

А. С. Парпаров

Первичная продукция и содержание хлорофилла «А» в фитопланктоне озера Севан

Изучение первичной продукции фитопланктона оз. Севан было начато (1958 г.) в период, когда его уровень, вследствие увеличения стока на нужды гидроэнергетики и ирригации, понизился более чем на 10 м (Гамбарян, 1968).

Измерения проводились как радиоуглеродным, так и кислородным методом. Сводка полученных данных приведена в табл. 1.

Таблица 1

Первичная продукция оз. Севан по данным М. Е. Гамбаряна (1958—1959 гг.)

Метод определений	I	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XII
Радиоуглеродный метод мгС/м ²	37,8	32,1	4,6	78,7	179,6	50,1	43,4	—	50,1
Кислородный метод мгО ₂ /м ² мгС/м ²	— —	0 0	530 158	2400 704	1880 556	300 89	600 177	— 945	3190 —

Из табл. 1 видно, что интенсивность фотосинтеза, измеренная радиоуглеродным методом, значительно ниже таковой по данным кислородного метода.

За год под м² фиксировалось 22,78 гС или 213,3 ккал., при среднегодовой продукции 62,42 мгС/м² сутки.

За период измерений кислородным методом продукция составила в среднем за сутки 1,27 гО₂/м² или 380 мгС/м² (наш расчет по данным М. Е. Гамбаряна при ДК=0,8). В пересчете на год это дало 464 гО₂/м² или 1577 ккал/м² при окислительном коэффициенте 3,4 ккал/гО.

Эффективность утилизации солнечной энергии фитопланктоном составляла 0,018% (методом С¹⁴) или 0,13% (по кислородному методу).

В количественном отношении столь большие различия между данными двух методов во многом объясняются тем, что достаточно заметный фотосинтез фиксировался кислородным методом на гораздо больших глубинах (около 40 м), чем при измерениях радиоуглеродным методом.

Отчетливой зависимости между биомассой и продукцией не прослеживалось (рис. 1).

Измеренная кислородным методом деструкция, как правило, превышала продукцию и в среднем за сутки равнялась 0,049 мгО₂/л.

По результатам определения первичной продукции радиоуглеродным методом озеро относилось к олиготрофным водоемам.

Значительно большие величины, полученные кислородным методом, были характерны для мезотрофных озер.

Определение содержания хлорофилла «а» в фитопланктоне оз. Севан до 1975 г. не проводилось.

Методика. Пробы воды с данного горизонта отбирались из одного и того же батометра. Интенсивность фотосинтеза определялась методом Г. Г. Винберга (Романенко, 1974). Скланки объемом 250 мл (темная и светлая) экспонировались в течение суток.

Пробы, отобранные для определения хлорофилла «а» (объемом 0,5—1 л) фильтровались, не позже чем через 6 часов после взятия, через мембранный фильтр № 5. Экстракт фильтра с осевшими водорослями в 90% ацетоне спектрофотометрировался, после предварительного центрифугирования, в стеклянных кюветах с длиной оптического пути 0,999 см на спектрофотометре «Spectromop». Содержа-

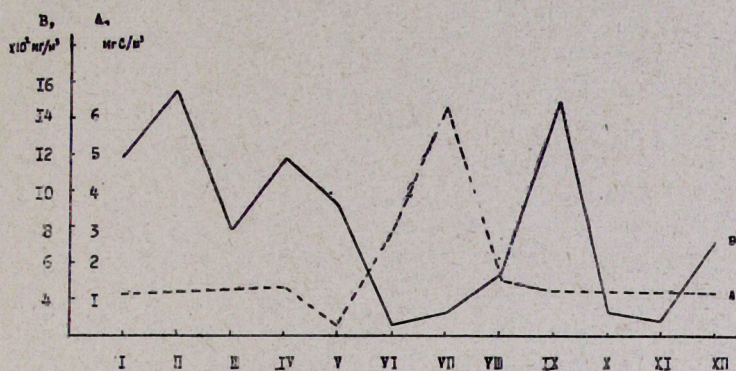


Рис. 1. Сезонная динамика биомассы и первичной продукции в 1958 г. (по М. Е. Гамбаряну).

