

УДК 581.526.325

**КРИТЕРИИ ОЦЕНКИ СТЕПЕНИ ОБЕСПЕЧЕННОСТИ  
ФИТОПЛАНКТОНА ПИТАТЕЛЬНЫМИ СОЛЯМИ**

Максимова М. П.

В настоящей статье нами поставлена задача — на современном этапе, основываясь на анализе имеющихся обширных разносторонних материалов исследований, разработать критерии оценки степени обеспеченности океанического фитопланктона питательными солями. Однозначного четкого ответа по этому вопросу в литературе нет. Несмотря на очевидную важность проблемы минерального питания фитопланктона, до сих пор по вопросу оптимальных и лимитирующих концентраций биогенных элементов для океанического фитопланктона много разногласий. Приводимые в литературе оптимальные и лимитирующие концентрации азота и фосфора варьируют в чрезвычайно широких пределах, не оправданных природными вариациями. Причина, очевидно, не только в значительном варьировании этих параметров для разных видов фитопланктона и зон океана, но и в условиях постановки эксперимента, подхода к анализу материалов экспедиционных исследований и их интерпретации.

Имеющиеся в мировой литературе научные исследования, посвященные проблеме минерального питания фитопланктона с целью установления оптимальных и лимитирующих развитие фитопланктона концентраций биогенных элементов, можно подразделить на экспериментальные лабораторные исследования с чистыми культурами, выращиваемыми на питательных средах [2, 8, 12 и др.]; экспериментальные исследования методом добавок питательных солей с естественными популяциями фитопланктона в море [9, 10, 20, 26 и др.]; анализ материалов экспедиционных исследований на основе сопоставления результатов синхронных гидрохимических и гидробиологических съемок (карт или данных по отдельным станциям) и многолетние исследования в практике озерного и прудового рыбоводства с целью разработки оптимального режима удобрения этих водоемов для достижения высокой продуктивности [1, 4, 14].

К сожалению, в экспериментальных исследованиях критерием оптимальности являлись наибольший прирост клеток и интенсивность фотосинтеза; биохимический состав фитопланктона не определялся.

До настоящего времени оценка обеспеченности фитопланктона биогенными элементами давалась в основном, если речь шла о достаточно обширных акваториях, на основе визуального сопоставления карт распределения концентраций биогенных элементов (преимущественно фосфатов) на поверхности или каком-либо подповерхностном горизонте (10, 25, 50 м) с картами распределения биомассы или первичной продукции фитопланктона. Обычно район, околтуренный изолинией с величинами первичной продукции  $> 500 \text{ мгС/м}^2$  в день (трактуемый гидробиологами как «высокая»), считался высокопродуктивным, а вели-

чины концентрации биогенных элементов в этом районе оценивались как достаточно высокие и нередко отождествлялись с оптимальными.

Подобное отождествление приводило к явному занижению величин концентраций биогенных элементов, так как в зонах со световым оптимумом, где продуктивность фитопланктона определяется минеральным питанием, при оптимальном режиме минерального питания продуктивность достигает значительно больших величин — порядка нескольких тысяч миллиграммов. В литературе имеются сведения о первичной продукции, нередко достигающей 3—4 гС/м<sup>2</sup> в день и в ряде случаев до 7—10 гС/см<sup>2</sup> в день [3, 5, 15, 18]. Подобные величины первичной продукции, как правило, наблюдаются в условиях оптимальных природных концентраций биогенных элементов (при достаточной освещенности). Этим условиям отвечают в тропиках районы подъема глубинных вод; в умеренных широтах — это период весенней вспышки фитопланктона на основе зимних запасов питательных солей; в Антарктике (по устному сообщению А. Наумова, 1973), в зоне антарктической дивергенции, первичная продукция может достигать 7 гС/м<sup>2</sup> в день, но этот период интенсивного продуцирования продолжается не более 2—3 недель.

Очевидно, величины первичной продукции порядка нескольких тысяч миллиграммов С<sub>орг</sub>/м<sup>2</sup> в день потенциально возможны во всех областях Мирового океана, получающих достаточную инсоляцию, и ограничиваются лишь недостатком питательных солей. Вероятно, оптимальной для естественных популяций фитопланктона в естественных природных условиях следует считать концентрацию биогенных элементов в эвфотической зоне, идентичную их концентрациям в глубинных водах. В районах интенсивных апвеллингов подобные высокие концентрации биогенных элементов непрерывно поддерживаются в поверхностном слое, несмотря на интенсивное выедание фитопланктоном.

