

УДК 551.464.1

ГИДРОХИМИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ФОРМИРОВАНИЯ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ В МОРСКИХ ВОДАХ

М. В. Федосов, Н. В. Азова, И. А. Ермаченко (ВНИРО)

Химическая основа биологических процессов в океанических и морских водах служит предпосылкой и определяет размеры и пределы возможного воспроизводства органического вещества в этих водах.

Динамический баланс органического вещества в океане — его поступление с суши, образование в самом водоеме, распределение в нем и убыль — представляет интерес при изучении органических ресурсов гидросферы.

Трофические связи морских организмов, основная предпосылка всего живого, начинаются с поступления органического вещества с суши и первичного образования органического вещества в трофическом слое океана.

Новообразование органического вещества из минеральных соединений в океане в процессе фотосинтеза возможно лишь при постоянном пополнении химического состава гидросферы, который постоянно претерпевает убыль в основном в процессе образования осадочных отложений и в некоторой степени за счет выноса с океанической поверхности на сушу с аэрозолями. Кроме того, соединения азота и углерода, которые образуются в процессе биохимической минерализации органического вещества в море, уходят в атмосферу, тем самым также участвуя в процессе расхода этих элементов в гидросфере.

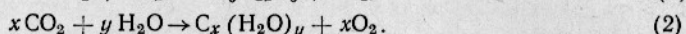
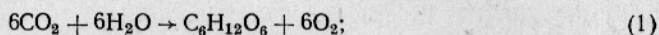
Таким образом, новообразование первичного органического вещества — первичная продукция — в фотическом слое океана и морей возможно при постоянном пополнении этого слоя минеральными биогенными элементами.

С другой стороны, формирование промысловых ресурсов водоема и их распределение в значительной мере зависят и обусловлены интенсивностью воспроизводства первичного органического вещества в различных районах океана.

Почти все промысловые организмы, как известно, являются гетеротрофами. Для существования им необходимо готовое органическое вещество. Производителями органического вещества в море являются фитопланктон и хемосинтезирующие бактерии. Но хемосинтез в водоеме следует рассматривать в основном как вторичный процесс, при котором

используется энергия органического вещества, образованного при фотосинтезе. Таким образом, основным источником органического вещества в водоемах служит фотосинтез фитопланктона. В процессе фотосинтеза фитопланктон, используя минеральные соли и углекислоту, образует новое органическое вещество. Между количеством новообразованного органического вещества — первичной продукцией — и рыбохозяйственной продуктивностью водоема существует прямая зависимость. Поэтому знание и умение определить величину первичной продукции имеет большое значение для выявления хозяйственной ценности водоема.

Известно, что процесс фотосинтеза выражается следующими суммарными уравнениями:



Первым стойким органическим соединением, образующимся в результате фотосинтеза, принято считать глюкозу (1) или какой-нибудь углевод (2).

Величину первичной продукции можно, таким образом, определить по приросту самого органического вещества, по количеству ассимилированного углерода, по количеству выделенного кислорода.

Непосредственное измерение прироста новообразованного органического вещества в фотическом слое водоема при экспедиционных исследованиях практически не осуществимо.

Измерение количества ассимилированного углерода в процессе фотосинтеза осуществляется методом с применением радиоактивного изотопа углерода C^{14} . Однако полученные этим методом результаты в известной мере искажены искусственными условиями эксперимента. Вероятно, в таких условиях фотосинтетическая жизнедеятельность фитопланктона значительно снижается по сравнению с интенсивностью этого процесса в природных условиях моря.

В то же время исследователями морей и океанов собран громадный гидрохимический материал по содержанию в фотическом слое морской и океанической воды растворенного кислорода. Эти данные все время пополняются, поэтому мы считаем необходимым вновь обратиться к кислородному методу, исследовать его возможности, уточнить его.

Количество растворенного в воде кислорода обусловлено физическими и биологическими факторами.