ние хлорофилла «а» рассчитывалось по трехволновой формуле с учетом неспецифического поглощения (Пырина, 1971).

В 1975 г. определение хлорофилла «а» проводилось на двух пелагиальных станциях: № 4 в Малом Севане и № 22—в Большом. В августе того же года на ст. 4 были выполнены определения первичной продукции.

В течение 1976 г. регулярно проводились определения хлорофилла «а» на станциях 2, 4, 9 и 22 (на которых также определялась и первичная продукция), а также на ст. 18 и 30.

Параллельно с определением хлорофилла «а» оценивалась численность массовых форм водорослей.

Результаты и обсуждение. Результаты определений первичной продукции, разрушки органического вещества и содержания хлорофилла «а» представлены в табл. 2—4.

На основании полученных данных можно утверждать, что фитопланктон оз. Севан, как и в дорепуговой период, вегетирует круглый год. Так, измерения подо льдом толщиной 30 см в районе Лчашенской бухты дали продукцию, изменяющуюся с 1,03 гО/м³ сутки на глубине 1 м подо льдом до 0,15 гО/м³ сутки на глубине 9 м. Содержание хлорофилла «а» при этом возрастало с 3,45 до 6,07 мг/м³ соответственно. Аналогичные величины хлорофилла «а» были получены в этот период в пелагиальных районах озера.

В целом, сезонная динамика хлорофилла и первичной продукции имеют сходный характер (рис. 2, 3), что дает возможность одновременно рассматривать эти показатели.

Следует отметить, что весенний и осенне-зимний максимумы развития фитопланктона типичны для Севана. Появление летнего максимума, обусловленного «цветением» синезеленых, связано с процессом эвтрофикации озера вследствие понижения его уровня (Legovich et. al., 1973).

Весеннее «цветение» 1975 г. было обусловлено вегетацией диатомовых *Fragilaria* и разножгутиковых *Triptonema*. Содержание хлоро-

филла «а» при этом возрастало от $6,3 \text{ мг/м}^3$ на поверхности до $17,8 \text{ мг/м}^3$ на глубине 40 м (ст. 4, 8, 05).

Максимальная продукция регистрировалась на глубине 1 м и составляла $1,07 \text{ гО/м}^3$ сутки. На этой же глубине отмечалась наибольшая деструкция— $1,74 \text{ гО/м}^3$ (Лчашенская бухта, 17.04).

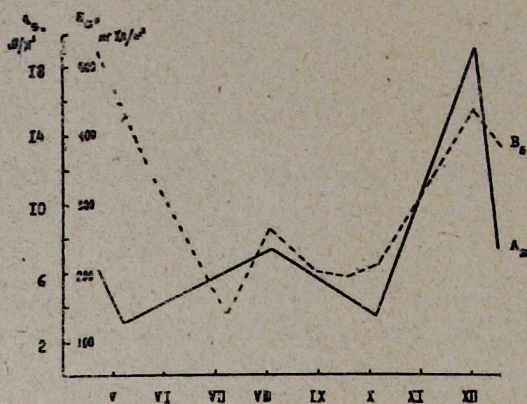


Рис. 2. Изменение содержания хлорофилла «а» и первичной продукции в 1976 г. в Малом Севане (ст. 4).

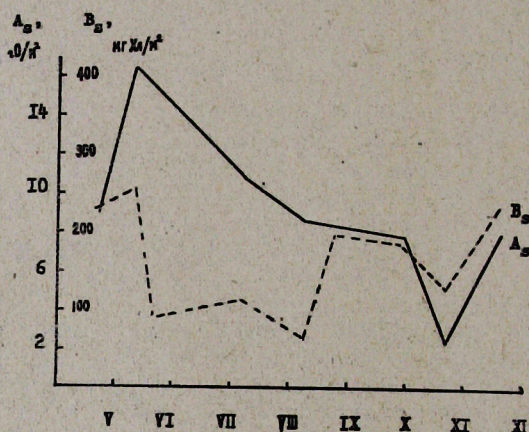


Рис. 3. Изменение содержания хлорофилла «а» и первичной продукции в 1976 г. в Большом Севане (ст. 22).

