненный цикл и динамика популяции одного из компонентов мейобентоса — кладоцер рода *Hyocryptus*. Количественные и качественные пробы рачков отбирались в Волжском плёсе Рыбинского водохранилища на станции с фиксированным местоположением в течение 4 лет, с 1966 г. по 1969 г. включительно. Параллельно в лабораторных аквариумах проводились наблюдения за плодовитостью, ростом и продолжительностью жизни рачков при разной температуре. Однако от содержания илио-криптов в садках прибрежья водохранилища пришлось отказаться вследствие массовой гибели рачков от заражения нематодами; проникающими в сосуд даже через два — четыре слоя мельничного газа № 72.

Мейобентические биоценозы, естественно, имеют сравнительно с мезо- и макробентическими очень высокую численность, но, как правило, значительно более низкую биомассу. Для примера можно привести данные по оз.Белому (Вологодской обл.), в котором в 1950-х годах на илах мезобентос состоял в основном из олигохет, особенно *Isochaetides newaensis*, мотылей *Chironomus plumosus* и сфериид, и имел численность $250-1200 \text{ экз/м}^2$ и биомассу $3-7 \text{ г/м}^2$; мейобентос же состоял преимущественно из нематод, циклопов *Paracyclops*, остракод *Cytherissa* и "псевдомикробентических" мелких сфериид и хирономид, при численности $7000-38000 \text{ экз/м}^2$ и биомассе $0,1-1,3 \text{ г/м}^2$ (осенью обилие сильно возросло за счет массового оседания планктонных циклопов) (Чиркова, Мордухай-Болтовской, 1971).

Литература

- Богоров В.Г.** 1947. Инструкция для проведения гидробиологических работ в море (планктон и бентос). Серия "пособия и руководства", вып. 18. М.—Л., Изд. Арктическ. н.—и. ин—та.
- Владимирова К.С.** 1961. Удосконалений приклад для сбору фітомікробентосу. Укр. бот. журн., т. 18, вып. 2.
- Грезе В.И.** 1951. Придонный планктон, его роль в питании рыб и методика учета. — Зоол. журн., т. 30, вып. 1.
- Гурвич В.В.** 1969. Методика количественного изучения микро— и мезобентоса. — Информ. бюлл. ИБВВ АН СССР, № 3.
- Гурвич В.В., Цееб Я.Л.** 1958. Микробентометр для взятия кількисних проб мікробентосу. — Доп. АН УССР, т. 10.
- Жадин В.И.** 1956. Методика изучения донной фауны водоемов и экологии донных беспозвоночных. — В кн. "Жизнь пресных вод СССР", т. 4, ч. I, гл.40, М.—Л., Изд—во АН СССР.
- Монахов А.В., Мордухай—Болтовской.** 1959. К методике исследования придонной микрофауны. — Бюл. Ин—та биол. водохранилищ АН СССР, № 4.
- Мордухай—Болтовской Ф.Д.** 1954. Материалы по среднему весу водных беспозвоночных. — Труды проблемного и тематического совещ. ЗИН АН СССР, вып. 2.
- Мордухай—Болтовской Ф.Д.** 1958. Усовершенствованная система трубчатого дночерпателя. — Информ. бюлл. ИБВВ АН СССР, № 1.
- Травялко Е.С., Евдокимова Л.В.** 1968. Микробентометр МБ—ТЕ. — Гидробиол. журн., т. 4, вып. 1.
- Чиркова З.И., Мордухай—Болтовской Ф.Д.** 1971. О микробентосе озер Белого, Кубенского и системы Северо—Двинского канала. — Труды ИБВВ АН СССР, вып. 22(25).
- Численко Л.Л.** 1961. О существовании размерного разрыва в морской фауне литорали и сублиторали. — Докл. АН СССР, т. 137, № 2.
- Численко Л.Л.** 1968. Номограммы для определения веса водных организмов по размерам и форме тела (морской мезобентос и планктон). Л., "Наука".
- Bougie P.** 1950. Methode pour l'étude quantitative de la microfaune des fonds marins (meiobenthos). — Vie et milieu, t. 1, f. 1.
- Edmondson W., Winberg G.** 1971. A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters. — IBR Handbook, N 17.
- Hulings N.C., Gray T.** 1971. A manual for the study of meiofauna. — Smithsonian contribut. to Zoology, N 78.
- Marc M.A.** 1942. Study of marine benthic community with spiecal reference to the micro—organisms. — J. Marine Biol. Assoc., U.K., v. 25, N 3.
- Milbrink G.** 1971. A simplified tube sampler. — Oikos, v. 22, N 2.

ПРОДУКЦИЯ ВОДНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Изучение всего процесса продуцирования, в том числе образования конечной (промысловой) продукции, это – предмет проблемы биологической продуктивности водоемов. Но продукция водных животных есть результат процессов, происходящих в биогеоценозах. Поэтому в настоящем сборнике рассматриваются методы определения продукции некоторых групп беспозвоночных: клadoцер – из планктонных, хирономид, тубифицид и моллюсков – из бентических. Хотя эти группы далеко не исчерпывают всю гидрофауну, они образуют основу пресноводных биоценозов, и излагаемые здесь методы, с некоторыми изменениями, могут быть применены и к определению продукции других групп. Эти методы основаны в значительной мере на исследованиях последних лет, не использованных в известном руководстве по изучению продукции водных животных под редакцией Г.Г. Винберга ("Методы определения продукции водных животных", 1968).

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПРОДУКЦИИ КЛАДОЦЕР

Ветвистоусые ракообразные, или клadoцеры (*Cladocera*), составляют в большинстве случаев основную часть зоопланктона внутренних водоемов. Изучению продукции клadoцер, как и других планктонных животных, посвящено большое число работ. Начиная с Бойсен-Иенсена (Boysen-Iensen, 1919) продукция рассчитывается по уравнениям, составленным на основании данных по приросту и убыли организмов. Применялось несколько модификаций этих расчетов – графический и физиологический способы и определение продукции по степенным уравнениям ("Методы определения продукции водных животных", 1968; Заика, Андрющенко, 1969; Заика, 1972; Иванова, 1973 а, б).

Установление продукции клadoцер возможно также на основании непосредственного определения веса и его изменений на разных стадиях развития и этапах жизненного цикла. Рассмотрим эту методику на примере полифема (*Polyphemus pediculus* L.) – одного из наиболее распространенных видов клadoцер в планктоне мелководных участков естественных и искусственных водоемов.

Для определения продукции прежде всего необходимо установить: продолжительность жизни рачков различных стадий, пола и состояния, величины их суточного прироста, плодовитость партеногенетических и гамогенетических самок, соотношение самцов и самок в отрожден-

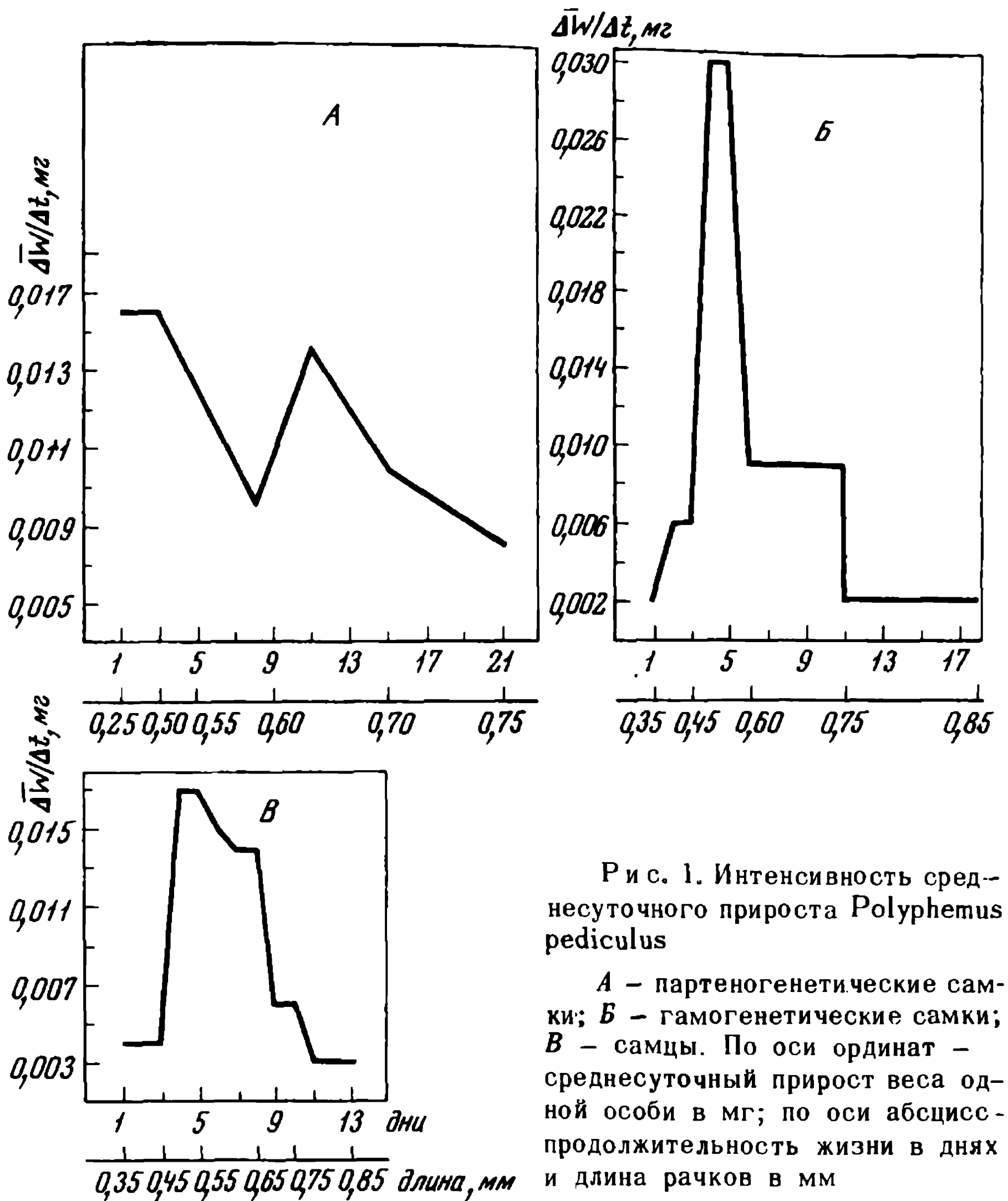
ных пометах. Эти данные могут быть получены при содержании изолированных особей полифема в садках, помещенных в водоеме. Новорожденных полифемов получают в лаборатории, отсаживая в отдельный сосуд самок со зрелыми эмбрионами в специальных мешочках из мельничного газа. Молодь, отражаясь, проходит через ячеи специально подобранного газа и таким образом избегает нападения самок. Новорожденных рачков отсаживают в садки, помещенные в прибрежье; периодически (через 1–2 дня) часть рачков отбирают и взвешивают. Длина рачка измеряется от переднего края головы до заднего конца тела (без хвостового стебля).

Сырой вес определяется по общепринятому методу: полифемов помещают на кусочек газа и взвешивают в закрытых бюксах. Сухой вес получают после суточного высушивания бюкс с рачками в термостате при температуре 80°. Разница длины между размерными группами не должна превышать 0,1 мм. При определении веса в размерных группах следует учитывать количество и степень развития эмбрионов и латентных яиц в выводковой камере. У самцов необходимо взвешивать отдельно новорожденных и половозрелых особей, различающихся по длине тела на 0,05 или 0,1 мм.

Средний вес отдельных особей определяется взвешиванием 100–200 новорожденных и 15–50 взрослых рачков каждой размерной группы в трех–пяти повторностях. В процессе созревания эмбрионов и увеличения выводковой камеры ось тела партеногенетической самки несколько искривляется. Однако, как показали измерения (Буторина, 1971), искривление незначительно, носит временный характер и мало сказывается на общем увеличении длины тела рачка. По изменению длины и веса со временем устанавливается абсолютный прирост (dw) за определенное время (dt) и среднесуточный прирост (dw/dt), характеризующий скорость роста особи. Кроме того, определяется относительный прирост рачков на единицу веса, характеризующий удельную скорость роста (C_w) особей и выражаемую в процентах "Методы определения продукции...", 1968.

При исследовании полифема было установлено, что вес живых рачков не всегда совпадает, а порой значительно отличается от веса фиксированных рачков. К грубым ошибкам приводит приравнивание или осреднение веса особей разного пола, веса молодых и половозрелых рачков, а также определение веса животных со слишком большим интервалом длины. Нарастание веса у полифема совершается непрерывно в течение всей жизни как в период линьки, так и между ними, но темп их роста постепенно замедляется. Особи с более частыми линьками имеют большую величину прироста и менее равномерный рост. Наиболее пропорциональные изменения длины и веса происходят у самцов и новорожденных самок. Однако для всех особей полифема характерна неравномерность роста на отдельных этапах жизни и на всем ее протяжении (Буторина, 1974).

Для партеногенетических, гамогенетических самок и самцов характерен свой, присущий только данной категории особей тип роста и интенсивность прироста. У партеногенетических самок прирост по ве-



Р и с. 1. Интенсивность среднесуточного прироста *Polyphemus pediculus*

А – партеногенетические самки; Б – гамогенетические самки; В – самцы. По оси ординат – среднесуточный прирост веса одной особи в мг; по оси абсцисс – продолжительность жизни в днях и длина рачков в мм

личине ясно разделяется на две одинаковые фазы, неизменно повторяющиеся на протяжении жизни всех самок (рис. 1, А). Каждая фаза начинается коротким периодом усиленного прироста веса, сменяется умеренным и заканчивается продолжительным минимальным приростом. У гамогенетических самок и самцов увеличение веса на протяжении жизни происходит в одну фазу (рис. 1, Б, В). Она начинается минимальным приростом, его сменяет максимальный, затем идет умеренный и процесс заканчивается слабым приростом. Прирост тела самок отличается от прироста общего веса, т.е. самок с эмбрионами или

латентными яйцами. Поэтому для определения продукции за счет прироста тела отдельных рачков и всей популяции необходимо знать вес новорожденных особей и вес по достижении ими половой зрелости. Кроме того, для партеногенетических самок нужны данные по весу особей разной длины, отродивших молодь. Для оценки продукции за счет прироста тела гамогенетических самок необходим также вес особей с яйцами в яичниках, сразу после выхода яиц в выводковую камеру, перед яйцекладкой и после нее.

При расчете продукции за счет прироста тела самцов используется вес новорожденных особей при достижении ими половой зрелости и вес взрослых рачков различной длины вплоть до максимальной.

Определение продукции за счет прироста тела всей популяции должно проводиться отдельно для неполовозрелых особей популяции, яйцекладущих самок, самок со зрелыми эмбрионами или яйцами, отродивших самок и самцов. Только суммарная величина прироста тела, даваемая отдельными группами особей, различающихся длиной, физиологическим состоянием и, следовательно, темпом весового прироста, может дать истинную продукцию за счет прироста тела популяции, содержащейся в определенном объеме воды за определенный период времени (табл. 1).

Продукция за счет воспроизведения рачков обычно определяется по формуле Эльстера–Эдмондсона (Галковская, Ляхнович, 1966).

$$P = \frac{1}{D_q} \cdot N_q \cdot W, \quad (1)$$

где P — среднесуточная продукция одной самки; D_q — средняя продолжительность развития яйца или кладки; N_q — среднее количество яиц в кладке; W — средний вес латентного яйца или эмбриона.

Формула проста, но достоверна лишь для животных, производящих не более одной яйцекладки за весь жизненный цикл. У полифема, как у большинства кладоцер, сразу же после отрождения молоди одного помета следующая порция яиц перетекает из яичников в выводковую камеру (Буторина, 1968). Количество яиц в помете зависит от возраста, размера и условий питания самки и обычно возрастает на протяжении жизни почти в геометрической прогрессии (Буторина, 1971).

При определении суточной продукции за счет воспроизведения по формуле (1), в которой фигурируют данные только одноразовых наблюдений и подсчета яиц у самок, встречающихся в планктоне прибрежья, результаты получаются завышенными (табл. 2). Они в 1,8–4,6 раза превосходят продукцию самок, рассчитанную по той же формуле, но с использованием общего количества яиц во всех пометах и общей длительности их развития, установленной при выращивании самок в садках. Разница объясняется сильными колебаниями числа яиц и продолжительности их развития, зависящей от температуры.

Более правильно определять среднесуточную продукцию самок полифема, как, очевидно, и других ветвистоусых, по формуле

$$P = \frac{N_0 \cdot W}{R}, \quad (2)$$

где P — продукция одной самки; W — вес новорожденного рачка или зрелого латентного яйца; N_0 — общее количество яиц или эмбрионов во всех пометах; R — репродуктивный период самки, равный продолжительности жизни половозрелой самки или суммарной длительности развития всех пометов для *Cladocera*, у которых существует интервал между отрождением молоди и перетеканием следующей порции яиц в выводковую камеру. У партеногенетических самок полифема этого интервала нет. Поэтому репродуктивный период или общий период развития всех пометов короче длительности жизни самок на время, проходящее от рождения до их полового созревания. Зная продолжительность полового созревания рачка, можно легко определить репродуктивный период жизни самки.

Использование в приведенной формуле среднего количества яиц в одном помете и средней продолжительности их развития, определенных на основании данных по жизненному циклу самок, содержащихся в садке, завышает среднесуточную продукцию воспроизведения самок определенного размера не более чем на 8%, тогда как при использовании данных, получаемых методом разовых подсчетов у самок из планктона, ошибка достигает 83–200% (см. табл. 2).

При определении продукции за счет воспроизведения всей популяции в целом нельзя объединять гамогенетических и партеногенетических самок, а также пользоваться единой формулой, осредняя длину и численность самок разной длины в разные периоды вегетационного сезона. Определение продукции за счет воспроизведения популяции, содержащейся в определенном объеме воды, должно производиться отдельно для самок разной групповой принадлежности и разного возраста, имеющих различный репродуктивный период и, следовательно, различное количество яиц (эмбрионов) за этот период. Эти данные могут быть получены только экспериментально в условиях, близких к природным. В этом случае длительность жизни и плодовитость самки будут близки к истинным. Возраст рачков устанавливается по их длине на основании эмпирических данных о жизненном цикле особей в популяции. Для *P. pediculus* интервал длины тела самок не должен превышать 0,1 мм (Буторина, 1971). Суммарная величина продукции за счет воспроизведения самок всех размеров в популяции за определенные отрезки времени дает истинную продукцию воспроизведения всей популяции, содержащейся в определенном объеме воды в течение вегетационного сезона.

Общая продукция популяции за вегетационный сезон определяется как сумма продукций за счет роста тела и воспроизведения в течение всего исследуемого периода. Принято приводить величины под 1 м^2 водной поверхности либо в 1 м^3 .

Таблица 1

Среднесуточная продукция (P) *Polyphemus pediculus* за счет прироста в

	Особи	N, экз/м ³	$\frac{\Delta W}{\Delta t}$ особи, мг			
			тела		яиц	
			сырой	сухой	сырой	сухой
Партеногенети- ческие самки	Неполовозре- лые	29267	0,0180	0,0023	—	—
	С первыми яйцами	2178	0,0180	0,0023	0,0750	0,0090
	С развивающи- мися зароды- шами	15989	0,042	0,0006	0,0900	0,0108
	Со зрелыми эмбрионами	9267	0,0014	0,0002	0,0600	0,0072
	Отродившие	3422	0,0054	0,0008	0,0450	0,0054
Гомогенетиче- ские самки	С латентными яйцами в яич- никах	467	0,0050	0,0012	0,0080	0,0002
	С латентными яйцами в ка- мере	211	0,0009	0,0016	0,0129	0,0009
Полу- ляция	Самцы	422	0,0170	0,0025	—	—
	Всего	61223	0,0699	0,0115	0,2909	0,0335
	Среднее	61223	0,0084	0,0014	0,0364	0,0042
N — численность						
$\frac{\Delta W}{\Delta t}$ — среднесуточный прирост						

матического расчета. Однако надо весьма осторожно подходить к этим формулам, учитывая прежде всего особенности изучаемого во-
доема и связанные с ними условия обитания и особенности биологии гидробионтов.

Р, мг/м ³					
тела		яиц		общая	
сырая	сухая	сырая	сухая	сырая	сухая
526,806	67,314	—	—	526,806	67,314
39,204	5,009	163,350	19,602	202,554	24,611
67,154	9,593	1439,010	172,681	1506,164	182,274
12,974	1,853	556,020	66,722	568,994	68,575
18,479	2,738	153,990	18,479	172,469	21,217
2,335	0,560	3,736	0,093	6,071	0,653
0,190	0,338	2,722	0,190	2,912	0,528
7,174	1,055	—	—	7,174	1,055
674,316	88,460	2318,828	277,767	2993,144	366,227
514,273	85,712	2228,517	257,137	2742,790	342,849

При отсутствии данных непосредственного взвешивания рачков, плодовитости самок за репродуктивный период и длительности жизни особей в естественных условиях определение общей продукции Cladocera производят по одному из существующих уравнений метода мате-

Таблица 2

Среднесуточная продукция (Р) за счет воспроизведения

Время наблюдений	Вес новорожденных, мг	В планктоне						
		1969 г			1970 г			D_q
		D_q	N_q	P	D_q	N_q	P	
Май	0,0020	3	19	0,013	3	20	0,013	6
Июнь	0,0020	2	15	0,015	2	9	0,009	3
Июль	0,0022	2	10	0,011	2	5	0,006	5
Август	0,0025	3	12	0,010	3	6	0,005	4
Сентябрь	0,0025	5	6	0,003	5	38	0,019	7

* N_q – количество яиц в одном помете; N_0 – общее количество яиц во всех пометах; D_q – средняя продолжительность развития одного помета в сутках.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПРОДУКЦИИ ТУБИФИЦИД

Малощетинковые черви (Oligochaeta) семейства тубифицид (Tubificidae) являются основным компонентом биоценозов профундали большинства озер и водохранилищ и составляют в них от 50 до 80% биомассы зообентоса.