При отсутствии фотосинтеза между кислородом, растворенным в воде, и кислородом атмосферы наступает динамическое равновесие, и насыщение кислорода в воде морей и океана не превышает 100%. Пересыщение воды кислородом свыше 100% всегда является результатом фотосинтетической деятельности фитопланктона. Исключением иногда является пересыщение воды кислородом ранней весной, которое происходит за счет изменения соотношения скоростей двух физических процессов. Быстрый весенний прогрев поверхностного слоя воды приводит к уменьшению растворимости кислорода в фотическом слое. Создающийся в связи с этим избыток кислорода не успевает в процессе эвазии выделяться в атмосферу, что приводит к некоторому пересыщению воды кислородом.

По фотосинтетическому пересыщению воды кислородом, учитывая возможность пересыщения за счет физических факторов и вводя соответствующие поправки, можно определить момент наступления и окончания активного фотосинтеза, т. е. вегетационный период, а также толщину фотосинтетического слоя. В последнем случае необходимо иметь в виду явление размыва нижней границы слоя за счет опускания

пересыщенных слоев морской воды ниже той глубины, где по световым условиям практически еще возможен фотосинтез.

Между количеством выделившегося в результате фотосинтеза кислорода и количеством образовавшегося органического вещества существует прямая зависимость. На основании такой зависимости по наблюдениям за изменением содержания кислорода в свободной воде водоемов мы имеем возможность определить прирост органического вещества фитопланктона — первичную продукцию, что, как известно, и используется многими исследователями.

За единицу времени при исследовании интенсивности фотосинтетического образования органического вещества в фотическом слое морских водоемов принимают сутки.

За сутки процесс фотосинтетического новообразования органического вещества проходит через свой минимум и максимум интенсивности. С начала светлого времени суток фотосинтетический процесс усиливается. Позднее, обычно в послеполуденные часы, процесс затухает и с наступлением темного времени суток прекращается.

В толще фотического слоя моря в течение суток происходит увеличение содержания кислорода за счет фотосинтеза и одновременно потребление его в процессе жизнедеятельности фитопланктона, зооорганизмов и бактерий.

Если интенсивность новообразования органического вещества превышает суточное потребление в процессе жизнедеятельности всех микро- и макроорганизмов, находящихся в фотическом слое моря, создается суточный прирост органического вещества. Такой прирост называется чистой продукцией.

Сумма суточных избытков фотосинтетически поступающего в морскую воду кислорода и соответственно новообразующегося органического вещества образует недельный, месячный или сезонный, годовой «урожай».

При определении интенсивности образования нового органического вещества в процессе фотосинтеза различают также истинную или «валовую» величину первичной продукции — общее количество образованного за определенный период времени органического вещества. Численно она равна сумме чистой продукции кислорода и его биохимического потребления и соответствует суммарному количеству органического вещества, синтезируемого фитопланктоном. Именно определение величины валовой продукции и ставили своей задачей многие исследователи.

По существу же при исследовании первичной кормности, первичной продукции морей и океанов реальное, вполне конкретное значение приобретает только величина эффективной продукции. Эффективная продукция — это та часть органического вещества валовой продукции, которая используется в пищу гетеротрофными организмами. Она меньше валовой продукции кислорода на то его количество, которое потреблено в процессе жизнедеятельности самим фитопланктоном.

Эффективную продукцию нельзя определить непосредственно в море, так как практически невозможно отделить количество кислорода, идущее на дыхание фитопланктона, от общего биохимического потребления кислорода в водной толще. Поэтому, выбрав величину эффективной продукции за основную количественную характеристику при исследовании первичной продуктивности морских водоемов, целесообразно выявить количественные связи ее с наиболее легко наблюдаемой и просто определяемой величиной. Анализ суточного хода содержания кислорода непосредственно в море показал, что легче всего и точнее определяется максимальный прирост кислорода в воде за данные сутки $\Delta O_2_{\text{макс}}$, ко-

торый и будет в дальнейшем служить исходной величиной для определения эффективной продукции. Таким образом, наша задача состоит в определении соотношения между $\Delta O_2_{\text{макс}}$ и эффективной продукцией. Для того чтобы соотношение было более достоверным, надо уметь точно определить величину $\Delta O_2_{\text{макс}}$, валовую продукцию, эффективную продукцию и чистую. Для этого проведем более подробный анализ суточного хода фотосинтетического процесса, основываясь на наблюдаемых величинах содержания кислорода в морской воде.