Так, в районе апвеллинга, у берегов Перу, на станциях с концентрацией фосфатов на поверхности 2,88 и 1,26 мг-атом/м<sup>3</sup> первичная продукция достигала соответственно 6081 и 4700 мгС/м<sup>2</sup> в день [5]. Концентрация минерального азота не приводится, но, вероятно, она соответствовала нормальному отношению N:P, свойственному глубинным водам, и была порядка 28—40 мкг-атом N/л на первой станции и порядка 12—20 мкг-атом N/л — на второй. В прибрежных водах Юго-Западной Атлантики между 25 и 20° ю. ш., в районе апвеллинга, на поверхности обнаружены концентрации NO<sub>3</sub>—27 мкг-атом N/л, PO<sub>4</sub>—2,1 мкг-атом P/л и кремния 46 мкг-атома Si/л, что соответствует отношению Si:N:P=22:13:1 [21]. Материалы синхронных определений в высокопродуктивных районах первичной продукции азота и фосфора отсутствуют. Не исключено, что концентрация фосфора около 3 мкг-атом/л и азота порядка 30—40 мкг-атом/л, при которой первичная продукция достигает величины 6000—7000 мгС/м<sup>2</sup> в день, и является для естественных природных условий оптимальной, а продукция близка к природному максимуму.

Возможно, дополнительное повышение концентрации питательных солей в природных условиях не повлекло бы за собой дальнейшего увеличения первичной продукции в условиях естественного освещения, ибо светопоглощение органической взвесью при первичной продукции порядка 5—6 гС/м<sup>2</sup> в день, очевидно, настолько велико, что может в естественных условиях ограничивать продуктивность фитопланктона, несмотря на обилие биогенных элементов.

Эту мысль подтверждают и эксперименты Ю. Г. Кабановой и Ю. Е. Очаковского [10], проведенные в условиях достаточно высокой инсоляции в Карибском море: если влияние добавок биогенных элементов на фотосинтез природной популяции фитопланктона в двухфакторном комплексе было сильнее, чем свет, то на фотосинтез сущен-

ного фитопланктона свет оказывал большее влияние, чем концентрация биогенных элементов, а световой оптимум фотосинтеза сместился с 25 м на поверхность. Экспериментаторы предполагают, что это связано с уменьшением освещенности в склянках из-за увеличения плотности суспензии клеток водорослей. В искусственных аквариальных условиях с дополнительным боковым подсвечиванием и высокой концентрацией питательных солей (значительно выше природных) можно получить и значительно более высокие величины первичной продукции (опыты с хлореллой).

Таким образом, если величина первичной продукции в условиях светового оптимума менее нескольких тысяч миллиграммов  $C/m^2$  в день (по крайней мере, менее  $1000 \text{ мг}C/m^2$  в день), она явно ограничивается недостатком питательных солей. Характеризовать районы с первичной продукцией более  $500 \text{ мг}C/m^2$  в день как оптимальные по условиям минерального питания и концентрацию биогенных элементов в них как не ограничивающую продуктивность неправомерно, ибо при добавке питательных солей продуктивность повысилась бы в этих условиях до нескольких граммов  $C_{\text{орг}}/m^2$  в день.

Подобный подход приводит к занижению величин как оптимальных, так и лимитирующих концентраций биогенных элементов. Примером могут служить выводы В. В. Волковинского [7], сделанные им при сопоставлении собственных (географических) и литературных данных. Он предлагает два порядка концентраций P, N и Si, ниже которых продукция лимитируется *in situ* дефицитом этих элементов. Для холодноводных и тепловодных видов (по его мнению) лимитирующие концентрации соответственно равны: P—0,5 и 0,3 мг-атом/ $m^3$ , Si—10,0 и 6,6 мг-атом/ $m^3$ ,  $NO_3$ —7,5 и 4,8 мг-атом/л.

Делая подобные выводы, В. В. Волковинский ссылается на ряд работ, в числе которых некоторые свидетельствуют о том, что лимитирующие концентрации фосфатов и нитратов должны быть более высокими, чем приводимые им. Сравнивая горизонтальное распределение фитопланктона и фосфатов в Тихом океане, Г. И. Семина [16] обнаружила, что области, относительно богатые фитопланктоном, ограничены изофосфатой 0,5 мкг-атом/л (цит. по [7]).

