

Для трех других параметров можно обнаружить очень близкие соотношения. Это соотношение существует, несмотря на то, что регионы, в которых проводились исследования, находятся на расстоянии примерно 1200 км друг от друга. Это лишний раз доказывает, что брачный крик является весьма специфичным и точным признаком исследуемого вида.

ЛИТЕРАТУРА

1. Егтасарян Э. М., Даниелян Ф. Д. Вопросы герпетологии, 1973, Л., 74—75.
2. Egtasarjan E. M., Schneider H. Zool. Anz., 225, 12, 1970.
3. Schneider H. Z. vergl. Physiol., 57, 171—189, 1967.
4. Schneider H. Oecologia (Berl.), 14, 99—110, 1974.
5. Schneider H. Zool. Anz., 208, 161—174, 3/4, 1982.
6. Schneider H., Newb. E. Zool. Ab. Physiol., 76, 497—505, 1972.

Поступило 20.VIII 1990 г.

Биолог. журн. Армении, № 3(44), 1991

УДК 574.52:581.526.325.2

О ВОЗМОЖНОСТИ УПРАВЛЕНИЯ ВИДОВОЙ И РАЗМЕРНОЙ СТРУКТУРАМИ СООБЩЕСТВА В ЭКСПЕРИМЕНТАХ С ПРИРОДНЫМ ФИТОПЛАНКТОНОМ

А. П. ЛЕВИЧ, А. А. ХУДОЯН, Н. Г. БУЗГАКОВ, В. И. АРТЮХОВА

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,
кафедра зоологии позвоночных и общей экологии

Показано, что высокие отношения азота к фосфору в питательной среде (20—50) стимулируют развитие *Chlorophyta*, тогда как *Cyanophyta* лучше растут при низких отношениях (2—5). С ростом N:P средняя масса клетки *Chlorophyta* увеличивается, а *Cyanophyta* — уменьшается. Посредством варьирования соотношения питательных ресурсов можно управлять распределением фитопланктона в естественном альгоценозе.

Ուսումնասիրված է հիմնական կենսածին տարրերի՝ ազոտի և ֆոսֆորի հարաբերության ազդեցությունը բնական ֆիտոպլանկտոնային համակարգի տեսակային և չափանիշային կառուցվածքի վրա: Սննդամիջավայրում ազոտի և ֆոսֆորի բարձր հարաբերությունում (2—5), խթանում է *Chlorophyta* տեսակի զարգացումը: *Cyanophyta* տեսակի բջիջներն ավելի լավ են աճում ազոտի և ֆոսֆորի փոքր հարաբերությունում (2—5): N:P մեծացման հետ *Chlorophyta* տեսակի բջիջների միջին մասսան մեծանում է, իսկ *Cyanophyta* տեսակի բջիջներինը՝ փոքրանում: Փորձնական տվյալների մշակումը ցույց է տալիս, որ բնական ալգոցենոզում ֆիտոպլանկտոնի բաղադրամասերը կարելի է ղեկավարել կենսածին տարրերի հարաբերության փոփոխությամբ:

The influence of basic nutrients nitrogen and phosphorus ratio on taxonomic and size composition of natural phytoplankton community has studied. High ratios N:P in nutrient medium (20—50) stimulate growth of *Chlorophyta*, while *Cyanophyta* grows better at low ratios (2—5). The mean cell mass of *Chlorophyta* is increasing but the one of *Cyanophyta* is decreasing with the raising of N:P ratio. The analysis of experimental data shows that it is possible to manage a distribution of phytoplankton in natural algal community by varying of nutrient resources ratio.

Управление структурой альгоценоза в контексте настоящей работы понимается как изменение относительного обилия таксономических или размерных групп фитопланктона при целенаправленном воздействии на сообщество управляющими факторами среды. Управление может оказываться целесообразным при оптимизации размерных, биохимических, токсикологических, трофических, продукционных характеристик фитопланктона и целях регулирования типов цветения водоемов, обеспечения кормовых потребностей растительноядных рыб и беспозвоночных, а также осуществления биоэнергетических технологий.