Начнем с установления параметров фотосинтеза за сутки в различных условиях.

Во время вегетационного периода самый короткий день — в экваториальной части океана и равен двенадцати часам, а самый длинный день наблюдается за полярным кругом и равен двадцати четырем часам. Однако фотосинтетический день короче. Это связано с тем, что при положении солнца ниже $9-10^\circ$ над горизонтом проникновение солнечной радиации в водную толщу фотического слоя практически не может поддерживать эффективную интенсивность фотосинтеза. В таких условиях если и возможен фотосинтез, то его интенсивность не превышает величину окисления органического вещества самим фитопланктоном и практически нового количества растительного органического вещества в морской воде не образуется. В связи с этим начало фотосинтетической деятельности фитопланктона мы наблюдаем, как правило, некоторое время спустя после восхода солнца. Проведенные нами расчеты показали, что самый короткий день, когда проходит эффективный фотосинтез, не может быть меньше 10 ч.

Максимальный прирост кислорода происходит обычно после полудня, когда фотосинтез достигает наибольшей интенсивности. Отношение времени от минимума до максимума суточного содержания кислорода к продолжительности дня (K) равно в среднем 0,7 (Бруевич, 1936). Но могут быть определенные условия, при которых максимум содержания кислорода падает на начало или конец дня. Тогда коэффициент K будет соответственно равен 0,2 или 1,0. Однако такие явления наблюдаются крайне редко.

Интенсивность потребления кислорода С. В. Бруевич (1936) принимал постоянной в течение всех суток.

Г. Г. Винберг (1960) считает, что хотя потребление кислорода ночью и днем неодинаково, возникающая по этой причине погрешность вряд ли может быть велика.

М. В. Федосов и З. Н. Михайловская (1952) нашли, что часовое потребление кислорода днем на 15% меньше ночного.

Учитывая все ранее сказанное, можно графически проанализировать изменение количества выделенного в результате фотосинтеза кислорода в течение суток при самом коротком и самом длинном фотосинтетическом дне для различных значений K и различных величин чистых и эффективных продукций (рис. 1, 2).

Построение графиков проводилось следующим образом.

По оси абсцисс откладывается время, на оси ординат — количество кислорода в *мл/л*.

AB ; AC ; AD — время от минимума до максимума кислорода соответственно для K равно 0,3; 0,7 или 0,9.

AE — продолжительность дня; AF — продолжительность суток; EF — продолжительность ночи.

Предположим, что кислород не потребляется, а только продуцируется. Тогда прямая $AK_1P_1R_1$ отражает изменение содержания выделившегося