В более поздней работе Г. И. Семина [17] пишет, что в юго-восточной части Тихого океана богатая фитопланктоном зона лежит в пределах района, где концентрация фосфатов больше 0,5 мкг-атом/л, а нитратов больше 6 мкг-атом/л; но в районе Чимботе с повышением концентрации фосфатов до 2,7 мкг-атом/л и нитратов до 20,7 мкг-атом/л количество фитопланктона резко увеличивается. По наблюдениям Парсонса [23], концентрация нитратов в пределах 6—10 мкг-атом/л начинает лимитировать уровень первичной продукции в водах Северо-Восточной Пацифики.

Правда, в некоторых работах, основанных на экспериментальных данных, также указываются как лимитирующие низкие концентрации биогенных элементов. Еще Харвей в опытах с диатомовой водорослью *Nitzschia closterium* обнаружил, что уменьшение скорости фотосинтеза становится заметным при концентрациях фосфатов ниже  $10 \text{ мг}P/m^3$  ( $<0,30$  мкг-атом/л). Кетчум [22], экспериментируя с тем же видом, пришел к выводу, что скорость роста не зависит от концентрации фосфатов выше  $17 \text{ мг}P/m^3$  (0,55 мкг-атом/л), но при более низком содержании скорость роста уменьшается. В литературе главным образом раннего периода исследований имеется еще ряд указаний на низкие оптимальные концентрации биогенных элементов, они приводятся в обзоре В. В. Волковинского [7].

Ряд последних исследований, проведенных с природными популяциями фитопланктона [10, 25, 26], свидетельствует о более высоких зна-

чениях лимитирующих концентраций азота и фосфора. Томас [24], считавший ранее, что концентрация нитратов ниже 5 мкг-атом/л лимитирует рост культур динофлагеллят (*Gymnodinium Simplex*) и что при дефиците нитратов побочным источником азотного питания в тропиках могут служить аммиак и некоторые аминокислоты, на основании своих последних исследований [25, 26] пришел к заключению о более высоких пороговых (лимитирующих) концентрациях нитратного азота.

На основе эксперимента с природными популяциями тропического тихоокеанского фитопланктона, выращиваемого на обедненной минеральным азотом воде (<1 мкг-атом/л), с добавками азота в концентрациях, варьировавших от 0 до 10 мкг-атом/л, Томас [25, 26] пришел к выводу, что даже при концентрации 10 мкг-атом/л ни для аммонийной, ни для нитратной форм азота рост фитопланктона в некоторых опытах не был максимальным. При этом железо и витамины имелись в достаточных количествах. С другой стороны, Томас полагает, что при концентрации минерального азота 10 мкг-атом/л рост фитопланктона близок к максимальной величине.

Опыты Ю. Г. Кабановой и Ю. Е. Очаковского [10], проведенные в Карибском море с природной популяцией планктона на натуральной воде при внесении биогенных элементов в количестве  $\text{PO}_4$ —1,60 мкг-атом P/л;  $\text{NO}_3$ —21,4 мкг-атом N/л; Si—9 мкг-атом/л, а также удвоенного их количества, показали, что «для природной популяции фитопланктона наблюдалась прямая зависимость прироста величин продукции от концентрации биогенных элементов при всех уровнях световой энергии». В данном эксперименте с природной популяцией фитопланктона максимальная продуктивность наблюдалась при концентрации  $\text{PO}_4$ —3,2 мкг-атом P/л,  $\text{NO}_3$ —43 мкг-атом N/л, Si—18 мкг-атом/л (отношение N:P в добавках составляло 13,4:1) при величинах, характерных для глубинных океанических вод. В варианте опыта со сгущенным фитопланктоном свет оказывал большее влияние, чем концентрация биогенных элементов. Исследователи предполагают, что это связано с уменьшением освещенности в склянках из-за увеличения плотности суспензии клеток водорослей.

Максимальное потребление нитратного азота естественной популяцией фитопланктона Белого моря наблюдалось в области концентраций выше 5,5 мкг-атом N/л [20].

