

УДК 551.464.7 : 581.526.325 (269.43)

**ЭФФЕКТИВНОСТЬ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ БИОГЕННЫХ
ЭЛЕМЕНТОВ (АЗОТА И ФОСФОРА)
ФИТОПЛАНКТНОМ В МОРЕ СКОТИЯ****Н. В. Аржанова**

Эффективность использования биогенных элементов фитопланктоном зависит от скорости их оборачиваемости, которая в свою очередь определяется продолжительностью вегетационного периода и скоростью регенерации биогенных элементов и от глубины, на которой осуществляется эта регенерация.

Регенерация биогенных элементов — один из факторов, обеспечивающих фитопланктон питательными солями. Пополнение биогенных элементов в верхнем слое воды океана происходит за счет окисления главным образом нестойкой части органического вещества, которая составляет в среднем 70—80% от общего его содержания (Скопинцев, 1947). Меньшая часть органического вещества планктона — его стойкие соединения — распадается с очень малыми скоростями. Изложенное ниже будет касаться лишь нестойкой части органического вещества.

Скорость распада органического вещества отмершего планктона зависит от его качественного состава, а также от температуры среды, в которой происходит окисление. На базе экспериментальных данных Скопинцевым (1947) рассчитаны константы скоростей окисления азотсодержащей и фосфорсодержащей частей органического вещества планктона, а на основании этих величин — время, в течение которого регенерирует 90% азота при температурах 2, 12 и 22°С и 90% фосфора при температуре в среднем 17°С (табл. 1) (Скопинцев, 1947; Максимова, 1972).

Опираясь на работы Б. А. Скопинцева, М. П. Максимова (1972) вывела формулу, по которой на основе уже имеющихся данных о продолжительности окисления 90% нестойкого органического вещества τ_t при определенной температуре t (см. табл. 1) можно рассчитать время регенерации 90% азота или фосфора τ_{tx} при существующей в море температуре t_x .

$$\lg \tau_{tx} = \lg \tau_t - \lg \gamma \left(\frac{t_x - t}{10} \right), \quad (1)$$

где γ — температурный коэффициент реакции, показывающий во сколько раз увеличивается скорость реакции при повышении температуры на 10°, равен 2,2.

На основе этой формулы нами рассчитано время окисления 90% нестойкого органического вещества отмершего планктона для всего диапазона температур, характеризующих водную толщу моря Скотия — от +8 до -1,8°С (табл. 2).

Таблица 1

**Константы и время регенерации 90% азота и фосфора
нестойкого органического вещества планктона**

Показатели	Температура опыта, °С	Смешанный планктон	Диатомей
<i>Азот</i>			
Константа	25	0,044	0,056
Срок регенерации, сутки	22	23	18
	12	51	40
	2	112	88
<i>Фосфор</i>			
Константа	25*	0,11	0,13
Срок регенерации, сутки	17	16	14

* Приведены к температуре 25°С (Максимова, 1972).

Таблица 2

**Продолжительность регенерации 90% азот- и фосфорсодержащей
части органического вещества планктона**

Температура воды, °С	90% азота		90% фосфора		Температура воды, °С	90% азота		90% фосфора	
	K-0,044	K-0,056	K-0,11	K-0,13		K-0,044	K-0,056	K-0,11	K-0,13
+8,0	70	55	32	28	+1,0	121	95	56	49
+7,0	76	59	35	21	+0,5	126	99	59	51
+6,0	82	64	38	33	0,0	131	103	61	53
+5,0	88	69	41	36	-0,5	136	107	64	56
+4,0	96	75	44	39	-1,0	142	111	66	58
+3,0	104	81	48	42	-1,5	148	116	69	60
+2,0	112	88	52	46	-1,8	151	119	70	61

Константа фосфатофикации (приведенная к стандартной температуре) вдвое выше константы аммонификации (Максимова, 1972), что определяет вдвое большую скорость регенерации фосфора по сравнению с азотом. Это объясняется тем, что азот более прочно входит в состав органического вещества, чем фосфор.