Остановимся подробнее на обосновании трофических аспектов оптимизации альгоценозов. В рыбных хозяйствах, где наряду с другими видами выращиваются толстолобики, возникает проблема обеспечения их полноценным кормом. Полноценной следует считать пищу, которая обладает положительным индексом избирательности, усваивается с максимальной эффективностью и не причиняет вреда организму рыбы. Предпочтение в питании белого толстолобика, являющегося облигатным фитопланктофагом, определяется размером и систематической принадлежностью водорослей. Размер порогов фильтрационного сита белого толстолобика в течение всей жизни составляет 20—22 мкм, что и определяет минимальный размер отфильтрованных частиц [2, 7]. Если перевести линейные размеры в весовые, то оказывается, что белым толстолобиком должны потребляться клетки массой не менее 1 мкг. В данном случае для рыбохозяйственных целей оправдано создание условий для укрупнения размерной структуры сообщества.

Наиболее интенсивно толстолобики выедают клетки протококковых, эвгленовых, диатомовых водорослей [6]. При этом цианобактерии они, как правило, избегают из-за их низкой пищевой ценности или даже токсичности [2].

Ряд данных свидетельствует о том, что у зоопланктона существует аналогичная с растительноядными рыбами избирательность в отношении поедания различных таксонов микроводорослей. Оказывается, веслоногие и ветвистоусые ракообразные избегают питаться крупными колониальными и питчатыми видами синезеленых [1, 9]. При высокой своей биомассе цианобактерии могут с помощью выделяемых таксонов вызвать угнетение жизнедеятельности рачков [10, 11].

Таким образом, конечные прикладные цели предусматривают регулирование водорослевого ценоза в направлении доминирования клеток хлорококковых, диатомовых, эвгленовых и уменьшения доля синезеленых, а также рост представленности в общей биомассе крупных видов водорослей.

Наряду с физическими и химическими методами подавления активности определенных таксонов фитопланктона возможен и чисто экологический подход, т. е. управление жизнедеятельности различных групп микроводорослей при помощи создания соответствующих

условий, основанных на потребностях этих групп в ресурсных факторах среды. В частности, можно принципиально менять тип цветения путем внесения основных биогенных элементов в таких соотношениях, которые соответствовали бы клеточным квотам оптимизируемых групп (фитопланктона по этим элементам [3, 5]). В указанных работах содержатся модельные обоснования предлагаемого способа управления и обзор эмпирических данных о воздействии на фитопланктон отношений компонентов минерального питания. Ряд положений этого обзора свидетельствует, что наиболее оптимальными для зеленых водорослей являются отношения, превышающие 20—25 [14]. Напротив, синезеленые, как правило, занимают доминирующее положение в сообществе при отношениях 5—10 [13], более высокие значения часто ингибируют их рост. Показано, что стимулирующее или ингибирующее влияние соотношений биогенных элементов может носить и более узкую видоспецифическую направленность.

Задача настоящей работы состояла в эмпирическом выяснении влияния разных соотношений минерального азота и фосфора на видовую и размерную структуру природного альгоценоза.

Материал и методика. Эксперименты с природным фитопланктоном были поставлены в контролируемых условиях. Для этого вода из рыбоводного пруда (Астраханская область) переливалась в шесть аквариумов объемом 20 л, в которые затем добавлялись суперфосфат и аммиачная селитра в разных количественных сочетаниях. Исходные биомассы каждого вида во всех аквариумах были одинаковы. Чтобы исключить эффект выедания зоопланктоном, воду перед внесением добавок пропускали через ивешетную сеть с соответствующим размером ячеек и оставляли на двое суток в темноте. Один из аквариумов служил контролем, т. е. в нем исходная концентрация биогенных элементов была равна фоновой. В течение опыта все аквариумы содержались на открытом воздухе. В табл. 1 указаны начальные концентрации азота и фосфора и их соотношения в каждом аквариуме с учетом природного фона.