Весной 1976 г. в планктоне доминировала *Asterionella*. Содержание хлорофилла в среднем находилось в пределах $7,9$ – $9,3 \text{ мг/м}^3$ и также несколько возрастало ко дну на глубоководных станциях.

Продукция была несколько выше в Большом Севане. Максимальная продукция регистрировалась в слое 9–11 м и составляла $0,51 \text{ гО/м}^3$ (ст. 4, 22.04) и $0,98 \text{ гО/м}^3$ сутки (ст. 22, 19.04).

Деструкция в Большом Севане значительно превышала таковую в Малом Севане. Наибольшая деструкция равнялась $2,4 \text{ гО/м}^3$ сутки (ст. 22, 7.05).

В расчете на столб воды продукция в обеих частях озера была

меньше деструкции. В Малом Севане (ст. 4) до 5 м регистрировалась небольшая чистая продукция.

Сравнительно невысокая величина первичной продукции, полученная в мае 1976 г. в Малом Севане (ст. 4,5.05), $3,0 \text{ гО/м}^2$ сутки — по-видимому, была обусловлена слабой освещенностью вследствие низкой плотной облачности.

Начало лета (вторая половина мая—июнь) в 1975 г. характеризовалось значительным снижением содержания хлорофилла, которое падает до $0,25 \text{ мг/м}^3$ в Большом Севане (ст. 22,18.06) и $0,35 \text{ мг/м}^3$ в Малом (ст. 4,18.06). По-прежнему наблюдалось некоторое увеличение хлорофилла ко дну.

В конце июня—начале июля в озере начинается «цветение» синезеленых. В 1975 г. в этот период в поверхностных слоях вегетировала Апабаена, содержание хлорофилла «а» при этом возрастало от $9,0 \text{ мг/м}^3$ до $22,0 \text{ мг/м}^3$ в Малом Севане и до $16,6 \text{ мг/м}^3$ в Большом. В отдельных пятнах «цветения» концентрация хлорофилла достигала 500 мг/м^3 (ст. 22, 8.07). В нижних слоях — 15—20 м — вегетировали небольшие (3—5 мг Хл/м³) количества *Fragilaria* и *Oocystis*.

Продукция в начале «цветения» (Лчашенская бухта, 23, 08) была довольно высокой— $2,6 \text{ гО/м}^3$ сутки (на поверхности).

В начале августа 1975 г. произошла резкая смена Апабаена за счет *Arhanizomenop*, «цветение» которого было более интенсивным.

В пелагиальных районах Малого Севана содержание хлорофилла «а» у поверхности по мере спада «цветения» убывало с $35,6 \text{ мг/м}^3$ 6 августа до $11,5 \text{ мг/м}^3$ 25 августа.

В Большом Севане были зарегистрированы концентрации около 17 мг Хл/м^3 .

«Цветение» *Arhanizomenop* характеризовалось значительными величинами фотосинтеза с максимумом— $2,0 \text{ гО/м}^3$ сутки—на глубине 1 м. Заметный фотосинтез— $0,15\div 0,40 \text{ гО/м}^3$ сутки регистрировался до глубин 15 м—порядка пяти прозрачностей.

Несмотря на высокую деструкцию ($0,7\text{—}2,1 \text{ гО/м}^3$ сутки), в конце августа в столбе воды биотический баланс был положительным.

«Цветение» синезеленых в 1976 г. началось позже, было менее интенсивным и происходило при одновременной вегетации Апабаена и *Arhanizomenop*.

В Малом Севане наибольшие концентрации хлорофилла регистрировались в конце июля— 20 мг/м^3 у поверхности. Хлорофилл резко убывал с глубиной, начиная с горизонта 10 м. Это убывание, вероятно, было связано с особенностями температурной стратификации—значительными температурными градиентами в высоко расположенном термоклизе.

В этот период на поверхности регистрировались высокие значения суточной продукции: $3,27 \text{ гО/м}^3$ (ст. 4) и $2,20 \text{ гО/м}^3$ (ст. 2). Фотосинтез быстро убывал с глубиной, хотя на ст. 4 заметные величины— $0,11 \text{ гО/м}^3$ —регистрировались на глубине 30 м.

Во всех слоях воды в это время интенсивно происходила деструкция органического вещества, достигавшая $2,1 \text{ гО/м}^3$ в сутки.