Для понимания роли популяции тубифицид в экосистемах водоемов необходима количественная оценка их продукционных возможностей. Эта оценка может быть правильной только в том случае, если она основана на знании особенностей жизненного цикла особей массовых популяций.

В озерах и водохранилищах средней полосы СССР наиболее массовые среди тубифицид виды это *Isochaetides newaensis* (Mich.), *Limnodrilus hoffmeisteri* Clap., *Potamothrix hammoniensis* (Mich.).

Многолетние наблюдения за жизненными циклами этих видов в биоценозе серых илов в Волжском плёсе Рыбинского водохранилища позволили подойти к расчетам продукции популяции этих видов.

В основу расчетов был положен принцип Бойсен-Иенсена (Boysen-Iensen, 1919), но тщательно детализированный. Анализировалась не только динамика численности и биомассы червей и их гибель, но определялась возрастная структура популяции, средняя индивидуальная плодовитость производителей, продолжительность периода размноже-

партеногенитической самки *Polyphemus pediculus* (в мг)*

В садках								
R	N_q		N_0		$P = \frac{W \cdot N_q}{D_q}$		$P = \frac{W \cdot N_0}{R}$	
	макс.	среднее	макс.	среднее	макс.	среднее	макс.	среднее
17	29	20	88	60	0,0097	0,0067	0,0104	0,0071
19	15	10	89	59	0,0100	0,0067	0,0104	0,0062
26	14	7	68	36	0,0062	0,0031	0,0050	0,0030
22	12	7	62	35	0,0075	0,0043	0,0070	0,0040
20	17	11	50	34	0,0061	0,0039	0,0062	0,0042

R – репродуктивный период самки или общая продолжительность развития всех пометов, в сутках; W – вес новорожденного рачка.

ния, численность ранней молодежи, выходящей из коконов, ее элиминации и рост.

Сборы проводились утяжеленным дночерпателем типа Экмана – Берджа площадью захвата в $1/25 \text{ м}^2$. В период размножения червей пробы брались один–два раза в неделю, в остальное время вегетационного периода – четыре раза, а зимой – один раз в месяц. Каждый раз бралось не менее пяти дночерпателей. Ил промывался через сито № 23 (диаметр ячеек 0,25 мм). Животных выбирали без фиксации. Учитывалось число живых и мертвых коконов, число эмбрионов в них и число молодых и взрослых особей. После подсушивания на фильтровальной бумаге черви определенного размера взвешивались на торсионных весах с точностью до 0,1 мг. Для каждой возрастной группы был определен сухой вес. Для коконов он равен 12% от сырого веса, для молодежи в среднем – 14%, а для взрослых – 20%. Особи каждой размерно–возрастной группы подвергались выборочному вскрытию для определения состояния половой системы и подсчета яиц в яйцевом мешке для определения средней индивидуальной плодовитости. По состоянию половой системы и размерно–весовым характеристикам проба разбивалась на четыре возрастные группы: первая – молодежь данного года рождения, вторая – черви без пояска с развитой половой системой, третья – особи с поясками и зрелыми половыми продуктами, четвертая – особи с резорбирующейся половой системой.

Анализ данных, необходимых для расчета, и сам расчет продукции можно рассмотреть на примере популяции *Isochaetides newaensis* биогеноза серых илов Волжского плёса Рыбинского водохранилища. Эта популяция, стационарная весной, в мае, состоит в основном (90%) из двух поколений: годовиков и более старых половозрелых особей со сформированными или наметившимися поясками. 10% в популяции составляют молодые черви, не успевшие осенью достичь половой зрелости. Возрастной состав производителей не остается постоянным (табл. 1). В одни годы годовики составляют половину размножающейся части популяции, в другие годы резко преобладают более старые особи. Подсчет количества яиц в яйцевых мешках половозрелых червей позволил установить, что плодовитость четко коррелирует с весом производителей и увеличивается по мере его увеличения.

Таблица 1

Возраст червей в весенних пробах

Год	Возраст производителей			
	10–12 месяцев		Более 20 месяцев	
	Число особей	%	Число особей	%
1957	120	72	45	28
1958	55	47	60	53
1960	56	58	40	42
1966	35	63	20	37
1967	18	30	42	70
1968	27	30	47	70

Период размножения, устанавливаемый по срокам начала и конца откладки коконов, начинается в конце мая и длится от 45 до 65 дней.

Год	Откладка коконов		Продолжительность в днях
	начало	конец	
1957	20.V	24.VII	65
1958	29.V	16.VII	49
1960	30.V	18.VII	50
1966	23.V	18.VII	56
1967	30.V	13.VII	45
1968	24.V	22.VII	59
1971	27.V	26.VII	49

Коконы сбрасываются не равномерно, а партиями, интервалы между которыми могут составлять 10–30 дней.

Продолжительность инкубационного периода с момента откладки кокона до выхода молодых червей зависит от придонной температуры воды (Поддубная, 1958) и равна 440–450 градусо-дням, что составля-

ет в разные годы 20–35 суток. Один кокон содержит 17–27, в среднем $22,5 \pm 0,05$ жизнеспособных эмбрионов. Число погибших коконов, по наблюдениям в водоеме и в эксперименте, не превышает 2,9% отложенных. Численность появляющейся ежегодно в водоеме молоди находится в прямой зависимости от возрастного состава и количества производителей.

Is. newaensis достигает максимальной численности в июле–августе, после размножения (рис.2). Затем количество червей в пробах быстро снижается и весь год до следующего размножения остается на сравнительно низком, мало варьирующем, в отдельные годы стабильном уровне.

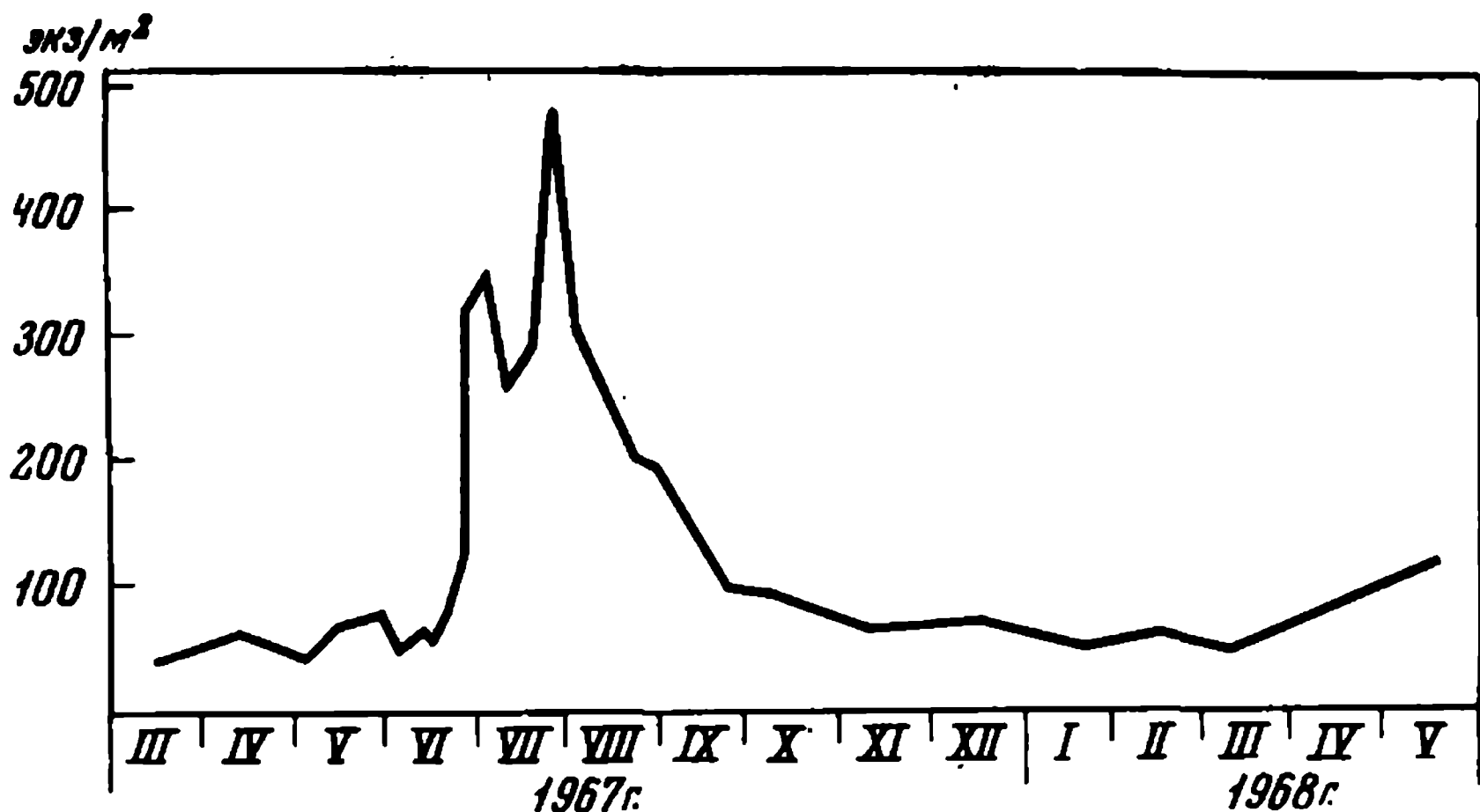


Рис. 2. Изменение численности популяции *Isochaetides newaensis* в Волжском плёсе Рыбинского водохранилища

Численность ранней молоди в пробах разных лет изменяется очень сильно, выше она в те годы, когда в размножении принимает участие наибольшее число особенно старых производителей, но всегда значительно ниже той, которая должна была бы быть, судя по количеству молодых червей размером 7–10 мм и весом 0,8–1,5 мг, находящихся в коконах перед самым выходом.

Это несоответствие связано, на наш взгляд, не с отсутствием молоди в водоеме, а с несовершенством отбора проб. Проверка показала, что при промывке грунта с животными через сита мелкие молодые черви, с тонкими покровами тела, в массе погибают от трения о твердые минеральные частицы грунта и их остатки вымываются водой. Легче переносит механическое воздействие при промывке более крепкая подросшая молодь. Поэтому ее численность в пробах должна быть близка к фактической.

Для получения истинной картины численности ежегодных пополнений популяции *Is. newaensis* мы умножаем число фактически отложенных коконов (45, за вычетом погибших) на среднее количество оформ-

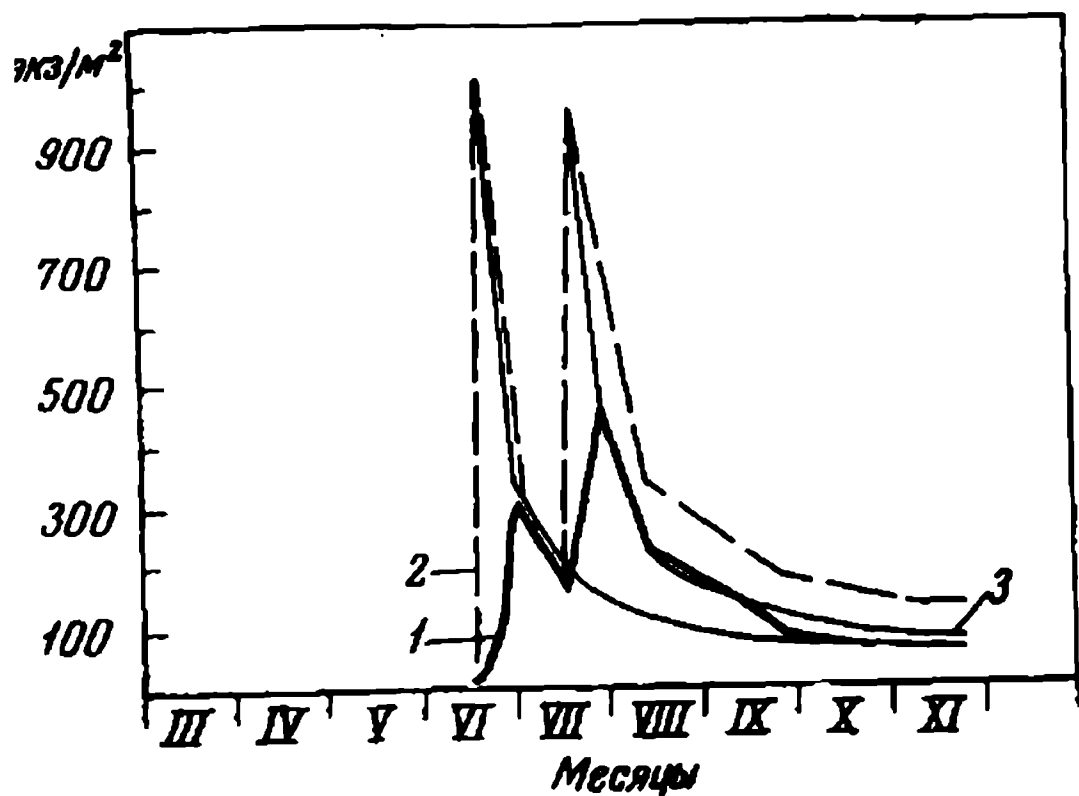


Рис. 3. Изменение численности молоди *Isochaetides newaensis* в Волжском плёсе Рыбинского водохранилища

1 – численность молоди в пробах; 2 – расчетная численность молоди; 3 – кривая смертности

ленных эмбрионов в коконе (22). Число отложенных коконов определялось с учетом их количества в смежных пробах и длительности эмбрионального развития. Полученная величина (990) является исходной точкой для построения кривой смертности молоди (рис.3). Сравнение количества ранней молоди весом до 2–3 мг в смежных по времени пробах позволило установить, что ее смертность наиболее высока в первые 10–12 дней жизни, и определить, сколько ее остается в живых от предыдущего помета к моменту выхода из коконов новой партии – 170 экз/м². Эта величина дает следующую точку для проведения кривой смертности первой партии молоди. Вторая партия выхода молоди из коконов определялась сравнением индивидуальных весов. В осенних пробах мы учитывали общее количество оставшихся в живых молодых червей данного года рождения.

Численность годовалых и более старых особей испытывает синхронные колебания. До конца периода размножения она сохраняется примерно на одном уровне, а затем, во время процесса резорбции половой системы, которая обязательно и одинаково происходит у производителей всех возрастных групп (Поддубная, 1971), заметно снижается. Это связано с отмиранием ослабленных особей, в первую очередь, видимо, старшевозрастных. Наблюдаемая динамика численности производителей не лишена, несмотря на большую повторяемость разовых проб, случайных колебаний, вызванных неравномерностью распределения животных и общей погрешностью дночерпательной методики (Мордухай–Болтовской, Поддубная, 1958).

Общая тенденция убыли особей старших поколений определяется поэтому только по разнице их численности в майских пробах смежных лет, т.е. в период перед началом размножения, когда производители распределены по биотопу относительно равномерно и среди них легко выделяются впервые и повторно размножающиеся особи.

Необходимые для расчета продукции кривые роста воспроизводились по данным индивидуальных взвешиваний червей во всех пробах периода наблюдений. Было установлено, что масса тела нарастает у червей разного возраста и в разные годы с неодинаковой интенсивно-

стью (рис. 4). В благоприятные годы молодь успевает к концу вегетационного периода достичь веса 35–40 мг, в неблагоприятные она уходит на зимовку в весе 25–30 мг. Скорость роста наиболее высока у 40–60–дневной молоди в конце июля – августе. Зимой черви хотя и питаются, но в весе почти не прибавляют.

Перезимовавшая молодь (годовики) с началом весеннего прогрева придонных слоев воды начинает бурно расти и в благоприятные годы достигает к середине июля 100–120 мг веса, половой зрелости и участвует в размножении. После откладки коконов в связи с резорбцией половой системы вес червей снижается до 80 мг, а затем к осени восстанавливается и увеличивается. Вторую в жизни зимовку черви начинают в весе 105–110 мг.

Весной после второй зимовки, во время которой годовики, как и молодь, почти не растут, начинается очередное увеличение веса перед размножением, слагающееся из общего прироста веса тела и веса развивающихся яиц. После размножения вес их снижается, а к осени не только восстанавливается, но и прирастает.

Используя полученные величины численности и среднего веса молоди и взрослых особей, можно на примере одного года рассчитать продукцию популяции (табл. 2). Очевидно, она будет представлять собой сумму прироста всех элиминированных и оставшихся в живых особей каждого поколения: $P = P_1 + P_2 + \dots + P_n$ и может быть вычислена по формуле:

$$P = \sum_{i=1}^n (W_e + N_2 W_2 - N_1 W_1),$$

где P – общая продукция популяции; W_e – средний вес особей, погибающих за учетный отрезок времени; N_1 и N_2 – исходная и конечная

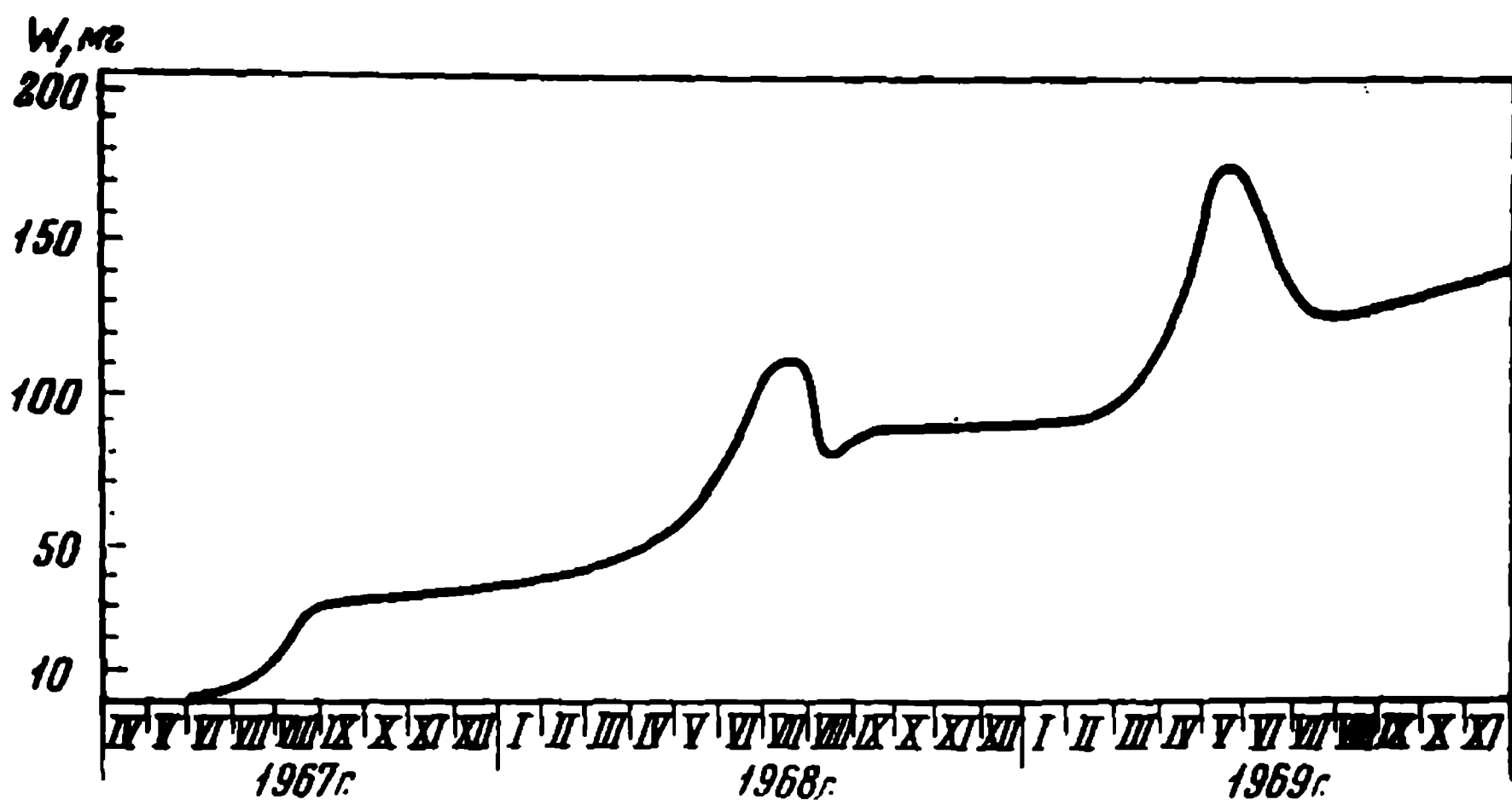


Рис. 4. Рост *Isochaetides newaensis* в водоеме

Таблица 2

Численность возрастных групп и средний вес (в мг) в популяции
Isochaetides newaensis

Время на- блюдений	Черви в воз- расте более 20 мес. (1)		Черви в воз- расте 12- 15 мес.(2)		Молодь 1-я генерация		Молодь 2-я генерация	
	N	\bar{W}	N	\bar{W}	N	\bar{W}	N	\bar{W}
Май	30	170	40	100		-	-	-
Июнь	28	130	39	113	990	1,5	-	-
Июль	26	132	40	80	170	11	900	1,3
Август	24	135	40	83	110	32	220	10
Сентябрь	20	138	38	85	90	35	130	15
Октябрь	15	139	38	88	70	36	90	18
Ноябрь	10	140	37	91	65	38	70	20
Декабрь	7	141	36	94	60	40	50	21
Январь	6	140	34	95	55	42	45	22
Февраль	6	139	32	100	50	45	40	22
Март	5	142	30	118	50	47	40	35
Апрель	4	180	30	150	50	50	40	60
Май	4	185	30	170	50	100	40	70

численность поколения за то же время; W_1 и W_2 — исходный и конечный вес; n — число поколений.