С помощью микроскопирования определялись численность и одновременно масса клеток фитопланктона (путем измерения индивидуальных размеров). Полученная биомасса служила основным функциональным показателем различных систематических групп.

Схема второго опыта с более широким набором исходных соотношений биогенных элементов (табл. 2) не имела принципиальных отличий за исключением того, что отобранные образцы прудовой воды были перелиты в диуклотропные колбы.

Результаты и обсуждение. Анализ конечной биомассы велся как по крупным таксонам фитопланктона (порядки протококковых и эвлексоновых, отделы зеленых, диатомовых и синезеленых), так и на уровне доминирующих родов и видов. Чтобы разобраться в терминологии, необходимо пояснить: все низкие таксоны были поделены на доминирующие (их биомасса составляла не менее 20% от суммарной на шестые сутки опыта хотя бы в одном из аквариумов), непредставительные (биомассой не менее 1%) и субдоминирующие (все остальные) виды и роды.

Выяснилось, что стимулирующее воздействие на порядок протококковых оказывает самое высокое отношение азота к фосфору, равное 16. У других порядков и отделов увеличение отношения ведет к ослаблению роста. Самая заметная деградация роста у цианобакте-

рий наблюдается при отношении 16. Стимулирующее воздействие высоких отношений заметно и на примере протококковых доминантов — *Scenedesmus acuminatus* и рода *Coelastrum* в представителях диатомовых и синезеленых зависимость обратная.

Таблица 1. Действующие факторы роста водорослей в опыте № 1.

№ № аква-риумов	Концентрация мг л		Отношение азота к фосфору
	азот	фосфор	
1	3,3	0,3	12
2	3,3	0,3	12
3	3,3	0,7	5
	5,8	0,3	19
5	5,8	0,3	19
6	5,8	1,2	5
7 контроль	0,8	0,3	5

Таблица 2. Действующие факторы роста водорослей в опыте № 2.

№ № колб	Концентрация, мг л		Отношение азота к фосфору
	азот	фосфор	
1	2,1	0,2	10
2	3,9	0,2	50
3	10	0,5	20
4	3	0,2	5
5	1	0,5	2

Анализ средних размеров особей показывает, что повышение отношения азота к фосфору в среде закономерно уменьшает объемы клеток вольвоксовых и синезеленых и несколько увеличивает (при величине отношения, равной 16) клетки протококковых.

Следует отметить, что в данном случае речь идет не об изменении абсолютных индивидуальных размеров клеток, а о смене доминирования в сообществе видов с разными размерами особей. Например, при повышении отношения азота к фосфору среди протококковых начинают преобладать виды с более массивными клетками.

Влияние высоких соотношений азота и фосфора на представительность размерных классов проявляется только в отношении самых крупных клеток (более 10 мк), которые повышают свою относительную биомассу.

Из приведенных данных следует, что отношение азота к фосфору является действующим фактором распределения фитопланктона в прудовой воде. Однако довольно узкий набор отношений (от 5 до 16), испытанный в описанном опыте, не охватывает всего возможного количества сочетаний управляющих фитопланктоном факторов.

В связи с этим и другом эксперименте нами была предпринята попытка проследить за реакциями таксонов фитопланктона на более широкий (по амплитуде и количеству) набор соотношений.

Выяснены конечные биомассы для трех основных биогенных элементов. Отношения, превышающие 5, как видно, заметно преобразуют структуру альгоценоза и направлении абсолютного доминирования зеленых. Кривая зависимости для зеленых имеет один пик, соответствующий самому интенсивному росту. Этот пик приходится на отношение азота к фосфору, равное 20. У диатомей и цианобактерий максимальная биомасса достигается при низких отношениях (2–5). Увеличение азотных добавок влечет за собой угнетение развития.