В Большом Севане пик «цветения», по-видимому, не удалось зарегистрировать. Более того, в начале августа здесь были зарегистрированы наименьшие для 1976 г. значения—от 1,01 до $4,33 \text{ мгХл/м}^3$.

В конце августа здесь наблюдается некоторое увеличение биомассы, вызванное, очевидно, не синезелеными—наибольшие значения хлорофилла регистрировались в глубинных слоях воды.

В этот же период в Большом Севане отмечается резкое увеличе-

ние деструкции, достигавшей в поверхностных слоях $4,77 \text{ гО/м}^3$ (ст. 29, 24.08) и $3,76 \text{ гО/м}^3$ в сутки (ст. 22, 24.08).

Продукция была относительно невысокой ($1,19 \text{ гО/м}^3$ —максимум) и ниже 8 м (около двух прозрачностей) не регистрировалась.

Осенний период исследований характеризовался ослаблением вегетации фитопланктона, более выраженным в 1975 г., когда были зарегистрированы наименьшие за весь период исследований величины— $0,07 \text{ мгХл/м}^3$ (ст. 4, 2.10, глуб. 30 м).

Условия развития фитопланктона осенью 1976 г. были более благоприятными: за сентябрь-октябрь в открытых частях Малого Севана содержание хлорофилла изменялось в пределах $3,0 \div 4,5 \text{ мг/м}^3$, в Большом Севане—от 4,9 до $6,5 \text{ мг/м}^3$.

Осенний фитопланктон характеризуется невысокими темпами продукции. Эвфотическая зона простирается до глубин 6 м (порядка одной прозрачности), за исключением небольших пиковых значений на отдельных горизонтах (см. ниже).

Так как процессы деструкции замедляются еще в большей степени, в этот период в столбе воды отмечается положительный биотический баланс.

В конце осени—начале зимы в озере отмечается третий пик развития фитопланктона, обусловленный в период исследований вегетацией представителей *Fragilaria*, *Tribopecta* и *Melosira*.

В 1975 г. это «цветение» в Большом Севане началось на месяц раньше, чем в Малом, и проходило при концентрациях, не уступающих «цветению» синезеленых: $17 \div 22,3 \text{ мгХл/м}^3$. Вследствие интенсивного перемешивания распределение хлорофилла по вертикали было довольно однородным, что обеспечило биомассу под квадратным метром $674,6 \text{ мгХл/м}^2$.

В Малом Севане были зарегистрированы несколько меньшие концентрации: $9,2 \div 22,0 \text{ мгХл/м}^3$.

В 1976 г. осенне-зимнее «цветение» характеризовалось содержаниями хлорофилла того же порядка, что и весеннее «цветение» диатомовых в этом году.

Однако фотосинтез (очевидно, вследствие более высокой прозрачности) был более интенсивным и распространялся до больших глубин—практически до дна в Большом Севане и до 30 м в Малом.

Поскольку максимум деструкции был расположен глубже максимума продукции, это обеспечило положительный баланс в верхних слоях воды; в расчете на кв. метр продукция приблизительно совпадает с деструкцией.

Рассмотрение сезонной динамики содержания хлорофилла «а» на поверхности и суточной продукции (рис. 4, 5) показывает, что эти показатели изменяются сходным образом.

Вертикальное распределение интенсивности фотосинтеза, по-видимому, не связано с таковым для хлорофилла (рис. 6, 7).

Фотосинтез изменяется по вертикали не монотонно, во все сезоны кривая зависимости фотосинтеза от глубины имеет несколько выраженных максимумов и минимумов («слоистая» структура).

Наличие значительных величин продукции на глубинах порядка 40 м отмечал также М. Е. Гамбарян, который связывал это со скоплением водорослей на указанных глубинах.

В наших исследованиях также отмечено увеличение фотосинтеза (от нулевых значений) на глубинах, более чем в четыре раза превосходящих прозрачность (как правило, аналогичным образом изменя-

ется и деструкция)*. В отдельные периоды на этих же глубинах отмечалось увеличение содержания хлорофилла «а».

Возможность активной вегетации планктона при столь низких освещенностях подтверждается как литературными данными (Tilzer, 1976), так и результатами собственных определений первичной продукции подо льдом.