Результаты расчета продукции популяции *Is.newaensis* показаны в табл. 3. Можно видеть, что максимальная продукция приходится на июль — август — в основном за счет элиминации и прироста молоди. Наибольшая смертность (90–95%) наблюдается в первые две недели после выхода молоди из коконов. Осенью снижаются и убыль и прирост. Зимой фактически прироста нет, а убыль невелика. В тубифицидный комплекс биоценоза серых илов кроме *Is.newaensis* входят еще другие виды: *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Potamothrix hammoniensis*, *P.moldaviensis* и *Peloscolex ferox*. Рассчитав продукцию их популяций аналогичным способом за вегетационный период 1971 г., получаем полное представление о продукции тубифицидного комплекса в целом (табл. 4). Популяции рассмотренных видов тубифицид продуцируют от 3 до 4 г/м² биомассы, идущей на потребление другими звеньями экосистемы. Максимальная продукция у всех популяций — летом.

Таблица 3

Продукция популяции *Isochaetides newaensis* (в мг)

Время наблю- дений	Старые поколения				Молодь				Общая продук- ция	P/V к весен- ней био- массе
	убыль		прирост		убыль		прирост			
	1	2	1	2	1	2	1	2		
Май	0	0	0	0						
Июнь	300	0	0	0						
Июль	262	0	52		4920		1615			
Август	268	0	72	120	1260	3480	2310	1914		
Сентябрь	544	168	60	76	660	1080	270	650		
Октябрь	690	0	0	114	720	640	20	270		
Ноябрь	695	89	20	111	185	360	130	140		
Декабрь	420	92	7	108	195	400	120	50		
Январь	140	190	0	34	205	0	110	105		
Февраль	0	190	0	160	215	0	100	110		
Март	140	218	15	540	0	0	100	520		
Апрель	161	0	152	1230	0	0	150	1000		
Май	0	0	80	630	0	0	3250	400		
Всего	3620	947	458	3123	8360	5960	8175	5159	35802	4

Таблица 4

Состав тубифидного комплекса в биоценозе серых илов Волжского плёса Рыбинского водохранилища по данным 1971 г. и его продукция

Вид	V весенняя, мг/м ²	V средне- летняя мг/м ²	P за вегета- ционный пе- риод мг/м ²	P/V к ве- сенней биомас- се	P/V к средне- летней био- массе
<i>Isochaetides newaensis</i> Mich.	13700	9900	27400	2	2,7
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> Clap.	2300	2000	13000	5	6,5
<i>Potamothrix hammoniensis</i> (Mich.)	1900	2300	13500	6	5,4
<i>P. moldaviensis</i> Vejd.	500	440	900	1,7	2
<i>Peloscolex ferox</i> (Eisen.)	300	250	800	2,6	3
Всего	18750	14890	55600	3	3,5

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПРОДУКЦИИ МОЛЛЮСКОВ

Понимание динамики, структуры и закономерностей развития донных биоценозов невозможно без четкого количественного представления о продукционных свойствах популяций моллюсков — одного из основных компонентов биоценозов.

Приступая к определению продукции какого-либо вида, необходимо, хотя бы в общих чертах, представлять распределение исследуемого вида в водоеме и его экологию, особенно сроки и характер размножения. Материал собирается либо на одной, характерной для биотопа станции, если изучаемая популяция постоянно занимает определенный биотоп и наблюдается совместное обитание взрослых и молодых особей; либо устанавливается сеть станций или делается разрез через всю зону обитания вида, если вид совершает сезонные миграции или различные возрастные группы обитают в разных биотопах. Если нужны сведения о продукции вида в водоеме в целом, места взятия проб должны охватывать все глубины и грунты, где обитает изучаемый вид, так как в разных условиях численность, скорость развития и другие свойства животных могут существенно различаться.

Обработка полученных полевых материалов выполняется следующим образом. У всех присутствующих в пробе особей измеряются максимальные линейные размеры раковины и определяется вес моллюсков. Живой вес моллюсков одного размера сильно колеблется в зависимости от степени обсушивания животных перед взвешиванием и их физиологического состояния, выраженного, например, в степени зрелости гонад и т.д. Тем не менее представляется целесообразным пользоваться сырым весом моллюсков, так как он соответствует их естественному состоянию и связан с прижизненным метаболизмом. Очевидно, индивидуальный рост представляет собой процесс приращения массы развивающегося организма. Соответственно основное значение в определении продукции имеют закономерности весового роста, непосредственно связанные с обменом веществ. На различных группах животных показано, что соотношение между размерами, например длиной (L) и весом (W), может быть представлено степенной функцией вида $W = a L^b$, где a и b — параметры, которые определяются из непосредственных измерений. На двойном логарифмическом графике эта функция представляет собой прямую линию и удобна для практического использования, прежде всего контроля выполненных измерений. В случае, если исследуемая зависимость изучалась ранее и параметры уравнения определены, по указанной формуле можно легко рассчитать вес животного и тем самым сократить и упростить обработку материала, ограничившись измерением длины раковины.

Далее определяется возрастной состав исследуемой популяции. Чаще всего возраст моллюсков определяют по годовым кольцам (Власов, 1935; Ляхов, Михеев, 1964; Михеев, 1964; Tudorancea, Florescu, 1968, и др.). Этот метод имеет свои трудности, обусловленные тем, что кроме колец зимней остановки роста ("годовые кольца") на рако-

винах есть кольца, образовавшиеся в результате непродолжительных остановок роста из-за резких, порой кратковременных, изменений условий внешней среды. Кроме того, образуются кольца в периоды размножения животных и они подчас трудно отличимы от зимних колец. Однако Б.В.Властовым (1935) было показано, что основным признаком годовых колец — их правильная цикличность.

Протравливание раковин соляной кислотой способствует, благодаря более быстрому растворению поверхностных скульптурных колец, более четкому выявлению годовых колец роста и определению возраста моллюсков (Табунков, 1973).

А.Н.Голиковым (1970) был предложен анализ размерно-весовой структуры исследуемых популяций, основанный на том, что сроки нереста и развития молоди у большинства видов ограничены и определяются в первую очередь температурой среды. Это отражается на структуре видовых популяций. Так, появившаяся за некоторый промежуток времени в составе популяции молодежь, несмотря на возможную растянутость сроков своего метаморфоза и нереста родителей, составляет единую размерно-весовую группу, отделенную от родителей размерным промежутком, превышающим индивидуальные вариации в размерах внутри каждой группы. Особи предыдущей генерации таким же образом отличаются от своих родителей и т.д. Испытывая единовременное воздействие факторов, тормозящих и стимулирующих рост и размножение, популяция сохраняет дискретность своей размерно-весовой структуры на всех возможных уровнях. Подсчитав в популяции количество размерно-весовых групп, каждая из которых представляет собой генерацию, нетрудно установить приблизительную предельную и преобладающую продолжительность жизни особей вида в данных условиях.

Определив возрастной состав популяции, можно далее подсчитать количество индивидуумов каждого возраста, что в сумме дает общую плотность населения особей данного вида, и биомассу каждой группы, что в сумме составляет общую биомассу всех особей вида в пробе на 1 м^2 (на 1 га и т.д.).

В результате такой обработки проб для каждой из дат наблюдений получаем общую численность и биомассу популяции вида, а также численность и биомассу возрастных групп.

Далее можно приступать к расчету продукции популяций исследуемого вида моллюсков.

В настоящее время необходимость правильной оценки продукционных процессов, протекающих в популяциях, привела к выработке ряда способов их расчета. Большинство авторов пользуется различными модификациями разработанного Бойсеном-Иенсеном (Boysen-Yepsen, 1919) принципа определения продукции, основанного на падении численности постнерестовой популяции и весовом приросте выживших и элиминированных особей.

Остановимся на двух вариантах расчета продукции, предложенных Г.Г.Винбергом (1968).

В обоих вариантах полученные в результате обработки проб данные по численности и биомассе возрастных групп сводят в таблицы. О всех изменениях численности и возрастного состава популяции вида судят по результатам сопоставления материалов двух ближайших сроков наблюдений. Элиминацию, или убыль численности (N_e), за период между двумя наблюдениями получают как разность между начальной численностью (N_1) в момент времени t_1 и конечной численностью (N_2) в момент t_2

$$N_e = N_1 - N_2.$$

Биомасса элиминированных особей (B_e) равна разности численности за время ($t_2 - t_1$), умноженной на средний вес элиминированных особей — \bar{W}_e ;

$$B_e = (N_1 - N_2) \bar{W}_e = N_e \bar{W}_e.$$

Когда период времени ($t_2 - t_1$) достаточно мал, чтобы соответствующие ему отрезки кривых численности и индивидуального веса могли быть приравнены прямым, средний вес особи может быть найден простейшим способом и взят равным среднему арифметическому из средних весов в начале и конце периода, т.е.:

$$\bar{W}_e = \frac{\bar{W}_1 + \bar{W}_2}{2} = \frac{1}{2} \left(\frac{B_1}{N_1} + \frac{B_2}{N_2} \right).$$

Тогда выражение для B_e можно записать в виде:

$$B_e = N_e \frac{\bar{W}_1 + \bar{W}_2}{2} = \frac{1}{2} (N_1 - N_2) \left(\frac{B_1}{N_1} + \frac{B_2}{N_2} \right).$$

Далее в первом варианте продукцию рассчитывают как сумму биомассы элиминированных особей и прироста биомассы, т.е. разности между конечной (B_2) и начальной (B_1) биомассами популяции:

$$P = B_e + (B_2 - B_1) = N_e \bar{W}_e + (N_2 \bar{W}_2 - N_1 \bar{W}_1).$$

Когда начальная и конечная биомасса равны ($B_2 - B_1 = 0$), продукция равна элиминации, т.е. $P = B_e$.

В тех случаях, когда в период наблюдений продолжается появление молоди и ее можно отличить от остальных особей, для расчета B_e рекомендуется применять формулу:

$$B_e = \frac{1}{2} [N_1 - (N_2 - N_q)] \left(\frac{B_1}{N_1} + \frac{B_2 - B_q}{N_2 - N_q} \right),$$

где N_q и B_q — численность и биомасса молоди, родившейся в период наблюдений за время от t_1 до t_2 .

Во втором варианте продукция вычисляется как сумма общего прироста веса тех особей популяции, которые дожили до конца рассматриваемого периода, и прироста веса элиминированных особей:

$$P = N_2 \Delta \bar{W}_2 + N_e \Delta \bar{W}_e,$$

где $\Delta \bar{W}_2$ означает абсолютный прирост особей, выживших к концу периода, а $\Delta \bar{W}_e$ — средний абсолютный прирост элиминированных особей. Определяется $\Delta \bar{W}_2$ как разность весов $\bar{W}_2 - \bar{W}_1$ при условии, что элиминация не зависит от веса особей. Когда отрезки кривых роста и кривых численности популяции за период $(t_2 - t_1)$ достаточно близки к прямым, можно считать, что средний вес одной элимини-

рованной особи равен $\bar{W}_e = \frac{1}{2} (\bar{W}_1 + \bar{W}_2)$ и соответственно прирост веса:

$$\bar{W}_e - \bar{W}_1 = \Delta \bar{W}_e = \frac{1}{2} (\bar{W}_2 - \bar{W}_1).$$

Следовательно, в этом случае

$$P = N_2 (\bar{W}_2 - \bar{W}_1) + (N_1 - N_2) \frac{1}{2} (\bar{W}_2 - \bar{W}_1) = \frac{N_1 + N_2}{2} (\bar{W}_2 - \bar{W}_1).$$

Соответственно при простейшем способе расчета, пригодном для достаточно малого периода времени, продукция равна среднему арифметическому из начальной и конечной численностей, умноженному на разность среднего индивидуального веса в конце и начале периода.

Как показано Винбергом, оба варианта определения продукции приводят в принципе к идентичным результатам (Винберг, 1968).

В конечном итоге расчетов продукция обычно бывает выражена в единицах биомассы.

Среди показателей скорости продуцирования данной видовой популяции в определенных условиях особенно большое значение имеет так называемый P/V коэффициент, т.е. отношение продукции к биомассе. Продукция, служащая числителем, может быть определена за любое время — сутки, неделю, месяц, год и т.д. Соответственно получают суточный, недельный, месячный, годовой P/V коэффициент. В качестве знаменателя следует брать среднюю биомассу за тот же период.

Однако процесс определения продукции описанными выше способами весьма трудоемок и встречает ряд методических затруднений. Так, численность и биомасса моллюсков в настоящее время определяются весьма приближенно и, следовательно, точность определения количественного состава популяций исследуемого участка за те или иные промежутки времени очень низка. Кроме того, чтобы правильно оценить скорость элиминации особей в популяции и весовой прирост различных размерно-весовых групп, необходимо проводить выборки по возможности чаще. Это связано с тем, что при оценке прироста осо-

бей, исчезнувших из популяции задолго до расчета контрольных выборок, данные по ростовой продукции популяции сильно завышаются, а сам весовой прирост особей в сильной степени зависит от их функционального состояния и изменений физико-химических условий среды, в первую очередь температуры.

Учитывая указанные затруднения при определении продукции описанными выше методами, А.Н. Голиков (1970) предложил новый метод, введя понятия ростовой и поддерживающей продукции. Ростовая продукция, при условии стационарной популяции, выражается в весовом приросте всех особей популяции за год ко времени анализа ее состояния и может быть описана формулой:

$$P_g = \sum_{i=1}^n N_i (W_i^{t+1} - W_i^t),$$

где N_i — численность особей в данной возрастной группе; $(W_i^{t+1} - W_i^t)$ — весовой прирост особи данного размера за год ΔW .

Расчет приближенного значения ростовой продукции за год может быть сделан по одной достаточно полной количественной выборке, взятой примерно в середине срока пополнения популяций молодью (в умеренных широтах северного полушария это состояние популяции наиболее часто наблюдается в летне-осенний период).

Более точно среднегодовая ростовая продукция может быть определена после анализа размерно-весовой и возрастной структуры популяции в каждый сезон года. Среднегодовая ростовая продукция определяется в этом случае нахождением средней из рассчитанных ростовых продукций за год к каждому из четырех сезонов:

$$P_g = \frac{P_{g1} + P_{g2} + P_{g3} + P_{g4}}{4}.$$

Под поддерживающей продукцией (P_s) понимается та часть вещества, которая образуется за определенный отрезок времени (в данном случае — год) и остается в популяции. Эта продукция за год может быть представлена как сумма биомассы всех особей популяции, достигших возраста одного года, и произведения численностей всех остальных возрастных групп на прирост за прошедший год:

$$P_s = B_0 + \sum_{i=1}^n N_i (W_i^t - W_i^{t-1}),$$

где B_0 — биомасса молоди и особей до одного года (включительно). Среднегодовая поддерживающая продукция определяется как сумма продукционного процесса за год, к моменту каждой сезонной выборки деленная на число выборок:

$$P_s = \frac{P_{s1} + P_{s2} + P_{s3} + P_{s4}}{4}.$$

Р и с . 5. Размерно-возрастная структура популяции *Anodonta piscinalis* и ее сезонная динамика численности

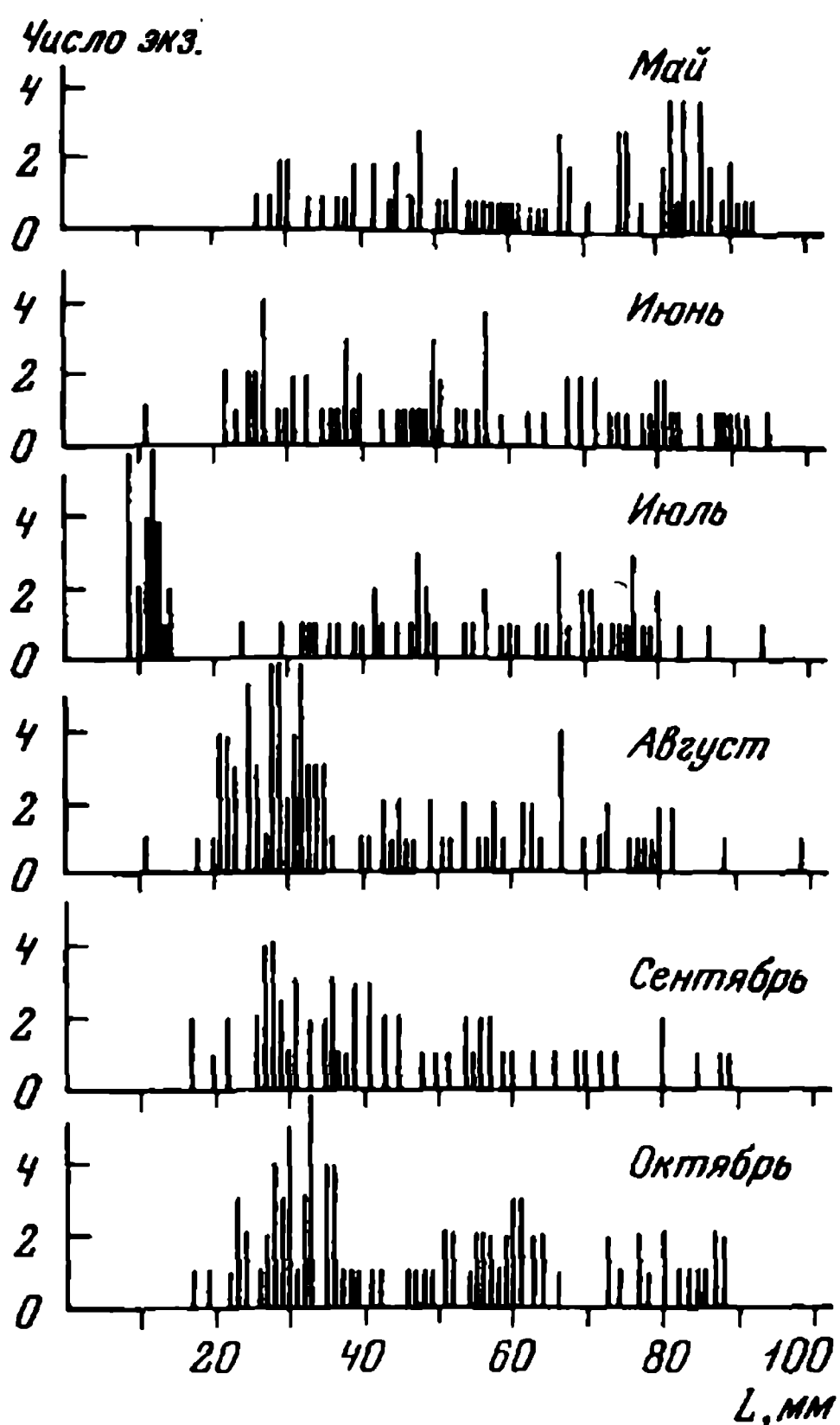
А.Н. Голиков и В.В. Меншуткин (1971) проверили правомочность и точность такого метода определения продукции моделированием продукционного процесса на примере конкретной популяции брюхоногого моллюска *Ephedra turrita* (A. Adams). Результат их расчетов показал, что ростовая продукция оказывается несмещенной оценкой чистой продукции (P) в понимании других авторов (Винберг, 1968), а поддерживающая продукция имеет иной биологический смысл. Скорость оборота вещества этой продукции (P/V_s) обратно пропорциональна возрасту особей, составляющих основу популяции (Голиков, 1970; Голиков, Меншуткин, 1971).

Количественное соотношение между биомассой (B), поддерживающей (P_s) и ростовой (P_q) продукцией может служить индикатором направления развития популяции и, видимо, мерой для оценки ее промысловой эксплуатации (Голиков, 1970).