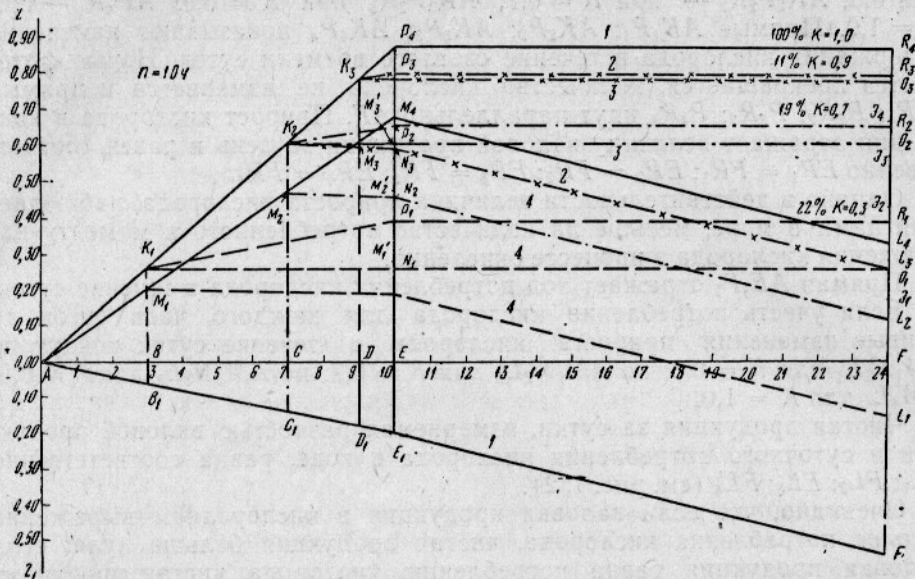


Рис. 1. Изменение интенсивности фотосинтеза и потребления кислорода в течение самого короткого фотосинтетического дня:
 1 — $K = 1,0$; 2 — $K = 0,9$; 3 — $K = 0,7$; 4 — $K = 0,3$.

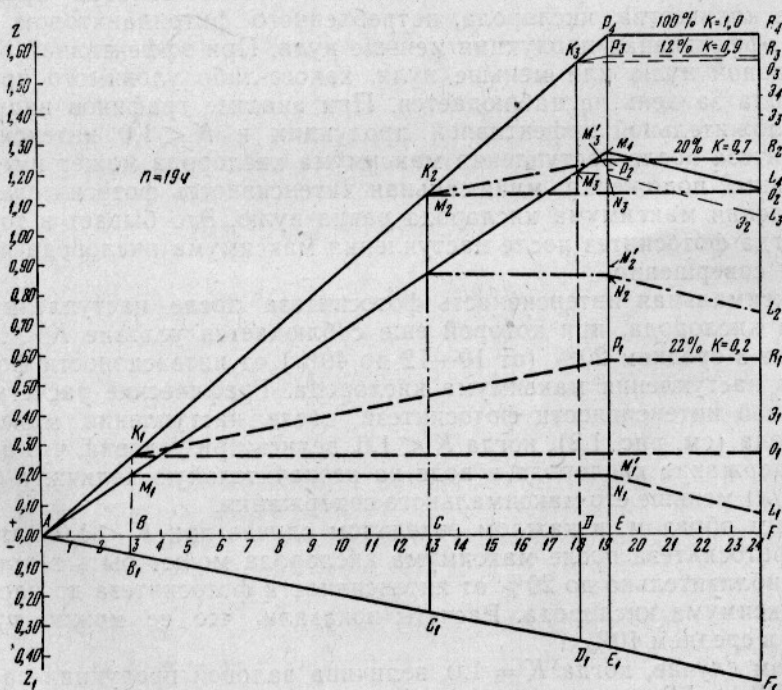


Рис. 2. Изменение интенсивности фотосинтеза и потребления кислорода в течение самого длинного фотосинтетического дня:
 1 — $K = 1,0$; 2 — $K = 0,9$; 3 — $K = 0,7$; 4 — $K = 0,2$.

гося в результате фотосинтеза кислорода в течение суток при $K = 0,2$ или $0,3$; $AK_2P_2R_2$ — при $K = 0,7$; $AK_3P_3R_3$ при $K = 0,9$; AP_4R_4 — при $K = 1,0$. Прямые AK_1P_1 ; AK_2P_2 ; AK_3P_3 ; AK_4P_4 показывают изменение содержания кислорода в течение светлого времени суток. Ночью фотосинтез прекращается, количество кислорода не изменяется и прямые P_1R_1 ; P_2R_2 ; P_3R_3 ; P_4R_4 идут параллельно AF . Прирост кислорода в конце дня отражает величину валовой продукции за день и равен соответственно $EP_1 = FR_1$; $EP_2 = FR_2$; $EP_3 = FR_3$; $EP_4 = FR_4$.

Однако в действительности величина прироста кислорода, наблюдаемая нами в море, меньше на количество потребленного к моменту наблюдения кислорода в процессе окисления.