В связи с низкими температурами воды скорость регенерации как азота, так и фосфора в море Скотия невелика: от 2,5 до 4,3 мес. для азота и от 1 до 2 мес. для фосфора (рис. 1, а, б). Зимой из-за охлаждения воды интенсивность окислительных процессов становится еще меньше: азота — от 3 до 5, а фосфора — от 1,5 до 2,3 мес. (рис. 1, в, г).

Скорость регенерации биогенных элементов в море Скотия уменьшается с севера, северо-запада на юг, юго-восток параллельно с понижением температуры воды. Быстрее всего регенерация биогенных элементов происходит в северо-западной части моря Скотия севернее зоны Антарктической конвергенции, которая занята относительно теплыми субантарктическими водами (табл. 3, см. рис. 1), медленнее всего — на юге, куда поступают холодные воды моря Уэдделла и где продолжительность регенерации биогенных элементов увеличивается по сравнению с северо-западной частью почти в два раза. Северная, центральная и восточная части моря, где располагаются воды Циркумполярного течения, занимают промежуточное положение.

В тех районах моря Скотия, где наблюдается увеличение времени регенерации биогенных элементов, происходит сокращение вегетаци-

Продолжительность регенерации азота и фосфора в море Скотия

Области	Температура воды 0°С (средняя для гомотермии)	Продолжительность регенерации, мес.	
		азота	фосфора
Субантарктические воды (северо-западная часть моря)	5,8—7,8	2,5—3,0	1,0—1,5
	2,4—5,6	3,0—4,0	около 1,5
Воды Циркумполярного течения (центральная, северная и восточная части моря)	1,2—4,9	3,0—4,0	1,5—1,8
	от —1,0 до +2,0	4,0—4,6	1,5—2,2
Воды моря Уэдделла (южная часть моря)	0—1,5	4,0—4,3	1,8—2,0
	от —1,8 до —1,0	около 5	2,2—2,3

Примечание. Числитель — для лета, знаменатель — для зимы.

онного периода. Сроки вегетационного периода зависят от многих факторов в первую очередь от условий освещенности (продолжительность светлого времени суток, степень облачности и т. д.), характеризующихся

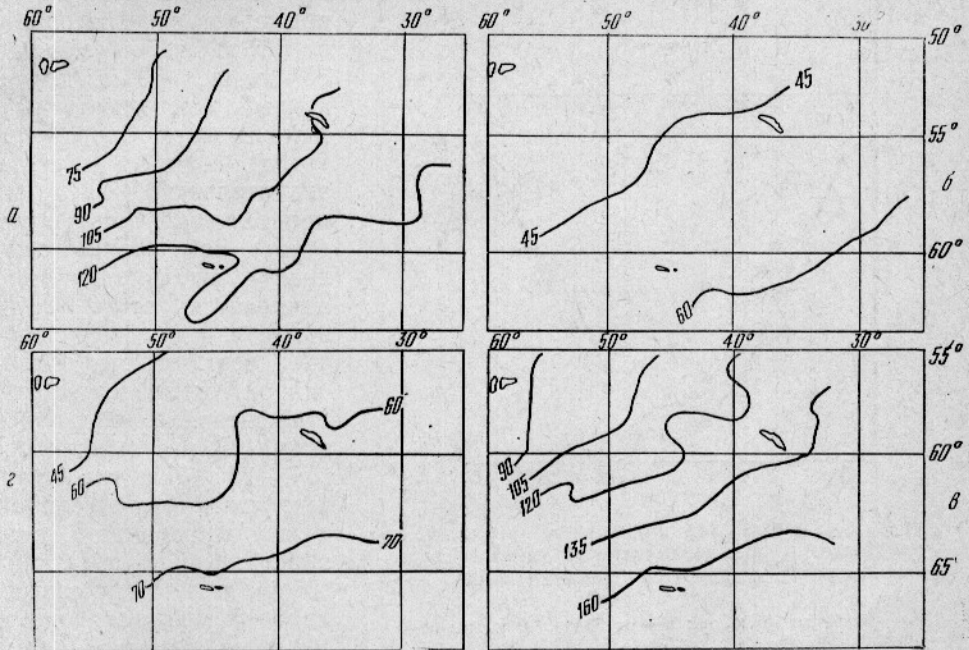


Рис. 1. Продолжительность регенерации биогенных элементов в море Скотия (в сутках) летом (а — азот, б — фосфор) и зимой (в — азот, г — фосфор).