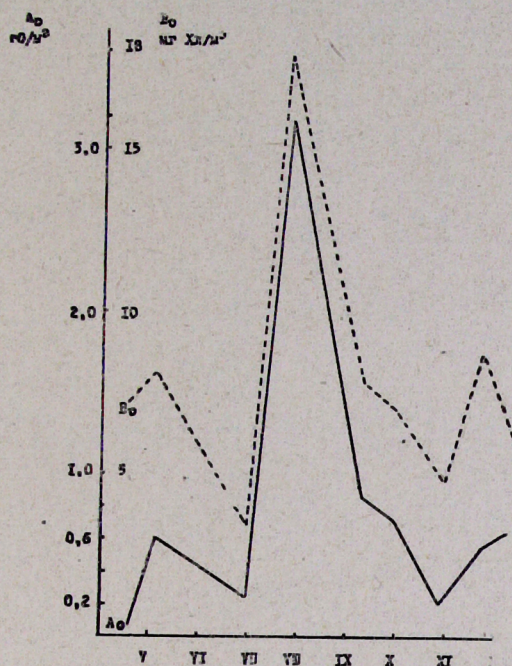


Рис. 4. Изменение содержания хлорофилла «а» и первичной продукции на поверхности (ст. 4).

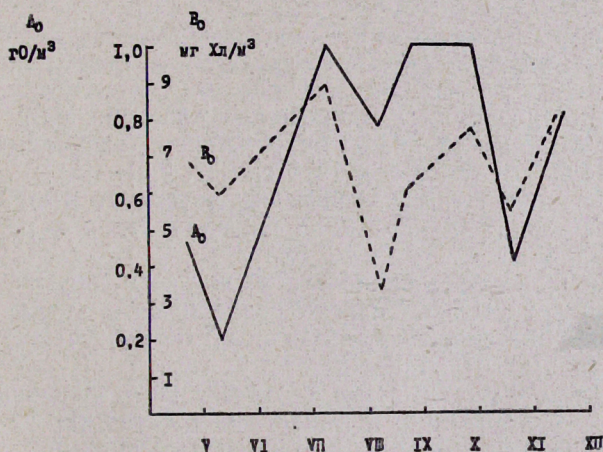


Рис. 5. Изменение содержания хлорофилла «а» и первичной продукции на поверхности (ст. 22).

* В дальнейшем удалось доказать нефотосинтетическое происхождение таких неоднородностей.

То, что в отдельных случаях на глубинах менее двух прозрачностей регистрировались нулевые значения, с нашей точки зрения объясняется низкой чувствительностью кислородного метода*.

Следует отметить, что в поверхностных слоях во время «цветения» синезеленых в 1975 г. обнаруживается сходство в вертикальных

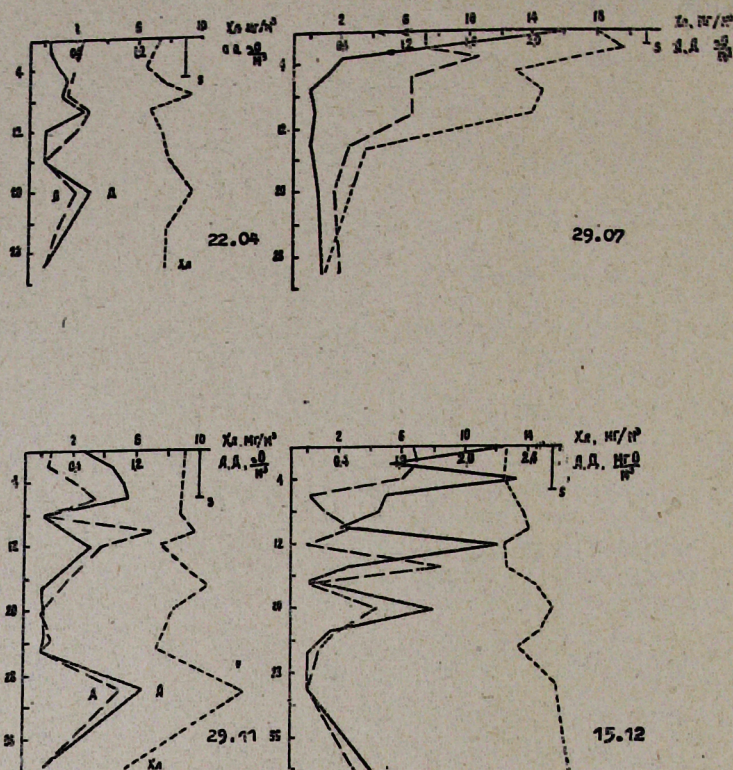


Рис. 6. Примеры вертикального распределения первичной продукции, А, деструкции, Д, хлорофилла «а», Хл, в Малом Севане (ст. 4).