Описанный метод удобен, поскольку можно рассчитать годовую продукцию вида по одному сбору. Однако когда средняя годовая продукция рассчитывается по одной выборке, наилучшие результаты получаются при анализе популяции в середине периода появления молоди. Четыре выборки (равномерно распределенные в течение года) определяют среднюю годовую продукцию с ошибкой 5% (Голиков, Меншуткин, 1971; Golikov, Menschutkin, 1973). Метод Голикова апробирован на различных группах морских беспозвоночных (Golikov, Scarlato, 1970; Голиков, Меншуткин, 1971; Сиренко, 1973; Табунков, 1973).

Этим же методом была рассчитана продукция пресноводных двустворчатых моллюсков *Anodonta piscinalis* Nilss, *Unio pictorum* (L), *Unio tumidus* Philips, собранных в районе Костромской ГРЭС.

Приведем пример расчета продукции методом А.Н.Голикова. С этой целью рассмотрим популяцию анодонты, взятую из района сброса теплых вод, вблизи ГРЭС. В результате анализа размерно-весовой струк-



туры этой популяции построим гистограммы, в которых по оси ординат отложим плотность поселений, а по оси абсцисс – размеры или вес моллюсков (рис. 5). Из гистограммы видно, что в популяции можно выделить примерно семь возрастных групп. Сезонные наблюдения над изменением структуры популяции позволяют судить о начале оседания молоди и об изменении возрастного состава популяции. Так, в рассматриваемом районе массовое появление молоди (первой возрастной группы) происходит в июле. Длина раковины ювенилов находится в пределах от 9 до 15 мм. К осени эти моллюски вырастают в среднем до 30–35 мм, к концу первого года жизни длина раковины *A. piscinalis* достигает в среднем 40 мм, к концу второго года – 55 мм, третьего – около 70 мм и т.д.

Вывод о предельной продолжительности жизни особей подтверждается и подсчетом годовых колец на раковинах исследуемых моллюсков.

Далее определяем кривую роста (линейного и весового) особей популяции (рис. 6). Соотношение между линейным размером и весом исследуемого моллюска контролировалось по уравнению $W = aL^b$ (рис. 7).

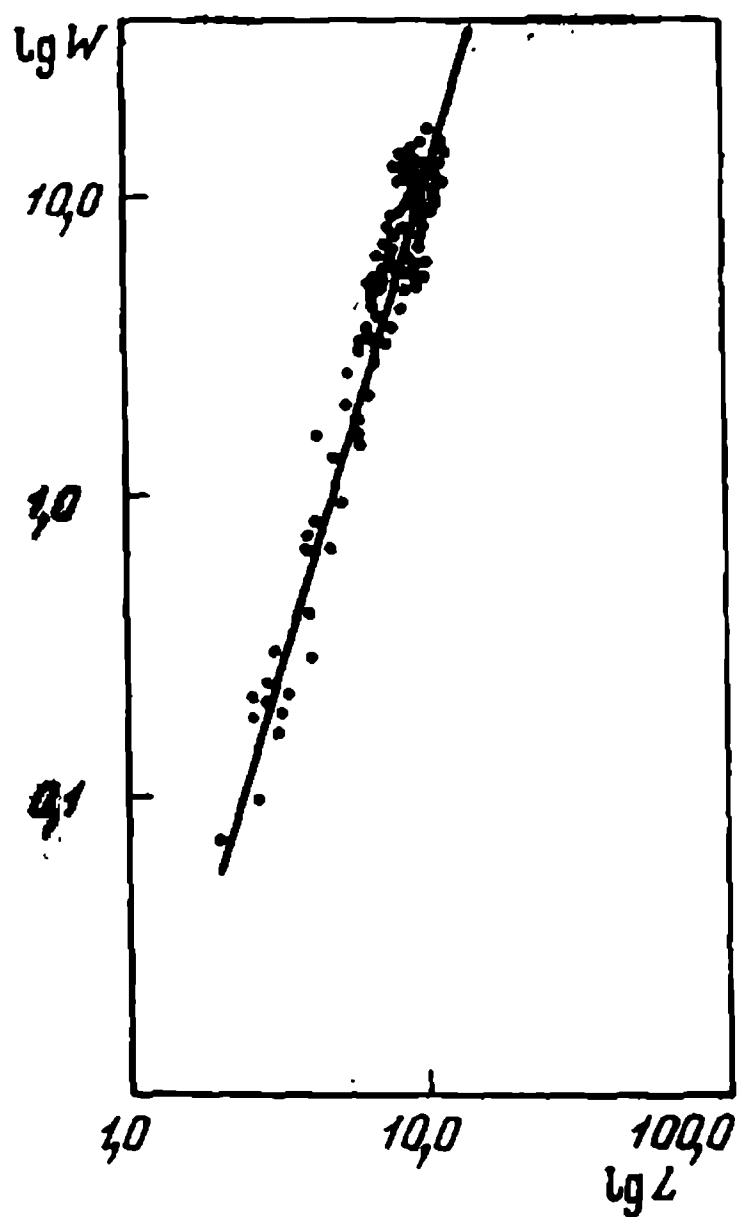
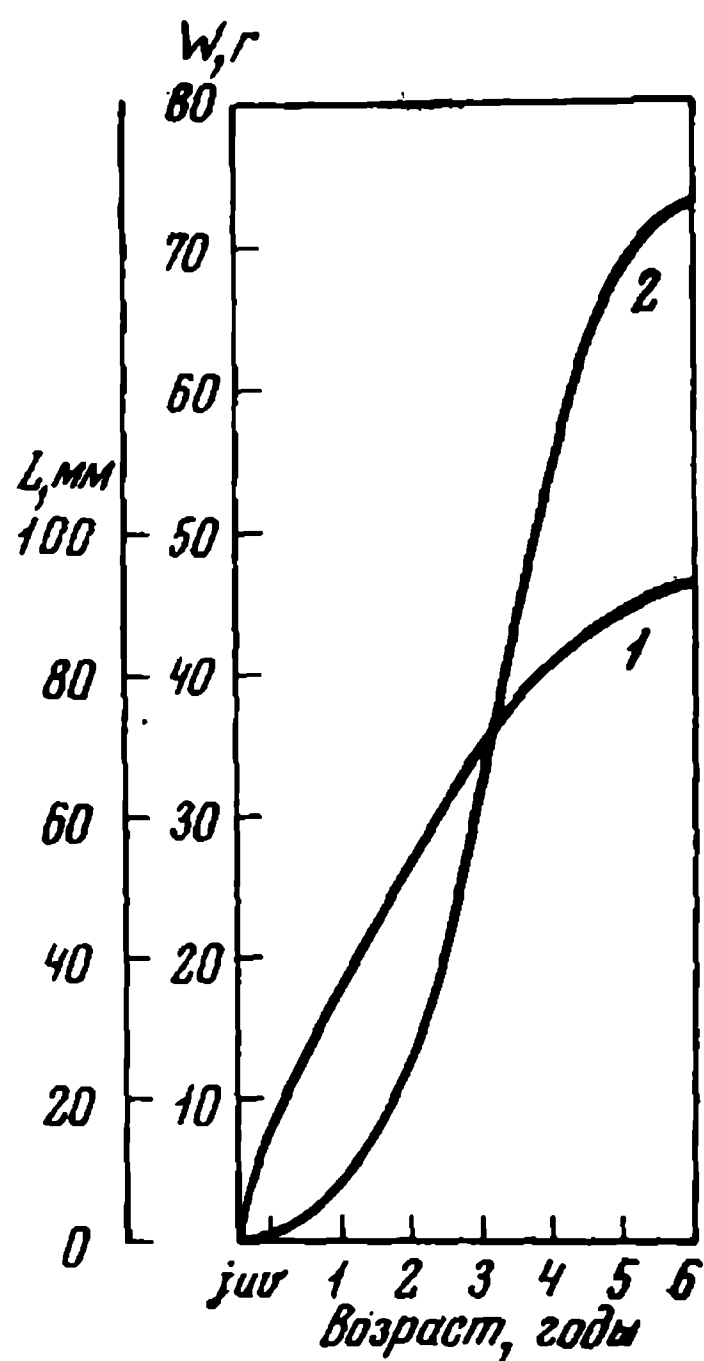


Рис. 6. Линейный и весовой рост *A. piscinalis*

1 – кривая линейного роста; 2 – кривая весового роста

Рис. 7. Зависимость веса тела от длины раковины *A. piscinalis*

На основании полученных результатов можно составить таблицу, в которой каждая особь в пробе будет представлена длиной L (или высотой h), весом (W), плотностью на 1 м^2 ($N/\text{м}^2$), биомассой (B), приростом за год ко времени взятия пробы (ΔW_s), произведением численности на прирост ($N\Delta W_s$), приростом за следующий год (ΔW_g) и произведением плотности на этот прирост ($N\Delta W_g$).

Суммируя полученные данные по биомассе особей, результаты произведений плотности поселений на прирост за прошедший год ко времени взятия пробы ($N\Delta W_s$) и плотности поселений на ожидаемый прирост за следующий год ($N\Delta W_g$), получаем общую для всей популяции биомассу (B), поддерживающую продукцию (P_s) и ростовую продукцию (P_g).

В том случае, когда сбор материала проводится ежемесячно в течение вегетационного периода, как это было в нашем случае в районе теплых вод Костромской ГРЭС в 1971 г., или по сезонам, вычисляются среднегодовые значения биомассы (B), поддерживающей (P_s) и ростовой (P_g) продукции и их P/B коэффициенты для популяции *A. piscinalis*:

	B	P_s	P_g	$\frac{P_s}{B}$	$\frac{P_g}{B}$
Май	12,6	5,5	6,7	0,4	0,5
Июнь	16,7	7,0	15,7	0,4	0,9
Июль	15,2	7,7	11,6	0,5	0,8
Август	20,1	9,2	22,6	0,5	1,1
Сентябрь	10,3	6,8	9,8	0,6	1,0
Октябрь	9,5	6,5	14,3	0,7	1,5
Среднегодовые значения	14,1	7,1	13,5	0,5	0,9

Такой способ расчета годовой продукции популяции позволяет не принимать во внимание сезонные изменения скорости роста и констатировать состояние популяции, к которому она приходит за год, к моменту наблюдения. Значение поддерживающей продукции говорит о количестве органического вещества, образованного за год и оставшегося в популяции. На нашем примере мы видим, что размах колебаний величины поддерживающей продукции в течение всего вегетационного периода невелик и находится в пределах от 5,6 до 9,2 г. Коэффициент ее (P_s/B) меняется также незначительно — от 0,4 до 0,7. Между тем полученные значения ростовой продукции значительно меняются по сезонам, от 6,7 г в мае, до 22,6 г в августе и 14,3 г в октябре. Коэффициент ростовой продукции (P_g/B) также очень изменчив, от 0,5 до 1,5, что связано с количеством молоди в популяции и различным уровнем элиминации в разное время.

Количественное соотношение поддерживающей и ростовой продукции (P_g/P_s) свидетельствует о достаточно хорошем состоянии популяции *A. piscinalis* в исследуемом районе.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПРОДУКЦИИ ХИРОНОМИД

Хирономиды (*Chironomidae*) в личиночной стадии представляют собой важнейшую составную часть бентоса и других, связанных с субстратами биоценозов во внутренних водоемах. Определение продукции хирономид укладывается свойственным им, как и другим насекомым, метаморфозом, при котором проходится воздушная (наземная) фаза, на некоторое время покидающая водоём.

Приступая к определению продукции хирономид, важно предварительно провести следующую работу.

1. Точно определить вид, продукцию которого предстоит рассчитать. Во многих случаях идентификацию личинок, куколок, имаго и яйцекладок приходится устанавливать выведением имаго из личинок 4-го возраста (лучше из предкуколок с вздутыми грудными сегментами) и воспитания личинок от яйца до завершения метаморфоза в лабораторных условиях (Шилова, 1966).

Следует помнить, что хирономиды проходят четыре личиночные стадии, на 1-й из которых ведут преимущественно планктонный образ жизни. Переход в следующую возрастную стадию совершается с помощью линьки, но личинки растут и в межлинейный период, благодаря чему их размеры в пределах каждой возрастной стадии сильно варьируют. Наиболее надёжным критерием для различения возрастных стадий служит диаметр головной капсулы, который при линьке увеличивается скачкообразно в 1,6–1,8 раз (Яблонская, 1947, 1968; Константинов, 1951).

2. Установить область распространения изучаемого вида в водоеме с помощью количественной съемки бентоса (дночерпателем, лучше перед массовым вылетом вида). Выбрать постоянные станции в области распространения вида на разных глубинах и грунтах по разрезу или полуразрезу, секущему все зоны обитания вида с таким расчетом, чтобы собираемые на станциях пробы были репрезентативны для всей области.

3. Составить графики связи между линейными и весовыми размерами (сырой и сухой вес) личинок, а также сырым и сухим весом по мере увеличения размеров личинок.

4. Составить таблицу предельных и средних величин длины и веса каждой возрастной стадии. Наиболее переменны размеры личинок 4-го возраста, поэтому желательно разбивать личинок этого возраста по длине на размерные группы в 1 мм. Эти графики и таблицы очень облегчают обработку проб.

Промежутки между повторными наблюдениями устанавливаются в зависимости от сезонных особенностей биологии и местообитания вида. Чем короче жизненный цикл, тем чаще следует брать пробы в период роста популяции. Летом желательно брать пробы еженедельно, весной и осенью — два раза в месяц и два-три раза в течение зимы. Следует иметь в виду, что массовый рост особей популяции вида неравномерен. Наибольший абсолютный прирост веса наблюдается на последней возрастной стадии, как правило, незадолго до окукливания. Для расчета продукции необходимо учесть этот период.

Мертвых особей в дночерпательных пробах учитывают отдельно.

Вес личинок младшего возраста, которых непосредственно взвесить нельзя, приближенно определяют по соотношению: $W = a l^3$ (Константинов, 1962), где W – вес; a – коэффициент пропорциональности; l – длина. Вес яйца приравнивается к весу однодневной личинки, длина которой равна примерно двойной длине яйца.

Средний вес особи популяции (если период размножения не растянут) определяется в каждую дату наблюдений делением суммарной биомассы, взвешенной по площадям, занятым разными глубинами, на суммарную численность по формуле:

$$\bar{W} = \frac{B_1 S_1 + B_2 S_2 + \dots + B_n S_n}{N_1 S_1 + N_2 S_2 + \dots + N_n S_n},$$

где S – площади между изобатами; B – средняя биомасса; N – средняя численность на каждой глубине.

Для расчета продукции хирономид применяется несколько методов. Наиболее точно, видимо, определение продукции по Е.В.Боруцкому (1939), в основу которого положен предложенный П.Бойсен–Иенсен (Boysen–Iensen, 1919) метод вычисления продукции по сумме потребления и остатка биомассы в конце года за вычетом начальной биомассы:

$$P = B_e + B_{t+1} - B_t,$$

где P – продукция; B_e – элиминированная биомасса; B_{t+1} – конечная биомасса; B_t – начальная биомасса.

Методика исследований заключается в раздельном количественном учете всех фаз метаморфоза вида с помощью достаточно частых проб, которые берутся на разных глубинах в области распространения вида на постоянных станциях. Личинки и куколки взвешиваются по размерным группам на торсионных весах. Параллельно с живым весом проводят определение сухого веса (при температуре 60° по достижении постоянного веса). Количество вылетающих комаров учитывается с помощью ловушек (насекомоуловителей), проверяемых через 1–2 дня. Имаго подсчитывают и взвешивают. В лаборатории при воспитании личинок от яйца до имаго определяют потерю вещества при метаморфозе взвешиванием личинок последовательных стадий, куколок и имаго. Анализ содержимого кишечника рыб позволяет выявить количество съеденных рыбой личинок и куколок.

С помощью наблюдений над прохождением жизненных циклов и динамикой численности и биомассы популяции выявляют момент максимальной численности популяции при появлении нового поколения. Максимальную численность личинок берут за отправную точку расчетов. В последующее время происходит уменьшение численности личинок, увеличение относительного значения старших возрастных групп и среднего веса особи популяции.

Время наблюдений разбивается на периоды между вылетами последующих поколений. Для каждого периода рассчитывается общее ко-

личество мертвых личинок и куколок N_m , количество вылетевших имаго N_i и количество личинок, оставшихся к концу периода N_r . Таким образом, численность личинок одного поколения может быть представлена следующим равенством¹:

$$N_{\max} - N_r = N_m + N_i + N_f,$$

где: N_f — количество личинок, съеденных хищными беспозвоночными и рыбой,

$$N_f = N_{\max} - (N_m + N_i + N_r).$$

При пересчете на биомассу продукция может быть передана следующим равенством:

$$P = B_m + B_i + B_f + B_d + (B_{t+1} - B_t),$$

где: B_m — биомасса мертвых личинок и куколок; B_i — биомасса вылетевших имаго; B_f — биомасса съеденных личинок и куколок; B_{t+1} — конечная и B_t — начальная биомасса; B_d — потеря вещества при метаморфозе.

Можно умножать число вылетевших имаго на сухой вес предкуколки, не дифференцируя в этом случае биомассу на биомассу имаго и потерю вещества при метаморфозе, как это делала Е.А.Яблонская (1947) при определении продукции *Chironomus plumosus*.

Методика Е.В. Боруцкого может быть успешно применена в тех случаях, когда вид имеет небольшое число хорошо различающихся генераций со сравнительно кратковременными периодами вылета и отрождения молоди.

Расчет продукции хирономид можно проводить по модифицированной методике Боруцкого (Соколова, 1968, 1973), когда за начальную численность берут количество отложенных яиц, к которому приравнивается количество личинок 1-го возраста с учетом среднего процента выклева их из яиц. Жизненный цикл вида, длительность которого в условиях водоема определяется по максимумам вылетов имаго последовательных генераций или появления одновозрастных личинок, делится на ряд периодов, границы которых устанавливаются на основании некоторых моментов жизненного цикла (например, массового появления одновозрастных личинок на дне водоема, начала и конца периода интенсивного роста, вылета и т.д.). При этом проводят учет и личинок младшего возраста (длиной 2–3 мм) из проб микробентоса, которые берутся микробентометром и промываются через частый мельничный газ (№ 43). В период отрождения личинок рекомендуется брать пробы микробентоса чаще чем один раз в неделю, чтобы не пропустить момент массового появления новорожденных личинок, так как длительность младших возрастных стадий коротка.

¹ Поскольку в теплый период года разложение мертвых личинок происходит быстро и они могут быть неточно учтены, следует вносить поправку на скорость их разложения, которую находят с помощью специально поставленных экспериментов в водоеме.

Общий вид уравнения, по которому вычисляется продукция, имеет вид:

$$P = n_m \bar{W} + n_i \bar{W}_i + n_{mi} \bar{W}_i + 0,3 (n_i + n_{mi}) \bar{W}_p + r;$$

$$r = (n_t - n_{t+1}) \bar{W} - (n_m \bar{W} + n_i \bar{W}_i + n_{mi} \bar{W}_i),$$

где $\bar{W} = \frac{\bar{W}_1 + \bar{W}_2}{2}$; n_m — количество личинок, погибших от разных при-

чин (помимо выедания рыбой и хищными беспозвоночными); n_i — количество вылетевших имаго; n_{mi} — количество куколок и имаго, погибших при вылуплении; r — биомасса личинок, съеденных хищными беспозвоночными и рыбой за период $[(t + 1) - t]$; W_i — вес имаго; W_p — вес предкуколки.

При расчетах продукции допускают, что за малые интервалы времени рост близок к прямолинейному. Отход вещества при метаморфозе принимается равным 30% от сухого веса предкуколки.

Число погибших при метаморфозе куколок и имаго находят эмпирически по соотношению живых и мертвых куколок и комаров в ранневесенних уловах ловушек при ежедневной их проверке, когда из-за низкой температуры воды шансы их гибели от ненормальных условий вылупления в ловушках сравнительно с природными наименьшие.

Если личинки очень малы, учесть мертвых личинок непосредственно в пробах невозможно. Поэтому при расчетах продукции за период от откладки яиц до появления личинок в микробентосе объединяют всех личинок, элиминированных вследствие выедания и от других причин.

В случае наличия в водоеме личинок смешанных генераций расчет продукции для каждой генерации следует проводить отдельно.

Об изменениях численности и возрастного состава популяции судят по сопоставлению результатов двух ближайших сроков наблюдений.

В ряде случаев для расчета продукции можно использовать так называемый графический способ ("Методы определения продукции водных животных", 1968). Для этого следует знать численность отдельных возрастных стадий или весовых групп животных и кривую их весового роста, с которой снимается абсолютный прирост за определенные отрезки времени. Умножая средневзвешенную по площадям за данный период численность возрастной (весовой) группы на абсолютный средний весовой прирост особи данного размера, получаем продукцию данной весовой группы за рассматриваемый период.

Логарифмы среднего веса особи популяции (\bar{W}) и продолжительности роста (D) связаны между собой линейно. Если принять за время $D = 0$ дату массового появления кладок в кладкоуловителях, то изменение среднего веса особи популяции в зависимости от продолжительности развития будет иметь вид прямой, с которой легко снять прирост веса за определенные отрезки времени. Способом наименьших квадратов может быть также выведено уравнение зависимости изме-

нения логарифма веса средней особи популяции от логарифма продолжительности развития. По этому уравнению можно определить, за какой промежуток времени в условиях данного водоема и года средняя особь популяции достигает определенного веса.