Д. К. Акинина [2] провела экспериментальные исследования влияния на фотосинтез нескольких видов морских динофлагеллят с различными концентрациями фосфатов и нитратов при больших колебаниях их содержания — от величин, встречающихся в море (в верхнем слое и на больших глубинах), до величин, используемых в питательных средах. Опыты проводились в лабораторных условиях. Световые условия по возможности приближались к натуральным. Установленные ею оптимальные концентрации азота и фосфора, при которых фотосинтез динофлагеллят идет с наибольшей интенсивностью, находятся в пределах содержания этих элементов на больших глубинах океана\*.

Оптимальные концентрации азота и фосфора, при которых фотосинтез происходит с наибольшей интенсивностью, составляют: для клеток, находившихся перед экспериментом в условиях нормального минерального питания, 1,6 мкг-атом P/л и 14 мкг-атом N/л для *Procentrum micans*; 3,2 мкг-атом P/л и 29 мкг-атом N/л для *Gymnodinium kowalevski*. Для клеток, предварительно обедненных фосфором, оптимальные концентрации повышались соответственно в 2—3 раза: до 3,2 мкг-атом P/л и 36 мкг-атом N/л для *Procentrum micans* и до 9,7 мкг-атом P/л и 57 мкг-атом N/л для *Gymnodinium kowalevski*. Отношение N:P в пита-

\* По данным С. В. Бруевича, в водах Мирового океана в среднем содержится около 400 мг/м<sup>3</sup> нитратного азота (около 30 мкг-атом N/л) [2].

тельных средах с оптимальными концентрациями питательных солей близко 10. Оптимальные концентрации фосфора и азота, вызывающие наибольший прирост клеток чистых культур водорослей в питательных средах в аквариальных условиях при световой насыщенности, значительно превышают их содержание в море [2].

В некоторых экспериментальных лабораторных работах с чистыми культурами приводятся в качестве оптимальных концентраций очень высокие значения — в несколько десятков мг/л азота и несколько мг/л фосфора, многократно превышающие содержание их в морской воде [8, 11]. Световые условия проведения этих экспериментов неизвестны. В результате экспериментов с *S. costatum* и *P. micans* Л. Н. Згуровская и Н. Г. Кустенко [8] сделали вывод, что выделить оптимальную концентрацию азота невозможно, правильнее говорить о диапазоне оптимальных концентраций в конкретных экспериментальных условиях. По их мнению, концентрации азота, обеспечивающие максимальный фотосинтез, ниже тех, которые обеспечивают максимальную скорость деления клеток. Наибольший прирост клеток наблюдался при концентрации азота 700—4000 мкг-атом/л; максимальный уровень фотосинтеза отмечен при концентрации выше 700 мкг-атом N/л, при уменьшении до 350 мкг-атом/л или увеличении до 4000 мкг-атом/л интенсивность фотосинтеза снижалась. О. И. Кобленц-Мишке [11] указывает, что оптимальное содержание азота в составленных ею питательных средах для *Nitzschia closterium* равно 700 мкг-атом/л, а для *Chaetoceres curvisetus* — 1400 мкг-атом/л. Столь же высокие концентрации биогенных элементов входят в состав питательных сред Гольдберга и Гольдберга в модификации Ю. Г. Кабановой [19]: 2000 мкг-атом/л азота и 480 мкг-атом/л фосфора.

Интересен опыт установления оптимальных концентраций доз минеральных удобрений и соотношения в них азота и фосфора для рыбоводных прудов. Опыт прудового рыбоводства показал, что для нормального хода фотосинтеза каждая смесь удобрений должна содержать биологически эквивалентное количество азота, фосфора и других биогенов. Очевидно, что нормальное соотношение между важнейшими биогенными элементами в теле тех водорослей, которые намечено культивировать, и является оптимальным для уравновешенного комплексного удобрения [1]. При удобрении прудов азотом и фосфором лучшими признаны дозы с концентрацией азота 2—5 мг/л (140—360 мкг-атом/л) при соотношении азота и фосфора в них от 2:1 до 12:1, в атомной форме соответственно от 4,5:1 до 25:1 (Винберг, Кищенко, 1958; Ляхнович и др., 1964; Maciolek, 1964; Нерг, 1968 — цит. по [14]).