величиной солнечной радиации, а также от степени распространения ледового покрова.

Фотосинтез не может идти при интенсивности солнечной радиации менее $0,13-0,18$ кал/(см²·ч) (Харвей, 1948; Моисеев, 1969). Оптимальные же условия развития фитопланктона составляют $2-8,5$ кал/(см²·ч) солнечной радиации (Харвей, 1948; Очаковский, Копелевич, Войтов, 1970). Приняв за исходную наибольшую оптимальную величину солнечной радиации [$8,5$ кал/(см²·ч)], а также считая,

что продолжительность светлого времени суток, при которой может идти продуктивный фотосинтез, не менее 12 ч, мы на основе анализа годового хода величины солнечной радиации и продолжительности светлого времени суток попытались определить продолжительность периода, наиболее благоприятного для продуктивного фотосинтеза (рис. 2).

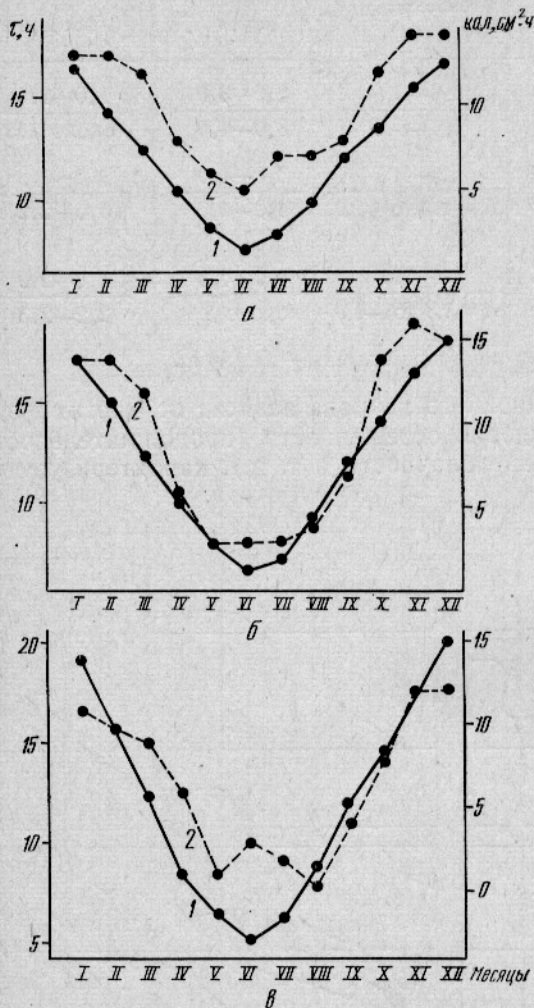


Рис. 2. Головой ход интенсивности солнечной радиации и продолжительности светлого времени суток по широтным зонам в море Скоттия в районах:

а — от 50 до 55° ю. ш.; б — от 55 до 60° ю. ш.; в — южнее 60° ю. ш.; 1 — продолжительность светлого времени суток, ч; 2 — интенсивность солнечной радиации, кал/(см² · ч).

Условия освещенности в море Скоттия благоприятны в районе от 50 до 60° ю. ш. в течение 6 мес — с октября по март включительно, южнее 60° ю. ш. — с ноября по февраль (4 мес).

Как было отмечено выше, наличие ледового покрова — также один из ограничивающих факторов для развития фитопланктона. Северная граница максимального распространения ледового покрова проходит примерно по диагонали от 60° ю. ш., 60° з. д. до 55° ю. ш., 30° з. д.* и южный и юго-восточный районы моря Скоттия покрыты льдом в течение значительного времени, продолжительность которого по направлению к югу, юго-востоку увеличивается от 2—3 до 9 мес в году, что исключает возможность интенсивной жизнедеятельности фитопланктона в это время. В результате этого продолжительность вегетационного периода к югу от границы распространения льда до 60° ю. ш. сокращается до 3—5 мес, а южнее 60° ю. ш. — до 1—2 мес.