Сравнение поведения доминирующих видов и родов на этих отделе-
лов показывает, что крайняя для *Scenedesmus quadricauda* прак-

тически полностью совпадает с кривой для всего отдела. Другой представитель протококковых, род *Didymocystis*, имеет и второй пик биомассы при соотношении 100. Для диатомей *Stephanodiscus* и *Nitzschia* оптимальными являются отношения в диапазоне от 5 до 20. Наконец, синезеленая водоросль *Microcystis* наилучшим образом развивается при отношениях 2-5. Более высокие соотношения являются для нее ингибирующим фактором.

Анализ зависимости средних размеров особей от различных соотношений азота и фосфора показал, что оказывается, данные кривые почти совпадают с кривыми биомассы. Самые крупные клетки зеленых обнаружены в колбе с отношением 20. При более высоких отношениях средние размеры уменьшаются, но все же остаются большими, чем при отношениях 2 и 5. Отметим и увеличение объема клеток диатомей при стократном превышении количества азота над фосфором в среде. Цианобактерии имеют монотонную тенденцию к снижению объемов клеток по мере роста отношения азота к фосфору. Отметим также, что поскольку клетки размером более 10 мкг чрезвычайно редки в общей биомассе, к крупным клеткам мы отнесли те, которые входили в диапазоны 1-3,2 и 3, 2-10 мкг. Так, особи массой 1-3,2 мкг занимают доминирующее положение в сообществе при отношениях 20 и 50, при более низких и высоких отношениях их относительная биомасса снижается. Обилие клеток массой 3,2-10 мкг максимально при отношении, равном 5. Представительности трех самых мелких размерных классов падает при переходе от отношения 2 к отношению 50, однако при отношении, равном 100, они вновь занимают доминирующее положение.

Подводя итоги проделанной работы, приходим к выводу, что отношение концентраций растворенных в воде азота и фосфора является одним из регулирующих факторов структуры прудового альгоценоза. Поместив фитопланктон в частично контролируемые условия, мы получали возможность следить непосредственно за потреблением и ростом клеток в той среде, которую сами создали. Результаты первого из описанных опытов свидетельствуют о том, что абсолютная концентрация фосфатов в исследованном диапазоне и на фоне заданных азотных добавок не влияет на микросукцессию в аквариумах. Изменение же содержания азотных солей действует примерно в том же направлении, что и изменение соотношения между этими элементами. Однако увеличение исходной концентрации азота в воде не всегда ведет к очевидным эффектам. Скажем конечная биомасса при высоких концентрациях доминирующих видов протококковых снижается, т.е. при не слишком больших перепадах исходных концентраций азота отсутствует монотонность отклика. Неочевидно также влияние азота на размерную структуру сообщества. Поэтому, с нашей точки зрения, распределение групп водорослей определяет все же отношение основных биогенных элементов. Но варьировать это соотношение, имея перед собой цель управления сезонной сукцессией, следует при помощи увеличения или уменьшения азотных добавок.

Что касается действия конкретных значений установленного фактора, то соотношения 15 и 20 наиболее благоприятно влияют на рост зеленых, и, в частности, протококковых видов. Заметим, что и более высокие отношения (50 и 100), не приводя к абсолютным максимумам биомассы зеленых, тем не менее никак не меняют их доминирующее положение в сообществе. Успешное развитие синезеленых определяется низкими отношениями азота к фосфору (2—5). Во всех остальных случаях рост отдела и составляющих доминантных видов заметно замедляется. Для диатомей, возможно, стимулирующими являются отношения, лежащие в пределах 5—20.

Очевидно, что содержание биогенных веществ в питательной среде должно соответствовать потребностям в них клеток фитопланктона. Это касается как абсолютных концентраций азота и фосфора, так и их соотношения. Потребности фитопланктонных организмов в компонентах минерального питания (или клеточные квоты) непостоянны и сильно варьируют в зависимости от фазы роста [3]. Согласно нашей гипотезе, оптимальным для данного вида или группы видов водорослей является соотношение лимитирующих субстратов в воде, равное соотношению минимальных квот по ним для этих видов. Минимальной квотой мы называем то количество потребляемого клеткой вещества, уменьшение которого приведет к прекращению деления.