По экспериментальным данным В. И. Кузьмичевой [13, 14], азот и фосфор наиболее эффективно утилизировались при внесении их в пруды в соотношении 5:1 (в атомной форме 11:1), однако в некоторых прудах оптимальным было соотношение N:P 8:1 (в атомной форме 18:1). При соотношении N:P=0,5:1 (в атомной форме 1:1) отмечена высокая потребность в азоте. Недостаток азота остро ощущался при концентрации 0,5 мг/л (35 мкг-атом/л). Наиболее благоприятной для развития фитопланктона была концентрация общего растворенного азота около 1,50—1,75 мг/л (107—125 мкг-атом/л), в этом случае величина фотосинтеза приближалась к максимальному значению (10 мг O<sub>2</sub>/л в сутки) — порядка 4000 мгС/м<sup>3</sup> в день.

Г. Г. Винберг и В. П. Ляхнович [6] считают, что вероятнее всего для максимальной скорости размножения если не всех, то подавляющего большинства видов водорослей достаточно поддерживать в прудах умеренно высокие концентрации — фосфора до 3 мкг-атом/л и азота до 70 мкг-атом/л.

По современным данным, как считает Томас [25], мы можем выра-

зять дефицит в питательных солях лишь качественными терминами «чрезвычайный» («extreme»); «граничный» (borderline); «начальный» (incipient»); «отсутствие дефицита» («not deficiente»); но в конечном счете необходимо стремиться к количественному выражению внутриклеточного статуса питательных солей.

В клетках фитопланктона, испытывающих голодание по азоту и фосфору, наблюдаются морфологические, цитологические и биохимические изменения [2, 12]. Наилучшим критерием для оценки недостаточности питательных солей в среде является установление степени внутриклеточного дефицита питательных солей в натуральных планктонных популяциях. Дать количественную оценку позволят различные внутриклеточные параметры. Такое внутриклеточное понижение азота, как возрастание азотного дефицита, может быть установлено по возрастанию углеводной насыщенности фитопланктона — повышению отношения C:N [25]. Хорошим критерием может быть внутриклеточное отношение N:P, характер его отклонения от нормы может свидетельствовать о недостатке азота (уменьшение) или фосфора (увеличение).

Оценка физиологической активности фитопланктона может быть сделана по ассимиляционному отношению, выражающему отношение фотосинтеза при световой насыщенности ( $C_{opt}$ ) к хлорофиллу [25], но при этом следует помнить, что понижение ассимиляционного отношения может быть вызвано и другими неблагоприятными факторами среды (недостаточная освещенность, низкая температура и пр.). Поэтому надежная оценка обеспеченности фитопланктона биогенными элементами может быть сделана только на основе анализа биохимического состава фитопланктона.

В практике океанологических и лимнологических исследований, в аквариальных опытах с чистыми культурами, а также в системе удобряемых прудов химический анализ фитопланктона в этих целях, к сожалению, не применяется. Степень дефицита биогенных элементов в основном апробируется косвенным путем — методом добавки питательных солей и физиологической реакцией на нее фитопланктона (скорости размножения, интенсивность фотосинтеза) [2, 9, 10, 12, 14], что не исключает влияния других факторов среды.

На современном этапе исследовательские работы этого направления необходимо проводить по новой программе. Основой этой программы должно явиться синхронное неразрывное изучение химического состава экологической среды, биохимического состава фитопланктона и его урожайности.

Данные по химическому составу фитопланктона необходимо получать синхронно с данными по концентрации этих элементов в среде обитания фитопланктона, а также с данными по урожайности фитопланктона, ассимиляционным отношением, морфологической и цитологической характеристикой клеток фитопланктона. Необходимо установить зависимость между возникновением внутриклеточного дефицита биогенных элементов в фитопланктоне и концентрацией этих элементов в среде; зависимость между началом появления признаков голодания фитопланктона (физиологические, морфологические, цитологические изменения и пр.) и содержанием соответствующих биогенных элементов и их соотношением в водорослях. Сбор материала должен производиться как в экспедиционных условиях в период океанологических съемок, так и в экспериментах с естественными популяциями и чистыми культурами фитопланктона.

Проведение подобных исследований позволит установить оптимальные пределы содержания биогенных элементов (обеспечивающие высокие урожаи фитопланктона) и критические уровни (при которых рост и развитие фитопланктона прекращается) в естественных популя-

циях фитопланктона и в среде обитания, даст объективные критерии оценки обеспеченности фитопланктона питательными солями.