распределения продукции и хлорофилла «а» (рис. 8,а). (Проведение более подробных измерений обнаруживает элементы «слоистой» структуры, сходной с таковой в 1976 г., рис. 8,б).

Сравнение полученных данных не позволяет выявить заметных различий в темпах продуцирования фитопланктона в различных частях озера.

Несколько более интенсивно эти процессы происходят в Большом Севане, что может быть объяснено различиями в сроках измерений.

По содержанию хлорофилла «а» пелагиальные станции озера также существенно не отличаются.

Относительно более высокие величины регистрировались на мелководной ст. 2, что может быть отчасти объяснено как ее морфометрическими особенностями, так и нагонными явлениями.

В целом же развитие фитопланктона в озере значительно усилилось.

* Факт превышения содержания кислорода в темных склянках над таковым в светлых (или в исходных) рассматривался нами как нулевая продукция (или деструкция).

Продукция за период исследований (апрель-декабрь 1976 г.) составила 1900 гО/м^2 , что (при оксикалорийном коэффициенте 3,4 ккал/гО) соответствует $647,3 \text{ ккал/м}^2$.

Среднесуточные величины составили $0,33 \text{ гО/м}^3$ и $8,5 \text{ гО/м}^2$, что превышает приводимые М. Е. Гамбаряном данные в 15 и 6,5 раз соответственно. Различные масштабы увеличения продукции в расчете на единицу объема и в столбе воды отражают, вероятно, факт сокращения эвфотической зоны. Тем не менее, продуцирование органического вещества происходит до значительных глубин— $20 \div 30 \text{ м}$.

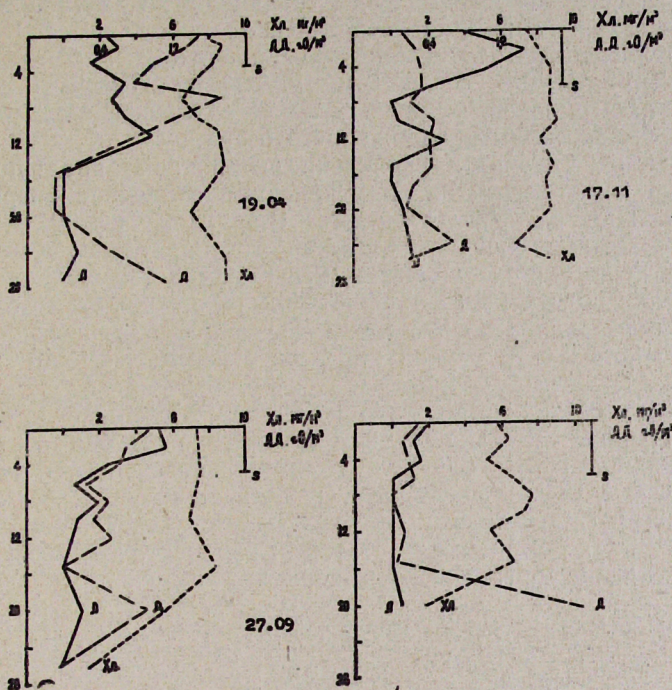


Рис. 7. Примеры вертикального распределения первичной продукции, деструкции и хлорофилла «а» в Большом Севане (ст. 22).