В ряде работ содержится описание методов определения потребностей микроводорослей в азоте и фосфоре [3, 4]. Там же приведены конкретные значения клеточных потребностей для ряда видов зеленых водорослей и цианобактерий, выращиваемых в лаборатории в условиях накопительного культивирования. Сопоставляя эти данные с конечными биомассами видов в прудовой поликультуре, приходим к выводу, что в среднем для зеленых водорослей соотношение потребностей близко к их оптимальному сочетанию в исходной среде, т. е. к 20. По-видимому, для некоторых видов протококковых стимулирующими могут быть и более высокие отношения, порядка 30—40. Для *Scenedesmus quadricauda* соотношение биогенных элементов, приводящее к максимальному росту, оказалось в три раза меньше, чем соотношение квот. В данном случае скорее всего в опыте по вычислению потребностей минимальная квота по азоту не была достигнута, а прекращение деления произошло в результате самозатенения клеток.

Цианобактерии (*Anabaena, Anacystis*) также могут обладать высоким отношением минимальных квот (около 20), тогда как рост представителей этого отдела в прудовом сообществе сдерживался именно этим отношением. Однако среди синезеленых доминантов пруда, эффективно развивавшихся при отношениях 2—5, не было представителей указанных родов. По-видимому, преобладавший среди цианобактерий *Microcystis* (во втором опыте) имеет иной оптимум отношения, что подтверждается данными Ри и Готома [12]. Согласно этим данным, оптимальным для рода *Microcystis* является отношение азота к фосфору, равное 9. Эта величина выведена авторами из

отношения потребностей водоросли в биогенных элементах и близка к оптимальному в наших опытах. Потребности водорослей в названной работе не совпадают с минимальными квотами, тем не менее соответствие между потребностями *Microcystis* и оптимальными для него дозами минеральных добавок говорит о неслучайности полученного результата. Данный пример характеризует цианобактерии как сильно эврибионтные организмы по отношению к сочетанию азота и фосфора: верхняя граница соотношения потребностей у них доходит до 100, как у *Anabaena cylindrica* [8].

Результаты проведенных опытов совпадают и с данными других авторов. Из уже цитировавшейся работы Смита [14] следует, что в озерах цианобактерии доминируют в тот период, когда отношение азота к фосфору меньше 25. При превышении этого соотношения начинают преобладать зеленые и диатомовые водоросли.

Шиндлер [13] в опытах по экспериментальному удобрению малых озер обнаружил, что при внесении удобрений с отношением азота к фосфору, равным 30, на протяжении всего опыта в сообществе фитопланктона доминирует зеленая водоросль *Scenedesmus*. После того, как в другом озере отношение вносимых элементов было доведено до 11, в нем стали преобладать синезеленые азотфиксаторы рода *Anabaena*. В дальнейшем, когда и в первом озере отношение снизили до 5, в нем сменился тип «цветения»: доминирующее положение также заняли синезеленые (*Aphanizomenon gracile*);

Отношение биогенных элементов влияет и на размерное распределение организмов. С его возрастанием увеличивается средний размер особи зеленых и уменьшается средний размер особи синезеленых. Оптимальным для *Chlorophyta* и здесь является отношение 20. Отметим, что самые крупные клетки диатомовых встречаются в колбе с исходным отношением 100.