Итак, севернее границы распространения ледового покрова продолжительность вегетационного периода в среднем около полугода, южнее этой границы время вегетации сокращается до 5—1 мес. Полученные данные, в общем, достаточно хорошо согласуются с данными Харта (Hart, 1942) и Н. М. Ворониной (1971). Некоторые отклонения отмечены для района южнее 60° ю. ш., что, вероятно, можно объяснить тем, что авторами приведены данные не кон-

* Атлас Антарктики. Л.—М., ГУГК, 1966, т. I.

кретно для моря Скотия, а средние либо для всей Антарктики, либо для Атлантического ее сектора. В отдельные годы продолжительность вегетационного периода может несколько отличаться от приведенной в связи с климатическими и метеорологическими особенностями данного года.

По методу, примененному М. П. Максимовой, на основе продолжительности вегетационного периода и времени регенерации биогенных элементов рассчитаны коэффициенты их оборачиваемости. В море Скотия они уменьшаются с севера, северо-запада на юг, юго-восток

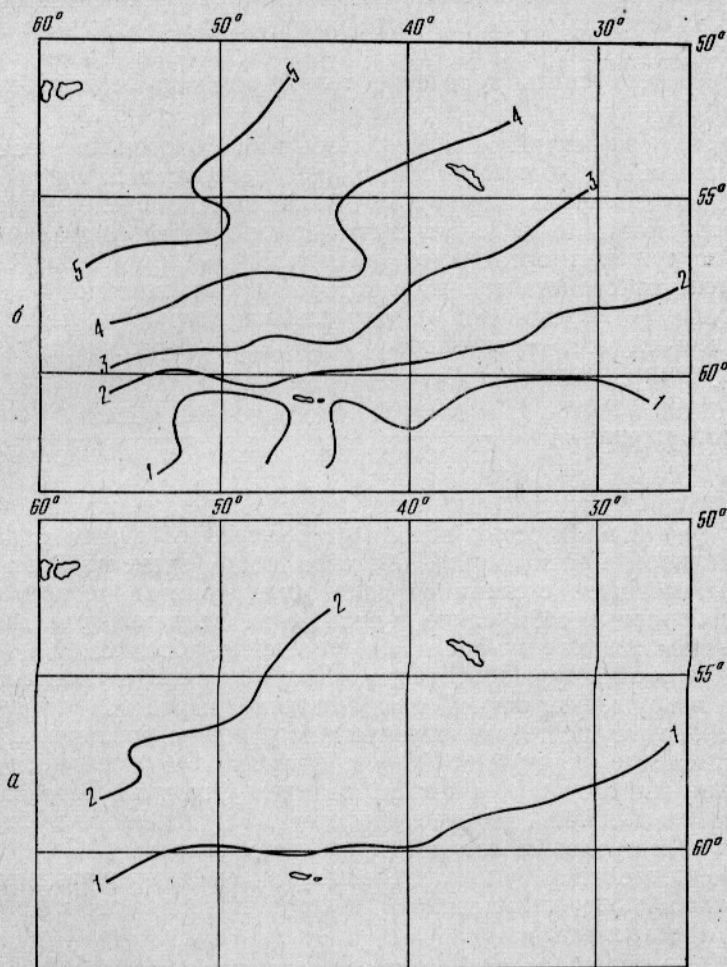


Рис. 3. Коэффициенты оборачиваемости биогенных элементов в море Скотия:

а — для азота; б — для фосфора.

наряду с уменьшением скорости регенерации биогенных элементов и укорочением вегетационного периода в том же направлении (рис. 3).

Южнее 60° ю. ш., в водах моря Уэдделла, коэффициенты оборачиваемости как для азота, так и для фосфора меньше единицы либо незначительно превышают ее. Это говорит о том, что значительная часть потребленных в процессе фотосинтеза биогенных элементов после отмирания фитопланктона или не успевает регенерировать в течение вегетационного периода, или регенерирует в самом конце его.

Наибольшие коэффициенты оборачиваемости биогенных элементов характерны для субантарктических вод в связи с самой быстрой регенерацией и относительно длинным вегетационным периодом: 2,1—2,5 для азота; 5,2—5,4 для фосфора. В пределах вод Циркумполярного течения, несмотря на значительное укорочение вегетационного периода в юго-восточной их части, коэффициент оборачиваемости азота и фосфора более единицы (1,2—1,9 для азота, 1,1—4,8 для фосфора).