Кривую изменения численности популяции удобно представить в полуграфической форме. С этой кривой снимается средняя численность за взятый нами период (например, месяц) (Соколова, 1971).

В связи с неравномерностью развития и роста личинок на разных глубинах для расчетов бывает полезно использовать правило суммы градусо-дней. Для этого параллельно со взятием проб в водоеме измеряется придонная температура на разных глубинах, а в лаборатории при постоянной температуре производят воспитание личинок от яйца до имаго. По правилу суммы градусо-дней произведение длительности развития на эффективную температуру развития есть величина постоянная:

$$S = D(t - t_0) = \text{const.},$$

где: S – сумма градусо-дней; D – длительность развития в днях; t_0 – критическая температура развития (биологический нуль); $t - t_0$ – эффективная температура развития.

Процентное соотношение числа градусо-дней, приходящихся на каждую стадию, определяется в лаборатории при постоянной температуре. По соотношению, полученному в лаборатории, определяют, какая доля от общей суммы градусо-дней, необходимой для развития одной генерации в водоеме, приходится на каждую возрастную стадию. С по-

мощью уравнения $D = \frac{S}{t - t_0}$ определяют длительность прохождения каж-

дой стадии на разных глубинах в условиях изменяющейся температуры.

Удобным методом расчета является метод суммирования относительных суточных приростов, предложенный А.С. Константиновым (1960, 1967; Константинов, Нечваленко, 1968). Для получения продукции умножают биомассу популяции на величину относительного суточного прироста согласно уравнению:

$$P = C_w \cdot B \cdot n,$$

где C_w – относительный суточный прирост. Для вычисления относительного суточного прироста биомассы пользуются формулой:

$$C_w = \frac{K}{k \sqrt{\frac{W}{a}}},$$

где a и K – константы; \bar{W} – средний вес особей за данный отрезок времени. K определяют, анализируя кривые роста; этот коэффициент у хирономид равен примерно 3. a вычисляются по формуле:

$$a = \frac{W}{t \cdot k},$$

где W — вес окуклившейся особи; t — длительность развития. Поскольку длительность развития (t) и конечный вес личинок (W) в разные месяцы сезоны года неодинаковы, эти величины устанавливают, пользуясь правилом сумм градусо-дней.

В.Я.Леванидов и И.М.Леванидова (1962) применили еще один способ расчета продукции хирономид — по учету потребления их рыбой в спускных водоемах. Авторами были вычислены суточные рационы, кормовые коэффициенты и прирост веса пущенных в водоемы мальков рыб. Поскольку количество их было точно известно, суммирование биомассы потребленных рыбой хирономид за период между вылетами массовых их видов и остаточной биомассы дало величину продукции.

Оригинальный метод расчета продукции хирономид предложили Нис и Дагдол (Nees, Dugdall, 1959). Они представили продукцию поколения каждого из видов хирономид графически, отложив на оси абсцисс средние веса особей (W_t) от веса в момент рождения (W_0) до веса при окукливании (W_p), а на оси ординат соответствующие этим весам численности личинок. Продукция при этом соответствовала площади под кривой численности личинок разного веса, а потенциальная продукция (в отсутствие смертности) — площади всего прямоугольника.

Недостатком этого простого и наглядного метода является то, что он может быть использован лишь как идеальный случай, когда отношение мгновенной скорости роста и смертности представляет постоянную величину, что практически наблюдается очень редко. Н.Ю.Соколовой (1971) была сделана также попытка примерного расчета продукции одного из видов хирономид (*Chironomus anthracinus*) с помощью так называемого физиологического метода расчета по уравнению:

$$P = R \frac{K_2}{1 - K_2},$$

где P — прирост веса (продукция); R — траты на обмен; K_2 — коэффициент использования усвоенной пищи на рост. Данные по газообмену исследованного вида были заимствованы из работы М.Н.Касаткиной (1960).

Наиболее близкие к результатам расчетов разными методами продукции этого вида по данным его газообмена были получены при среднем значении K_2 , равным 0,5 (калорийность была взята 660 кал/г сырого веса, по Биргер, 1961)¹.

Среди показателей продуктивности большое значение имеет коэффициент P/B , т.е. отношение продукции к биомассе. Следует подчеркнуть, что при вычислении этого коэффициента необходимо вычислять среднюю биомассу точно за тот же период, что и продукцию (например, за год, месяц, сезон, за одно поколение) и во всех случаях указывать, какой период имеется в виду.

¹ Если калорийность принять равной 500 кал, то K_2 следует брать 0,4.

Особенно осторожно нужно относиться к механическому использованию для расчетов продукции коэффициентов, заимствованных из литературных источников, так как величина годовых коэффициентов P/V для одного и того же вида варьирует в зависимости от климатических условий, а P/V – коэффициенты за поколение различаются в зависимости от экологии вида. Н.Ю.Соколовой (1973) было показано, что в умеренной зоне стенобатные дициклические виды, вылетающие в конце лета, представленные в холодный период года младшими возрастными стадиями личинок с малым индивидуальным весом, имеют среднегодовую биомассу низкую, а годовой коэффициент P/V высокий. Виды стенобатные, моноциклические, вылетающие весной, имеют замедленный рост летом и наиболее интенсивный рост осенью, в результате чего личинки в холодный период года находятся на старших возрастных стадиях с относительно большим индивидуальным весом и среднегодовая биомасса популяции высокая, а P/V коэффициент низкий.

Отношение продукции за одно поколение к максимальной за этот период биомассе, как показали предварительные данные, за период прохождения жизненного цикла довольно постоянно и близко к 3. Желательно проверить это соотношение на разных видах и в разных водоемах.

Чрезвычайно полезно для проверки и оценки получаемых данных по продукции применять одновременно различные методы расчета.

Литература

- Арабкин Н.П., Гаврилов С.И. 1967. Соотношение веса и линейных размеров у представителей пресноводного бентоса. – Гидробиол. журн., т. 3, № 2.
- Биргер Т.И. 1961. Кормовая ценность для рыб массовых форм бесхребетник Днепра і Дніпровсько-Бугського лиману. Київ, Вид-во АН УРСР.
- Боруцкий Е.В. 1939. Динамика биомассы *Chironomus plumosus* L. профундали Белого озера. – Труды Лимнол.ст. в Косино, т. 22.
- Буторина Л.Г. 1968. Об органах размножения *Polyphemus pediculus* (L.). – Труды ИБВВ АН СССР, вып. 17 (20).
- Буторина Л.Г. 1971. Жизненный цикл и биология *Polyphemus pediculus* (L.). – Труды ИБВВ АН СССР, вып. 21 (24).
- Буторина Л.Г. 1973. О содержании органического углерода в теле *Polyphemus pediculus* (L.). – Гидробиол. журн., т. IX, № 3.
- Буторина Л.Г. 1974. Весовая характеристика, особенности роста и определение продукции *Polyphemus pediculus* (L.) (Cladocera). – Труды ИБВВ АН СССР, вып. 25(28).
- Вяйберг Г.Г. 1968. Рост, скорость развития и плодовитость в зависимости от условий среды. Методы расчета продукции видовых популяций постоянного пополнения. – В кн. "Методы определения продукции водных животных". Минск, "Высшая школа".
- Вяйберг Г.Г. 1971. Линейные размеры и масса тела животных. – Журн. общ. биологии, т. 32, № 6.
- Галковская Г.А., Лазнович В.П. 1966. Продукция прудового зоопланктона. Сообщ.1. Продукция ветвистоусых рачков *Daphnia pulex* (De Geer) и *Daphnia longispina* O.F.Müller в опытных прудах. – Гидробиол. журн., т.4, № 4.
- Голик А.И. 1970. Метод определения продукционных свойств популяций по размерной структуре и численности. – Докл. АН СССР, т. 193, № 3.

- Голиков А.И., Меньшуткин В.В. 1971. Модельное исследование продукционного процесса популяции брюхоногого моллюска *Ephesia laticosta* (A.Adams). — Докл. АН СССР, т. 197, № 4.
- Занка В.Е. 1972. Удельная продукция водных беспозвоночных. Киев, "Наукова Думка".
- Занка В.Е., Андрущенко А.А. 1969. Зависимость удельной продукции от возрастной структуры в популяциях планктонных животных. — Журн. общ. биол., т. XXX, № 3.
- Иванова М.Б. 1973а. Продукция популяций планктонных животных в пресных водах СССР. — Экология, № 3.
- Иванова М.Б. 1973б. Оценка точности расчета продукции и элиминации ракообразных на примере *Eudiaptomus gracilis* в озере Красавица. — Зоол. журн., т. III, вып. 1.
- Методы определения продукции водных животных. Под ред. Г.Г.Винберга. 1968. Минск, "Высшая школа".
- Касаткина М.И. 1960. Зависимость между весом и интенсивностью газообмена у экологически различных видов хирономид. — Докл. АН СССР, т. 135, № 1.
- Константинов А.С. 1951. О количественном учете хирономид в пище рыб. Методика определения возраста личинок. — Труды Саратовск. отд. Касп. фил. ВНИРО, т. 1. Саратовск, обл. изд-во.
- Константинов А.С. 1960. К методике определения продукции кормовых для рыб животных. — Научн. докл. высшей школы, биол. науки, № 4.
- Константинов А.С. 1962. Вес некоторых водных беспозвоночных как функция их линейных размеров. — Научн. докл. высшей школы, биол. науки, № 3, 17–20.
- Константинов А.С. 1967. Суммирование относительных приростов как метод определения продукции популяции водных беспозвоночных. — Научн. доклады высшей школы, биол. науки, № 9.
- Константинов А.С., Печваленко С.П. 1968. О точности определения продукции хирономид методом суммирования суточных приростов. — Гидробиол. журн., № 6.
- Левандов В.Я., Левандова Н.М. 1962. Нерестово-выростные водоемы Тепловского рыбноводного завода и их биологическая продуктивность. — Изв. Тихоокеанск. НИИ рыбн. хозяйства и океанографии, т. XVII.
- Лазов С.М., Михеев В.П. 1964. Распределение и количество дрейссены в Куйбышевском водохранилище на седьмом году его существования. — В сб. "Биология дрейссены и борьба с ней". М.—Л., "Наука".
- Методы определения продукции водных животных. Методическое руководство и материалы, 1968. Под ред. Г.Г.Винберга. Минск, "Высшая школа".
- Михеев В.П. 1964. О линейном росте *Dreissena polymorpha* Pall. в некоторых водохранилищах европейской части СССР. — В сб. "Биология дрейссены и борьба с ней". М.—Л., "Наука".
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Поддубная Т.Л. 1958. О зимних исследованиях бентоса в Волжском предустьевом районе Рыбинского водохранилища. — Бюлл. Ин-та биол. водохранилищ, вып. 2.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Шилова А.И. 1955. О временно планктонном образе жизни личинок *Clyptotendipes* (Diptera, Tendipedidae). — Докл. АН СССР, т. 105, № 2.
- Поддубная Т.Л. 1958. Некоторые данные по размножению тубифицид. — Докл. АН СССР, т. 120, № 2.
- Поддубная Т.Л. 1971. Резорбция и регенерация половой системы у тубифицид на примере *Isochaetides newaensis* (Michl.) (Oligochaeta). — Труды ИБВВ АН СССР, вып. 22 (25).
- Сиренко Б.И. 1973. Экология и продукционные свойства хитона *Ischnochiton hakodaten-sis* (Chitonida, Ischnochitonidae) в заливе Посьент (Японское море). — Зоол. журн., т. 52, вып. 3.
- Соколова И.Ю. 1968. Продукция хирономид Учинского водохранилища. — В сб. "Методы определения продукции водных животных". Минск, "Высшая школа".
- Соколова И.Ю. 1971. Сравнительная оценка способов определения продукции хирономид. — Зоол. журн., т. 30, № 3.
- Соколова И.Ю. 1973. Экология донных беспозвоночных подмосковных водохранилищ. Автореф. докт. дис. М.

- Табунков В.Д.** 1973. Рост и продукционные свойства популяции *Pandalus latirostris* Rathbum (Decapoda, Pandalidae) у берегов юго-западного Сахалина. – Зоол.журн., т. 62, вып. 10.
- Шилова А.И.** 1966. Инструкция по воспитанию преимагинальных стадий хирономид до взрослых насекомых. – В сб. "Биологические ресурсы водоемов, пути их реконструкции и использования". М., "Наука".
- Яблонская Е.А.** 1947. Определение продукции личинок *Chironomus plumosus* Медвежьих озер. Канд. дис. М.
- Яблонская Е.А.** 1968. Опыт применения метода Е.В.Боруцкого для определения продукции хирономид. – В сб. "Методы определения продукции водных животных". Под ред. Г.Г.Винберга. Минск, "Вышшая школа".
- Boysen-lensen P.** 1919. Valuation of the Limfjord. 1. Studies on the fish-food in the Limfjord 1909–1917. – Rep. Danish. Biol. St., N 24.
- Golikov A.N., Menschutkin V.V.** [Голыков А.И., Меншуткин В.В.]. 1973. Estimation of production properties of mollusk populations. – Mac. Biol., 20, 1.
- Golikov A.N., Scarlato O.A.** 1970.[Голыков А.И., Скарлато О.А.]. Abundance, dynamics and production properties of populations of edible bivalves *Mizuchepecten yessensis* and *Spisula sachalinensis* related to the problem of organization of controllable submarine farms at the Western shores of the sea of Japan. – Helgoländer Wiss.Meeresunters., v. 20.
- Nees J., Bugdall B.** 1959. Computation of production for population of aquatic midge larvae. – Ecology, v. 40, N 3.
- Tudorancea Cl., Florescu M.** 1968. Cu privire la fluxul energetic al populatii de U. pictorum din balta Crapina. – An. Univ. Bucuresti Ser. stiint. naturii Biol., Ap. 17.

Глава XII

РЫБЫ

Разностороннее изучение сообществ рыб в конкретных местообитаниях с оценкой показателей их взаимоотношений со всеми компонентами биоценоза нужно рассматривать как один из высших уровней эколого-популяционных ихтиологических исследований. Поэтому начинать их возможно только после сбора достаточно детальной информации о качестве биотопа, составе и численности его немигрирующего населения.

Задачей ихтиологических работ на этом этапе изучения биоценозов водоема является выявление общих закономерностей распределения и размещения рыб.

Собственно биоценологические исследования ихтиофауны водоема, имеющие целью определение системы взаимоотношений между видами, составляют основное содержание второго этапа работ по комплексному изучению биоценозов водоема. И, наконец, третьим, завершающим этапом этих работ является, на наш взгляд, изучение того или иного сообщества как открытой экосистемы с целью оценки ее роли в трансформации органического вещества водоема и воспроизводстве хозяйственно полезной продукции.

Слабое до настоящего времени развитие пресноводной биоценологии ограничивает возможности обобщения накопленного опыта и вынуждает авторов данного раздела основываться главным образом на результатах собственных исследований, проводившихся в течение 20 лет на ряде крупных водохранилищ европейской части СССР и находящихся сейчас в начале третьего из указанных выше этапов работ.

СБОР ИСХОДНОЙ ИНФОРМАЦИИ О БИОТОПЕ И БИОЦЕНОЗЕ

Основными элементами, оказывающими прямое или косвенное воздействия на условия жизни водного населения в целом и рыбного населения, в частности, оказываются уровень, проточность, термика и химизм воды. Взаимодействие этих элементов определяет свойства водных масс водоема и в известной степени, наряду с другими факторами, структуру и распределение грунтов. Свойства среды резко различаются на разных участках водоема. Местные особенности условий находят отражение в специфике видового состава населения, изменениях его численности, а также в биологических признаках популяций и поведении животных.

Анализ локальных особенностей условий, видового состава и плотности населения (Поддубный, 1971) позволяет различать в равнинных водохранилищах и близких к ним по режиму озерах 11 наборов биотопов гидробионтов в трех зонах – литорали, сублиторали и профундали с пелагиалью над каждым из них.

Под зоной литорали мы понимаем временно заливаемую прибрежную зону водохранилища от уреза воды при максимальном уровне до линии минимального горизонта, возникающего после ветрового сгона воды, летне-осенних и зимних сработок уровня. Следующая за ней сублитораль находится под водой весь год и простирается от нижней границы литорали на глубину механического и размывающего действия воды. Такой глубиной в озерных плёсах оказывается обычно 6–10 м. За сублиторалью следует профундаль. Нижней границей ее являются максимальные глубины. Это зона илонакопления. В тех или иных комбинациях эти наборы биотопов встречаются в любом водоеме, а их соотношение по площади дает первое представление об его потенциальной продуктивности.

Основная задача ихтиологических исследований на первом этапе биоценологических работ сводится к выявлению в водоеме территориальных группировок рыб (локальных стад) и определению величин их ареалов.

Анализ годовых миграционных циклов рыб на примере леща показал, что популяции вида существуют в форме большого числа локальных стад, включающих в себя особей разного размера и возраста. Стада имеют свои постоянные места размножения и занимают определенные нагульный и зимовальный ареалы.

Величины ареалов, занимаемых отдельными локальными стадами, различны в разных водоемах и зависят от степени благоприятности режима на рассматриваемом участке, взаиморасположения и повторяемости на нем жизненно необходимых для популяции биотопов.

Производители посещают избранные ими нерестовые участки каждый сезон. Зарегистрированы повторные выходы одних и тех же меченых рыб ежегодно в течение трех-четырех лет после мечения точно на тот участок нерестилища, часто очень небольшой по площади, где они пойманы в первый раз (Поддубный, 1966).

Четко выражены три типа миграций рыб: нерестовые, предзимовальные и вынужденные зимовальные (при падении уровня и заморах). Перемещения в нагульный период или представляют собой пассивный скат в пределах "своей" водной массы с местными подвижками в сторону скоплений пищи, или состоят из двух фаз – активной миграции к участку нагула (четвертый тип миграций) и затем местных перемещений в его пределах.

СПОСОБЫ ВЫДЕЛЕНИЯ ТЕРРИТОРИАЛЬНЫХ ГРУППИРОВОК РЫБ

Предварительный анализ взаиморасположения биотопов

Пользуясь схемой распределения в водоеме жизненно важных для рассматриваемых популяций рыб биотопов, определяем примерные

границы обитающих здесь постоянно территориальных группировок рыб. Исходной величиной в этом определении является размещение в водоеме используемых для нереста участков защищенного побережья с растительностью и нагульных участков в зонах активного накопления серых илов. Предварительное оконтуривание территориальных группировок позволяет исключить или свести до минимума грубые ошибки в выборе точек и районов последующих исследований и определении их необходимого количества. Одновременно исследователь начинает наглядно представлять сложность экологической обстановки на отдельных участках водоема, и это поможет ему правильно интерпретировать последующие данные.

Мечение

Массовое мечение — один из основных методов изучения распределения рыб и должно последовательно осуществляться на каждом этапе их годового жизненного цикла: в период размножения, активного нагула и зимовки. Как показывает опыт, хороший эффект мечение дает только в том случае, если одновременно выпускается большая партия рыб из каждого облавливаемого скопления. Обязательное условие успешного мечения — широкое оповещение о нем рыбаков и всего прибрежного населения.

Выбор того или другого способа мечения и типа метки зависит от поставленной цели и особенностей объекта: продолжительности наблюдения, возраста и размера рыбы, формы ее тела и т.п. Основное требование к меткам заключается в следующем: они не должны сильно травмировать рыбу, не мешать ее движению и другим жизненным функциям; быть легкими, прочными, стойкими к воздействию внешней среды, хорошо заметными, достаточно простыми и недорогими (Каравачев, 1958).

Индивидуальное мечение предусматривает обязательное указание порядкового номера рыбы и ведение журнала, в котором отмечается номер метки, время и дата мечения, место выпуска, длина и вес рыбы и пр. С меченой рыбы берется чешуя для определения возраста. После возвращения метки в этом же журнале отмечается дата и место поимки рыбы.

Образцы различных меток приведены в статье Н.Е. Аслановой (1961).

Наиболее удобное место прикрепления метки — за лепидотрихии лучей спинного плавника. Лучшими в условиях водохранилищ оказались дисковые пластмассовые и овальные метки, устанавливаемые на рыбу проколом на спинной части тела (Поддубный, 1960). Наиболее сложным и мало разработанным методически является мечение молоди. Применяют главным образом обрезку части плавников в различных комбинациях, цветные нитки, продетые через тело у основания спинного плавника, в некоторых случаях возможно применение изотопов.

Существенную помощь при определении величины ареала той или иной территориальной группировки может оказать паразитологический

анализ, направленный на выявление паразитов — индикаторов локализации рыб, т.е. своего рода естественных меток (Изюмова, 1959).

Соединив последовательно смежные во времени точки возврата меченых рыб, получаем представление о миграционных циклах особей из разных территориальных группировок (рис.1) и местах, где они образуют основные скопления. Мечение позволяет таким образом убедиться в том, что популяции видов существуют в водоеме в виде множества локальных стад, хорошо освоивших избранную акваторию, полностью изолированных от соседних группировок в период размножения, но имеющих с ними общие места нагула и зимовки. Степень совпадения нагульных и зимовальных биотопов у разных стад различна и уменьшается по мере их удаления друг от друга.