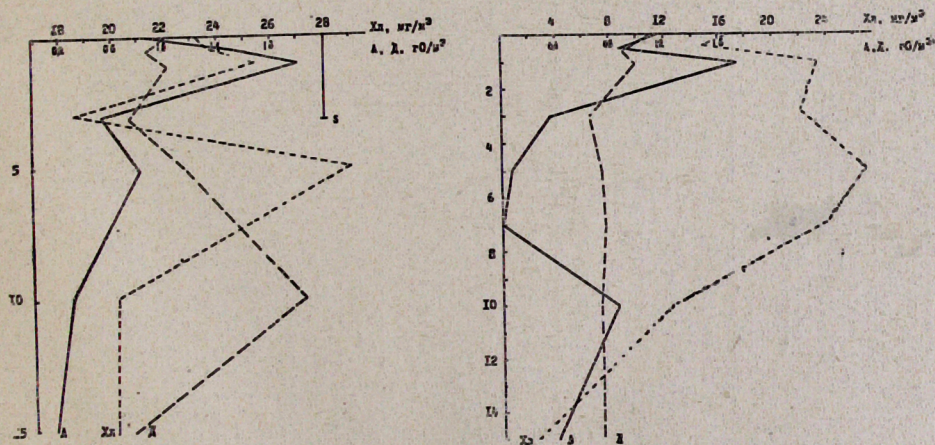


Рис. 8а,б. Вертикальное распределение первичной продукции, деструкции и хлорофилла «а» во время «цветения» синезеленых в 1975 г. (а—19.08, б—25.08).

Экстраполяция полученных данных на годовой цикл дает для первичной продукции 3100 гО/м^2 или около $10\,000 \text{ ккал/м}^2$ *. Таким образом, годовая продукция, измеренная кислородным методом, возросла, по сравнению с данными М. Е. Гамбаряна, приблизительно в 7 раз.

Столь большие значения, превышающие приводимые величины для наиболее эвтрофных водоемов (Винберг, 1960), на наш взгляд, могут быть объяснены следующими факторами:

- а) значительным улучшением условий биогенного питания фитопланктона за счет обогащения воды соединениями азота и железа;
- б) большими глубинами эвфотической зоны;
- в) круглогодичной вегетацией фитопланктона;
- г) благоприятными световыми и температурными условиями вследствие наличия повышенных величин солнечной радиации, обусловленных высокогорным положением озера.

Естественно, что такое увеличение первичной продукции свидетельствует о более эффективной утилизации солнечной энергии фитопланктоном. При годовой величине солнечной радиации $1\,059\,000 \text{ ккал/м}^2$ (по данным Севанской гидрометеообсерватории) фитопланктоном в озере было утилизировано в 1976 г. около 1% этой энергии.

Согласно существующей трофической типологии озер по содержанию хлорофилла «а» (Захаренков, 1961), оз. Севан по средней величине хлорофилла $6,0 \text{ мг/м}^3$ должно быть отнесено к озерам мезотрофного типа.

Полагая, что хлорофилл «а» составляет 0,7% от сухого веса водорослей (Пырина, 1971), получаем среднегодовую биомассу $8,6 \text{ г/м}^3$, что превышает таковую для 1958 г. приблизительно в 10 раз.

Более чем в 15 раз возросла и средняя деградация, что привело к отрицательному биотическому балансу за год. В среднем $A/D = 0,65$. По мнению В. И. Романенко (1967), это означает, что в озеро происходит поступление органического вещества извне.

Таблица 2

Динамика содержания хлорофилла «а» в фитопланктоне оз. Севан в 1975 г.

№№ п/п	Дата измерения	№№ станций			
		4 (М. Севан)		22(Б. Севан)	
		мг/м ³	мг/м ²	мг/м ³	мг/м ²
1	18-06	1,6	79,5	1,7	57,0
2	25-06	2,9	153,2	—	—
3	2-07	4,0	192,4	4,3	132,7
4	8-07	6,8	301,3	5,7	175,9
5	30-07	2,8	135,7	8,5	201,1
6	19-08	11,3	499,6	—	—
7	25-08	5,2	214,3	—	—
8	28-08	—	—	16,5	217,3
9	11-09	1,7	70,8	—	—
10	26-09	1,1	46,2	—	—
11	2-10	1,3	59,7	—	—
12	9-10	2,5	118,1	—	—
13	21-10	3,1	135,7	1,3	31,2
14	11-11	2,9	133,9	—	—
15	14-11	—	—	20,9	674,6
16	11-12	15,8	821,2	8,1	240,6
ср.		4,8	222,0	9,4	224,0
		7,8	223,2		

озеро в целом

* По уточненным данным продукция за год составила $7\,000 \text{ ккал/м}^2$.