Итак, даже при относительно маленькой скорости регенерации биогенных элементов и относительно коротком вегетационном периоде в море Скотия везде, кроме его южной части, биогенные элементы успевают регенерировать в течение вегетационного периода хотя бы один раз.

Для оценки эффективности использования биогенных элементов фитопланктоном необходимо учесть также, не опустятся ли распадающиеся частицы за время регенерации ниже слоя, в пределах которого биогенные элементы еще могут быть использованы фитопланктоном. Скорость погружения организмов (Wesenberg—Lund, 1900; Ostwald, 1903) зависит от свойств среды, в которой происходит погружение (в данном случае — морской воды) и от свойств погружающегося объекта (в данном случае — планктона). Оствальд выразил эту зависимость следующим образом:

$$\text{скорость погружения} = \frac{\text{остаточная масса}}{\text{сопротивление формы} + \text{внутреннее трение}}$$

Под остаточной массой подразумевается разница между плотностью планктона (ρ_1) и плотностью воды (ρ). Внутреннее трение характеризуется величиной молекулярной вязкости воды, зависящей от температуры и в меньшей степени от солености. Понятие «сопротивление формы» включает в себя такие пункты, как величина удельной или относительной поверхности объекта (отношение абсолютной поверхности тела к его объему), ориентация плоскости тела относительно направления погружения, форма тела, наличие выростов, щетинок, антенн и т. п., что существенно тормозит погружение организмов. Именно «сопротивление формы» исключает получение достоверных результатов расчетным способом с использованием формулы Штокса, справедливой лишь для тел сферической формы. Вычисленные таким образом скорости могут во много раз превышать реальные. Поэтому мы отдаем предпочтение результатам, полученным экспериментальным путем. К сожалению, таких данных мало и приводят их главным образом для пресных вод.

О. Г. Козлова (1964) дает довольно широкий диапазон изменения скорости опускания диатомового фитопланктона — от 0,5 до 20 м в сутки. Грим (Grim, 1939) приводит данные о скорости погружения диатомей в водах Боденского озера. Диатомовые водоросли моря Скотия (Мовчан, 1973; Канаева, 1969) обладают гораздо более сложной формой, чем диатомовые в эксперименте Грима. Поэтому мы сочли возможным отбросить единичные максимальные цифры из приведенных автором и получили среднюю скорость, равную 3 м/сут (0,5—5 м/сут). По данным Фритца (Fritz, 1935), для трех разных видов диатомовых она составила в среднем 4 м/сут (2,9—5,3 м/сут). Как видно, результаты довольно близки. Эксперимент проводился с мертвыми клетками в пресной воде при температуре 20° С.

В морской воде в связи с большей по сравнению с пресной водой плотностью и молекулярной вязкостью скорость опускания организ-

мов должна быть гораздо меньше. На основе формулы Оствальда мы попытались выразить отношение скоростей следующим образом:

$$\frac{v_{\text{п}}}{v_{\text{м}}} = \frac{(\rho_1 - \rho_{\text{п}}) \text{сопротивление формы } \mu_{\text{м}}}{\text{сопротивление формы } \mu_{\text{п}} (\rho_1 - \rho_{\text{м}})}, \quad (2)$$

где $v_{\text{п}}$, $v_{\text{м}}$ — скорости погружения организмов в пресной и морской воде, м/сут;

ρ_1 — плотность планктона, г/см³;

$\rho_{\text{п}}$, $\rho_{\text{м}}$ — плотности пресной и морской воды, г/см³;

$\mu_{\text{п}}$, $\mu_{\text{м}}$ — молекулярная вязкость пресной и морской воды.

Так как «сопротивление формы» определяется лишь свойствами самого погружающегося объекта и остается постоянным, отношение приобретает следующий вид:

$$\frac{v_{\text{п}}}{v_{\text{м}}} = \frac{\mu_{\text{м}}}{\mu_{\text{п}}} \cdot \frac{\rho_1 - \rho_{\text{п}}}{\rho_1 - \rho_{\text{м}}}, \quad (3)$$

т. е. скорость опускания отмершего планктона в пресной воде во столько раз больше, чем в морской, во сколько вязкость морской воды больше, а остаточная масса — меньше, чем в пресной.