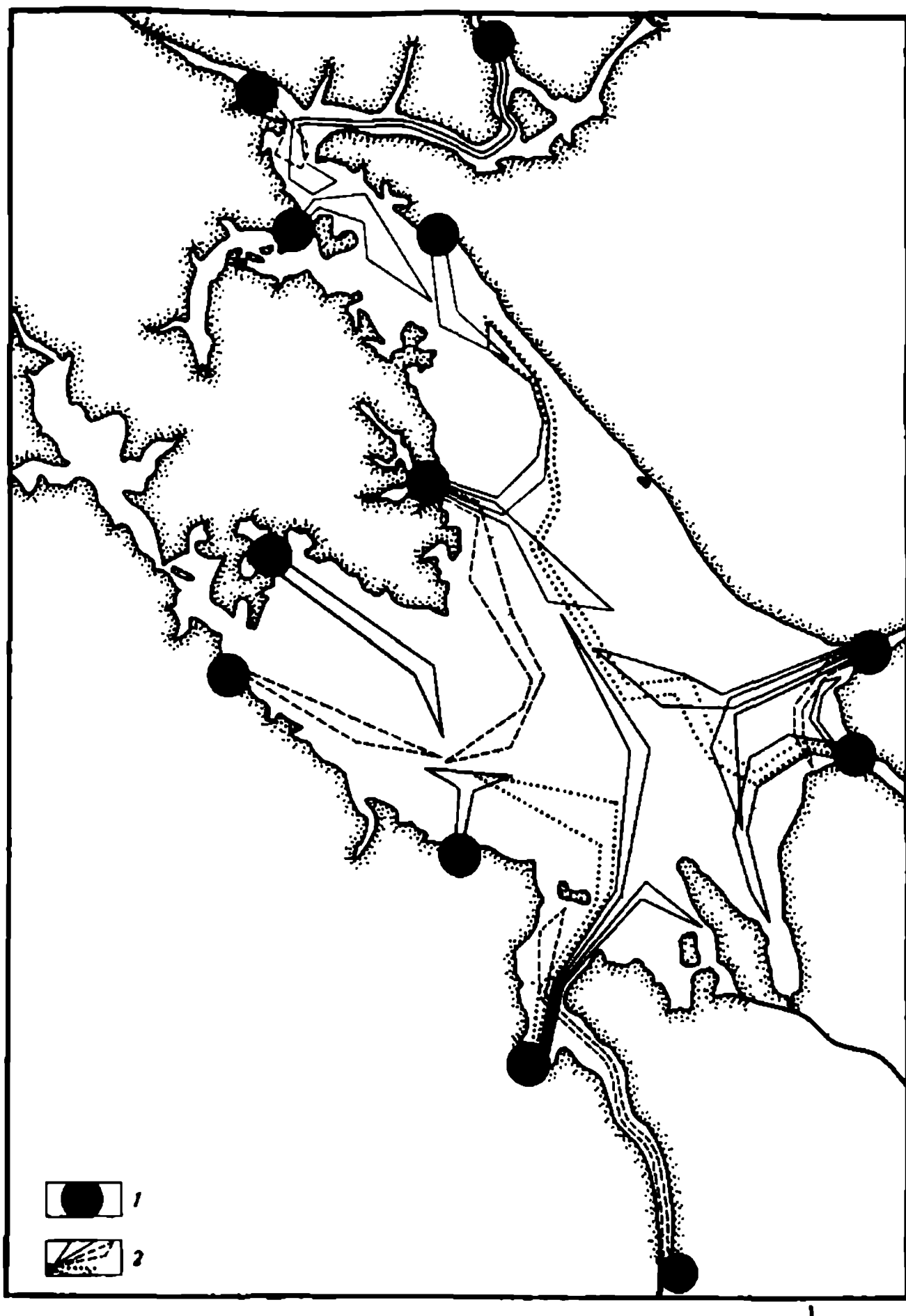
Молодь (потомство стада), в зависимости от вида рыбы и экологических особенностей нерестовых участков, либо ведет оседлый образ жизни на местах рождения, либо выносится течением, либо активно скатывается в озерный плёс. В водохранилище озерного типа даже у пелагических рыб большинство молоди, как правило, не выносится за пределы ареала взрослых особей. Этому способствуют суточные вертикальные миграции молоди, благодаря которым она попеременно оказывается в потоках противоположного направления (поверхностные и придонные компенсационные течения).

Анализ уловов стандартного набора орудий лова

Регулярный облов основных биотопов набором стандартных орудий лова позволяет получить информацию о видовом, половом, возрастном составе популяций рыб, их относительной численности, особенностях экстерьера, темпа роста и составе пищи особей. В обязательный набор орудий лова входят два порядка (пелагический и донный) ставных жаберных сетей с ячейей 10, 14, 18, 24, 30, 36, 40, 45, 50, 55, 60, 65, 70 мм, разноглубинный трал с мелкоячейным кутком и мальковый трал. Для получения достоверного сравнительного материала необходима работа всего набора орудий лова на каждой из выбранных точек наблюдения. При облове прибрежных мелководных районов тралы заменяются неводами и волокушами разных типов и размеров.

Особенности возрастной структуры, темпа роста и экстерьера особей изучаемых популяций рыб при достаточно репрезентативном материале уже сами по себе дают возможность судить о локализации рыбы на резко различающихся по условиям участках водоема. При этом облов должен производиться синхронно по периодам одинакового физиологического состояния рыбы: нереста, нагула или зимовки.

Особи, входящие в ту или иную территориальную группировку, могут иметь различия и по другим биологическим показателям, но использовать их для определений величины ареалов трудно, так как требуется большой многолетний ряд наблюдений. Как правило, однако, различия в признаках у особей из соседних группировок, заселивших основную акваторию водоема, оказываются невелики и достоверное выделение этих группировок возможно только при помощи мечения.



Р и с. 1. Миграционные циклы локальных стад леща
1 – нерестовые участки; 2 – годовые циклы движе-
ния

Огромное значение при изучении возрастной структуры и биологических показателей (вес, длина тела, экстерьер и пр.) имеет правильно определенный размер пробы. При определении величины пробы необходимо исходить из вариабельности изучаемого признака (что статистически определяется довольно просто), из степени облавливаемости данного вида на данном участке, селективности орудий лова и продолжительности жизни вида.

Получив в результате проведенного комплексного анализа представление о биохорологической структуре исследуемых популяций, мы должны подойти к рассмотрению следующего важного круга вопросов –

о способах определения фактической численности особей в популяции в целом, в ее локальных стадах, в нерестовых, нагульных и зимовальных скоплениях на тех или иных станциях обитания.

СПОСОБЫ ОЦЕНКИ ОБЩЕЙ ЧИСЛЕННОСТИ ПОПУЛЯЦИИ

Существующие в настоящее время способы определения общей или абсолютной численности могут быть разделены на две группы. К первой из них относятся все методы прямого учета числа особей, находящихся над определенной площадью дна или в определенном объеме водной толщи. Этот учет осуществляется отловом икры, молоди или взрослых рыб различными орудиями, по данным наблюдений с воздуха и аэрофотосъемки, расшифровкой эхолотных записей и прямым подсчетом погибших рыб при химической очистке водоема. Вторую группу составляют методы математического моделирования численности популяций на основе прямых и косвенных показателей пополнения и убыли и данных мечения.

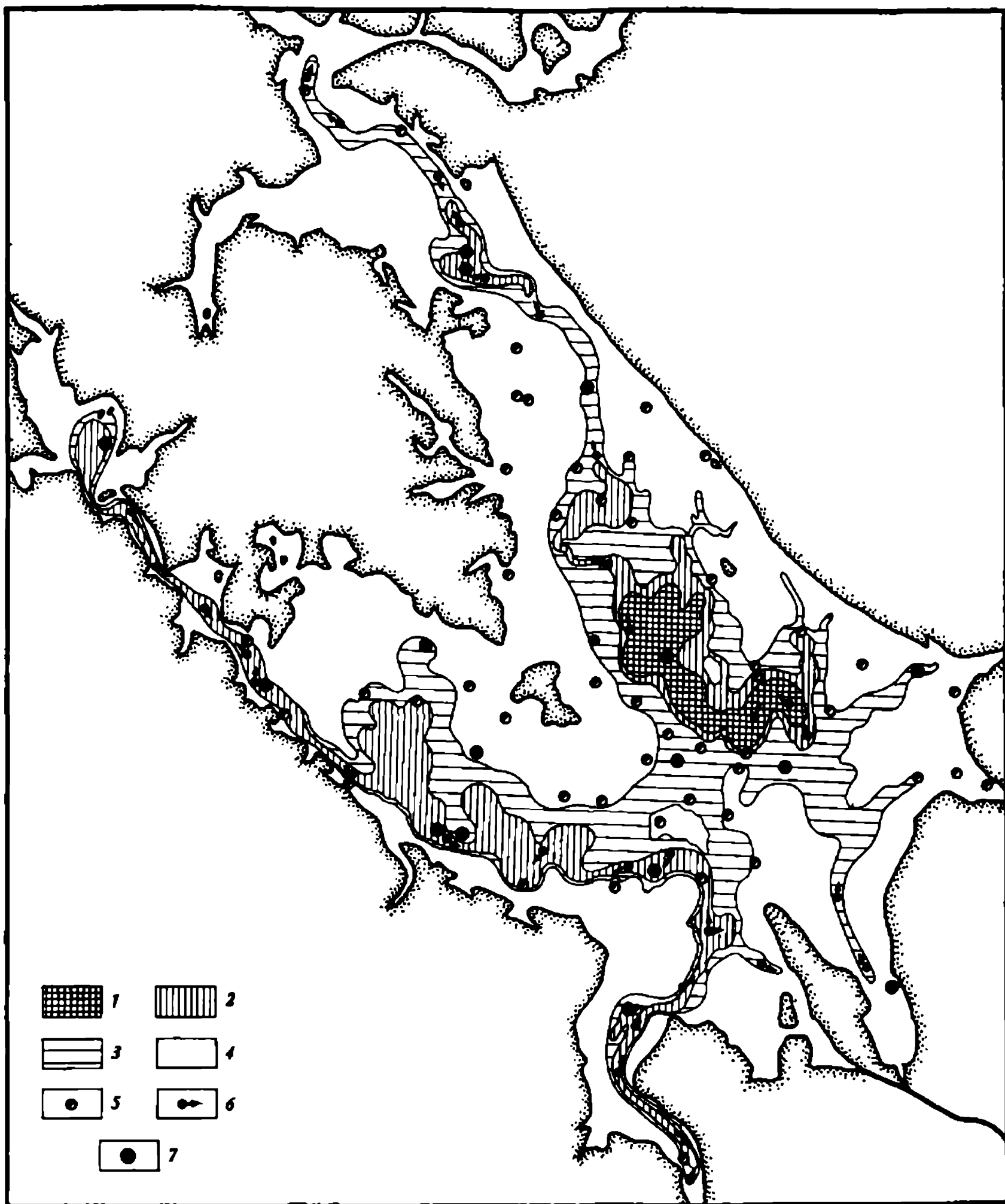
В настоящем руководстве нет возможности подробно останавливаться на оценке этих методов; они рассматриваются в целом ряде работ (Аверинцев, 1948; Монастырский, 1952; Westenberg, 1955; Тюрин, 1963; Никольский, 1965, и др.). Ограничиваясь общими замечаниями, следует отметить, что основные трудности при использовании методов прямого учета заключаются в технической сложности облова за короткие сроки значительной акватории и в непостоянстве коэффициентов уловистости существующих орудий, связанном с пятнистостью распределения скоплений рыб, а также с возрастными и сезонными изменениями образующих популяцию группировок особей. Далеко не во всех водоемах и только для отдельных видов рыб могут быть результативны аэрометоды, эхолотирование и съемки. Общим недостатком существующих математических моделей является то, что все они пока еще построены на основе весьма условных представлений о фактическом ходе пополнения и убыли изучаемой популяции и не учитывают в должной мере комплексного воздействия на динамику численности элементов среды.

В процессе исследований волжских водохранилищ нами был разработан комбинированный способ определения общей численности на заданной акватории, который может быть рекомендован для применения на любых сравнительно мелководных водоемах.

Определение проводится по пяти последовательным пунктам.

1. Установление оптимальных сроков учета и выбор контрольных станций. Описанные выше и многократно повторенные во все сезоны года побиотопные обловы стандартным набором орудий лова позволили оценить общий характер посезонного распределения особей вида, определить места устойчивых во времени скоплений и относительную плотность особей в скоплениях и за их пределами.

Оказалось, что наиболее удобным периодом для определений фактической численности большинства видов является начало нагула, когда основная масса особей уходит от берегов и длительное время обитает на участках поймы вдоль старых русел рек над зонами серых илов с



Р и с . 2. Плотность нагульных скоплений синца

Уловы: 1 – максимальные; 2 – средние; 3 – низкие; 4 – минимальные; места лова: 5 – стандартными сетными порядками; 6 – тралом; 7 – кольцевой сетью

активным и слабым илонакоплением, не совершая значительных выходов на другие участки (рис.2).

Сравнение уловов из разных точек района нагула показало, что их величина может различаться в 7–10 раз. Большой размах колебаний указывает на значительную неравномерность распределения отдельных скоплений рыбы. Чтобы избежать грубых осреднений в исходных для по-

следующих расчетов численности данных, было признано необходимым проведение серии дополнительных обловов наиболее типичных нагульных биотопов с включением в набор орудий лова высокостенной жаберной сети, выставляемой по замкнутому кругу (Поддубный, Гордеев, 1966).

Максимальные и близкие по величине уловы оказались в центрах обширных зон аккумуляции биомассы, средние – на прилегающих к ним биотопах, низкие – практически на всех точках окружающей профундаль сублиторали и минимальные – в прибрежье и на основной акватории сублиторали. Подсчитать суммарную площадь биотопов с одинаковой плотностью особей вида в уловах и получить тем самым необходимые данные для последующих расчетов теперь не представляет трудности.

2. Установление фактического соотношения возрастных групп.

Соотношение возрастных групп в популяции зависит от урожайности поколений и интенсивности селективного отлова данного вида рыбы промыслом. В силу неравнозначности действия этих факторов на разные локальные стада, определять соотношения возрастных групп нужно для каждого участка водоема отдельно.

Наблюдения показали, что в условиях волжских водохранилищ наиболее близкое к действительному представление о соотношениях совместно обитающих разноразмерных особей промысловых возрастных классов у пелагических и донных рыб дают уловы мелкоячейного разноглубинного трала. Допуская, что трал равномерно облавливают все размерные группы близких к созреванию и половозрелых особей, по уловам синхронных траловых съемок в интересующий нас период начала нагула можно определить возрастную структуру промыслового запаса вида на типичных нагульных участках. Сравнение полученных соотношений позволяет наметить районы водоема, где различия по рассматриваемому признаку проявляются достаточно резко и должны быть специально учтены.

Данные синхронных траловых съемок могут быть использованы для расчета общей численности промыслового запаса без каких-либо дополнительных манипуляций лишь в том случае, если соблюдены два основных условия: тралениями равномерно охвачены все типичные биотопы и надежно определены коэффициенты уловистости трала, идущего на разной глубине и в разное время суток. К сожалению, выполнить эти условия удастся далеко не в каждом водоеме, приходится пользоваться сетными уловами и усложнять расчет.

3. Определение фактической численности модальных возрастных групп популяции в биотопе. При отмеченном в предыдущем пункте облове типичных нагульных участков высокостенными жаберными сетями, выметываемыми по замкнутому кругу, внутрь сетного кольца в каждом биотопе выпускается не менее 100 особей исследуемого вида рыбы, меченных простыми метками. Замет сети производится быстро и бесшумно; при длине ее 750 м и высоте, соответствующей глубине участка, сетным кольцом охватывается часть биотопа площадью не менее 4 га и весь объем воды над ним. Ячей сетки подбирается с учетом оптимального облова нужных для расчетов модальных групп популяций (Поддубный, Гордеев, 1968). Сеть выбирается утром следующе-

го дня, вся рыба, объячеившаяся с внутренней стороны кольца, регистрируется отдельно. По соотношению выпущенных и вторично пойманных меченых рыб определяется коэффициент уловистости сети. Работа с сетью донного типа показала, что ее коэффициент уловистости по отношению, например, к синцу практически не зависит от типа облавливаемого участка и, не превышая 38,1%, составляет в среднем 37,0%.

Если бы это орудие лова не обладало высокой избирательной способностью, то, пользуясь полученным показателем уловистости, можно было бы легко по улову рыбы рассчитать ее фактическую численность в обметанном пространстве. Поскольку это исключено, вводится дополнительный коэффициент соответствия размерного состава траловых и сетных уловов и для расчета используется формула:

$$N = \frac{A}{RB},$$

где A – улов кольцевой сети, в шт.; R – коэффициент размерного соответствия; B – коэффициент уловистости сети; N – общая численность промыслового запаса на 1 га обметанного сетью пространства.

4. Расчет общей численности промыслового запаса популяции.

Рассмотрим этот расчет на конкретном примере синца Рыбинского водохранилища. Сравнением размерного соотношения траловых и сетных уловов устанавливаем, что на контрольных станциях участка I типа кольцевой сетью получены максимальные устойчивые уловы рыб длиной 230–310 мм. В траловых уловах на данном участке эта группа рыб составляет 78,0%, т. е. коэффициент соответствия равен 0,78. На один замет сети выловлено внутри обметанного пространства в среднем 75 экз/га синца. Общая численность рыб, имеющих длину тела 221–330 мм, на 1 га обловленной акватории участка составляет

$$\frac{75}{0,37 \times 0,78} = 260 \text{ экз.}$$

Рассчитав аналогичным путем коэффициенты размерного соответствия для нагульных участков всех контрольных типов станций, получаем фактическую численность взрослых особей синца в каждом биотопе (см. таблицу). Затем, оперируя данными о площадях биотопов, возрастном соотношении уловов на контрольных станциях и плотности нагульных скоплений, определяем абсолютную численность промыслового запаса вида.

5. Расчет общей численности популяции вида в водоеме. Имея ряд цифр, характеризующих фактическую численность в водоеме старших возрастных групп популяции, т. е. всю правую часть кривой смертности (Тюрин, 1963), можно, определив коэффициенты общей и естественной смертности, получить представление о средней численности всех предыдущих поколений, включая сеголетков. Расчет производится с использованием приемов, описанных Ф.И. Барановым (1925). Вариации коэффициентов естественной, промысловой и общей смертности в каждом конкретном случае корректируются по эмпирическим данным в соответствии с динамикой условий воспроизводства и экс-

Фактическая численность половозрелого синца на 1 га
нагульной площади

Биотоп	Средний улов кольцевой се- ти, экз/га	<i>B</i>	<i>R</i>	Числен- ность
Серые илы в зоне активного илонакопления в старых рус- лах Шексны (наиболее круп- ная зона аккумуляции био- массы)	75	0,37	0,78	260
Серые илы в зоне слабого илонакопления				
Западное побережье	25	0,37	0,87	78
Центральный плёс	25	0,37	0,78	87
Северо-Восточный район	25	0,37	0,81	83
Неразмываемые почвы при- русловой поймы				
Западное побережье	4	0,37	0,87	12
Центральный плёс	4	0,37	0,78	14
Юго-Восточное побережье	4	0,37	0,81	13
Северо-Восточный район	4	0,37	0,43	25
Пески и размываемые почвы вдали от старых русел и озер, прибрежные мелководья	0,5	0,37	0,70	2

плуатации популяции. Популяция рассматриваемого нами синца Рыбинского водохранилища включает в себя, по данным этих расчетов (Гордеев, Поддубный, Ильина, 1974), 194 млн. особей.

ИЗУЧЕНИЕ СИСТЕМЫ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ МЕЖДУ ВИДАМИ БИОЦЕНОЗА

Для водохранилищ равнинного типа и близких к ним по условиям естественных водоемов первым и основным объектом биоценологических исследований становятся зоны аккумуляции биомассы.

Типичными зонами аккумуляции биомассы в озерной части водохранилища являются районы, где бывшее русло реки или старое озеро образует резкий изгиб, охватывающий более высокий участок. Эти районы отличаются усиленной седиментацией органических и минеральных взвесей, способствующей более интенсивному заилению дна, и повышенным количеством планктона и бентоса. Наличие пищи привлекает в зоне аккумуляции молодь и взрослых особей различных рыб. За мирными рыбами — планктофагами и бентофагами — следуют питающиеся ими хищники. Центр зоны аккумуляции используется обычно

крупными бентофагами, на склонах углублений дна обитает молодь и мелкие взрослые особи ряда видов рыб и питающиеся ими придонные хищники. На более мелководных участках находят благоприятные условия плотва, мелкий лещ, ряпушка, ерш и другие рыбы со смешанным питанием. В пелагиали нагуливаются стаи снетка, тюльки, синца, молоди окуня, совершающие вместе с планктоном суточные вертикальные миграции. Высокая плотность рыбного населения сохраняется здесь с начала лета до глубокой осени. Однако и зимой, после ухода озимых групп половозрелых рыб, оставшаяся здесь на зимовку часть летнего скопления разных видов заметно больше, чем на соседних участках. Резко беднее рыбное население озерных зон аккумуляции биомассы только в период нереста фитофильных рыб весной.