Изложенные результаты показывают, что путем варьирования количества и отношения вносимых азотных и фосфорных компонентов минерального питания можно регулировать таксономический и размерный состав природного фитопланктона *in vitro*, и управление идет, по всей видимости, на уровне родов и даже видов водорослей. Для понимания механизмов, действующих при управлении на альгоценоз, и для проверки практической действенности метода необходимы эксперименты с лабораторными альгоценозами и испытания в природных водоемах.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гущинская С. Л. Гидробиол. журн. Рукопись депонирована в ВИНТИ 11.03.88. № 1950-B88Г, 1988.
2. Данченко А. Д. Канд. дисс., М., 1974.
3. Левич А. П. Журн. общ. биол., 50, 3, 316—326, 1989.
4. Левич А. П., Ревкова Н. В., Булгаков Н. Г. Экологический прогноз. М., 1986.
5. Левич А. П., Тигона Е. А., Личман Е. Г., Васин А. А. Математические модели рационального природопользования. Ростов-на-Дону, 1991 (в печати).
6. Омаров М. О., Лаларова Л. П. Гидробиол. журн., 10, 4, 100—104, 1974.

7. Пишкаръ В. Я., Стыгар В. М. Актуальные проблемы биологии сине-зеленых водорослей. М., 1974.
8. Davis A. *Annls. Limnol.*, 18, 3, 263—292, 1982.
9. Hanazato T., Y. suno M. *Gap G. Limnol.*, 49, 1, 37—41, 1988.
10. Honey G. F. *N. Z. G. Mar. and Freshwater Res.*, 21, 3, 457—475, 1987.
11. Lumpert W. *N. Z. G. Mar. and Freshwater Res.*, 21, 3, 483—491, 1987.
12. Rhee G.-Y., Gistham I. J. *J. Phys. A.*, 16, 496—499, 1980.
13. Schindler D. W. *Science*, 191, 260—262, 1977.
14. Smith V. H. *Science*, 221, 669—671, 1983.

Поступило 25.III 1991 г.

Биолог. журн. Армения, № 1 (44), 1991

УДК 639.371—13

РОСТ И ПОТРЕБНОСТЬ В ВОДЕ СЕГОЛЕТКОВ СЕВАНСКОЙ ФОРЕЛИ ГЕГАРКУНИ (*SALMO ISCHCHAN GEGARKUNI* К.) И РУЧЬЕВОЙ ФОРЕЛИ (*SALMO FARIO* L.) В ЗАВОДСКИХ УСЛОВИЯХ

Э. А. ТИГРАНЯН, Л. А. АЛЕКСАНИЯН, Х. А. ЛБОЯН

ПНО «Армриба», Алазское форелевое хозяйство, Ереван

На основании результатов изучения роста и потребления кислорода при выращивании молоди севанской и ручьевой форели в заводских условиях с применением стандартных гранулированных кормов предлагаются модели роста, рассчитана потребность в воде в зависимости от массы рыбы и температуры воды.

Աստիճանագրվել է զեղարդուհու և կարմրախառնի ետլիամյա մանրածկան աճի ու թթվածնի պահանջումը զործարանային բուծման պայմաններում: Առաջարկվում է աճի և շնչառական էյուրեթաֆոսֆատների պարզ մաթեմատիկական մոդել:

Առաջարկված աղյուցների հիման վրա հաշվարկվել է տարբեր թաշի մանրածկանը պահանջվող ջրի քանակությունը շերմային պայմանների նեո կապակցված:

Growth and oxygen demand of the under-yearlings of sevani gegarkuni and Armentian brook trout in the hatchery were studied. The mathematical model of growth and respiratory metabolism are presented. Water requirement for various temperature under artificial propagation has calculated.

Форель севанская гегаркуни—форель ручьевая—искусственное воспроизводство.

Для решения задачи сохранения и восстановления популяции севанских форелей в условиях продолжающегося сокращения ее численности важное значение имеет повышение эффективности искусственного воспроизводства, в частности, выращивание и выпуск жизнестойкой поклатной модели. Значительный интерес представляет внедрение севанских и ручьевой форели в товарное производство.

Вопросы искусственного воспроизводства севанских форелей изучены недостаточно [4, 15, 16], а к заводскому выращиванию молоди ручьевой форели мы обратились впервые.

Сокращения: УРВ—удельный расход воды.