Используя характеристики морской воды для условий, существующих в море Скотия (температура воды 1—7°С, соленость около 34‰), мы рассчитали, что скорость опускания диатомового фитопланктона, плотность которого 2,071 (Киселев, 1969), в море Скотия в среднем в 1,7 раза меньше, чем в условиях эксперимента (4 м/сут). Таким образом:

$$\frac{v_{\text{п}}}{v_{\text{м}}} = 1,7, \text{ или } v_{\text{м}} = \frac{v_{\text{п}}}{1,7} = \frac{4}{1,7} = 2,4 \text{ м/сут.}$$

На скорость погружения отмершего планктона влияет также динамика вод, в частности их вертикальное движение. Порядок величин, характеризующих скорости подъема вод, составляет в море Скотия для верхнего 100-метрового слоя 1—5·10⁻⁴, опускания — 1,8—6·10⁻⁴ см/сут. (Масленников, Гаврилов, 1971). Это может либо замедлить, либо ускорить погружение частиц соответственно на 0,08—0,4 м/сут. Следовательно, в зонах подъема вод скорость погружения планктонных организмов составляет 2,3—2,0 м/сут, в зонах опускания — 2,6—2,9 м/сут.

Ориентировочная глубина, на которую опускаются отмершие организмы за время регенерации 90% азота легкоокисляющегося органического вещества (если вести отсчет от поверхности моря), достигает 170—130, за время регенерации фосфора — 80—130 м (рис. 4). Это минимальная глубина, на которой завершается распад 90% легкоокисляющегося органического вещества. Так как распадающиеся частицы опускаются и из нижней части фотического слоя, в пределах которого происходит синтез органического вещества, можно считать, что наибольшая глубина завершения регенерации биогенных элементов ниже на толщину слоя фотосинтеза, что соответствует в среднем 50 м. Следовательно, завершение регенерации 90% фосфора в результате окисления нестойкой части органического вещества планктона в море Скотия осуществляется в слое воды в среднем от 80—130 до 130—180 м, азота — от 170—305 до 220—355 м.

Можно предположить, что распад органического вещества зоопланктона и других организмов будет происходить еще глубже, если принять во внимание, что скорость их опускания превышает таковую для фитопланктона. Мы основываемся на данных Гардинера (Gardiner, 1933), который отмечает, что анестезированные особи *Calanus*

finmarchicus, например, при длине тела 2 и 4 мм при температуре воды $18,5^{\circ}\text{C}$ и солености 35,01‰ опускаются на 25 см соответственно за 3 и 0,5 мин.

Учитывая, что фитопланктоном могут быть использованы биогенные элементы лишь в пределах верхнего гомогенного слоя, подверженного вертикальному перемешиванию, максимальная толщина которого в море Скотия 75 м, а на большей части — 50 м, можно констатировать, что регенерация значительной части фосфора и азота происходит вне зоны жизнедеятельности фитопланктона.