Таблица 3

Динамика первичной продукции (А), деструкции (Д) и хлорофилла «а» (Хл) в Малом Севане по данным 1976 г.

№ стан-ции	20-01	22-04	5-05	20-05	5-07	29-07	30-08	16-09	4-10	20-10	4-11	29-11	15-12	Ср.
ст. 2						3,42 0,68	—	—	4,16 0,69	—	—	3,27 0,42	7,22 0,45	
						13,03 1,86	—	—	2,28 0,38	—	—	—	1,49 0,11	
						180,1 13,1	210,4 14,1	185,5 12,4	—	71,1 5,2	—	136,6 11,2	128,8 8,0	
ст. 4						7,43 0,26	—	—	—	—	4,60 0,20	18,82 0,48	7,36 0,19	7,10 0,27
						23,66 0,83	—	—	—	—	—	15,37 0,40	5,15 0,21	16,73 0,70
						259,5 6,0	196,2 5,7	191,3 4,2	212,4 5,4	140,7 3,0	—	429,2 7,9	375,8 7,1	270,0 5,8
ст. 9						8,16 0,25	—	—	3,27 0,18	—	—	—	—	—
						21,68 0,82	—	—	5,16 0,29	—	—	—	—	—
						221,2 5,0	341,2 7,7	178,5 4,0	—	168,0 3,9	—	485,2 11,1	321,5 7,1	—

Таблица 4
Динамика первичной продукции (А), деструкции (Д) и хлорофилла «а» (Хл) в Большом Севане по данным 1976 г.

№ стан-ции	20-01	19-04	8-05	20-05	5-07	6-08	23-08	27-09	20-10	18-11	Ср.
А г0/м ² г0/м ³	—	8,99 0,36	16,60 0,58	—	10,56 0,43	8,40 0,36	—	7,68 0,30	2,21 0,09	8,09 0,37	9,20 0,36
Д г0/м ² г0/м ³	—	17,89 0,69	26,51 0,97	—	4,91 0,23	6,51 0,33	—	13,73 0,50	12,20 0,54	8,12 0,32	12,05 0,78
Хл. мг/м ² мг/м ³	138,3 4,8	224,9 7,9	258,7 9,3	93,6 3,2	112,0 4,2	62,4 2,3	195,0 7,2	181,1 6,5	130,5 4,9	232,8 7,4	152,0 6,1
ст. 18 Хл. мг/м ² мг/м ³	—	—	—	—	—	108,5 2,6	254,1 9,8	—	131,9 5,7	—	—
ст. 30 Хл. мг/м ² мг/м ³	—	—	—	—	126,0 5,0	76,2 2,6	181,2 6,0	—	147,6 5,5	—	—

ЛИТЕРАТУРА

- Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов, Минск, 1960.
- Гамбарян М. Е. Микробиологические исследования озера Севан, Ереван, 1968.
- Захаренков И. С. Содержание хлорофилла в планктоне озер разных типов. «Первичная продукция морей и внутренних вод», Минск, 1961.
- Пырика И. Л., Елизарова В. А. Спектрофотометрическое определение хлорофиллов в культурах некоторых водорослей. «Биология и продуктивность пресноводных организмов», «Наука», Л., 1971.
- Романенко В. И. Соотношение между фотосинтезом фитопланктона и деструкцией органического вещества в водохранилищах. «Микрофлора, фитопланктон и высшая водная растительность внутренних водоемов», «Наука», Л., 1967.
- Романенко В. И. и Кузнецов С. И. Экология микроорганизмов пресных водоемов. «Наука», Л., 1974.
- Legovtch N. A., Markosian A. G., Meshkova T. M. and Smolet A. I. Physico-chemical regime and bioproductive processes in Lake Sevan (Armenia) in transition from oligotrophy to eutrophy. Verh. Intern. Verein. Limnol., 1973.
- Tilzer Max M., Schwartz Kurt. Seasonal and vertical patterns of phytoplankton light adaptation in a high mountain lake. Arch. Hydrobiol., 77, N 4, 488—504, 1976.