Прямая AE_1F_1 отражает ход потребления кислорода в течение суток.

Если учесть потребление кислорода для каждого часа суток, то кривые изменения прироста кислорода в течение суток пойдут по $AM_1N_1L_1$ для $K = 0,3$; по $AM_2N_2L_2$ для $K = 0,7$; по $AM_3N_3L_3$ для $K = 0,9$; AM_4L_4 для $K = 1,0$.

Чистая продукция за сутки, измеряемая разностью валовой продукции и суточного потребления кислорода в воде, равна соответственно FL_1 ; FL_2 ; FL_3 ; FL_4 (см. рис. 1, 2).

Очевидно, что если валовая продукция в кислородном выражении больше потребления кислорода, чистая продукция больше нуля; если валовая продукция равна потреблению кислорода, чистая продукция равна нулю. Если валовая продукция меньше общего потребления кислорода в воде, но больше количества кислорода, пошедшего на потребление фитопланктоном, чистая продукция меньше нуля, но эффективная продукция будет положительной величиной; если валовая продукция меньше количества кислорода, потребленного фитопланктоном, то чистая и эффективная продукция меньше нуля. При эффективной продукции, равной нулю или меньше нуля, какого-либо уловимого прироста кислорода за день не наблюдается. При анализе графиков видно, что при положительной эффективной продукции и $K < 1,0$ интенсивность фотосинтеза после наступления максимума кислорода может иметь два предельных положения: минимальная интенсивность фотосинтеза после наступления максимума кислорода равна нулю. Это бывает в том случае, когда фотосинтез после наступления максимума кислорода прекращается совершенно.

Максимальная интенсивность фотосинтеза после наступления максимума кислорода, при которой еще соблюдается условие $K < 1,0$, составляет в среднем 20% (от 10—12 до 40%) от интенсивности фотосинтеза до наступления максимума кислорода. Графические расчеты максимальной интенсивности фотосинтеза после наступления максимума кислорода (см. рис. 1, 2), когда $K < 1,0$, велись при условии, что в конце дня содержание кислорода в воде на незначительную величину (брали $0,01$ *мл/л*) меньше его максимального содержания.

Таким образом, в каждом отдельном случае при $K < 1,0$ интенсивность фотосинтеза после максимума кислорода может быть в пределах от 0 приблизительно до 20% от интенсивности фотосинтеза до наступления максимума кислорода. Расчеты показали, что ее можно принять равной в среднем 10%.

В том случае, когда $K = 1,0$, величина валовой продукции за сутки равна $EP_4 = FR_4$ (см. рис. 1, 2).

$$P_{O_2} = \Delta O_2_{\text{макс}} + \Delta O_2^{\text{дн}},$$

где $\Delta O_2^{\text{дн}}$ — потребление кислорода за день.

Если ΔO_2^H — потребление кислорода за ночь и $\frac{\Delta O_2^H}{24-n}$ — потребление кислорода ночью за час, где n — продолжительность дня, то, так как потребление кислорода за час днем на 15% меньше часового потребления ночью, т. е. составляет 85% от ночного, потребление кислорода в час днем $\frac{\Delta O_2^H}{24-n} = 0,85$ и потребление кислорода за день $\Delta O_2^{2H} = 0,85 \Delta O_2^H \frac{n}{24-n}$.

$$P_{O_2} = \Delta O_{2 \text{ макс}} + 0,85 \Delta O_2^H \frac{n}{24-n}. \quad (3)^*$$