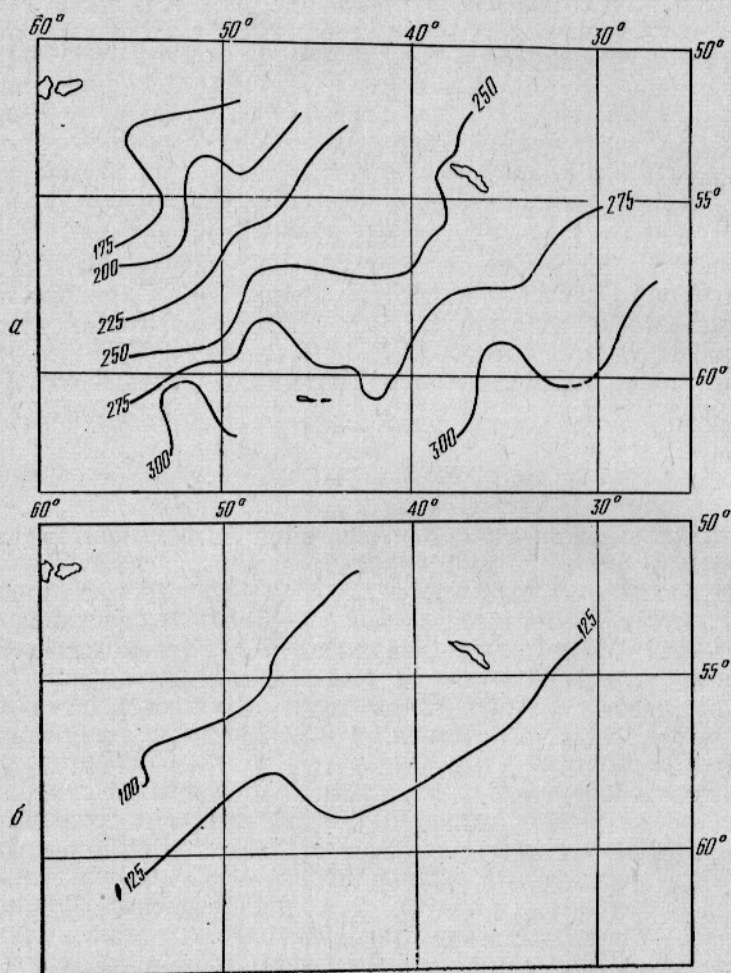


Рис. 4. Минимальная глубина (в м) завершения регенерации 90% биогенных элементов нестойкой части органического вещества планктона в море Скотия:

а — азота; б — фосфора.

Таким образом, несмотря на то что потребленные в процессе фотосинтеза биогенные элементы на большей части моря Скотия (кроме юга) успевают регенерировать в результате распада отмершего планктона в течение вегетационного периода хотя бы один раз, большая часть их не может быть вторично использована фитопланктоном, так как за время, необходимое для регенерации, распадающиеся ча-

стицы опускаются на значительную глубину — за пределы слоя летнего прогрева.

Фосфор, поступивший в воду в результате распада органического вещества, может быть использован фитопланктоном лишь на следующий год (после зимнего сезона) когда вследствие конвективного перемешивания им обогащается верхний слой.

Что касается азота, то только на северо-западе моря регенерация его происходит в пределах слоя, охваченного зимой конвективным перемешиванием. На остальной части моря Скотия регенерация значительной части азота осуществляется за пределами этого слоя, и эта часть азота, вероятно, надолго выходит из оборота.

Некоторое количество азота и фосфора легкоокисляющегося органического вещества планктона все же регенерирует в течение вегетационного периода в слое фотосинтеза и может быть использовано фитопланктоном. Это количество будет тем больше, чем меньше времени пройдет от момента гибели планктона до начала регенерации. Нужно учесть также, что часть азота и фосфора быстро возвращается в воду в зоне фотосинтеза из выделений животных (фекалий, полупереваренной пищи и т. п.), а фосфор, кроме того, легко вымывается из вакуолей сразу после смерти диатомей. Все это повышает эффективность использования фитопланктоном биогенных элементов.

Выводы

1. Регенерация биогенных элементов в море Скотия из-за низкой температуры воды происходит очень медленно. 90% азота нестойкой части органического вещества планктона регенерирует в зависимости от температуры воды за период от 2,5 до 5, фосфора — от 1 до 2, 3 мес. Скорость регенерации уменьшается с севера, северо-запада на юг, юго-восток.

2. На юге моря Скотия в связи с наиболее коротким вегетационным периодом и наименьшей скоростью окисления органического вещества потребленные в процессе фотосинтеза биогенные элементы после отмирания планктона не успевают регенерировать в течение вегетационного периода (коэффициенты оборачиваемости азота и фосфора менее единицы). Это значит, что большая часть запаса биогенных элементов может быть использована фитопланктоном лишь один раз.