Оптимальные пределы и критические уровни концентрации биогенных элементов, очевидно, будут несколько варьировать в зависимости от видовой принадлежности водорослей (видовой специфики), а также будут иметь климатические, зональные и сезонные вариации. Следовательно, исследования по установлению оптимальных пределов и критических уровней содержания биогенных элементов в биохимическом составе фитопланктона и в его среде обитания необходимо провести для разных климатических зон, в зонах с выраженным сезонным ходом и для отдельных сезонов, а также для разных экологических сообществ фитопланктона.

Кроме того, оптимальные концентрации питательных солей зависят от физиологического состояния водорослей. У голодных клеток оптимальные концентрации по элементу, находящемуся в дефиците, могут возрастать в 2—3 раза по сравнению с клетками того же вида, выросшими в нормальных условиях [2].

Подобные исследования дадут возможность более точно оценивать степень обеспеченности фитопланктона питательными солями в тех или иных конкретных условиях, а также позволят создать оптимальную модель питательной среды для фитопланктона в любых заданных конкретных условиях. Исследования по важной проблеме разработки критериев оценки обеспеченности фитопланктона питательными солями являются неотъемлемой частью общей проблемы — химической основы биопродуктивности морских и океанических вод.

### *Выводы*

1. Для оценки степени обеспеченности фитопланктона биогенными элементами необходимо пользоваться величинами средневзвешенных концентраций биогенных элементов в эвфотическом слое, а не их концентрациями на поверхности или на каком-либо из подповерхностных горизонтов, поскольку нередко, особенно в тропиках, максимум первичной продукции приходится на глубину нескольких десятков метров.

2. Для оценки обеспеченности фитопланктона питательными солями необходимо, как минимум, знать средневзвешенные концентрации в эвфотической зоне нитратного азота, фосфатного фосфора и кремниевой кислоты. При этом желательно также знать концентрацию аммонийного и нитритного азота и органического фосфора, хотя они и имеют подчиненное значение в минеральном питании фитопланктона по сравнению с нитратами и фосфатами. Недопустима оценка обеспеченности фитопланктона питательными солями на основе одних только фосфатов, так как продуктивность фитопланктона в океане ограничивается недостатком азота из-за более замедленной его (по сравнению с фосфором) регенерации, а также большей доступностью для ассимиляции фитопланктоном органических соединений фосфора и чрезвычайно малой доступностью органических соединений азота. В некоторых случаях, вероятно, продуктивность фитопланктона может ограничиваться и недостатком кремниевой кислоты.

3. Для оценки обеспеченности фитопланктона биогенными элементами наряду с абсолютными концентрациями минеральных соединений азота и фосфора следует также использовать величину соотношения N:P, значительный сдвиг которой в среде ниже нормального стехиометрического соотношения этих элементов в составе клеток фитопланктона ( $N:P=16:1$ ) свидетельствует о недостатке азота, вызванном биохимическими процессами, и тормозит продуктивность фитопланктона. Снижение в воде величины соотношения  $N:P < 10 \div 15$  мо-

жет тормозить развитие фитопланктона, а при его уменьшении до 1:1 рост и развитие фитопланктона прекращаются.

4. Поскольку, очевидно, любое снижение концентрации биогенных элементов в воде ниже их оптимального предела тормозит рост и развитие фитопланктона, иными словами, лимитирует его, достаточно ограничиться понятиями «оптимальные пределы» и «критический уровень» концентрации биогенных элементов. Критический уровень — это такая концентрация того или иного биогенного элемента, при которой рост и развитие фитопланктона прекращаются.

Оптимальными пределами концентрации биогенных элементов для природных популяций фитопланктона рациональнее пользоваться, так как установить жесткий оптимум концентрации питательных солей при лабильном соотношении видового состава в природных популяциях и некоторой видовой специфике оптимума биогенных элементов было бы крайне затруднительно. Принимается во внимание также и то, что оптимум концентрации питательных солей может несколько варьировать даже для одного вида фитопланктона в зависимости от физиологического состояния клеток и изменения температуры среды.

5. Материалы, имеющиеся на настоящем этапе исследований, позволяют только весьма ориентировочно наметить оптимальные пределы концентрации биогенных элементов для океанического фитопланктона. По мере накопления необходимых сведений, вероятно, будут установлены оптимальные пределы концентрации биогенных элементов дифференцированно для разных климатических зон, разных природных популяций фитопланктона и, возможно, сезонов. С этой целью прежде всего необходимо определить для отдельных видов и природных популяций фитопланктона критический уровень нормального состава биогенных элементов в клетках, т. е. такую минимальную концентрацию и их соотношение, которые обеспечивают высокую продуктивность, и сопоставить эти данные с концентрацией и соотношением биогенных элементов в среде.