Другого типа зоны аккумуляции биомассы возникают на защищенных от волнения и заросших водной растительностью участках прибрежных мелководий. В водохранилищах с переменным уровнем воды эти зоны существуют только весной и в начале лета. Высокая биомасса создается здесь за счет интенсивной вегетации растений, ускоренного воспроизводства фауны беспозвоночных, икры молоди и производителей рыб.

В озерных и прибрежных зонах аккумуляции биомассы, несмотря на их сравнительно с другими станциями небольшую площадь, производится основная органическая продукция водоема.

СПОСОБЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ЗОН ОСНОВНОГО ПРОДУЦИРОВАНИЯ

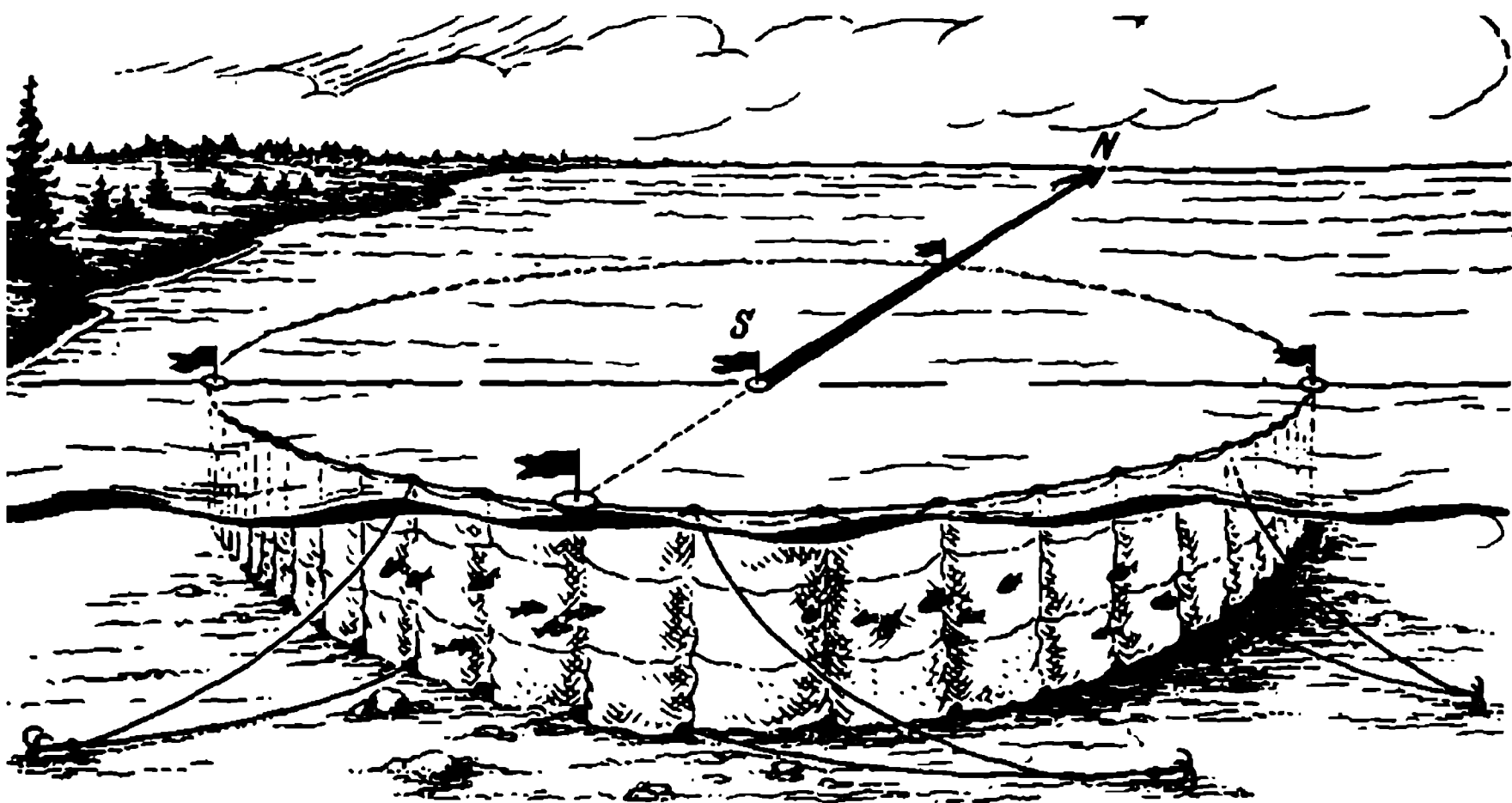
Составление детальных экологических схем района работ

Картируются данные комплексных гидрологических и гидробиологических наблюдений, выполненных по описанным в предыдущих главах "Руководства" методикам. Уточняется общая экологическая ситуация района, по среднесезонным показателям определяются участки с наибольшей и устойчивой плотностью гидробионтов. Выбираются наиболее характерные биотопы для проведения специализированных биоценологических наблюдений.

Методика работы на биоценологическом полигоне

Основу полигона составляет квадрат акватории зоны аккумуляции биомассы площадью 1 км^2 , оконтуренный плавающими вехами с точно определенным по показаниям радиолога местоположением, и несколько опорных точек за пределами этого квадрата, на характерных по тем или иным показателям близлежащих участках.

Перед началом наблюдений на участке полигона проводятся подробные батиметрические и грунтовые съемки. Рыба отлавливается в нескольких точках полигона перечисленным выше набором стандартных орудий лова, с обязательным включением высокостенной жаберной сети, выметываемой по замкнутому кругу. Сеть выставляется в центре квадрата. Нами использовался набор кольцевых сетей с разной ячейей, длиной каждая 750 м и высотой от 8 до 12 м (рис.3). По длине сеть



Р и с . 3. Высокостенная сеть, выметываемая на полигоне по замкнутому кругу

разбивается на маркированные сектора, которые при постановке ориентируются по странам света. Для регистрации вертикального распределения рыбы сетное полотно в каждом секторе разделяется, в свою очередь, по высоте на три яруса.

При выборе сети отдельно регистрируется улов изнутри и снаружи в каждом секторе и слое воды.

Наборы стандартных разноячейных сетей выставляются вблизи каждой из четырех контурных вех станций, с учетом рельефа дна и предполагаемого направления движения рыбы, и проверяются несколько раз в сутки.

Кроме лова ставными орудиями в нескольких точках полигона не менее четырех раз в сутки производятся траления разноглубинными традами, сопровождаемые эхолотным зондированием стай пелагических рыб.

Улов всех орудий подвергается биологическому анализу. В кольцевую сеть запускаются меченые особи из тралового улова для определения коэффициентов ее уловистости по основным видам рыб и последующих расчетов численности их скопления. Фактическая численность скоплений мелких пелагических рыб и молоди определяется пересчетами суточных траловых уловов на плотность стай рыб в толще воды, записанную эхолотом.

Работы на полигоне ведутся непрерывно в течение суток и повторяются не реже одного-двух раз в месяц. Для учета изменений среды на 10 точках полигона два раза в сутки регистрируются показатели водной массы, направление и скорость течения, отбираются пробы фито- и зоопланктона и один раз за выход — пробы зообентоса.

Полученная информация о динамике среды, размещении и плотности растений и животных наносится на крупномасштабные планшеты полигона. В процессе обработки уловов обращается внимание на все основные биологические показатели особей исследуемых популяций.

Подробно анализируется возрастной состав уловов и линейный и весовой рост особей.

Изучение возрастной структуры популяции имеет большое значение в биоценологических исследованиях, так как разные возрастные группы особей одного и того же вида предъявляют различные требования к среде обитания (например, меняется спектр питания, места зимовки и т.д.) и изменяются их взаимоотношения с другими компонентами биоценоза. По возрастной структуре популяции можно определить урожайность отдельных поколений, которая дает возможность судить о влиянии факторов среды на условия воспроизводства. Без знания возраста особей нельзя обойтись при изучении биологии вида: темп роста, питание, поведение, миграции должны рассматриваться только в свете возрастной изменчивости.

Определение возраста проводится под биноклем, лупой или после проекции изображения чешуи на экран. С лучей плавников предварительно делают спилы, с позвонков и отолитов – шлифы. Подробно методы определения возраста у рыб изложены в специальных руководствах (Чугунова, 1959; Правдин, 1966).

Однако в последние годы Лабораторией ихтиологии Института биологии внутренних вод АН СССР предприняты попытки принципиальной модификации их при помощи машинной обработки информации, заключенной в склеритной структуре чешуи, и объективного анализа на ЭВМ периодичности роста приемами теории вероятности (Гончаров, Сметанин, 1973; Гончаров, Поддубный, Сметанин, 1974).

Темп роста можно изучать ежегодным непосредственным измерением особей одного и того же поколения. Для этого потребуются длительные многолетние наблюдения, что возможно только при организации регулярного сбора материала в данном водоеме по стандартной методике. При проведении массового индивидуального мечения можно получить сведения о фактическом росте данной особи. При разовом обследовании новых водоемов этот метод неприменим, и в таких случаях пользуются обратным расчислением на основании прироста на чешуе или костях. Методов обратного расчисления роста рыб существует несколько, они описаны во многих руководствах (Лапин, 1955; Чугунова, 1959; Правдин, 1966; Вовк, 1956), но все имеют один общий недостаток – не устраняют так называемый феномен Розы Ли – кажущееся уменьшение прироста за прошлые годы. Для более детального изучения особенностей роста некоторыми авторами вводятся дополнительные понятия: удельная скорость роста и константа роста (Шмальгаузен, 1935), характеристика роста (Васнецов, 1934).

Показателем особенностей обитания рыб в данном биотопе является также условный коэффициент упитанности, определяемый двумя методами: по Фультону и по Кларку. Разница между этими методами заключается в том, что в основу расчета упитанности в первом случае положено использование полного веса рыбы, а во втором – вес рыбы без внутренностей.

В.А.Амосовым (1961) разработана методика определения нового показателя экстерьера и упитанности рыб, не зависящего от степени

развития половых желез, наполнения пищеварительного тракта и других факторов и названного автором "индексом удельной вальковатости".

При изучении особенностей популяции нельзя объединять полученные характеристики суммарно для всех особей. Совершенно необходимо все показатели рассчитывать отдельно для самцов и самок. Это связано с тем, что у многих видов особи разного пола, не имея резко выраженных внешних признаков, отличаются темпом роста, упитанностью, временем полового созревания и т.п.

Само по себе изучение полового состава популяции может представлять большой интерес, но должно быть обязательно приурочено к определенному этапу жизненного цикла рыбы, так как он меняется в зависимости от возраста, от группировки особей в разных сочетаниях в нерестовых, нагульных и зимовальных скоплениях, от избирательности орудий лова и т.п. Все это необходимо учитывать при оценке имеющегося материала или при планировании специальных сборов.

Совершенно необходимо при изучении экологии вида подходить дифференцированно к особям младших возрастных групп и половозрелым, так как их поведение, места обитания и взаимоотношения с другими компонентами биоценоза могут сильно отличаться. Сроки наступления половой зрелости различны не только у разных видов, но варьируют даже у одного вида в разных водоемах в зависимости от условий обитания. Отсюда возникает необходимость определения стадий зрелости половых продуктов при проведении исследований.

Большинством ихтиологов принята шестибалльная шкала для разных видов, и у разных авторов имеются некоторые ее модификации. Сводка этих методик приведена в руководстве И.Ф.Правдина (1966). Немножко усложняется определение стадий зрелости у рыб с порционным икрометанием.

Одной из наиболее важных форм взаимодействия организмов биоценоза являются пищевые взаимоотношения, т.е. отношения кормовых объектов и их потребителей.

Анализируется содержимое желудков и кишечника рыб, учитывается количество питающихся особей, индексы наполнения, пищевое сходство и т.д. по методикам, изложенным в "Руководстве по изучению питания рыб" (1961) и книге К.Р.Фортунатовой и О.А.Поповой (1973). Данные по питанию рыб группируются с учетом возрастной изменчивости этого признака и рассматриваются дифференцированно для групп особей, отловленных в разных горизонтах воды и экологически отличающихся участках полигона.

Состав пищи изучаемого объекта может служить индикатором для определения места его обитания в ближайший, предшествующий поимке, период времени, т.е. своеобразной меткой. Поэтому обращается внимание на наличие в пище и степень переваренности видов беспозвоночных и рыб, строго приуроченных к определенным местообитаниям, и с помощью этого признака уточняются характер и детали местных перемещений рыб-потребителей (Половкова, 1968). Опытным путем определяются скорость переваривания пищи, пищевые рационы и кормовые коэффициенты рыб (Иванова, 1968). Сравнение материалов, по-

лученных в разные сроки, позволяет оценить суточную и сезонную ритмику питания рыб и восстановить их связи с динамикой кормового населения и его поведением, т.е. основные биоценологические связи в системе триотрофа (Мантейфель, 1961). Существенную помощь при этом может оказать также паразитологический анализ питающихся рыб, направленный на выяснение и определение количества паразитов со сложными циклами развития, предыдущие жизненные фазы которых проходят в строго определенных видах беспозвоночных (Догель, 1962).

Особое значение при работе на полигонах приобретают этологические наблюдения. С их помощью четко определяются ритмы двигательной активности рыб, сроки прихода и ухода стай и по стереотипам поведения принадлежность этих стай и основного населения полигона к группам озимых и яровых, оседлых и мигрирующих особей. Кроме обычного мечения и сравнения комплекса признаков особей разработан и успешно применен способ мечения рыб ультразвуковыми передатчиками, дающий возможность непрерывной документации пути, скорости и глубины следования рыб (Поддубный, 1971). Получаемые при этом сведения позволяют уже в процессе суточных наблюдений на полигоне быстро улавливать изменения в структуре сообщества и повысить тем самым класс точности анализа взаимоотношений особей разных экологических и физиологических групп сравнением их биологических признаков.

В комплекс работ на полигоне, благодаря постоянному и стандартно повторяемому фону наблюдений за динамикой факторов среды и состояния сообщества, легко вводятся специализированные иммунологические, паразитологические, физиологические, биохимические исследования. Эти исследования, помимо решения специальных вопросов, дают в руки эколога новую сравнительную информацию, повышая тем самым результативность изучения биоценоза в целом.

Характер и методика работ в прибрежных зонах аккумуляции биомассы, равно как и в любых других биотопах, принципиально ничем не отличаются от описанной для озерных зон основного продуцирования и специально их рассматривать нет необходимости.

Работа на биоценологическом полигоне позволяет получить четкое представление о сроках и качестве взаимоотношений рыб в биоценозе, определить многие количественные характеристики и перейти к последнему, завершающему этапу биоценологических исследований рыб — определению продукции популяций и сообществ и расчетам баланса ихтиомассы в биогеоценозе водоема.

СПОСОБЫ РАСЧЕТА ПРОДУКЦИИ БИОМАССЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ РЫБ

Подавляющее большинство воспроизводимых популяциями рыб особей погибает, не достигнув половой зрелости, от недостатка пищи, болезней, под воздействием резких изменений физических и химических факторов среды, в результате выедания хищниками и изъятия человеком.

Значительная часть энергии, заключенной в погибшем потомстве каждой популяции, используется в трофических цепях экосистемы для обеспечения роста, развития и поддержания необходимого уровня чи—

сленности популяций других видов сообщества. Какая-то часть этой энергии ежегодно выпадает из сферы биологического круговорота, консервируется в донных отложениях или выносится за пределы экосистемы. Человеком используется ничтожная часть продукции экосистемы. Например, в Рыбинском водохранилище она составляет 3% общей рыбной продукции водоема, или 0,04% от вводящейся в экосистему ежегодно "первичной пищи" ("Рыбинское водохранилище и его жизнь", 1972).

Сейчас осуществима только сравнительно грубая, предварительная оценка продукции популяций совместно обитающих в водоеме или на его участке рыб, исходящая из ряда осреднений и допущений.

Допускается следующее.

1. Популяция в биоценозе не испытывает значительных флуктуаций численности, а ее особи — изменений в биологических признаках в разные годы и поэтому для балансового расчета используются осредненные многолетние фактические показатели численности, убыли и прироста биомассы.

2. Расчет на данном этапе исходит из того, что обнаруженное в биоценозе скопление рыб весь расчетный период не совершает пищевых миграций в другие биотопы, а постоянно обитает на избранном участке, потребляя для накопления биомассы только энергию данного биоценоза.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПРОДУКЦИИ ИХТИОФАУНЫ В ЗОНЕ АККУМУЛЯЦИИ БИОМАССЫ

Вначале устанавливается период основного продуцирования. Для этого сопоставляются данные о динамике численности в зоне главных кормовых организмов и интенсивность наполнения кишечника рыб. Для рассмотренного выше полигона в Волжском плёсе Рыбинского водохранилища таким периодом, когда плотность корма высока и относительно постоянна и питается не менее 80% рыб, является июнь — август (Поддубный, Гордеев, Пермитин, 1968).

Фактическая численность рыб в биотопе для каждого срока наблюдений определяется изложенным выше способом с использованием для пелагических рыб данных траловых уловов, коэффициентов уловистости трала на каждом участке биотопа и для донных рыб — уловов сетей, с коэффициентами уловистости, определенными по улову меченых рыб в кольцевой сети.

Далее вычитанием средних показателей веса определяются величины прироста биомассы между соседними сроками наблюдений для каждой возрастной группы рыб всех видов нагульного сообщества.

Расчет продукции возрастной группы на данном отрезке времени ведется по формуле

$$P = \sum \frac{1}{2} \bar{W}_э + \sum \bar{W},$$

где P — продукция; $\bar{W}_э$ — прирост элиминированных или ушедших особей; \bar{W} — прирост оставшихся в биотопе.

Общая продукция популяции будет равна сумме продукций возрастных групп, а продукция сообщества — сумме продукций популяций. И,

наконец, продукция ихтиофауны в данном биотопе за весь период активного нагула будет равна сумме продукций за каждый срок наблюдений.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ РЫБОПРОДУКЦИИ ВСЕГО ВОДОЕМА

Продукция водоема составляет суммой продукций его биотопов.

Однако учитывая сложность постановки биоценологических работ в каждом биотопе и необходимость в ряде случаев быстрого получения представления об ориентировочной величине продукции ихтиофауны биогеоценоза, мы дополнительно предлагаем модельный расчет (Гордеев, Поддубный, Ильина, 1974). Он показывает, что живущие, например, в Рыбинском водохранилище рыбы наращивают в течение года 2 млн. 150 тыс. ц (около 470 кг/га ихтиомассы). Расходуется эта ихтиомасса следующим образом: 53,5 тыс.ц (около 11 кг/га) вылавливается человеком, 728 тыс.ц (около 160 кг/га) съедается хищными рыбами, 1 млн. 367,5 тыс.ц (около 300 кг/га) гибнет от голода, болезней, рыбоядных птиц, отравлений, обсыхания в остаточных водоемах при падении уровня воды, при заморах и от других причин.

Наибольшая убыль прироста ихтиомассы – более 1 млн.800 тыс.ц (около 400 кг/га) связана с гибелью личинок и младших непромысловых групп, но велика она и у рыб промыслового возраста более 270 тыс. ц за вычетом промысла. По видам рыб эта убыль распределяется следующим образом: окунь – 58, снеток – 80,5, уклея – 38,6, лещ – 18, плотва – 23,5, судак – 9,5, щука – 17,5 тыс.ц.

Из выедаемых хищными рыбами 728 тыс.ц молоди и взрослых особей разных видов собственная молодь и взрослые особи составляют 314 тыс.ц, а мирные рыбы – 414 тыс.ц.

Если исключить из общей убыли в промысловом возрасте (270 тыс.ц) выедание хищниками (110 тыс.ц), то чистая ежегодная убыль от прочих причин составит внушительную величину – около 160 тыс.ц.

Полученные цифры баланса ихтиомассы экосистемы водоема, имея хорошую сходимость с результатами прямого подсчета отравленных рыб, позволяют более направленно подходить к частным продукционным исследованиям и помогают выделить их главные аспекты, важные как в практическом, так и теоретическом отношении.

Методы определения свободной рыбной продукции, изъятие которой не повлечет за собой нарушения надежности экосистемы, в настоящее время еще, к сожалению, совершенно не разработаны, и это, как нам представляется, одна из наиболее важных и основных задач гидробиологии в целом и ихтиологии на ближайшее будущее.

Литература

- Аверенцев В.В. 1948. Определение промыслового запаса и методы долгосрочных прогнозов в морском рыболовстве. М., Пищепромиздат.
Амосов В.А. 1963. О форме тела и мясистости пеляди *Coregonus peled* (Gmelin) озера Врево. – *Вопр. ихтиологии*, т.3, вып.1.
Асламова И.Е. 1961. Мечение промысловых рыб. – *Вопр. ихтиологии*, т. 1, вып.3(20).
Баранов Ф.И. 1925. Рыболовство и предельный возраст рыб. – *Бюлл.-рыбного хозяйства*, № 9.