Если $K < 1,0$, то валовая продукция за день равна сумме продукции от наступления минимума до наступления максимума кислорода и от наступления максимума кислорода до конца дня:

$$P_{O_2} = P_{O_2 \text{ до макс}} + P_{O_2 \text{ после макс}}.$$

Валовая продукция до наступления максимума кислорода равна сумме $\Delta O_{2 \text{ макс}}$ и потребления кислорода до его максимума. Потребление кислорода до его максимального содержания в воде равно производству потребления кислорода днем за час $\left(0,85 \frac{\Delta O_2^H}{24-n}\right)$ на время от минимума до максимума (y)

$$\Delta O_{2 \text{ до макс}} = 0,85 \frac{\Delta O_2^H}{24-n} y,$$

а так как

$$\frac{y}{n} = K; y = Kn, \text{ то}$$

$$\Delta O_{2 \text{ до макс}} = 0,85 K \Delta O_2^H \frac{n}{24-n};$$

$$P_{O_2 \text{ до макс}} = \Delta O_{2 \text{ макс}} + K \cdot 0,85 \Delta O_2^H \frac{n}{24-n}; \quad (4)$$

$$P_{O_2 \text{ до макс/ч}} = \frac{\Delta O_{2 \text{ макс}} + K \cdot 0,85 \Delta O_2^H \frac{n}{24-n}}{y} = \frac{\Delta O_{2 \text{ макс}} + K \cdot 0,85 \Delta O_2^H \frac{n}{24-n}}{Kn}.$$

Интенсивность продуцирования органического вещества и выделение кислорода после максимума суточного содержания кислорода составляет 10% от интенсивности продуцирования органического вещества за время до максимума кислорода. Тогда

$$P_{O_2 \text{ после макс/ч}} = 0,10 \frac{\Delta O_{2 \text{ макс}} + 0,85 K \Delta O_2^H \frac{n}{24-n}}{Kn},$$

* Наблюдается простое совпадение с формулой С. В. Бруевича. Коэффициент 0,85 в формуле С. В. Бруевича отражает различную интенсивность фотосинтеза в течение дня при $K = 0,7$; у нас коэффициент 0,85 введен в связи с тем, что интенсивность БПК днем на 15% меньше, чем ночью, и $K = 1,0$.

продукция от максимума кислорода до конца дня равна:

$$P_{O_2 \text{ после макс}} = 0,10 \frac{\Delta O_{2 \text{ макс}} + 0,85 K \Delta O_2^H \frac{n}{24-n}}{Kn} (n - Kn) =$$

$$= 0,10 \frac{1-K}{K} \left(\Delta O_{2 \text{ макс}} + 0,85 K \Delta O_2^H \frac{n}{24-n} \right). \quad (5)$$

Общая валовая продукция за сутки равна:

$$P_{O_2} = \left(\Delta O_{2 \text{ макс}} + 0,85 K \Delta O_2^H \frac{n}{24-n} \right) + \left(\Delta O_{2 \text{ макс}} + \right.$$

$$\left. + 0,85 K \Delta O_2^H \frac{n}{24-n} \right) 0,10 \frac{1-K}{K} = \left(1 + 0,10 \frac{1-K}{K} \right) \left(\Delta O_{2 \text{ макс}} + \right.$$

$$\left. + 0,85 K \Delta O_2^H \frac{n}{24-n} \right). \quad (6)$$

Однако надо помнить, что валовая величина первичной продукции нужна нам в основном для того, чтобы разобраться в количественных соотношениях между различными видами фотосинтетической продукции, правильно определить величину эффективной продукции.

Дыхание, потребление кислорода самим фитопланктоном в среднем принимаем равным 40% общего потребления кислорода (Федосов, Михайловская, 1952; Винберг, 1960). Тогда эффективная продукция равна:

$$P_{\text{эфф}} = P_{O_2} - 0,40 \text{ БПК.}$$

Для определения соотношения между эффективной продукцией и $\Delta O_{2 \text{ макс}}$ были подвергнуты анализу фактические гидрохимические данные суточных станций. В результате было получено, что эффективная продукция составила $1,1 \Delta O_{2 \text{ макс}}$ (1,1 взято как среднее из ряда чисел от 0,9 до 1,8).

При определении $\Delta O_{2 \text{ макс}}$ за определенные сутки надо иметь в виду, что эта величина никогда не может быть меньше суммы суточной чистой продукции [$\Delta O_2(24n)$] и величины потребления кислорода за ночь (ΔO_2^H) (см. рис. 1, 2).