6. Для природных популяций океанического фитопланктона оптимальными пределами концентраций биогенных элементов, очевидно, следует признать максимальные пределы концентрации этих элементов, встречающиеся в глубинных океанических водах, при нормальном соотношении между основными компонентами минерального питания  $Si:N:P=22:16:1$ , подобными стехиометрическому соотношению этих компонентов в составе клеток фитопланктона. Оптимальные концентрации биогенных элементов, обеспечивающие максимальный урожай природных популяций фитопланктона, находящихся в естественных условиях, на основании экспериментальных и наблюдаемых данных, очевидно, заключаются в пределах 1,5—3,5 мкг-атом P/л и 15—40 мкг-атом N/л и варьируют в зависимости от видовой специфики и температурных условий.

7. Концентрации биогенных элементов в фотическом слое, укладываемые в пределы оптимальных, непрерывно возобновляемые и поддерживаемые на этом уровне за счет глубинных вод, встречаются только в зонах достаточно мощных апвеллингов, а также в высоких широтах, где в результате короткого вегетационного периода биогенные элементы не выедаются фитопланктоном и круглый год находятся в избытке. Вышеуказанные концентрации биогенных элементов при условии постоянного их поддержания на этом уровне и световой насыщенности на поверхности океана способны обеспечивать урожайность фитопланктона порядка нескольких тысяч миллиграммов углерода на 1 м<sup>2</sup> в сутки, приближающуюся к максимальному, наблюдаемому в естественных условиях пределу. Светопоглощение же органической взвесью при первичной продукции порядка 7—10 гС/м<sup>2</sup> в день или же 15—20 г органического вещества под 1 м<sup>2</sup> в день, очевидно,



настолько велико даже при условии световой насыщенности на поверхности океана, что может препятствовать дальнейшему возрастанию первичной продукции в естественных природных условиях. Более высокие величины первичной продукции, вероятно, возможны только в искусственных условиях.

8. Вышеуказанными (в пункте 7) причинами, видимо, и объясняется несоразмерность величин пределов оптимальных концентраций, установленных в экспериментах с природными популяциями фитопланктона при естественном освещении (*in situ*) и в экспериментах лабораторных с искусственным освещением при помощи мощных источников света и всестороннего облучения.

#### СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аброев В. Н. Проблема удобрения озер и связанные с нею вопросы. Химический метод рыбохозяйственного преобразования озер. — «Известия ГосНИОРХа», Л., 1967, т. 64, с. 61—78.

2. Аникина Д. К. Влияние фосфатов и нитратов на интенсивность фотосинтеза некоторых видов морских динофлагеллят. — В кн.: Химические ресурсы морей и океанов. М., 1970, с. 149—154.

3. Батенко А. И., Ушаков Н. П. Исследования по удобрению рыбоводных прудов. Вопросы прудового рыбоводства. — «Труды ВНИИПРХа», 1971, т. XVII, с. 30—34.

4. Влияние океанографических условий на первичную продукцию вод района некоторых видов морских динофлагеллят. — В кн.: Химические ресурсы морей и континентальных водоемах. Кишинев, 1970, с. 28. Авт.: Н. В. Аржанова, Д. В. Богданов, М. А. Буркальцева.

5. Ведерников В. В., Стародубцев Е. Г. Первичная продукция и хлорофилл в юго-восточной части Тихого океана. — «Труды ИОАН», 1971, т. 89, с. 33—42.

6. Винберг Г. Г., Ляхнович В. П. Удобрение прудов. М., «Пищевая промышленность», 1965. 112 с.

7. Волковинский В. В. Основные факторы среды, лимитирующие уровень первичной продукции в океане. — В кн.: Методы рыбохозяйственных химико-океанографических исследований. Ч. 2. М., 1968, с. 135—154.

8. Згуровская Л. Н., Кустенко Н. Г. Влияние нитратного азота в различных концентрациях на фотосинтез, содержание хлорофилла и деление клеток у некоторых водорослей. — «Биологические науки», М., 1969, № 4, с. 79—84.

9. Кабанова Ю. Г. Изучение минерального питания морского фитопланктона. — «Океанология», 1967, т. 7, вып. 3, с. 495—503.