- Баснецов В.В.* 1934. Опыт сравнительного анализа линейного роста семейства карповых. – Зоол. журн., т. XIII, вып. 3.
- Вовк Ф.И.* 1955. О методике реконструкции роста рыб по чешуе. – Труды биол. ст. Борок АН СССР, вып. 2.
- Гончаров А.И., Поддубный А.Г., Сметанин М.М.* 1974. Опыт вероятного анализа роста рыб. – В сб. "Количественные аспекты роста организмов".
- Гончаров А.И., Сметанин М.М.* 1974. Возможный способ объективного определения возраста и изучение роста рыб по чешуе. – Информ. бюлл. ИБВВ АН СССР, № 22.
- Гордеев И.А., Поддубный А.Г., Ильина Л.К.* 1974. Опыт оценки потенциальной рыбопродуктивности водохранилища. – Вopr. ихтиологии, т. 14, вып. 1 (84).
- Догель В.А.* 1962. Общая паразитология. Л., Изд-во ЛГУ.
- Иванова М.И.* 1968. О воздействии судака на популяции некоторых видов рыб. – В сб. "Биологические и гидрологические факторы местных перемещений рыб". М.-Л., "Наука".
- Исюмова И.А.* 1959. Некоторые особенности формирования паразитофауны рыб в новых водохранилищах. – Труды Ин-та биол. водохранилищ, вып. 1(4).
- Караваяев Г.А.* 1958. Инструкция по мечению рыб. М., Изд. ВНИРО.
- Лалин Ю.Е.* 1955. О методике определения возраста снетка. – Труды биол. ст. "Борок" АН СССР, вып. 2.
- Мантейфель Б.И.* 1961. Вертикальные миграции морских организмов. – В сб. "Вопросы экологии рыб". М., Изд-во АН СССР.
- Монастырский Г.И.* 1952. Динамика численности промысловых рыб. – Труды ВНИРО, т. 21. М., Пищепромиздат.
- Никольский Г.В.* 1965. Теория динамики стад рыб. М., "Наука".
- Поддубный А.Г.* 1960. Первые результаты мечения рыб в Рыбинском водохранилище. – Бюлл. Ин-та биол. водохранилищ, № 6.
- Поддубный А.Г.* 1966. О степени устойчивости ареала локального стада рыб. – Труды ИБВВ АН СССР, вып. 13 (16).
- Поддубный А.Г.* 1971. Экологическая топография популяций рыб в водохранилищах. Л., "Наука".
- Поддубный А.Г., Гордеев И.А.* 1966. Результаты облова открытых плесов водохранилищ кольцевой сетью. – Труды ИБВВ АН СССР, вып. 13 (16).
- Поддубный А.Г., Гордеев И.А.* 1968. Оценка общей численности промыслового запаса синца (*Abramis ballerus* Linne) в Рыбинском водохранилище. – В сб. "Биологические и гидрологические факторы местных перемещений рыб". Л., "Наука".
- Поддубный А.Г., Гордеев И.А., Пермитин И.Е.* 1968. Направление движения нагульных скоплений рыб и его связь с элементами среды. – Труды ИБВВ АН СССР, вып. 16 (19).
- Половкова С.И.* 1968. Питание синца и снетка на различных биотопах Рыбинского водохранилища. – В сб. "Биологические и гидрологические факторы местных перемещений рыб". Л., "Наука".
- Правдин И.Ф.* 1966. Руководство по изучению рыб. М., "Пищевая промышленность".
- Руководство по изучению питания рыб в естественных условиях. 1961. М., Изд-во АН СССР.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь. 1972. Л., "Наука".
- Тюрин П.В.* 1963. Биологические обоснования регулирования рыболовства на внутренних водоемах, М., Пищепромиздат.
- Фортунатова К.Р., Попова О.А.* 1973. Питание и пищевые взаимоотношения хищных рыб в дельте Волги. М., "Наука".
- Чугунова И.И.* 1959. Руководство по изучению возраста и роста рыб. М., Изд-во АН СССР.
- Шмальгаузен И.И.* 1935. Определение основных понятий и методика исследования роста. – В сб. "Рост животных". М., Биомедгиз.
- Westenberg J.* 1953. Die Entwicklung der Fischereitheorie. – Zool. Fish., Bd. 4, N3-4.

БИОЛОГИЧЕСКИЙ КРУГОВОРОТ В ВОДОЕМАХ

В водоемах или, вернее, в биогидроценозах, так же как и в наземных биогеоценозах, протекают непрерывные процессы превращения вещества и энергии. Происходит процесс биологического продуцирования, т.е. образования сложного высокомолекулярного органического вещества в живых организмах; но одновременно идет и процесс разрушения его до простых минеральных соединений, вновь вступающих в процесс продуцирования. Участвующие в этих процессах вещества, таким образом, совершают круговорот, процесс оказывается циклическим. По существу это биогеохимический цикл, так как в нем происходит обмен веществами и энергией между организмами и неживыми компонентами биогидроценоза, входящими в состав гидросферы (воды) и литосферы (земли) (Одум, 1968).

Для понимания функционирования биогидроценоза и зависимостей между составляющими его компонентами важно знать, как осуществляется этот круговорот.

Основная принципиальная схема биологического круговорота во всех экосистемах на Земле одна и та же: зеленые растения — продуценты с помощью энергии солнечного света создают из углекислоты и биогенных солей органическое вещество, которое используется животными и другими гетеротрофными консументами, а продукты их отмирания и распада используются бактериями — редуцентами, доводящими их до исходных биогенных солей. Однако в водных экосистемах — биогидроценозах — эта схема может значительно усложняться и во многих водоемах искажаться настолько, что часть звеньев круговорота выпадает или может оказаться вынесенной на побережья и даже за пределы водоема, так что экосистема становится по существу воздушно (наземно-) — водной.

Можно различать разные типы биогидроценозов по характеру их биологического круговорота. В идеальном случае, когда водная экосистема замкнута, регенерированные с помощью микроорганизмов биогенные соединения полностью утилизируются продуцентами для образования органического вещества, которое полностью используется консументами. Это — "классическая" схема циклического круговорота, разработанная еще давно для морей. Но такая полная изолированность водных экосистем от окружающей среды, при которой озеро становится как бы "самостоятельным микрокосмом", во внутренних водоемах едва ли возможна. Какое-то количество веществ всегда поступает с берегов, и какое-то количество газов уходит в атмосферу, а часть неминерализованной органики в виде ила накапливается

на дне (Макфедьен, 1965; Константинов, 1972). Однако часто все же указанное направление круговорота преобладает и основная линия трофических связей идет от зеленых растений, в частности фитопланктона, к беспозвоочным и рыбам, а от них через микроорганизмы — к биогенам.

Есть водоемы, в которых фитопланктон непосредственно, в живом виде слабо используется консументами вследствие его низкой кормовой ценности (синезеленые, или крупные диатомеи) или отсутствия массовых потребителей. Высшие же водные растения, как известно, вообще в очень малой степени прямо потребляются животными. Беспозвоочные в таких водоемах живут преимущественно за счет детрита — продуктов неполного распада отмерших водорослей и высших растений, и развивающихся на нем масс бактерий. Детрит вообще представляет собой в водоемах важнейший источник пищи для животных. При этом, конечно, на жизнедеятельность бактерий уходит много энергии и животные, потребляющие детрит с бактериями, используют едва ли 1/4 часть энергии, заключавшейся в зеленых растениях (Сорокин, 1972). В результате вторичная продукция окажется значительно ниже, чем она могла бы быть при непосредственном использовании фитопланктона.

Картина существенно изменяется, если в водоем попадет много органических веществ со стороны, с берегов или с водами впадающих в него ручьев и рек. Если они попадают в виде детрита, они вместе с бактериями прямо используются консументами. В этом случае вторичная продукция зависит уже не только от автохтонной, образующейся в самом водоеме, но и от аллохтонной, поступающей извне, из других водоемов или с суши — с берегов и с водосборной площади. Это мы видим во многих малых и крупных мелководных водоемах, как лиманы, ильмени или рыбхозы в низовьях наших южных рек и водохранилища. При этом нередко основной процесс продуцирования, основное направление трофических связей может переключаться именно на этот путь, т.е. от аллохтонного детрита через бактерии к консументам. Продукты распада продуцентов и консументов в водоеме могут использоваться в виде детрита, а также редуцироваться до биогенов, но последний путь играет второстепенную роль (Горбунов, 1958; Мордухай-Болтовской, 1963).

Наконец, в некоторых водоемах автохтонный путь продуцирования совсем теряет значение и биогидроценоз живет почти исключительно за счет поступающих в него аллохтонных органических веществ. В таких случаях его вторичная продукция может практически не зависеть от первичной. Биологический круговорот теряет циклический характер. Собственно в водоеме "круговорота" нет, а есть непрерывно поступающий с берегов и из окружающего ландшафта поток органических веществ (с энергией, которая в них заключена), почему этот путь продукционного процесса и был назван "поточным" (Водяницкий, 1953). К аналогичным взглядам приходит и Н.В.Дылис (1973) применительно к наземным биогеоценозам. По его мнению, собственно круговорот можно представить себе только теоретически и в биогеоценологии лучше избегать этого термина.

В водоеме, конечно, происходит отмирание организмов, редукция их до биогенов и процесс первичного продуцирования фитопланктона,

но последний почти не используется консументами и может накапливаться в донных отложениях. Сходное положение складывается и в реках, но там образующаяся в результате процесса функционирования биогидроценоза первичная продукция и органическое вещество сносятся вниз по течению ("транзитный" круговорот) (Жадин, Герд, 1961; Нунес, 1972).

Внутренние водоемы могут находиться в разных пунктах этого ряда, крайние члены которых показаны на схемах А и Б (см. рисунок).

Понятно, что выяснение характера биотического круговорота и типа продуцирования имеет важное значение, так как от этого зависит функциональная роль отдельных звеньев биогидроценоза и их взаимозависимость.

Крупные водохранилища на Волге, несомненно, по биотическому круговороту приближаются к "поточному" типу. Как было показано (Мордухай-Болтовской, 1963), Рыбинское и, видимо, Горьковское и Куйбышевское водохранилища, хотя и имеют сравнительно высокую первичную продуктивность, оцениваемую как мезотрофию, обладают низкой вторичной продуктивностью. Консументы живут в них главным образом за счет детрита (и развивающихся на нем бактерий) аллохтонного происхождения, поступающего с берегов, со стоком впадающих рек, и особенно с ежегодно осушаемой прибрежной зоны. Позже было выяснено, что в этих водоемах, действительно, деструкция органического вещества значительно превышает продукцию фитопланктона (Романенко, 1967), что говорит о массовом поступлении аллохтонной органики. Она попадает в водохранилище главным образом в виде продуктов распада прибрежной высшей растительности (водной и в период осушения наземной). Растительности же в этих водохранилищах относительно очень мало — зарастание их не превосходит 1–1,5% площади. В тех водохранилищах, где зарастание сильнее, выше и вторичная продуктивность. Это хорошо подтверждает зависимость консументов от аллохтонно-прибрежной органики. Как было показано (Мордухай-Болтовской, Экзерцев, 1971), для сколько-нибудь значительной продуктивности по беспозвоночным и рыбам необходимо зарастание не менее 5–10% площади водохранилища.

Для выяснения характера круговорота и продукционного процесса в биогидроценозе необходимо прежде всего изучить трофические связи между его компонентами. Наиболее важно здесь выяснение характера питания беспозвоночных, прежде всего не хищных (часто неправильно именуемых "мирными"). Многие беспозвоночные — фильтраторы, питающиеся мелкими протококковыми и перидиниевыми водорослями, при отсутствии их не могут использовать более крупные формы диатомовых и синезеленых и переходят на мельчайший детрит и бактерии, как это наблюдается в волжских водохранилищах. Исследование питания таких форм возможно лишь при помощи лабораторных экспериментов, так как вскрытие кишечника собранных в водоеме животных практически ничего не дает. Оно мало пригодно и для анализа питания хищных беспозвоночных, среди которых преобладают формы, высасывающие жидкие и полужидкие части добычи. Питание рыб вообще

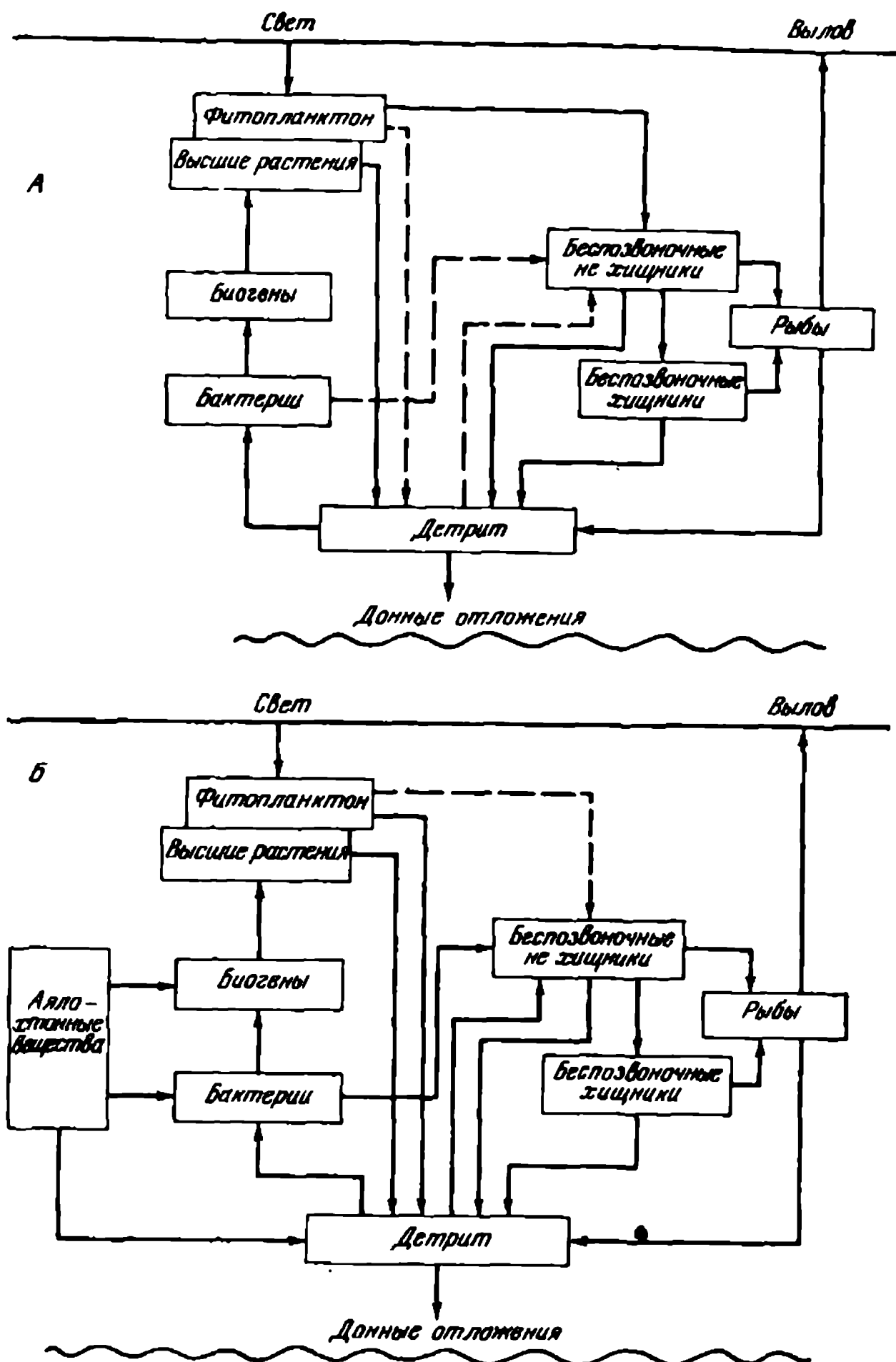


Схема разных типов биологического круговорота во внутренних водоемах

А – круговорот циклический с автохтонным источником органики;
 Б – круговорот "поточный" с аллохтонным источником органики

более известно и обычно может быть исследовано вскрытиями кишечника, однако для количественной характеристики питания рыб, особенно личинок и мальков, очень важны наблюдения в аквариумах.

Вообще исследования питания животных должны начинаться прежде всего с выяснения способа добычи и приема пищи, а для этого необходимы наблюдения над их поведением. В последнее время все больше выясняется необходимость изучения поведения животных не только

для выяснения способов их питания, но и для выяснения их взаимоотношений и взаимодействий в биоценозах вообще. Трофические связи животных, явления конкуренции между ними, комменсализма, квартирантства и других взаимоотношений практически невозможно уяснить без непосредственных наблюдений над живыми животными.

Для изучения состава пищи ("спектров питания"), интенсивности питания и усвояемости пищи у беспозвоночных, особенно фильтраторов, питающихся микрофлорой и детритом, может быть использован радиоуглеродный метод, основанный на мечении корма радиоактивным изотопом углерода C^{14} . Этот метод широко применялся при исследованиях трофических связей в волжских водохранилищах (Сорокин, 1966).

Соотношение автохтонного и аллохтонного органического вещества в биогидроценозе, характеризующее особенности биологического круговорота, устанавливается с помощью определения первичной продукции и деструкции в одном и том же пункте водоема (Романенко, 1967).

Установление характера трофических связей между отдельными компонентами биогидроценоза и их относительной мощности позволяет подойти к выяснению картины распределения энергии, поступающей в экосистему. При достаточно подробной изученности всех групп населения можно наметить схему потоков энергии, идущих через экосистему, выражая их в калориях (например, в ккал/м² площади водоема). Попытка построения подобной схемы была сделана применительно к Рыбинскому водохранилищу (Сорокин, 1972).

Литература

- Водяницкий А.А. 1953. О проблеме биологической продуктивности моря и ее значении для рыбного хозяйства. — Труды Всес. конф. по вопросам рыбного хозяйства в декабре 1951. М.
- Горбунов К.В. 1958. Первичное звено пищевой цепи в низовьях дельты Волги. — Труды Астраханск. заповедника, вып. IV.
- Дылис Н.В. 1973. Межбиогеоценозные связи, их механизмы и изучение. — В сб. "Проблемы биогеоценологии". М., "Наука".
- Жадин В.И., Герд С.В. 1961. Реки, озера и водохранилища СССР. М., Учпедгиз.
- Константинов А.С. 1972. Общая гидробиология. Изд. 2. М., "Высшая школа".
- Макфедьен Э. 1965. Экология животных. М., "Мир".
- Мордута-Болтовской Ф.Д. 1963. Основные трофические связи в волжских водохранилищах. — Труды Ин-та биол. водохранилищ АН СССР, вып. 5 (8).
- Мордута-Болтовской Ф.Д., Экзерцев В.В. 1971. Гидробиологический режим мелководий и их значение для продуктивности водохранилищ. — В сб. "Вопросы комплексного использования водохранилищ". Киев.
- Одум Е. 1968. Экология. М., "Просвещение".
- Романенко В.И. 1967. Соотношение между фотосинтезом фитопланктона и деструкцией органического вещества в водохранилищах. — Труды ИБВВ АН СССР, вып. 15(18).
- Сорокин Ю.И. 1966. О применении радиоактивного углерода для изучения питания и пищевых связей водных животных. — Труды ИБВВ АН СССР, вып. 12 (15).
- Сорокин Ю.И. 1972. Биологическая продуктивность. — В кн. "Рыбинское водохранилище и его жизнь". Л., "Наука".
- Hynes H.B.N. 1972. The ecology of running waters. Liverpool, Univers. Press.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Глава I. Особенности водных биогеоценозов и методов их изучения (Ф.Д. Мордухай-Болтовской)	5
Глава II. Физические факторы водной среды (А.С. Литвинов)	12
Глава III. Химические факторы водной среды (Б.А. Скопинцев).	29
Глава IV. Микроорганизмы воды и грунтов (В.И. Романенко)..	51
Глава V. Фитопланктон	73
Видовой состав и обилие (Г.В. Кузьмин)	—
Подготовка водорослей к электронной микроскопии (И.М. Балонов)	87
Глава VI. Первичная продукция фитопланктона (И.Л. Пырина).	91
Глава VII. Фитобентос	108
Микрофитобентос (В.Г. Девяткин)	—
Высшая водная растительность (А.П. Белавская) .	117
Глава VIII. Простейшие	133
Бесцветные жгутиконосцы (Б.Ф. Жуков)	—
Инфузории (Н.В. Мамаева)	135
Глава IX. Зоопланктон и нейстон (И.К. Ривьер)	138
Глава X. Зообентос и другие биоценозы, связанные с субстратом	158
Макробентос (В.И. Митропольский и Ф.Д. Мордухай-Болтовской)	—
Обрастания, фитофильные биоценозы и планктобентос (В.И. Митропольский и Ф.Д. Мордухай-Болтовской)	171
Микрозообентос (З.Н. Чиркова)	178
Глава XI. Продукция водных беспозвоночных	185
Определение продукции кладоцер (Л.Г. Буторина) .	—
Определение продукции тубифицид (Т.Л. Поддубная)	192
Определение продукции моллюсков (Н.Ф. Смирнова)	200
Определение продукции хирономид (Н.Ю. Соколова)	208
Глава XII. Рыбы (А.Г. Поддубный, Н.А. Гордеев, Л.К. Ильина)	217
Глава XIII. Биологический круговорот в водоемах (Ф.Д. Мордухай-Болтовской)	235