Она может быть равна этой сумме ($K = 1,0$) или больше этой суммы ($K < 1$).

При расчете $\Delta O_{2 \text{ макс}}$ следует учитывать изменение температуры и солености во время измерений (Федосов, Ермаченко, 1961) и вертикальное перемешивание.

Влияние изменения температуры и солености на величину $\Delta O_{2 \text{ макс}}$ можно исключить, если при расчете брать только количество кислорода, которое образовалось при фотосинтезе ($O_2 - O_2'$), где O_2 — наблюдаемое содержание кислорода в море, а O_2' — количество кислорода в мл/л, соответствующее 100% его насыщения. Тогда $\Delta O_{2 \text{ макс}} =$

$$= (O_2 - O_2')_{\text{макс}} - (O_2 - O_2')_{\text{мин.}}$$

Если расчет $\Delta O_{2 \text{ макс}}$ вести по средневзвешенным величинам ($O_2 - O_2'$) для всего фотического слоя, то удастся сгладить влияние вертикального перемешивания и это дает возможность использовать данные по изменению содержания кислорода на стандартных горизонтах, а не на изопикнических поверхностях, как предлагал В. И. Иваненков (1961). Нижней границей фотического слоя следует считать глубину, где $O_2 - O_2' = 0$.

Однако при расчете эффективной продукции по наблюдениям на эпизодических станциях большая часть наблюдений не может быть использована.

Для использования большего количества данных В. В. Волковинский и М. В. Федосов (1964) предложили привлекать для оценки продуктивности района данные по пересыщению кислородом фотического слоя воды под квадратным метром.

Принимая год за период времени, в течение которого завершается полный цикл фотосинтетического новообразования органического вещества, и построив график пересыщения кислородом в течение года, мы сможем определить, какие процессы преобладают в водоеме в различные сезоны.

Мы считаем, что в результате более подробного анализа в дальнейшем мы сможем производить и количественные определения первичной продукции по изменению пересыщения кислородом под квадратным метром водной поверхности в течение года.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Характеризуя интенсивность образования органического вещества фитопланктоном, мы считаем наиболее целесообразным определять величину эффективной продукции, так как только эта величина может дать нам представление о количестве корма для тетеротрофных организмов.

$$P_{\text{эфф}} = 1,1 \Delta O_2_{\text{макс}}$$

При определении $\Delta O_2_{\text{макс}}$ в основу расчета следует брать:

- а) только то количество кислорода, которое выделилось в результате фотосинтеза, равное разности между наблюдаемым количеством кислорода в воде (в *мл/л*) и его 100%-ным насыщением при определенных условиях в *мл/л* (стандартные таблицы Труздейля);
- б) средневзвешенные величины выделившегося в результате фотосинтеза кислорода для фотического слоя;
- в) средние величины для исследуемого района максимальных и минимальных суточных пересыщений кислородом морской воды.

ЛИТЕРАТУРА

- Бруевич С. В. Определение продукции органического вещества в море. Сб. «Академику Вернадскому к 50-летию научной деятельности». Изд-во АН СССР, 1936.
- Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. Изд-во АН СССР, 1960.
- Волковинский В. В., Федосов М. В. Условия формирования первичной продуктивности в антарктических водах. Сб. «Океанологические исследования» № 13. Изд-во АН СССР, 1964.
- Иваненков В. И. Первичная продукция Берингова моря. Труды института океанологии. Т. 51, Изд-во АН СССР, 1961.
- Федосов М. В., Михайловская З. Н. Некоторые детали кислородного метода определения продукции органического вещества в водоемах. Доклады ВНИРО. Вып. 1. Пищепромиздат, 1952.
- Федосов М. В., Ермаченко И. А. Интенсивность образования и распада органического вещества в северных морях. Сб. «Первичная продукция морей и внутренних вод». Изд. Министерства образования БССР, 1961.