3. В субантарктических водах и водах Циркумполярного течения, несмотря на то что 90% биогенных элементов нестойкой части органического вещества планктона может регенерировать в течение вегетационного периода не менее одного раза (коэффициент оборачиваемости для азота 1,2—2,5, для фосфора 1,1—5,4), значительное количество их может быть использовано фитопланктоном также только однократно за вегетационный период, так как за время регенерации частицы опускаются достаточно глубоко — за пределы слоя летнего прогрева.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Воронина Н. М. Годовой цикл планктона в Антарктике. — В кн.: Основы биологической продуктивности океана и ее использование. М., 1971, с. 64—71.
- Канаева И. П. О количественном распределении планктона в море Скотия и прилегающих районах. — «Труды ВНИРО», 1969, т. 66, с. 168—176.
- Киселев И. А. Планктон морей и континентальных водоемов. М., «Наука», 1969, т. I. 656 с.
- Козлова О. Г. Диатомовые водоросли индийского и тихоокеанского сектора Антарктики. М., Изд-во АН СССР, 1964. 167 с.

Масленников В. В., Гаврилов В. П. О вертикальной составляющей скорости градиентно-конвекционного течения в море Скотия. — «Труды ВНИРО», 1971, т. 87/7, с. 7—15.

Максимова М. П. Расчеты скоростей регенерации азота и фосфора в водах Индийского океана — «Океанология», 1972, т. 12, вып. 6, с. 1003—1009.

Максимова М. П. Обеспеченность фитопланктона биогенными элементами и эффективность их использования в водах Индийского океана. Статья опубликована в данном сборнике.

Мовчан О. А. Состав и распределение фитопланктона в море Скотия и прилегающих водах в марте—апреле 1970 г. — «Труды ВНИРО», 1973, т. 84, с. 55—62.

Моисеев П. А. Биологические ресурсы Мирового океана. М., «Пищевая промышленность», 1969. 338 с.

Очаковский Ю. Е., Копелевич О. В., Войтов В. И. Свет в море. М., «Наука», 1970. 173 с.

Скопинцев Б. А. О скорости разложения органического вещества отмершего планктона. — «ДАН СССР», 1947, 58, № 8, с. 1797—1800.

Харвей Х. В. Современные успехи химии и биологии моря. М., «Иностранная литература», 1948. 224 с.

Fritz F. Die sinkgeschwindigkeit einiger phytoplanktonorganismen. Internat. Rev. ges. Hydrobiol. und Hydrogr., 32, 6, 1935, pp. 424—431.

Gardiner A. C. Vertical distribution in *Calanus finmarchius*. J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 18, 2, 1933, pp. 575—610.

Grim J. Beobachtungen am phytoplankton des bodensees (obersee) sowie deren rechnerische auswertung. Internat. Rev. ges. Hydrobiol. und Hydrogr. 30, 3/4, 1939, pp. 193—315.

Hart T. J. Phytoplankton periodicity in Antarctic surface waters. Disc. Rep., Vol. 21, 1942, pp. 263—348.

Ostwald W. Über eine neue theoretische betrachtungsweise in der planktologie, insbesondere über die bedeutung des begriffs der „inniren reibung des wassers“ für dieselbe. Forschungsber. Biol. Stat. Plän., 10, 1903, pp. 1—49.

Ostwald W. Zur theorie der Richtundsbewegung schwimmender organismen. Arch. Physiol., 94, 1903, pp. 251—272.

Ostwald W. Zur theorie der richtundsbewegung schwimmender niederer organismen. Arch. Physiol., 95, 1903, pp. 23—65.

Wesenberg—Lund C. Von dem abhängigkeitsverhältniss zwischen dem bau der planktonorganismen und dem spozifischen gewicht des süßwassers. Biol. Zbl. 20, 18 et 19, 1900, pp. 606—619, 644—656.

Efficiency of utilization of biogenic elements (nitrogen and phosphorus) by phytoplankton in the Sea of Scotia

N. V. Arzhanova

SUMMARY

To assess the efficiency of utilization of biogenic elements by phytoplankton in the Sea of Scotia the duration of regeneration of 90% of nitrogen and phosphorus from the unstable part of organic matter is estimated for the whole range of water temperature. The depth where the regeneration is completed is also determined. The results obtained indicate that the bulk of biogenic elements may be utilized by phytoplankton only once. It is due to the fact that biogenic elements have no time to regenerate within a short vegetation season in the south part of the sea because of a low rate of oxidation of organic matter. In the rest areas of the sea biogenic elements can regenerate within the vegetation season, but their bulk returns to water beyond the euphotic zone and cannot be utilized by phytoplankton.