10. Кабанова Ю. Г., Очаковский Ю. Е. Зависимость первичной продукции фитопланктона от биогенных элементов и света. — «ДАН СССР», 1971, т. 201, № 5, с. 1227—1230.

11. Кобленц-Мишке О. И. О минеральном питании некоторых черноморских диатомовых водорослей. Автореферат кандидатской диссертации. М., 1954. 24 с.

12. Крупаткина Д. К. Усвоение фосфора планктонными водорослями в темноте и при слабой освещенности. — «Океанология», 1971, т. 11, вып. 2, с. 270—275.

13. Кузьмичева В. И. Соотношение азота и фосфора при удобрении прудов. — «Труды ВНИИПРХа», 1966, т. 14, с. 207—211.

14. Кузьмичева В. И. Первичная продукция планктона при использовании минеральных удобрений в рыбоводных прудах. Автореферат кандидатской диссертации. М., 1970. 22 с.

15. Предварительные итоги биологических исследований в 19-м рейсе НИС «Михаил Ломоносов». — «Исследования в северо-западной части Индийского океана». Севастополь, Изд-во МГИ АН УССР, 1967, с. 83—89. Авт.: В. Е. Заика, А. Д. Гордина, Т. М. Ковалева, Л. В. Кузьменко.

16. Семина Г. И. Фитопланктон. — В кн.: Тихий океан. М., 1967, с. 27—85.

17. Семина Г. И. Распределение планктона в юго-восточной части Тихого океана. — «Труды ИОАН», 1971, т. 89, с. 43—59.

18. Сорокин Ю. И. Первичная продукция морей и океанов. — В кн.: Общая экология. Биоценология. Гидробиология. Сер. Итоги науки и техники ВИНТИ АН СССР. М., 1973, т. I, с. 7—46.

19. Спекторова Л. В. Реутилизация питательной среды, приготовленной на морской воде при выращивании водорослей *Platimonas viridis* fouch sp. Nov. — «ДАН СССР», 1971, т. 201, № 2, с. 497—499.

20. Федоров В. Д., Белая Т. И., Максимов В. Н. Потребление биогенных элементов фитопланктонным сообществом в зависимости от их концентрации в водоеме и условий освещения. — «Известия АН СССР. Сер. биол.», 1970, № 3, с. 398—414.

21. Colvert S. E., Price N. B.—Upwelling and nutrient regeneration in the Benguela Current in October, „Deep—Sea Res.“, 18, № 5, p. 505—523, 1971.

22. Ketchum B. H. The absorption of phosphate and nitrate by illuminated cultures of *Nitzschia Closterium* Amer. Journ. Botany, 26, 6, 1939, p. 399—407.

23. Parsons T. R. A general description of some factors governing primary production in the Strait of Georgia, Hecate Strait and Queen Charlotte Sound and the N. E. Pacific Ocean. Fish. Res. Bd., Canada, 1965, 193, p. 1—34.

24. Thomas William H. Surface inorganic nutrients and phytoplankton in the northeastern Tropical Pacific ocean. Limnology and Oceanography, 1966. 11, 3, p. 393—400.

25. Thomas William H.—On nitrogen deficiency in tropical Pacific oceanic phytoplankton. Photosynthetic parameters in poor and rich water. Limnol. and Oceanogr., 1970a. vol. 15, № 3, p. 380—386.

26. Thomas William H.—Effect of ammonium and nitrate concentration on chlorophyll increases in natural tropical Pacific phytoplankton populations. Limnol. and Oceanogr., 1970 b, vol. 15, № 3, p. 386—393.

*Criteria of estimates of availability of nutrients for phytoplankton*

M. P. Maximova

SUMMARY

Diversified materials obtained in the expeditional and experimental investigations are analysed to find criteria allowing for estimation of the availability of nutrients for phytoplankton. The optimum limits of concentrations of biogenic elements for natural populations of phytoplankton in the ocean is very likely to be the limits of maximum concentrations occurring in the deep oceanic waters where the ratio of mineral components Si: N:P is equal to 22: 16:1 which is similar to the same ratio in the cells of phytoplankton. Based on the experimental data and as a result of observations it is possible to conclude that the optimum concentrations of biogenic elements which secure the maximum yield of natural populations of phytoplankton range from 1,5 to 3,5 mkg P/l and from 15 to 40 mkg N/l with regard to species and temperature.